

**ГЕНЕТИЧЕСКИЕ И СЕЛЕКЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ
ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ОЗИМЫХ ГЕКСАПЛОИДНЫХ ТРИТИКАЛЕ
В СЕЛЕКЦИИ ОЗИМОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ**

Н.А. Литвиненко, Н.Г. Максимов
Селекционно-генетический институт – Национальный центр
семеноведения и сортоизучения

Обобщены результаты многолетней работы по использованию озимых гексаплоидных тритикале в селекции озимой мягкой пшеницы. Обсуждаются вопросы половой совместимости в реципрокных скрещиваниях, особенности формообразовательного процесса в гибридных популяциях второго и более старших поколений. Путем использования так называемого тритикального «мостика» показана возможность передачи генетической информации ржи в геном мягкой пшеницы.

Показана эффективность использования константных линий мягкой пшеницы, полученных от скрещивания гексаплоидных тритикале с мягкой пшеницей, в качестве нового исходного материала в рекомбинационной селекции для создания сортов озимой мягкой пшеницы, более выносливых к неблагоприятным почвенно-климатическим условиям.

Селекция, мягкая пшеница, озимые гексаплоидные тритикале, гибридизация, расщепление, интрогрессия

Отдаленная гибридизация сыграла важную роль как в эволюции всего растительного мира, так и в селекции, в плане обогащения отдельных видов и даже родов донорами новых хозяйственно-ценных признаков и свойств.

Вместе с тем в практической селекции более широкое применение имеет внутривидовая гибридизация, которая сопровождается нормальной скрещиваемостью, высокой продуктивностью гибридов первого поколения и более быстрой стабилизацией гибридных популяций. Отдаленная гибридизация имеет такие отрицательные факторы: низкий уровень половой совместимости при реципрокных скрещиваниях; низкую жизнеспособность гибридных зерновок, низкую продуктивность или полную стерильность гибридов первого поколения; значительные нарушения в процес-

се микро - и макроспорогенеза, что приводит к длительному процессу стабилизации гибридных популяций. Вместе с тем, отдаленная гибридизация имеет и целый ряд положительных явлений, которые позволяют обогащать или передавать хозяйственно-ценные признаки от близкородственных видов или диких сородичей путем интрогрессии к филогенетически близким видам, например, озимой мягкой пшенице.

В научной литературе давно обсуждаются возможности объединения в одном генотипе таких хозяйственно-ценных признаков ржи (*Secale cereale L.*) как высокая морозо-зимостойкость, способность произрастать и давать стабильные урожаи на бедных почвах с такими положительными признаками озимой мягкой пшеницы, как высокая потенциальная урожайность и хорошее качество зерна.

Перенос генетического материала ржи в пшеницу возможен двумя путями. Первый путь - это скрещивание мягкой пшеницы с рожью посевной и беккроссирование стерильных пшенично-ржаных гибридов первого поколения пыльцой различных сортов озимой мягкой пшеницы. Использование пшенично-ржаных гибридов в рекомбинационной селекции достаточно обстоятельно апробировано исследователями разных стран. Следует отметить, что наиболее детально исследована селекционная значимость пшенично-ржаных гибридов на Саратовской селекционной станции [1-3]. Исследователи Г.К. Мейстер и Н.Г. Мейстер на обширном селекционном материале показали возможности формообразовательного процесса в гибридных популяциях, полученных в результате опыления пшенично-ржаных гибридов первого поколения пыльцой пшеницы. Показано, что расщепление в пшенично-ржаных гибридах идет в сторону преобладания растений пшеничного типа и уже во второй генерации их насчитывается до 60 %. Среди выщепенцев выделены биотипы, превышающие родительские сорта по морозостойкости и скороспелости, со стекловидным зерном более высокого качества. По мнению выше указанных авторов, разнообразие форм в потомствах пшенично-ржаных гибридов зависит от степени включения в геном пшеницы отдельных хромосом ржи или участков хромосом, т.е. в результате интрогрессии.

С развитием цитологических и биохимических исследований многими авторами была идентифицирована пшенично-ржаная транслокация 1BL/1RS, которая обнаружена у форм и сортов мягкой пшеницы, полученных от скрещивания мягкой пшеницы с рожью посевной [4-6]. Это такие генотипы как Нойцухт, Рибезель, Зальцмюнде 14/14, Гамлет, Зобра. Генотипы пшеницы с такой транслокацией обладали целым рядом хозяйственно-важных признаков и использовались вторично в селекционных программах.

