

СЕЛЕКЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

На правах рукописи

МОЦНЫИ Иван Иванович

ПОЛУЧЕНИЕ И ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ
ГИБРИДОВ ТРИТИКАЛЕ С ТЕТРАПЛОИДНЫМИ ПШЕНИЦАМИ

03.00.15 - генетика

А в т о р е ф е р а т

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Одесса - 1993

ДВ 27.264

Работа выполнена в 1986-1992 гг. в отделе генетики и цитологии растений Селекционно-генетического института.

Научный руководитель - кандидат биологических наук, старший научный сотрудник СИМОНЕНКО В.К.

Официальные оппоненты:

- доктор биологических наук, профессор ТОЦКИЙ В.Н.;
- кандидат биологических наук КОСТАНДИ Г.В.

Ведущее учреждение - Украинский научно-исследовательский институт растениеводства, селекции и генетики им. В.Я. Юрєва.

Защита диссертации состоится "21" мая 1993 г. в 14⁰⁰ часов на заседании специализированного совета Д 020.00.01 в Селекционно-генетическом институте (270036, Одесса, 36, Овидиопольская дорога, 3).

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке института.

Автореферат разослан "20" апреля 1993 г.

Ученый секретарь
специализированного совета

И. Франк Станкевич А.А.

ЛНБ України ім.В.Стефаніка



00803315 (K)

ЛНБ ім. В. Стефаніка
АН України

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследований. Расширение генетического потенциала хозяйственно-ценных признаков культурных растений рода *Triticum* возможно за счет интрогрессии в их геномы чужеродной наследственной информации от отдаленных видов диких и культурных злаков, у которых важные для человека признаки выражены более ярко. В этой связи заслуживает внимания использование тритикале в качестве своеобразного "посредника" при передаче наследственных свойств ржи пшенице. Формообразовательный процесс, возникающий при гибридизации гекса- и октоплоидных тритикале с видами тетраплоидной пшеницы, в результате объединения в одном организме хромосом геномов трех видов приводит к появлению многочисленных новых вариантов твердой и мягкой пшеницы, нередко с комплексом хозяйственно-ценных признаков и свойств. В результате нарушений мейоза у гибридов возможно появление форм пшеницы с интрогрессией чужеродного генетического материала. Кроме того, уже во втором поколении можно выделить новые формы эуплоидных 28- и 42- хромосомных растений, которые будут существенно отличаться по генотипу от исходных форм благодаря свободной рекомбинации генов, принадлежащих к разным группам сцепления, и рекомбинации сцепленных генов в результате расщепления аллелей, гетерогенетической конъюгации и кроссинговера между гомологичными хромосомами геномов А' и В' твердой и содержащихся в тритикале АВ-геномов мягкой пшеницы.

Цель и задачи исследований. Целью исследований явилось выяснить возможность применения реципрокных скрещиваний гекса- и октоплоидных тритикале с тетраплоидными пшеницами для обогащения генофонда тритикале, интрогрессии генетического материала ржи в пшеницу, создания исходного материала для селекции тритикале, твердой и мягкой пшеницы, а также исследовать закономерности цитогенетических процессов у полученных гибридов.

В задачу исследований входило:

- определить генотипические особенности образования гибридных зерновок и зародышей в реципрокных скрещиваниях гекса- и октоплоидных тритикале с тетраплоидными пшеницами в зависимости от условий проведения гибридизации;

- выяснить взаимосвязь между жизнеспособностью гибридных зародышей в культуре *in vitro* и их линейными размерами в зависимости

от условий и направления скрещивания при получении гибридов;

- выявить характер наследования признаков гибридами первого поколения;

- выявить возможные механизмы интрогрессии чужеродного генетического материала в пшеницу;

- определить влияние возвратного скрещивания на завязываемость и жизнеспособность гибридных зерновок BC_1 , формообразовательный процесс в популяциях G_2 (F_2 и BC_1) и цитогенетическую структуру различных фенотипических групп растений.

Научная новизна и практическая значимость. В результате проведенных исследований установлены следующие положения, составляющие предмет защиты:

- частота образования и жизнеспособность гибридных зародышей и зерновок в реципрокных скрещиваниях гекса- и октоплоидных тритикале с тетраплоидными пшеницами зависят от направления скрещивания, условий проведения гибридизации и генотипических особенностей родительских форм;

- наследование морфологических и основных хозяйственно-биологических признаков гибридами первого поколения осуществляется по типу тритикале. Цитоплазматические различия оказывают влияние на проявление количественных признаков у реципрокных гибридов F_1 ;

- особенностью мейоза у гибридов генотипа состава AABBRR и A'BBDR, полученных от скрещивания тритикале с тетраплоидными пшеницами, является элиминация унивалентных хромосом R-генома, однако наряду с этим существуют цитогенетические механизмы, способствующие интрогрессии генетической информации ржи в пшеницу;

- широкий формообразовательный процесс у гибридов второго поколения (F_2 и BC_1) и числовые соотношения фенотипических групп в расщепляющихся гибридных популяциях обусловлены их цитогенетической структурой и зависят от способа получения G_2 (F_2 и BC_1).

