

УДК 633.11

*Л.П. Хлебова***Результативность возвратного скрещивания межвидовых гибридов пшеницы *Triticum durum* Desf. x *Triticum timopheevii* Zhuk.***L.P. Khlebova***The Backcrossing Results of Interspecific Wheat Hybrids *Triticum Durum* Desf. x *Triticum Timopheevii* Zhuk**

Изучены фертильность пыльцы, автофертильность и результативность возвратного скрещивания межвидовых гибридов, полученных с участием пяти сортов твердой пшеницы и трех форм *T. timopheevii* в различных условиях выращивания. Показано, что изменчивость результатов определяется в большей степени разнообразием форм пшеницы Тимофеева при использовании их в качестве исходных родителей. Условия среды существенно модифицируют успех беккрасса независимо от генотипов гибридов.

Ключевые слова: твердая пшеница, пшеница Тимофеева, межвидовые гибриды, беккросс, фертильность пыльцы, автофертильность, факторы среды, генотипическое разнообразие.

В связи с интенсификацией растениеводства проблемы устойчивости пшеницы к неблагоприятным абиотическим и биотическим факторам среды весьма актуальны. Отсутствие устойчивости лимитирует реализацию потенциальной зерновой продуктивности и ее стабильность в меняющихся условиях. В большей мере это относится к твердой пшенице, обладающей низким потенциалом адаптивных свойств. Основными способами создания генетической гетерогенности данной культуры являются межсортовая гибридизация и скрещивание с близкородственными видами (*T. dicoccum* (Schrank) Schuebl., *T. turgidum* L., *T. aestivum* L.) [1; 2]. Межвидовая гибридизация позволяет существенно реконструировать генотипы культиваров, превнося в них нехарактерные или утраченные в процессе доместикации и возделывания свойства.

В этой ситуации гибридизация *T. durum* Desf. ($2n=28$, геномы AABB) с генетически изолированным видом *T. timopheevii* Zhuk. ($2n=28$, геномы AAGG), обладающим комплексным иммунитетом к грибным болезням и вредителям, холодостойкостью, устойчивостью к избыточному увлажнению, высокой интенсивностью фотосинтеза, представляет большой интерес. Пшеница Тимофеева является примером генетической изоляции и занимает особое место в роде *Triticum*. Известно, что особенности ее скрещивания с культурными пшеницами, в том числе с *T. durum*, за-

Pollen fertility, seed fertility and efficiency of backcrossing of interspecific hybrids, involving five *T. durum* varieties and three *T. timopheevii* forms were studied under conditions of different vegetations. It was shown that variation in the results was determined to a greater extent by genotypical diversity of *timopheevii* forms used as initial parents. Environmental factors essentially modified the effect of backcrossing regardless of hybrid genotypes.

Key words: durum wheat, *timopheevii* wheat, interspecific hybrids, backcrossing, pollen fertility, seed fertility, environmental factors, genotype diversity.

ключаются в частичной несовместимости видов и высокой стерильности первых поколений [3]. Потенциал *T. timopheevii* представляет собой труднодоступный, а потому и мало использованный резерв наследственной изменчивости. Потомство гибридов F_1 , как правило, получают путем возвратного скрещивания с родительской формой, что позволяет рассматривать их в качестве интрогрессивных [4].

Вместе с тем, несмотря на дивергенцию видов и существование механизмов несовместимости и репродуктивной изоляции, гибриды твердой и Тимофеева пшениц имеют необходимые условия для возникновения генетических рекомбинаций: шесть пар хромосом обнаруживают регулярную бивалентную конъюгацию, синапсис остальных происходит в зависимости от степени их гомеологии [5]. Однако вероятность реализации появляющихся рекомбинантных гамет в связи с низкой фертильностью гибридов мала, что практически исключает выделение форм с комплексом хозяйственно важных признаков. Нами установлено, что в условиях Алтайского края скрещиваемость этих видов высока и составляет около 50% [6]. Таким образом, эффективность интрогрессии генетического материала пшеницы Тимофеева в *T. durum* решающим образом зависит от повышения результативности возвратного скрещивания гибридов F_1 и фертильности первых поколений.

Целью нашей работы явилась оценка роли факторов внешней среды и генотипического разнообразия родительских форм на этапе выполнения первого беккросса *T. durum* × *T. timopheevii*.

Для получения межвидовых гибридов в качестве материнских форм использованы пять сортов твердой пшеницы из различных эколого-географических зон: Алтайка (Алт), селекции Алтайского НИИСХ, Шортандинская 71 (Шор) из Казахстана, Оренбургская 2 (Ор) из Поволжья, Ангара (Ан), селекции Красноярского НИИСХ, I 310100 (I 310) из США и три формы *T. timopheevii* v. *viticulosum* (T.t.): к-47793, к-18105 и к-38855 из коллекции ВИР.