В частности, транслокация 1BL/1RS была перенесена П.П. Лукьяненко в сорта с высоким потенциалом продуктивности: Аврора, Кавказ, Безостая 2, Предгорная-2. Другая пшенично-ржаная транслокация 1AL/1RS от яровой мягкой пшеницы Amigo трансформирована в озимый генофонд и создан ряд новых сортов с этой транслокацией, которая обеспечивает устойчивость к бурой ржавчине (Lr 24), стеблевой ржавчине (Sr 24), мучнистой росе (Pm 17) [20]. На основании анализа литературы можно отметить, что гибридизация ржи посевной с сортами озимой мягкой пшеницы в результате интрогрессии позволяет передавать часть генетического материала от ржи к пшенице, такие формы являются донорами отдельных хозяйственно-ценных признаков и представляют интерес для дальнейшей рекомбинационной селекции.

Вторым путем переноса генетического материала от ржи в геном озимой мягкой пшеницы является гибридизация гексаплоидных и октаплоидных пшенично-ржаных амфидиплоидов (тритикале) с озимой мягкой пшеницей. Этот путь, на наш взгляд, может быть более эффективным, поскольку хромосомы ржи и пшеницы уже на протяжении нескольких десятков поколений находятся в одном ядре, прошли определенный этап адаптации и цитогенетической перестройки. Поэтому вероятность межхромосомных перестроек типа транслокаций и кроссинговера между хромосомами пшеницы и ржи могут быть чаще, то есть тритикале служат своеобразным «мостиком» для передачи признаков от ржи к пшенице.

В данном сообщении обобщаются результаты многолетней работы по вопросам гибридизации озимых гексаплоидных тритикале с сортами озимой мягкой пшеницы, начиная с уровня половой совместимости в реципрокных скрещиваниях, особенностей формообразовательного процесса и получения константных генотипов пшеницы.

Исходным материалом для проведения исследований послужили озимые гексаплоидные тритикале различного происхождения, а также сорта и формы озимой мягкой пшеницы из различных эколого-географических групп [7]. Кастрированные цветки опыляли краснодарским способом. Реципрокные скрещивания проводили по схеме: тритикале / пшеница (прямые) и пшеница / тритикале (обратные). Скрещиваемость определяли по количеству завязавшихся зерен, выраженное в процентах от числа опыленных цветков, а уровень половой совместимости по выполненности и жизнеспособности гибридных зерновок, выраженное в процентах от общего количества высеванных семян. Гибридные зерновки F_1 высевали осенью по черному пару рядом с родительскими видами. Растения гибридных популяций F_2 анализировали по морфологическим признакам и элементам продуктивности в

сравнении с исходными родительскими сортами. Продуктивность константных линий изучали по типу конкурсного испытания, на делянках 10 м² в четырехкратной повторности. Экспериментальные данные обрабатывали методом дисперсионного анализа. Степень поражения болезнями определяли в полевых условиях: мучнистой росой через 5-7 дней, бурой ржавчиной через 10-12 дней после колошения.

Гибридизация гексаплоидных тритикале с сортами мягкой пшеницы относится к разряду отдаленной, хотя скрещиваемые виды имеют одинаковое число хромосом ($2n = 6x = 42$), однако, они различаются по генетическому родству моногеномов, входящих в их полигеномы. Геномная формула гексаплоидных тритикале - AABBRR, а мягкой пшеницы - AABBDD. На основании многолетних экспериментальных данных установлено, что используемые в скрещивании генотипы тритикале существенно различаются по способности образовывать гибридные зерновки при опылении их пыльцой одного и того же сорта озимой мягкой пшеницы, что свидетельствует об их генотипических особенностях. Совместимость тритикале с мягкой пшеницей также зависит от этих особенностей сортов пшеницы, используемых в скрещиваниях. Об этом свидетельствуют достоверные различия в образовании гибридных зерновок при прямых и обратных скрещиваниях. В среднем за три года завязываемость семян в комбинациях тритикале / пшеница по 18 комбинациям скрещиваний составила 32,4 % с колебаниями от 17,2 до 43,8 %, а в обратных скрещиваниях в 2,5 раза больше чем в прямых и составила в среднем 69,0 % с колебаниями по комбинациям от 45,1 % до 81,0 %. Однако, что касается их жизнеспособности, отмечена обратная закономерность, а именно: в комбинациях пшеница / тритикале, во всех без исключения вариантах скрещиваний не получено гибридных растений, а в комбинациях тритикале / пшеница она составила в среднем 67,0 – 79,0 %. Приведенные результаты свидетельствуют о том, что на выполненность и жизнеспособность гибридных зерновок при отдаленных скрещиваниях существенно влияет выбор материнского растения. На растениях мягкой пшеницы гибридные зерновки формируются очень щуплые, состоящие в основном из покровных тканей, почти без эндосперма и часто без зародыша, с массой 1000 зерен до 6,0 г. Такие зерновки практически не жизнеспособны при обычных условиях выращивания. Для получения гибридных растений в комбинациях пшеница / тритикале необходимо использовать эмбриокультуру *in vitro*. В практической селекции для получения гибридных растений необходимо тритикале использовать в качестве материнского вида, а опылителем пшеницу. В таких скрещиваниях зерновки формируются относительно выполненными, с массой 1000 зе-