Выделенные новые формы зуплоидных 28- и 42- хромосомных цитологически стабильных растений с 1989 года переданы в отдел селекции пшеницы и тритикале Селекционно-генетического института (акт от 22.09.1989 г.) и используются в селекционных программах по твердой пшенице и тритикале (справка № 21/37 от 09.04.1992 г.).

Апробация работы. Результаты исследований докладывались на III Всесоюзной конференции "Экологическая генетика растений и животных", 12-14 октября 1987 г., г. Кишинев; на Всесоюзной научной конференции "Частная генетика растений", 23-25 мая 1989 г., г.

Киев; на Всесоюзной конференции "Онтогенетика высших растений", 17-18 октября 1989 г., г. Кишинев; на Научной конференции молодых ученых ВСГИ "Методы интенсификации селекционного процесса", 2-4 апреля 1990 г., г. Одесса; на Всесоюзной конференции молодых ученых "Современные проблемы генетики и селекции сельскохозяйственных растений", 22-26 апреля 1991 г., г. Одесса; на IY Всесоюзной конференции "Экологическая генетика растений, животных, человека", 20-21 ноября 1991 г., г. Кишинев.

Объем и структура диссертации. Диссертация изложена на 218 страницах машинописного текста и состоит из введения, шести глав, выводов, практических рекомендаций, списка цитируемой литературы, включающего 493 наименования (из них 297 на иностранных языках). Диссертация содержит 27 рисунков, 33 таблицы и 7 стр. приложений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В качестве материала для исследований использовали 3 озимых гексаплоидных тритикале ТПГ 19/79 - первичного происхождения, Т 213/80 и АД 3/5 - вторичного происхождения; 2 озимых октоплоидных тритикале АД 825 и ТПО 1/80 (Максимов, 1982); 4 яровых гексаплоидных тритикале Navajoa, Leo "S" и-374 009, сложный гибрид и-357126, Welsh; 2 яровых октоплоидных тритикале C52L01 и T114L01; 4 озимые тетраплоидные пшеницы Коралл одесский, Черномор, Харьковская 1 (*T. durum*) и Новинка 3 (*T. turgidum*); 4 яровые твердые пшеницы W76D, Yavagos, Ластивка, Харьковская 46. Скрещивания проводили реципрокно: тритикале x пшеница - прямые, пшеница x тритикале - обратные комбинации. Гибридизацию проводили в естественных условиях и в оранжерее. Гибридные зародыши на 14-18 день после опыления выделяли из зерновок и высаживали на питательную среду Р-8 с добавкой 1 мг/л парааминобензойной кислоты (Лукьянюк, Игнатова, 1980). Гибридные растения F_1 выращивали в камерах фитострона.

Для цитологических исследований использовали временные давленные и постоянные препараты. Количество соматических хромосом подсчитывали в кончиках корешков после окраски по Фельгену (Паушева, 1980). Для изучения мейоза молодые колосья фиксировали по Е.Н. Newcomer (1953) и окрашивали ацетокармином. Дифференциальную окраску хромосом осуществляли по общепринятой методике (Бадаева, 1984). Анализ и фотографирование препаратов выполняли под световым микроскопом МБИ-11.

Для изучения степени доминирования количественных признаков и

для учета распределения растений по фенотипическим группам анализировали все гибридные растения по следующим признакам: высота растения, общая и продуктивная кустистость, длина главного колоса, число колосков и зерен в главном колосе, длина остей, длина и ширина колосковых чешуек. При статистической обработке данных проводили корреляционный, регрессионный и дисперсионный анализ, определяли критерии *t*-Стьюдента и Φ -Фишера (Рокицкий, 1973; Лакин, 1973).

ГИБРИДИЗАЦИЯ ТРИТИКАЛЕ С ТЕТРАПЛОИДНЫМИ ПШЕНИЦАМИ

Завязываемость гибридных семян и формирование гибридных зародышей F_1 . Целью наших исследований явилось изучение влияния направления скрещивания, уровня пloidности тритикале, вида пшеницы и сортовых особенностей скрещиваемых форм на завязываемость гибридных зерновок, частоту образования и жизнеспособность гибридных зародышей F_1 при гибридизации тритикале с тетраплоидными пшеницами. Результаты скрещиваний в 80 комбинациях показывают, что завязываемость зерен значительно выше в тех вариантах, где в качестве материнской формы использовалась пшеница (1,8-67,3 %), по сравнению с комбинациями, где материнской формой послужило тритикале (0,0-5,8 %). Аналогичные результаты получены рядом других исследователей (Егамбердиев, 1965; Писарев, Жилкина, 1967; Сьбева, 1981). По мнению авторов, реципрокные различия вызваны чизкой способностью пылцы пшеницы к прорастанию на рыльце пестика тритикале, что обусловлено влиянием ржаного генома; а в пыльниках тритикале образуется большое количество пылцы с сильной энергией прорастания.