Гибридизацию видов проводили путем искусственной кастрации материнских колосьев и последующего опыления их пыльцой отцовских форм с использованием твелл-метода. Материнской формой служила твердая пшеница. Потомство почти полностью стерильных растений F_1 получали от самоопыления, а также путем возвратного скрещивания с сортом твердой пшеницы. Опыление колосьев F_1 велось без их предварительной кастрации; рекуррентным партнером служили те же сорта, что и при получении гибридов первого поколения. Для установления фертильности пыльцы гибридов применен общепринятый метод окрашивания ее 2% раствором ацетокармина. Плодовитость растений F_1 и результативность получения семян F_1BC_1 поколений определяли как процент озерненных от числа развитых цветков каждого растения. Выращивание гибридов и выполнение беккросса осуществляли в условиях зимне-весенней (Т-1) и осенне-зимней (Т-2) вегетаций в селекционной теплице ангарного типа и двух полевых вегетаций (П-1) и (П-2). Для статистической обработки данных использовали дисперсионный и корреляционный анализы [7].

Фертильность пыльцы гибридов первого поколения в среднем по 15 комбинациям составила 4,98 и 5,51% в условиях тепличной и полевой вегетаций соответственно. Размах варьирования признака по генотипам также оказался существенным, изменяясь от 0,42 до 13,67%. Использование сильной генотипической и модификационной изменчивости позволяет в несколько раз увеличить количество фертильных пыльцевых зерен, однако это не повлияло на результаты завязываемости гибридных семян. Сопряженность признаков фертильность пыльцы – озерненность гибридов F_1 не установлена: коэффициент корреляции положителен, но статистически не значим. Отсутствие сопряженности, по нашему мнению, объясняется тем, что большая часть пыльцы изученных гибридов стерильна. Поэтому пыльники не растрескиваются, тем самым практически исключается попадание имеющейся фертильной пыльцы на рыльце пестика. Следовательно, количество фертильной пыльцы гибридов не влияет на их озерненность. Автофертильность растений F_1 составила доли про-

цента: 0,12 в условиях зимне-весенней вегетации в теплице и 0,62 в полевых условиях. Статистически значимое влияние на изменчивость данного признака оказывают условия среды и генотип-средовое взаимодействие. Однако этот факт не имеет решающего значения. Средний уровень признака очень низок и позволяет в условиях, благоприятствующих завязываемости зерен от самоопыления, реализовывать лишь единичные рекомбинантные гаметы. Следовательно, генетическая изоляция *T. durum* и *T. timopheevii* на первых этапах их скрещивания наиболее ярко выражена в очень низкой фертильности гибридов первого поколения. Использование разнообразных условий выращивания, а также генотипической изменчивости для повышения данного признака следует признать малоэффективным.

Второй возможный путь получения потомства высокостерильных гибридов *T. durum* × *T. timopheevii* – их возвратное скрещивание с исходными родительскими формами. В условиях четырех различных вегетаций выполнен беккросс по 15 комбинациям скрещивания (табл. 1). Его результаты свидетельствуют о том, что опыление гибридов F_1 пыльцой сортов твердой пшеницы на один-два порядка изменило количество завязавшихся зерен, а следовательно, реализованных рекомбинантных гамет. Успех возвратного скрещивания в среднем составил 9,1%, обнаруживая изменчивость как в зависимости от условий выращивания (3,4–12,6%), так и генотипов гибридов (5,4–11,2%). По отдельным комбинациям процент завязываемости гибридных зерен достигал 16–17. Это позволило получить несколько тысяч семян и существенно повысило возможность обнаружения в последующих поколениях генотипов, имеющих нужное сочетание хозяйственно ценных признаков. Статистический анализ подтвердил достоверность влияния рассматриваемых факторов на варибельность результатов возвратного скрещивания (табл. 2). Максимальный вклад в изменчивость данного признака внес фактор «условия» – 76,9%. Доля генотипической вариации составила 8,4%.

Таким образом, статистически доказана решающая роль модификационной изменчивости на этапе получения зерен F_1BC_1 поколения. Наиболее благоприятными оказались условия тепличных вегетаций – 12,1 и 12,6% в среднем по всем комбинациям. В условиях полевых вегетаций результативность возвратного скрещивания существенно ниже – 3,4 и 8,1%.