рен до 22,5г и полевой всхожестью до 86,6 %. На основании приведенных данных можно заключить, что жизнеспособность гибридных зерновок в реципрокных скрещиваниях зависит от вида материнского растения. Такая закономерность объясняется влиянием материнской цитоплазмы и геномным составом эндосперма гибридных зерновок. Цитоплазма каждого вида имеет свою биохимическую и цитогенетическую структуру, присущую только для данного вида. У злаковых растений эндосперм триплоидный, возникающий в результате слияния двух полярных ядер зародышевого мешка материнского вида со спермием пыльцевого зерна отцовского вида, а диплоидный зародыш образуется от слияния яйцеклетки со спермием. Следовательно, у изучаемых нами реципрокных гибридов геномная конституция зародыша всегда одинакова, а у эндосперма качественно различна. Так в результате двойного оплодотворения в гибридных зерновках мягкая пшеница / тритикале объединяются диплоидные полигеномы мягкой пшеницы AABVDD с гаплоидным геномом тритикале геномного состава ABR. В итоге геномная формула гибридного эндосперма в обратных комбинациях скрещивания пшеница x тритикале будет иметь формулу AAABVVDDDR. В комбинациях тритикале / пшеница эндосперм образуется от слияния диплоидного полярного ядра тритикале (AABVRR) с гаплоидным спермием пшеницы AVD и геномная конституция такого эндосперма имеет формулу AAABVVRRRD. Вероятно, гаплоидное состояние генома R ржи в эндосперме гибридных зерновок, полученных при использовании мягкой пшеницы в качестве материнского вида, приводит к различного рода аномалиям в процессе эндоспермогенеза и в итоге он формируется щуплым и практически нежизнеспособным.

Гибридные растения F₁ от скрещивания тритикале / пшеница однотипны по морфологическим признакам колоса и общему габитусу растения и занимают промежуточное положение между родительскими видами. Доминируют в F₁ такие признаки, как безостость колоса при скрещивании остистых форм с безостыми, опушение стебля под колосом и устойчивость к поражению мучнистой росой и бурой ржавчиной (табл. 1).

Как следует из данных таблицы, родительские формы тритикале и гибриды иммунны, либо очень высокоустойчивы (балл 8-9) к поражению мучнистой росой. Большинство сортов мягкой пшеницы по интенсивности поражения имели 5-6 баллов. По степени поражения бурой ржавчиной наблюдалась аналогичная закономерность, однако, учитывая многолетние наблюдения, установлено, что гибриды, полученные от скрещивания тритикале с

Таблица 1.

Интенсивность поражения гибридов F₁ гексаплоидных
 тритикале с озимой мягкой пшеницей и их родительских форм
 мучнистой росой и бурой ржавчиной (1999-2000 гг.)

Родительская форма, гибрид	Мучнистая роса, балл		Бурая ржавчина, балл	
	1999г.	2000г.	1999г.	2000г.
Зенит одесский	9	9	9	9
F ₁ Зенит од. / Украинка од.	9	-	8	-
Украинка одесская	5	-	6	-
F ₁ Зенит од. / Федоровка	9	-	9	-
Федоровка	5	5	5	6
Талисман	9	9	9	9
F ₁ Талисман / Знахидка од.	9	9	9	9
Знахидка одесская	5	5	6	6
F ₁ Талисман / Федоровка	9	9	8	9
F ₁ Талисман / Фантазия од.	-	9	-	9
F ₁ Талисман / Никония	-	9	-	9
Фантазия одесская	-	6	-	7
Никония	-	6	-	7
Т 943/94	9	9	9	9
F ₁ Т 943/94 / Знахидка од.	-	9	-	9
F ₁ Т 943/94 / Федоровка	8	-	9	-
F ₁ Т 943/94 / Фантазия од.	-	9	-	9
F ₁ Т 943/94 / Украинка од.	8	-	9	-
Т 538/95	9	9	8	9
F ₁ Т 538/95 / Знахидка од.	9	9	9	9
F ₁ Т 538/95 / Федоровка	8	8	8	8
F ₁ Т 538/95 / Фантазия од.	-	9	-	9
F ₁ Т 538/95 / Украинка од.	-	8	-	9
Т 635/98	9	9	9	9
F ₁ Т 635/98 / Федоровка	-	8	-	9
F ₁ Т 635/98 / Фантазия од.	-	9	-	9
F ₁ Т 635/98 / Прима од.	-	8	-	8
Прима одесская	-	6	-	7
F ₁ Т 635/98 / Виктория од.	-	9	-	9
Виктория одесская	-	5	-	5

восприимчивыми сортами мягкой пшеницы в эпифитотийные годы, по интенсивности поражения занимают промежуточное положение между родительскими видами, а в годы со слабым поражением уклоняются в сторону к более устойчивому родительскому виду тритикале.