При опылении цветков тритикале пылью тетраплоидной пшеницы завязываемость гибридных зерен не зависит от уровня пloidности материнской формы, но в обратных комбинациях при опылении пшеницы пылью гексаплоидных тритикале завязалось достоверно больше гибридных зерен (в среднем 34,3 %), чем при опылении пылью октоплоидных (в среднем 28,3 %). Последнее, очевидно, обусловлено влиянием высокого уровня пloidности клеток пылцы на ее оплодотворяющую способность. Пloidность материнских растений тритикале, по всей видимости, не оказывает существенного влияния на скрещиваемость. Использование сортов пшеницы Новинка 3 и Харьковская 1 (φ) существенно увеличило завязываемость гибридных семян, по сравнению с сортами Коралл и Черномор (18,3-58,8 % против 1,8-55,0 %), однако применение их в качестве опылителя не обнаружило достоверных различий между комбинациями. Очевидно, иммунные системы пестика

сортов Новинка 3 и Харьковская 1 ингибируют рост пыльцевых трубок тритикале в меньшей мере, чем сортов Коралл и Черномор.

Жизнеспособность гибридов первого поколения. При прорастивании гибридных зародышей F_1 в культуре *in vitro* установлена противоположная завязываемости зависимость этого признака от направления скрещивания, что в большинстве комбинаций нивелирует реципрокные различия по результату гибридизации - процентному выходу гибридов F_1 от числа опыленных цветков (в среднем от 0,1 до 0,9 %). В прямом скрещивании жизнеспособность зародышей (в среднем 29,0-66,7%) была существенно выше, чем в обратном (в среднем 1,0-17,2 %), что обусловлено соотношением геномных структур зародыша и эндосперма в реципрокных комбинациях. Однако, в некоторых обратных комбинациях, главным образом от скрещивания сортов Нсвинка 3, Черномор и Харьковская 1 с вторичным гексаплоидным тритикале Т 213/80, обнаружена относительно высокая постгамная совместимость (20,5-28,9 % жизнеспособных зародышей). Выход гибридов F_1 в этих комбинациях (2,1-5,0 %) достоверно выше, чем в реципрокных или в среднем по опыту.

При проведении гибридизации в оранжерее жизнеспособность полученных в обратных комбинациях гибридных зародышей достоверно превышала аналогичные показатели, полученные в поле (8,3 против 0,9 %). Видимо, оптимальная температура и повышенная влажность искусственного климата способствуют более стабильному протеканию процессов эмбриогенеза при отдаленных скрещиваниях.

Различающиеся по линейным размерам гибридные зародыши обладали неодинаковой жизнеспособностью. Зародыши меньше 0,5 мм оказались совершенно невсхожими. При увеличении размеров эмбрионов связь между признаками носит криволинейный характер и имеет вид параболы, параметры которой зависят от направления скрещивания. В прямом скрещивании максимальная жизнеспособность (83,3 %) обнаружена у зародышей, линейные размеры которых составляют 1,70-1,95 мм, а в обратных (15,4 %) - 1,10-1,25 мм соответственно. Дальнейшее увеличение размеров зародышей вело к снижению их жизнеспособности до 55,6 % в прямых комбинациях и до нуля в обратных.

НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ ГИБРИДАМИ ПЕРВОГО ПОКОЛЕНИЯ

Изучение наследования признаков показало, что, в общем, у гибридов F_1 основные хозяйственно ценные и морфологические признаки наследуются по типу тритикале. Промежуточное доминирование обнаружено только по некоторым признакам (продуктивная кустистость,

длина остей и др.) в отдельных комбинациях. Доминирует опушение стебля под колосом, члеников колосового стержня и наружных колосковых чешуек, красная окраска колоса, зерна и ушек влагалища флагового листа, наличие воскового налета на листьях и стебле зеленых растений. Аллоплазматические реципрокные гибриды F_1 различаются по ряду количественных признаков, что обусловлено влиянием цитоплазмы. Достоверное преимущество по высоте растений, общей и продуктивной кустистости, длине колоса и числу колосков в колосе имели гибриды с цитоплазмой мягкой пшеницы, полученные в прямом скрещивании, а по длине остей - содержащие цитоплазму *T. durum* и *T. turgidum* реципрокные гибриды, полученные в обратном скрещивании.

Гибриды проявили существенное снижение озерненности колоса по сравнению с родительскими формами, что обусловлено нарушениями мейоза и является закономерным для отдаленных гибридов. Применение возвратного скрещивания позволяет частично преодолеть стерильность гибридов F_1 (до 12,3-18,8 % завязавшихся зерновок BC_1 против 0,4-2,8 % от самоопыления). При этом использование в качестве рекуррентного родителя тетраплоидной пшеницы ведет к более высокой завязываемости и всхожести гибридных зерновок BC_1 , чем беккросс тритикале или самоопыление. Кроме того, жизнеспособность гибридных зерновок второго поколения зависит от материнской формы гибридов F_1 . Так, всхожесть гибридных зерновок F_2 , полученных от самоопыления гибридов F_1 - пшеница(4х) х тритикале(6х) превосходит всхожесть зерновок, полученных от самоопыления реципрокных гибридов - тритикале(6х) х пшеница(4х) (в среднем 54,4 против 29,9 %). Жизнеспособность гибридных зерновок BC_1 , полученных от возвратного скрещивания реципрокных гибридов F_1 с обеими родительскими формами, выше в том случае, если рекуррентным родителем выступает форма, послужившая опылителем при получении F_1 .

ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ ГИБРИДОВ

Поведение хромосом в мейозе у реципрокных гибридов F_1 тритикале с тетраплоидными пшеницами. Реципрокные гибриды, полученные при слиянии 21-хромосомной гаметы гексаплоидного тритикале с 14-хромосомной гаметой тетраплоидной пшеницы, в F_1 имеют 35 хромосом. У гибридов, полученных от скрещивания октоплоидных тритикале с *T. turgidum*, в соматических клетках содержится 42 хромосомы. Теоретически в метафазе I у пентаплоидных растений должны формироваться 14 бивалентов и 7 унивалентов, а у гексаплоидных - 14 бивалентов и

14 унивалентов. Однако результаты исследований показали существенное отклонение от ожидаемой формулы, как правило, в сторону уменьшения конъюгирующих пар, что, вероятно, вызвано взаимодействием контролируемых мейоз генетических систем пшеницы и ржи, которые объединены в одном генотипе. Размах варьирования количества хромосомных ассоциаций в комбинациях с гексаплоидными тритикале составил от $4^{\circ}27'$ до $16^{\circ}3'$, а в комбинациях с октоплоидными тритикале — от $10^{\circ}22'$ до $14^{\circ}14'$. Это привело к существенному снижению числа точек хромосомных ассоциаций на клетку, по сравнению с теоретически ожидаемым (табл. 1).

Таблица 1

Уровень конъюгации хромосом в метафазе I мейоза у гибридов F_1 тритикале с тетраплоидными пшеницами ($\bar{x} \pm tS\bar{x}$)

Гибридная комбинация	Изучено клеток, шт.	Среднее количество на клетку, шт.			
		унивалентов	бивалентов	мультивалентов	точек хромосомных ассоциаций
Комбинации с участием гексаплоидных тритикале					
Т 213/80 х Новинка 3	400	$8,0 \pm 0,2$	$13,4 \pm 0,1$	$0,05 \pm 0,02$	$24,1 \pm 0,3$
Новинка 3 х Т 213/80	400	$9,1 \pm 0,3$	$12,8 \pm 0,2$	$0,02 \pm 0,01$	$21,8 \pm 0,4$
Т 213/80 х Коралл	500	$7,0 \pm 0,2$	$13,8 \pm 0,1$	$0,09 \pm 0,04$	$24,9 \pm 0,3$
Коралл х Т 213/80	200	$8,3 \pm 0,5$	$13,3 \pm 0,3$	$0,03 \pm 0,03$	$25,0 \pm 0,6$
Т 213/80 х Черномор	240	$7,8 \pm 0,2$	$13,4 \pm 0,2$	$0,02 \pm 0,02$	$25,4 \pm 0,4$
Черномор х Т 213/80	240	$8,1 \pm 0,3$	$13,2 \pm 0,2$	$0,01 \pm 0,01$	$24,9 \pm 0,5$
АД 3/5 х Новинка 3	280	$11,4 \pm 0,4$	$11,5 \pm 0,2$	$0,03 \pm 0,02$	$19,2 \pm 0,4$
Новинка 3 х АД 3/5	300	$7,5 \pm 0,2$	$13,4 \pm 0,1$	$0,16 \pm 0,05$	$24,1 \pm 0,3$
Комбинации с участием октоплоидных тритикале					
АД 825 х Новинка 3	200	$15,9 \pm 0,5$	$12,9 \pm 0,3$	$0,11 \pm 0,05$	$23,8 \pm 0,6$
Новинка 3 х ТПО 1/80	200	$15,5 \pm 0,6$	$13,0 \pm 0,3$	$0,06 \pm 0,04$	$24,1 \pm 0,7$

В дальнейшем основным нарушением мейоза является элиминация унивалентов, что проявляется в отставании хромосом в анафазах I и

II (в 93,8-100,0 и 98,3-100,0 % МКП соответственно) и формировании микроядер на стадии диад и тетрад (в 84,4-98,6 и 98,7-100,0 % МКП соответственно) (табл. 2). Кроме того, наблюдались такие нарушения мейоза как образование мостов в анафазах I и II (до 0,8-0,9 % МКП), асинхронность деления (в 10,0-43,9 % МКП) и образование многополюсного веретена (в 0,0-3,5 % МКП) в анафазе II, формирование полиад (0,0-5,5 % МКП) и неправильных тетрад (0,0-3,5 % МКП). Однако, существуют и такие нарушения мейотического процесса, в результате которых унивалентные в метафазе I ржаные хромосомы, а также хромосомы D-генома (в комбинациях с октоплоидными тритикале) могут включаться в состав гамет. Так, в анафазе I до 82,9 % унивалентов не расщепляются на хроматиды, а с некоторым запозданием отходят к полюсам и, нередко, наравне с хромосомами, претерпевшими нормальную конъюгацию, включаются в ядра диад. В дальнейшем эти униваленты претерпевают эквационное деление в анафазе II и могут включаться в ядра тетрад.