На наличие модификационной изменчивости при получении семян F_1BC_1 поколения подобных скрещиваний указывают в своих работах Х. Пандей с соавт. [8]. Ими установлено, что эффективность возвратного скрещивания увеличивалась с повышением температуры. Аналогичные результаты были при скрещивании пшеницы Тимофеева с мягкой пшеницей [9].

Таблица 1

Результативность возвратного скрещивания гибридов F₁ T. durum x T. timopheevii

Комбинация скрещивания	Вегетация								Среднее, %
	П-1		Т-1		П-2		Т-2		
	Опылено цветков	Получено зерен, %	Опылено цветков	Получено зерен, %	Опылено цветков	Получено зерен, %	Опылено цветков	Получено зерен, %	
1. (Алт×Т.т.47793)×Алт	836	4,7	1586	12,4	726	7,6	1080	8,5	8,3±1,6
2. (Алт×Т.т.18105)×Алт	1978	2,3	1642	10,4	1690	3,1	776	9,3	6,3±2,1
3. (Алт×Т.т.38555)×Алт	1508	3,9	1632	15,8	1562	9,9	1458	9,7	9,8±2,4
4. (Ан×Т.т.47793)×Ан	1808	3,8	1654	12,0	1594	6,5	518	16,0	9,6±2,7
5. (Ан×Т.т.18105)×Ан	428	1,9	1760	7,3	1482	1,6	464	10,8	5,4±2,2
6. (Ан×Т.т.38555)×Ан	1396	2,8	1650	11,0	1082	9,1	654	17,1	10,0±2,9
7.(Ор×Т.т.47793)×Ор	1964	4,5	1540	13,4	1172	9,3	1128	11,7	9,7±1,9
8. (Ор×Т.т.18105)×Ор	1958	4,0	1606	15,2	980	7,5	1288	12,4	9,8±2,5
9. (Ор×Т.т.38555)×Ор	1879	3,3	1280	12,2	1598	11,2	668	15,3	10,5±2,5
10. (Шор×Т.т.47793)×Шор	744	4,0	1166	13,2	1036	8,2	1200	16,5	10,5±2,1
11. (Шор×Т.т.18105)×Шор	296	2,0	1460	8,0	1410	5,5	1018	12,7	7,1±2,2
12. (Шор×Т.т.38555)×Шор	628	3,5	1548	15,1	1450	10,3	1286	16,1	11,2±2,0
13. (I310×Т.т.47793)×I310	1140	3,6	1558	13,9	472	9,1	1560	11,8	9,6±2,2
14. (I310×Т.т.18105)×I310	610	1,6	1502	10,2	678	13,9	714	10,5	9,1±2,6
15. (I310×Т.т.38555)×I310	192	5,2	1658	11,5	1202	8,8	982	10,3	8,9±1,4
Среднее, %		3,4±0,3		12,1±0,6		8,1±0,8		12,6±0,7	9,1±0,6

Таблица 2

Влияние генотипического разнообразия и условий среды на результативность возвратного скрещивания гибридов F₁ T. durum × T. timopheevii

Источник варьирования	df	mS	Fф
Генотипы	14	11,61	3,31*
Условия	3	279,38	79,60*
Взаимодействие генотипы × условия	1	9,72	2,77
Случайное	41	3,51	

Примечание. df – число степеней свободы; mS – средний квадрат; Fф – фактическое значение F-критерия по фактору; * – достоверно при уровне P = 0,05.

Завязываемость зерен межвидовых гибридов определяется целым рядом сложных эмбриологических процессов: взаимодействием пыльцы и пыльцевых трубок с тканями пестика, оплодотворением, развитием гибридного зародыша и эндосперма. Разнообразие нарушений во время оплодотворения и эмбриогенеза и различная степень их выраженности свидетельствуют о специфике взаимодействия материнского и отцовского партнеров в различных условиях. Этим, по-видимому, и объясняется наблюдаемая вариабельность результатов беккрасса, демонстрирующая широкую норму реакции изученных гибридов.

Определение роли отдельных компонентов возвратного скрещивания в разнообразии полученных результатов позволяет выявить дополнительный фактор управления результативностью отдаленной гибридизации. В изученных нами беккросных комбинациях материнским родителем служили гибриды первого поколения T. durum x T. timopheevii, а отцовским – сорта твердой пшеницы. Так как генотипическое разнообразие комбинаций скрещивания оказало существенное влияние на успех первого беккрасса (табл. 2), то логично установить роль генотипов исходных родительских видов в более или менее успешном

получении зерен F_1BC_1 поколения. Комбинации от скрещивания одного и того же сорта твердой пшеницы в качестве исходного и рекуррентного родителя и разных форм *T. timopheevii* позволили установить роль генетических особенностей пшеницы Тимофеева в результативности первого беккросса. С этой целью 15 комбинаций были разделены на пять статистических комплексов (по количеству исходных сортов *T. durum*). В трех из пяти случаев (с участием сортов Алтайка, Оренбургская 2 и I 310100) варьирование результатов в зависимости от пшеницы Тимофеева оказалось статистически незначимым, в остальных случаях фактические значения F-критерия превышали табличные.