Аналогичные результаты по интенсивности поражения растений при отдаленных скрещиваниях отмечали в своих работах и другие исследователи [9-14]. Они отмечают, что устойчивость в первом поколении доминирует только в тех случаях, когда один из родительских видов обладает высокой степенью устойчивости. На основании наших многолетних исследований установлено, что индивидуальный отбор растений, устойчивых к мучнистой росе и бурой ржавчине, следует проводить среди тех гибридных популяций, у которых в первом поколении доминировала устойчивость.

Продуктивность гибридных растений F_1 значительно уступает родительским видам. Среднее число зерен в колосе у родительских сортов пшеницы составляет 43,9-48,0, у тритикале - 44,4-57,8, а у гибридов - 4,5-9,3. Пониженную плодовитость гибридов можно объяснить отсутствием генетического родства между первичными геномами DD мягкой пшеницы и RR тритикале. Хромосомы этих геномов не вступают в гомологичную конъюгацию, не образуют бивалентов, а остаются в унивалентном состоянии, которые, как известно, беспорядочно распределяются между полюсами, вызывая различного рода аномалии в образовании гамет, что в конечном итоге приводит к пониженной фертильности [7, 15].

Зерно гибридов F_1 вследствие нарушения их эмбрионального развития формируется деформированным и маловесным (массой 1000 зерен 27,9-34,7 г) с различной формой зерновок. Разнообразие зерновок объясняется тем, что на растениях F_1 формируется зерно F_2 , среди которого, в пределах каждой гибридной популяции, выщепляется крупное удлиненное зерно – типа тритикале, овальное укороченное – типа мягкой пшеницы и морщинистое сильно деформированное, – полученное от растений, не сбалансированных по числу хромосом в сравнении с эуплоидным состоянием. В F_2 происходит широкий формообразовательный процесс с преобладанием в гибридных популяциях растений с признаками эволюционно более старого вида мягкой пшеницы.

Все разнообразие гибридных растений в популяции F_2 , возникающее в результате гибридной изменчивости, можно разделить на 5 фенотипических групп, взяв за основу морфологические признаки колоса, зерна и общий габитус растений. В результате такого анализа в группу растений типа F_1 вошли биотипы с промежуточными признаками между исходными родительскими видами. Если у растений преобладали признаки одного из родительских видов, тогда они относились либо в тритикально-пшеничную группу, либо в пшенично-

тритикальную. Растения группы тритикале и мягкой пшеницы комплектовались из растений с явно выраженными признаками соответствующего вида. В таблице 2 приведено количественное соотношение всех фенологических групп растений по 20 комбинациям скрещивания.

К первой группе отнесены растения типа F_1 , которые по морфологическим признакам занимали промежуточное положение между исходными родительскими видами. Продуктивность этой группы растений хотя и выше, чем у настоящих гибридов F_1 , но значительно ниже, чем у родительских форм и выщепившихся в F_2 растений, отнесенных к группе тритикале и к группе мягкой пшеницы. В зависимости от комбинации скрещивания, эта группа растений составляла от 12,5 до 31,6 % в гибридной популяции. Низкая продуктивность группы растений типа F_1 обусловлена несбалансированностью геномов по гомологичности хромосом, образовавшейся в результате нарушений в процессе мейоза у истинных гибридов первого поколения.

Вторая группа, тритикально–пшеничная, которая по морфологическим признакам колоса, его размерам, устойчивости к болезням и общему габитусу растений находится ближе к растениям тритикале. Плодовитость этой группы растений тоже значительно ниже, чем у родительских форм тритикале, вследствие несбалансированности числа хромосом. В среднем образовывалось 20,2–24,4 зерновки на колос, а у стандартного сорта тритикале Зенит одесский формировалось в среднем 52,0 зерна на колос. Наблюдались значительные различия по высоте растения, продолжительности вегетационного периода. Растения цвели открыто и достаточно долго. Количество растений этой группы в гибридных популяциях относительно малочисленное и колебалось по популяциям от 4,0 до 11,1 %.

В третью группу были отнесены растения пшенично–тритикального типа, у которых в морфотипе колоса преобладали признаки мягкой пшеницы. Такие биотипы различались по высоте растений, продуктивной кустистости и устойчивости к фитозаболеваниям. Наличие промежуточных признаков обоих родительских видов свидетельствует о наличии в их геномах как хромосом мягкой пшеницы, так и хромосом ржи, что приводит к различным аномалиям в мейозе и их низкой продуктивности. В среднем у этой группы растений формировалось 21,7–25,2 зерна на колос.