Таблица 2

Частота формирования тетрад с микроядрами и полиад в результате мейоза у гибридов F_1 тритикале с тетраплоидными пшеницами

Гибридная комбинация	Исучено клеток, шт.	Число нормальных клеток, %	К-во микроядер на клетку, шт.	Число полиад, %
Комбинации с участием гексаплоидных тритикале				
T 213/80 x Новинка 3	959	0,2±0,1	8,4±0,1	1,1±0,3
Новинка 3 x T 213/80	1391	0,1±0,1	7,1±0,1	4,2±0,5
T 213/80 x Коралл	830	1,1±0,4	8,9±0,1	5,5±0,8
Коралл x T 213/80	136	0,7±0,7	6,5±0,5	2,2±1,3
T 213/80 x Черномор	414	0,0±0,2	7,6±0,2	1,7±0,6
Черномор x T 213/80	220	0,0±0,5	8,4±0,4	4,5±1,4
АД 3/5 x Новинка 3	132	0,0±0,7	7,8±0,6	1,5±1,1
Новинка 3 x АД 3/5	228	1,3±0,8	6,0±0,3	0,0±0,4
Комбинации с участием октоплоидных тритикале				
АД 825 x Новинка 3	211	0,0±0,5	8,1±0,4	1,4±0,4
Новинка 3 x ТПО 1/80	182	0,0±0,5	7,8±0,5	1,1±0,8

Характерным нарушением мейоза на стадиях анафазы I и II было неправильное деление (misdivision) унивалентов (соответственно в 3,8-37,6 и 2,0-9,2 % МКП). В результате этого события образуются телоцентрические хромосомы, а в случае объединения пшеничных телоцентриков с ржаными фрагментами (centric fussion) могут возникать пшенично-ржаные транслоцированные хромосомы, которые с относительно высокой стабильностью сохраняются в последующих поколениях (Lu-

kaszewski, Gustafson, 1983). Кроме того, 1,9-8,7 % отставших в анафазе II в результате замедленного деления ржаных хромосом являются не полностью разделяемыми на хроматиды и, в случае включения в ядра тетрад, входят в них в виде двух гомологов.

Изучение соматических хромосом у гибридов G_2 (F_2 и BC_1) тритикале с тетраплоидными пшеницами. Во втором поколении цитогенетическая структура гибридной популяции в значительной мере определялась способом получения гибридов G_2 (самоопыление или беккросс). Так, при самоопылении гибридов F_1 (AABBR), полученных при скрещивании гексаплоидных тритикале с тетраплоидными пшеницами, эуплоидные - 28 и 42-хромосомные растения составили соответственно 15,2 и 6,1 %, анеуплоидные - 60,6 %, миксоплоидные (28-36 хромосом) - 12,1 %. Кроме того, у 18,2 % растений в кариотипе содержались телоцентрические хромосомы (табл. 3). При беккроссировании пшеницей отмечена левосторонняя асимметрия в распределении растений по числам хромосом, которые варьировали от 28 до 36. Эуплоидные - 28-хромосомные растения составили 40,3 %, анеуплоидные 58,4 %, миксоплоидные - 1,3 %, а растения с телоцентриками - 9,1 %. В популяции гибридов BC_1 (F_1 x гексаплоидные тритикале) число хромосом колебалось от 32 до 42. Эуплоидные - 42-хромосомные растения составили 33,3 %, анеуплоидные - 50,0 %, а миксоплоидные - 16,7 %.

Таким образом, с помощью одного беккросса можно уже во втором поколении стабилизировать число хромосом на уровне одного из родителей и получить цитологически стабильные формы с определенным количеством генетических рекомбинаций. Анализ BC_1 показывает, что у гибридов F_1 (AABBR) в оплодотворении участвуют яйцеклетки с числом хромосом от 14 до 22, при чем 40,3 % из них имеют 14 хромосом. Очевидно, при передаче ржаных хромосом через женские гаметы, как правило, происходит их элиминация. Стабилизация кариотипов гибридов BC_1 (F_1 x пшеница) идет на тетраплоидном уровне. В то же время анализ гибридов F_2 , полученных от самоопыления F_1 , показывает возможность передачи полного комплекта ржаных хромосом через пыльцу.

Изучение гибридов G_2 с помощью дифференциальной окраски хромосом показало большое разнообразие кариотипов. Среди 6 гибридов F_2 , полученных от самоопыления F_1 , обнаружено одно 42-хромосомное растение, несущее все хромосомы ржи, два 28-хромосомных растения, не содержащих ни одной ржаной хромосомы, одно 39-хромосомное растение - нулли 1R моно 4R и два 40-хромосомных растения - нуллисомик по 5R хромосоме и моносомик по 2R и 4R хромосомам (табл. 4).

Таблица 3

Распределение растений по числам хромосом в популяциях гибридов G_2 ,
полученных от скрещивания гексаплоидных тритикале с тетраплоидными пшеницами

Изучено растений	Обнаружено с числом хромосом																		
	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	48	50	МП*	ТЦ*
	F_2 (F_1 x самоопыление)																		
33	5				2	1	1	2	3	3	3	1	2	2	2	1	1	4	6
Σ , %		21,2						30,3					30,3			6,1		12,1	18,2
	BC_1 (F_1 x пшеница)																		
77	31	11	7	14	6	3	1	2	1									1	7
Σ , %		89,6						9,1										1,3	9,1
	BC_1 (F_1 x тритикале)																		
6					1				1			1		2				1	
Σ , %			16,7					16,7				50,0						16,7	

*) МП - количество миксоплоидных растений ; ТЦ - количество растений с телоцентриками. Этот класс является условным, так как растения с телоцентриками вошли в соответствующие хромосомные классы