О влиянии генотипического разнообразия твердой пшеницы судили по результатам двухфакторного дисперсионного анализа для беккроссов, где исходными родителями служили разные сорта *T. durum* и одна и та же форма *T. timopheevii*. Установлено, что достоверное влияние генотипов отсутствует.

Таким образом, генотипы форм пшеницы Тимофеева, использованные для получения гибридов F_1 , играют большую роль в изменчивости результатов их возвратного скрещивания, чем разнообразие сортов *T. durum*. *T. timopheevii* – эндемичный, ныне не возделываемый вид Закавказья – не отличается морфологическим полиморфизмом; в мировой коллекции он представлен довольно ограниченно. В то же время *T. durum* – второй по распространению на земном шаре вид пшеницы. Огромный ареал вида с хорошо выраженными почвенно-климатическими

различиями обусловил его широкую экологическую дифференциацию. Кроме того, введенная в культуру несколько веков до нашей эры, твердая пшеница до настоящего времени подвергается интенсивной селекции, что, несомненно, способствовало созданию огромного генотипического разнообразия [10]. Тем не менее разнообразие сортов данного вида не оказало существенного влияния на изменчивость изучаемого признака. В данном случае имела значение полиморфность образцов по генетической системе, обеспечивающей репродуктивную изоляцию видов. Следовательно, можно предположить, что *T. timopheevii* более дифференцирована по системе несовместимости, чем твердая пшеница. Это согласуется с мнением о более широком полиморфизме по целому ряду признаков диких видов по сравнению с культурными [11].

Таким образом, генетическое разнообразие и условия среды оказывают существенное влияние на фертильность пыльцы и автофертильность гибридов первого поколения *T. durum* x *T. timopheevii*. Вследствие низкого среднего значения озерненности (не выше 0,6%) использование генотипической и модификационной изменчивости для повышения данного признака малоэффективно. Возвратное скрещивание увеличивает численность потомства на один-два порядка. Изменчивость первого беккросса определяется условиями среды и генотипическим разнообразием гибридов. При этом результат получения семян F_1BC_1 поколения в большей мере зависит от полиморфизма пшеницы Тимофеева. Доля вклада фактора «условия» в общую изменчивость признака максимальна.

Библиографический список

1. Рабинович С.В. Современные сорта пшеницы и их родословные. – Киев, 1972.
2. Коробейников Н.И., Янченко В.И. Основные направления и результаты селекции сельскохозяйственных культур в Алтайском селекцентре // Вестник ВОГиС. – 2005. – Т. 9, №3.
3. Наскидашвили П.П. Роль эндемичных видов в эволюции и селекции пшеницы // Роль отдаленной гибридизации в эволюции и селекции пшеницы : тез. докл. Всесоюз. совещ. – Тбилиси, 1985.
4. Anderson E. Introgressive Hybridization. – N.Y., 1949.
5. Козловская В.Ф., Григорьева Л.Л. Особенности реаллизации женских гамет F_1 межвидовых гибридов *Triticum durum* Desf. x *Triticum timopheevii* Zhuk // Гаметная и зиготная селекция растений : материалы респ. конф. 23 июня 1986 г. – Кишинев, 1987.
6. Хлебова Л.П. Межвидовая совместимость тетраплоидных пшениц *Triticum durum* Desf. и *Triticum timopheevii* Zhuk. // Известия Алт. ун-та. – 2009. – №3.
7. Лакин Г.Ф. Биометрия. – М., 1990.
8. Pandey H.N., Rao M.V. Role of temperature in restoration of fertility in *Triticum durum* x *Triticum timopheevii* hybrids // Pflanzenzucht. – 1983. – N1.
9. Козловская В.Ф., Мусалитин Г.М. Пути повышения эффективности интрогрессии генетического материала *Triticum timopheevii* Zhuk. в мягкую пшеницу на этапе выполнения первого беккросса // Генетика. – 1993. – Т. 29, №1.
10. Культурная флора СССР. Т. 1. Пшеница. – Л., 1979.
11. Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений и проблемы агросферы (теория и практика). – М., 2004.