В четвертую группу растений – тритикале – были отнесены биотипы, типичные для гексаплоидных тритикале с нормальной продуктивностью, дающие в отдельных случаях до 80–100 зерен. Эта группа растений сбалансирована по числу хромосом, с высокой степенью устойчивости к мучнистой росе, бурой и стеблевой ржавчине. В гибридных популяциях она малочисленна и составляет в среднем 2,7–6,6 %.

Таблица 2.

Расщепление гибридов F₂ от скрещивания озимых гексаплоидных тритикале с озимой пшеницей

Гибрид	Изучено растений, шт.	Распределение растений по фенотипическим генотипам, %				
		типа F ₁	тритикально-пшеничного типа	тритично-пшенично-кального типа	тритикале (2n=6x=42)	мягкая пшеница
2000 год						
F ₂ Зенит од./ Украинка од	215	31,6	5,5	55,8	2,7	4,1
F ₂ Зенит од / Федоровка	201	27,4	8,4	55,2	3,5	5,5
F ₂ Талисман / Знахид. од.	150	15,3	5,3	71,3	3,3	4,7
F ₂ Талисман / Федоровка	206	17,0	6,8	64,6	4,8	6,8
F ₂ T572/96 / Знахидка од	158	25,9	5,7	57,6	3,8	7,0
F ₂ T572/96 / Федоровка	190	28,4	5,3	56,3	3,7	6,3
F ₂ T538/95 / Знахидка од.	160	17,0	5,0	70,6	3,7	3,2
F ₂ T538/95 / Федоровка	140	25,0	6,4	58,6	3,6	7,1
F ₂ T1354/94 / Украинка од	180	13,3	6,7	59,4	3,9	5,6
F ₂ T1354/94 / Федоровка	175	21,7	8,6	70,5	3,4	6,3
Сумма	1775	226	64	617	36	57
Среднее	-	22,6	6,4	61,7	3,6	5,7
2001 год						
F ₂ Талисман / Знахид. од.	205	15,1	8,2	65,9	4,3	6,2
F ₂ Талисман / Федоровка	226	25,7	11,1	53,5	3,1	6,6
F ₂ T943/94 / Никония	280	15,0	11,7	61,4	5,4	6,8
F ₂ T943/94 / Панна	214	25,7	8,4	51,9	6,1	7,9
F ₂ T538/95 / Знахид. од.	211	26,5	5,5	53,6	5,0	10,4
F ₂ T538/95 / Фантазия	176	14,7	4,1	67,6	5,1	8,5
F ₂ T633/96 / Виктория од.	210	24,2	5,7	56,7	6,6	6,7
F ₂ T1196/98 / Сирена	200	12,5	4,0	69,5	6,0	8,0
F ₂ T653/98 /Альбатр. од.	240	30,4	6,3	50,8	6,2	6,3
F ₂ T 538/95 / Панна	145	22,7	4,8	60,1	5,5	6,9
Сумма	2107	213	73,0	587	53,0	74,0
Среднее	-	21,3	7,3	58,7	5,3	7,4
Итого	3882	21,9	6,9	60,2	4,1	6,5

В пятую группу вошли типичные растения мягкой пшеницы, которая также не многочисленная и составила в среднем 6,6% с колебаниями от 4,1 % до 10,4 %. При свободном опылении гибридов F_1 в пределах одной комбинации скрещивания может образовываться от 3 до 6 разновидностей мягкой пшеницы. Растения существенно различались по продуктивности, высоте растений, размеру колоса и зерна, устойчивости к болезням, что создает хорошую основу для проведения индивидуальных отборов.

Следует также отметить, что в гибридном разнообразии F_2 по некоторым комбинациям скрещивания в редких случаях нами отмечено появление растений, очень близких по морфологии колоса к твердой пшенице. Теоретически появление таких биотипов геномного состава AABB вполне возможно, однако такие потомства практического значения в наших опытах не имели из-за низкой продуктивности и плохого качества зерна.

Чтобы более полно охарактеризовать состав гибридных популяций F_2 , следует отметить появление в их потомстве до 5-8 % растений, не формирующих зерно в колосе. Как правило, это низкорослые (30-70 см) растения, сильно кустящиеся, отстающие в развитии от основной массы гибридов (колос из пазухи листа выходит только наполовину или совсем не выколашивается). Можно предположить, что такие растения являются гипо- или гиперанеуплоидными по отношению к гексаплоидному уровню родительских видов. Такие биотипы практического значения не имеют.