Состав кариотипов гибридов F_2 и BC_1 , полученных от скрещивания гексаплоидных тритикале с тетраплоидными пшеницами

№ растения	Число хромосом	Наименование хромосом ржи						
		1R	2R	3R	4R	5R	6R	7R
F_1 x самоопыление								
19	40	Ди	Ди	Ди	Ди	-	Ди	Ди
39	42	Ди	Ди	Ди	Ди	Ди	Ди	Ди
82	40	Ди	Моно	Ди	Моно	Ди	Ди	Ди
124	28	-	-	-	-	-	-	-
133	28	-	-	-	-	-	-	-
310	39	-	Ди	Ди	Моно	Ди	Ди	Ди
F_1 x тритикале								
84	42	Ди	Ди	Ди	Ди	Ди	Ди	Ди
247	41	Ди	Моно	Ди	Ди	Ди	Ди	Ди
328	42	Ди	Ди	Ди	Ди	Ди	Ди	Ди
F_1 x пшеница								
61	28	-	-	-	-	-	-	-
62	29	-	-	-	-	Моно	-	-
86	29	-	-	-	-	Моно	-	-
88	31	Моно	-	-	-	-	Моно	Моно
90	28	-	-	-	-	-	-	-
91	28	-	-	-	-	-	-	-
111	29	Моно	-	-	-	-	-	-
115	29	-	-	-	-	-	Моно	-
218	32	Моно	-	-	Моно	Моно	-	Моно
223	30	-	-	-	Моно	Моно	-	МтS
233	31	Моно	-	-	Моно	МтS	-	-
322	34	-	Моно	Моно	Моно	Моно	Моно	Моно
323	32	-	-	-	Моно	Моно	Ди	-
325	30	Моно	Моно	-	-	-	-	-

Моно = моносомик; Ди = дисомик; Мт = монотелосомик; S = короткое плечо хромосомы

Из трех изученных гибридов BC_1 (F_1 x тритикале) два растения были 42-хромосомными тритикале с полным набором хромосом ржи. Одно 41-хромосомное растение оказалось моносомиком по 2R хромосоме. Из 14 растений BC_1 , полученных путем возвратного скрещивания с пшеницей, три оказались 28-хромосомными без ржаных хромосом, а среди оставшихся 11 отмечено 10 типов сочетаний ржаных хромосом (табл. 4). Кроме того, отмечено одно растение, содержащее хромосому 6R в дисомно дополненном состоянии, что, очевидно, является результатом нерасхождения в анафазе II. Таким образом, частота встречаемости растений с двумя ржаными гомологами, возникшими в результате нерасхождения на хроматиды в AII отставших ржаных унивалентов сос-

твляет 7,1 %. У двух растений обнаружены телоцентрики по $7R_S$ и $5R_S$ хромосомам.

В общей сложности наиболее часто во втором поколении встречались хромосомы $6R$ (57,6 %), $5R$ (54,3 %) и $7R$ (54,5 %), а наиболее редко хромосома $2R$ (42,4 %). Это соответствует данным A. Bernardo et al. (1988с), наблюдавшим высокую частоту встречаемости хромосомы $7R$ (56,2 %), и данным J.P. Gustafson, M.D. Bennett (1976), отметившим низкую способность ржаной хромосомы $2R$ передаваться в последующие поколения отдаленных гибридов тритикале с пшеницей.

ФОРМООБРАЗОВАТЕЛЬНЫЙ ПРОЦЕСС В ГИБРИДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ F_2 , BC_1 И ПОСЛЕДУЮЩИХ ПОКОЛЕНИЯХ ГИБРИДОВ ТРИТИКАЛЕ С ТЕТРАПЛОИДНЫМИ ПШЕНИЦАМИ

Изучение формообразовательного процесса проведено на 31 гибридной комбинации F_2 . Поскольку достоверных различий между комбинациями по соотношению морфотипов при формообразовании не обнаружено, данные были сгруппированы в зависимости от способа получения второго поколения (самоопыление F_1 или беккросс), который оказывает существенное влияние на формообразовательный процесс. Так, при самоопылении гибридов F_1 , полученных при скрещивании гексаплоидных тритикале с тетраплоидными пшеницами, 9,8 % растений F_2 оказались типа твердой пшеницы, 24,4 % - типа гексаплоидных тритикале и 65,8 % - промежуточного типа. В популяциях гибридов F_2 - октоплоидные тритикале х тетраплоидная пшеница - преобладали растения промежуточного типа (93,3 %) и только 6,7 % гибридов оказались типа тетраплоидной пшеницы. При беккроссировании пшеницей в комбинациях с участием гексаплоидных тритикале отмечена левосторонняя асимметрия в распределении растений по числам хромосом (табл. 3), что привело к появлению более высокого, по сравнению с F_2 количества гибридов PC_1 типа твердой пшеницы - 53,9 %, остальные 46,1 % растений были промежуточного типа. В комбинациях с участием октоплоидных тритикале - 40,0 % гибридов BC_1 оказались типа тетраплоидной пшеницы и 60,0 % были промежуточного типа. Большинство (85,7 %) выживших растений BC_1 (F_1 х тритикале) были отнесены к типу тритикале.