Описанный выше широкий формообразовательный процесс в F_2 сопровождается рядом цитогенетических изменений на геномном, хромосомном и геномном уровнях, происходящих в мейозе у гибридов F_1 . В первую очередь, как нами было показано ранее [15], это происходит за счет разнообразия аллелей в геномах АВ тритикале и АВ мягкой пшеницы. Эти геномы в F_1 имеют нормальную бивалентную конъюгацию хромосом, что позволяет в процессе кроссинговера получить новое расположение генов и, естественно, появление новых признаков и свойств. Хромосомы геномов D и R, как правило, остаются в унивалентном состоянии и беспорядочно распределяются между полюсами дочерних клеток, создавая благоприятные условия для различного рода транслокаций и замещений хромосом. О наличии таких генетических трансформаций свидетельствуют выделенные нами две формы пшеницы с опушением стебля под колосом, которые систематиками отнесены к новым разновидностям мягкой пшеницы и хранятся в коллекции ВИР им. Н. И. Вавилова в г. Санкт-Петербурге [16]. Ген H_r , обуславливающий данный признак, локализован в 5R хромосоме генома ржи, что свидетельствует об оригинальности использования гек-

саплоидных тритикале в качестве «мостика» для переноса генетической информации ржи в геном мягкой пшеницы. Аналогичные выводы были сделаны и другими исследователями [17, 18].

Особого внимания как фактор изменчивости заслуживает наличие реципрокных транслокаций между гомеологичными хромосомами родительских видов, поскольку в метафазе первого деления мейоза нами обнаружено до 16 бивалентов [15]. Два дополнительных бивалента (больше 14) могут образоваться как за счет внутригеномного автосинтеза хромосом геномов D или R (пшеница – пшеница или рожь – рожь), так и межгеномного аллосинтеза пшеница – рожь. Для выявления цитогенетической природы таких бивалентов необходимо использовать дифференциальную окраску хромосом.

Немаловажным фактором генетической изменчивости является отмеченный ранее в научной литературе мутационный процесс, присутствующий гибридам отдаленных скрещиваний [19].

Относительно дальнейшего поведения, описанных нами групп растений в более поздних генерациях, следует отметить, что процесс стабилизации продолжается до 8-9 поколений. В группе растений типа F_1 выщепляются растения гексаплоидных тритикале и мягкой пшеницы. Растения группы тритикально-пшеничного типа расщепляются в пределах вида гексаплоидных тритикале. В группе растений пшенично-тритикального типа изменчивость происходит в пределах вида мягкой пшеницы, а у групп растений тритикального и пшеничного типа – только в пределах каждой группы по показателям хозяйственно-ценных признаков и свойств. В целом широкий формообразовательный процесс у изучаемых гибридов в F_2 создает хорошую базу генетической изменчивости для ведения селекции по методу педигри.

На основании ранее проведенного нами изучения мейоза у F_1 поколения и описания выщепившихся растений по морфологическим признакам колоса, можно составить генетическую схему образования функциональных гамет у растений F_1 (схема 1). Как показано на схеме, у растений F_1 образуется пять групп гамет, которые дают в потомстве константные виды мягкой пшеницы до 10,4%, твердой – в очень редких случаях и гексаплоидных тритикале до 6,6 %. Образовавшиеся гаметы ABR/D с различным соотношением R/D хромосом дают начало образованию промежуточных групп растений пшенично-тритикальной, тритикально-пшеничной и типа первого поколения.

Полученные нами результаты по гибридизации гексаплоидных тритикале с мягкой пшеницей свидетельствуют о том, что эти скрещивания представляют интерес для получения генетического разнообразия обоих родительских видов. Проведенные нами возвратные скре-

щивания гибридов F_1 с родительскими видами показали, что уже при однократном беккроссировании гибридов F_1 пыльцой сортов мягкой пшеницы в гибридном потомстве образуются только растения мягкой пшеницы с различными биологическими и хозяйственно важными признаками. Опыление гибридов F_1 пыльцой гексаплоидных тритикале дает в потомстве только растения гексаплоидных тритикале. В этой связи, в зависимости от задач селекции можно управлять формообразовательным процессом, применяя возвратные скрещивания.

Работа с гибридными популяциями от скрещивания тритикале с мягкой пшеницей проводилась нами по методу педигри, т.е. испытание биотипов по потомствам. Как мы ранее отмечали, наибольшее количество растений, устойчивых к основным фитозаболеваниям, было выделено из групп растений с промежуточными признаками между родительскими видами. Однако такие растения характеризовались пониженной продуктивностью и нестабильностью по числу хромосом, что существенно затрудняло использование их в качестве новых доноров устойчивости к мучнистой росе и бурой ржавчине.

Поэтому использование таких линий в качестве нового исходного материала целесообразно проводить после их полной стабилизации и при относительно нормальной продуктивности. Необходимо также знать, в каком виде присутствует интрогрессивный генетический материал в рекомбинационных линиях мягкой пшеницы – транслокациях, замещенных или дополненных линиях и насколько гомологична хромосома, несущая желаемый признак устойчивости к болезням или зимостойкость хромосоме скрещиваемого вида.

Наиболее удобен для использования в рекомбинационной селекции генетический материал с наличием транслокаций. Замещенные и дополненные линии, как правило, вызывают цитогенетическую нестабильность в потомстве и более длительный процесс стабилизации гибридного материала. В итоге, это либо затрудняет выделение константных линий с нужными признаками и свойствами, либо вообще приводит к элиминации замещенных или дополненных хромосом, несущих ценные признаки. На основании проведенного нами изучения гибридов гексаплоидных тритикале с мягкой пшеницей можно заключить, что наиболее целесообразно вести работу методом пересева гибридных популяций до 3-6 поколений. За это время элиминируются все анеуплоидные малопродуктивные и нестабильные по числу хромосом биотипы, популяции приобретут более высокий уровень константности, и только тогда целесообразно проводить индивидуальные отборы и изучать селекционный материал по потомствам.

ТРИТИКАЛЕ ($2n = 6x = 42$) × МЯГКАЯ ПШЕНИЦА ($2n = 6x = 42$)

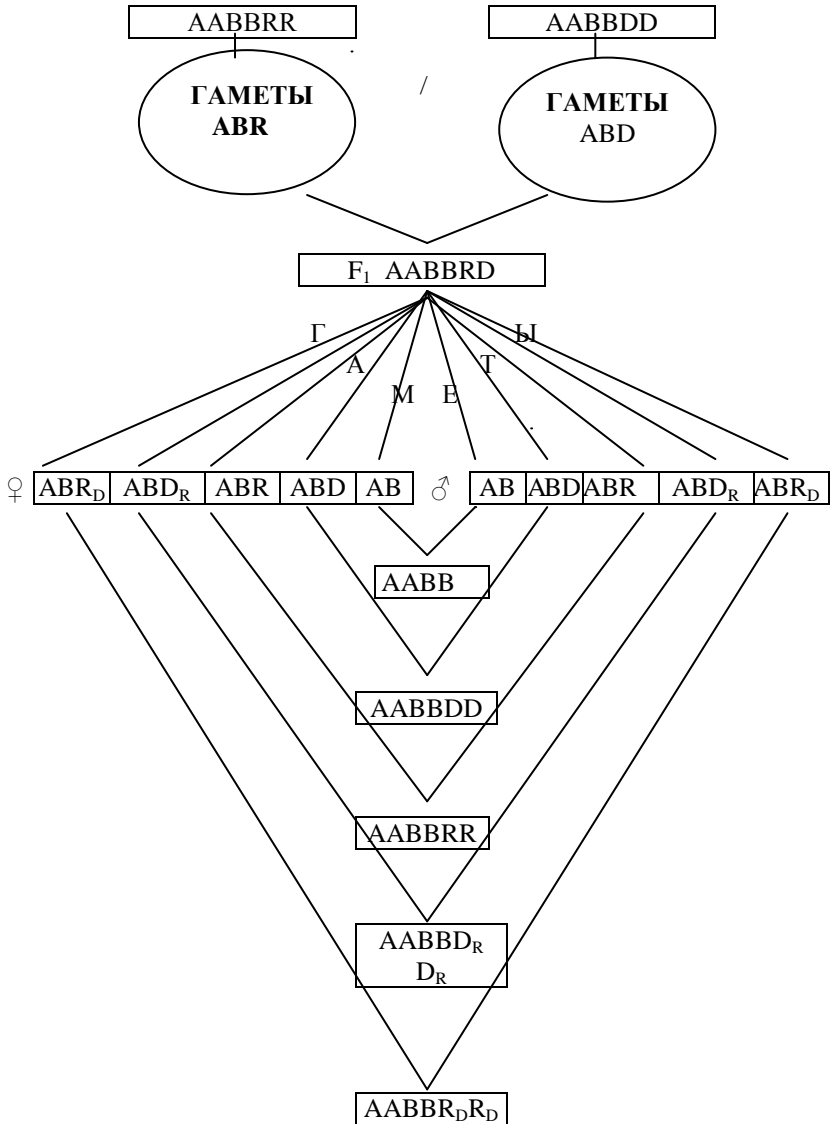


Схема 1. Образование функциональных гамет у растений F₁ и генотипов растений в F₂

Из более ранних скрещиваний нами отселектирован ряд константных линий озимой мягкой пшеницы, обладающей как отдельными, так и комплексом хозяйственно-ценных признаков. Результаты изучения лучших линий по основным хозяйственно-ценным признакам и свойствам представлены в таблице 3. Они свидетельствуют о том, что за два года сравнительного изучения линии мягкой пшеницы показали более высокий уровень устойчивости к мучнистой росе и бурой ржавчине в сравнении со стандартным сортом Альбатрос одесский. По уровню морозостойкости в 1999 году достоверно превысили стандартный сорт линии мягкой пшеницы – МП 829–95, МП 524–98 и МП 55–98, процент выживших растений у которых составил 17,8, 12,5 и 38,6 % соответственно.