Кроме того, в некоторых комбинациях (например, Т 213/80 х Коралл, Т 213/80 х Новинка 3, АД 325 х Коралл) в F_2 и последующих поколениях гибридов наблюдался бурный выходящий за рамки родительских видов формообразовательный процесс с широким спектром новообразований. В популяциях гибридных растений третьего поколения об-

наружены эуплоидные 42 и 28-хромосомные формы с признаками видов *T. compactum* и *T. dicossum*. В других комбинациях (например, Т 213/80 x Черномор, АД 3/5 x Харьковская 1 и др.) такого разнообразия получено не было, эуплоидные растения одного уровня плоидности были относительно однородны. Таким образом, размах изменчивости при формообразовании в значительной мере зависит от подбора исходных пар.

ВЫВОДЫ

1. Генетическая совместимость тритикале с тетраплоидными пшеницами зависит от направления скрещивания, генотипических особенностей родительских форм и условий гибридизации. В прямом скрещивании (тритикале x пшеница) несовместимость проявляется в прогамной фазе, а в обратном (пшеница x тритикале) - в постгамной. Впервые выделены в условиях *in vitro* обратные комбинации с относительно высокой постгамной совместимостью. В обратных комбинациях контролируемые условия искусственного климата благоприятны для развития и дифференциации гибридных зародышей F_1 .

2. Зависимость жизнеспособности гибридных зародышей в культуре *in vitro* от их линейных размеров носит параболический характер. При этом зародыши меньше 0,5 мм не прорастают на питательной среде.

3. У реципрокных гибридов F_1 тритикале с тетраплоидными пшеницами основные морфологические признаки наследуются по типу тритикале. Доминирует опущение стебля под колосом, члеников колосового стержня и наружных колосковых чешуек, красная окраска колоса, зерна и ушек влагалища флагового листа. Аллоплазматические реципрокные гибриды различаются по ряду количественных признаков, что обусловлено влиянием цитоплазмы. Достоверное преимущество по высоте растений, общей и продуктивной кустистости, длине колоса и числу колосков в колосе имеют гибриды с цитоплазмой мягкой пшеницы, а по длине остей - гибриды с цитоплазмой твердой пшеницы.

4. Нарушение конъюгации хромосом в метафазе I приводит к различным аномалиям на последующих фазах мейоза, которые выражаются в отставании унивалентов и образовании мостов в анафазах I и II, асинхронности деления и образовании трехполюсных веретен в анафазе II, наличии микроядер в диадах и тетрадах, а также в формировании полиад. Наряду с элиминацией унивалентных хромосом R-генома ржи существуют механизмы, направленные на сохранение чужеродных хромо-

соч и передачу их последующим поколениям. Это: (1) редукционное деление унивалентов в анафазе I с последующим расщеплением их на хроматиды и включением в ядра тетрад; (2) неправильное деление унивалентов в анафазах I и II с сохранением чужеродного генетического материала в виде фрагментов и транслоцированных хромосом; (3) нерасхождение в анафазе II нерасщепленных унивалентов с последующим включением их в ядра тетрад.

5. У гибридов F_1 от скрещивания гексаплоидных тритикале с тетраплоидной пшеницей в оплодотворении участвуют яйцеклетки с количеством хромосом от 14 до 22, причем до половины клеток имеют 14 хромосом, что свидетельствует о высокой степени элиминации хромосом R-генома ржи при передаче их через женские гаметы и стабилизации гибридных популяций BC_1 на тетраплоидном уровне. Анализ потомства F_2 , полученного от самоопыления, свидетельствует о предпочтительной передаче ржаных хромосом через пыльцу.

6. Жизнеспособность гибридных зерновок F_2 , полученных от самоопыления гибридов F_1 - пшеница(4х) х тритикале(6х) превосходит жизнеспособность зерновок, полученных от самоопыления реципрокных гибридов - тритикале(6х) х пшеница(4х). Жизнеспособность гибридных зерновок BC_1 , полученных от возвратного скрещивания реципрокных гибридов F_1 с обеими родительскими формами, выше в том случае, если рекуррентным родителем выступает форма, послужившая опылителем при получении F_1 . Использование в качестве рекуррентного родителя тетраплоидной пшеницы ведет к более высокой завязываемости и жизнеспособности гибридных зерновок BC_1 , по сравнению с самоопылением или беккроссом тритикале.

7. Формообразовательный процесс у реципрокных гибридов F_2 и BC_1 тритикале с тетраплоидными пшеницами зависит от выбора вида рекуррентного родителя и подбора пар при скрещивании и проявляется по основным хозяйственно важным признакам и свойствам, что создает хорошую генетическую основу для проведения индивидуального отбора.

ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

1. В реципрокных скрещиваниях тритикале с тетраплоидными пшеницами следует применять тритикале в качестве материнской формы, а пшеницу опылителем. Для повышения выхода гибридов F_1 в обратных комбинациях (пшеница х тритикале) гибридизацию необходимо проводить в условиях искусственного климата.

2. При использовании эмбриокультуры для выращивания гибридных зародышей F_1 размером больше 1,85 мм в прямых комбинациях и 1,50 мм в обратных следует в зависимости от степени их дифференциации использовать разные питательные среды. Зародыши размером меньше 0,5 мм не имеет смысла выращивать *in vitro*.

3. Для увеличения возможностей хромосомной инженерии следует использовать в скрещиваниях с твердой пшеницей вторичные R/D-замещенные гексаплоидные тритикале. Это ведет к увеличению гибридного потомства F_1 при скрещивании и к увеличению числа пшеничных унивалентов в метафазе I, что способствует получению пшенично-ржаных замещенных и транслоцированных форм тетраплоидной пшеницы.

4. Для ускорения стабилизации гибридного потомства на 28 и 42 хромосомном уровне и повышения фертильности гибридов F_1 целесообразно проводить возвратные скрещивания гибридов F_1 с обеими родительскими формами. При этом беккросс тритикале лучше проводить с гибридами, полученными в обратных скрещиваниях (♀-пшеница).

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ.

1. Симоненко В.К., Мощный И.И., Максимов Н.Г., Лукьянюк С.Ф. Скрещиваемость тритикале разного уровня пloidности с тетраплоидными пшеницами при использовании эмбриокультуры // Экологическая генетика растений и животных: Тез. докл. III Всесоюз. конференц. 12-14 окт. 1987 г. - Кишинев: Штиинца, 1987. - С. 220-221.

2. Симоненко В.К., Мощный И.И., Лукьянюк С.Ф. Реципрокные скрещивания тритикале разного уровня пloidности с тетраплоидными пшеницами // Научн.-техн. бъл. ВСГИ. - 1988. - Т. 70, № 4. - С. 5-10.

3. Симоненко В.К., Мощный И.И., Лукьянюк С.Ф. Скрещиваемость гексаплоидных и октоплоидных тритикале с *T. durum* Desf. и жизнеспособность гибридов первого поколения // Научн.-техн. бъл. ВСГИ. - 1989. - Т. 71, № 1. - С. 26-30.

4. Симоненко В.К., Мощный И.И., Лукьянюк С.Ф. Реципрокные различия в формировании и жизнеспособности гибридных зародышей F_1 при скрещивании яровых форм тритикале с твердой пшеницей (*T. durum* Desf.) // Научн.-техн. бъл. ВСГИ. - 1989. - Т. 73, № 3. - С. 19-24.

5. Симоненко В.К., Мощный И.И. Динамика числа хромосом в потомстве G_2 от скрещивания гексаплоидных тритикале с тетраплоидными

пшеницами // Частная генетика растений: Тез. докл. конференц. 23-25 мая 1989 г. Т. 2. - Киев, 1989. - С. 74.

6. Симоненко В.К., Мощный И.И. Влияние единичного беккрасса на завязываемость и всхожесть зерен G_2 гибридов гексаплоидных тритикале с тетраплоидными пшеницами // Онтогенетика высших растений: Тез. докл. Всесоюзн. конференц. 17-18 октября 1989 г. - Кишинев: Штиинца, 1989. - С. 63.

7. Мощный И.И. Формообразовательный процесс при гибридизации яровых форм тритикале с *Triticum durum* Desf // Экологические вопросы рационального природопользования: Тез. докл. 8-й конференц. мол. ученых-биол. - Рига, 1989. - С. 118-119.

8. Мощный И.И. Формообразовательный процесс у озимых гибридов G_2 от скрещивания тритикале с тетраплоидными пшеницами // Методы интенсификации селекционного процесса: Сб. научн. трудов. - Одесса: ВСГИ, 1990. - С. 37-38.

9. Мощный И.И. Развитие и жизнеспособность в культуре *in vitro* гибридных зародышей F_1 при гибридизации озимых тритикале с тетраплоидными пшеницами // Тез. докл. IV Всесоюзн. конференц. мол. ученых по физиологии растительной клетки. - М., 1990. - С. 14.

10. Мощный И.И. Влияние размеров гибридных зародышей F_1 на их жизнеспособность при гибридизации тритикале с тетраплоидными пшеницами // Современные проблемы генетики и селекции сельскохозяйственных растений: Тез. докл. Всесоюзн. конференц. мол. ученых. 22-26 апреля 1991 г. - Одесса: ВСГИ, 1991. - С. 33-35.

11. Симоненко В.К., Мощный И.И. Повышение совместимости исходных форм в условиях искусственного климата при гибридизации гексаплоидных тритикале с *Triticum durum* Desf. // Экологическая генетика растений, животных, человека: Тез. докл. IV Всесоюзн. конференц. 20-21 ноября 1991 г. - Кишинев: Штиинца, 1991. - С. 335-336.

12. Симоненко В.К., Мощный И.И., Лукьянюк С.Ф. Влияние размеров зародышей F_1 на их жизнеспособность *in vitro* у реципрокных гибридов (тритикале x 4х пшеница) // Генетико-физиологические основы селекции озимой мягкой пшеницы: Сб. научн. трудов. - Одесса: ВСГИ, 1991. - С. 40-46.

Мощный

Библиографический указатель
И.И. Мощный

Подп. к печати 29.03.93г. Формат 60x84 1/16.
Объем 0,7уч. изд. л. I, Оп. л. Заказ № 582. Тираж 100 экз.
Гортипография Одесского управления по печати, цех №3.
Ленина 49.

AB 27.26
AB 27.264