Необходимо также проанализировать основной показатель, по которому сорт возделывают и распространяют в производстве – это продуктивность и ее стабильность. Наиболее благоприятным для формирования урожайности был 1999 год. Средний уровень урожайности в наших опытах в этом году составил 41,9 ц/га, а в менее благоприятном 2000 году – 31,7 ц/га. В 1999 г достоверно превысили стандартный сорт три линии мягкой пшеницы МП 555 – 98, МП 546 – 96, МП 524 – 98, урожайность которых составила 54,5; 46,3; 49,5 ц/га соответственно, при урожайности стандарта 38,6 ц/га. В 2000 г. из 6-ти изученных линий пшеницы превысили стандарт 5 линий, но эти превышения находятся в пределах ошибки опыта (табл. 3). Всего нами было изучено несколько сотен гибридных популяций, а наиболее ценными для отбора генотипов мягкой пшеницы в 1999 г. оказались гибридные популяции, полученные от скрещивания гексаплоидного тритикале 985 – 90 х Альбатрос одесский; (Т 1137/82 / Полукарлик 49) // Бригантина; (АД-206 / Полукарлик 71) // Альбатрос. Обширные исследования по гибридизации гексаплоидных тритикале с озимой мягкой пшеницей проводятся в Краснодарском НИИ сельского хозяйства им. П. П. Лукьяненко, в которых изучались возможности использования тритикального «мостика» для передачи генетической информации ржи в геном мягкой пшеницы. Результаты изучения показали, что некоторые отселектированные линии озимой мягкой пшеницы, полученные от скрещивания тритикале с пшеницей, содержат глиадиновый блок 1В3, который маркирует межродовую транслокацию 1ВL/1RS. Именно с этой транслокацией исследователи связывают более высокую устойчивость к основным заболеваниям и высокую адаптацию к условиям выращивания [18]. Авторам удалось создать сорта озимой мягкой пшеницы Пловчанка, Княжна и Красота, которые возделываются в Краснодарском крае.

Таблица 3.

Хозяйственно – биологическая характеристика константных линий озимой мягкой пшеницы от скрещиваний тритикале ($2n = 6x = 42$) х мягкая пшеница

Происхождение	1999 год						2000 год					
	урожайность, ц/га	± St	морозостойкость, %	мучнистая роса, балл	стеблевая ржавчина, балл	бурая ржавчина, балл	урожайность, ц/га	± St	морозостойкость, %	мучнистая роса, балл	стеблевая ржавчина, балл	бурая ржавчина, балл
Альбатрос од.	38,6	-	6,2	6	5	9	30,7	-	12,9	6	9	6
МП 555-98	54,5	+15,9	38,5	9	9	8	-	-	-	-	-	-
МП 506-98	39,5	+0,9	6,2	8	9	8	-	-	-	-	-	-
МП 510-98	32,8	-5,8	4,0	8	9	7	-	-	-	-	-	-
МП 524-98	46,3	+7,8	12,5	8	9	7	31,3	+0,6	16,7	8	9	8
МП 536-96	39,7	+1,1	9,5	8	9	6	28,0	-2,7	22,2	8	9	8
МП 546-96	49,5	+10,9	8,3	9	9	9	32,4	+1,7	20,7	8	9	8
МП 576-98	40,5	+1,9	6,8	9	9	9	32,8	+2,1	20,0	8	9	8
МП 829-95	34,6	-4,0	17,8	8	9	6	-	-	-	-	-	-
МП 538-99	-	-	-				31,7	+1,0	10,8	8	9	8
МП 541-90	-	-	-				31,1	+2,4	18,7	8	9	8
Среднее	41,9	-	-				31,4	-	-	-	-	-
НСП _{0,05}	4,6	-	-				3,7	-	-	-	-	-
P %	5,3						5,6					

В наших исследованиях в течение 1990–2000 гг. создано широкое разнообразие константных линий путем скрещивания гексаплоидного тритикале с мягкой пшеницей, обладающих как отдельными, так и комплексом хозяйственно-ценных признаков и свойств и имеющих пшенично-ржаную транслокацию 1BL/1RS, которая идентифицируется методом электрофореза запасных белков как блок 1В3 [18]. Эти линии широко включены в рекомбинационную селекцию и скрещиваются с современными сортами отечественной и зарубежной селекции. Генотипы, полученные от повторных скрещиваний, уже доведены до конкурсного испытания, некоторые из которых являются кандидатами в сорта и находятся в размножении.

Выводы. Гибридизация озимых гексаплоидных тритикале с мягкой пшеницей относится к категории отдаленных. Хотя родительские виды имеют одинаковое число хромосом ($2n = 6x = 42$), но различаются по геномному составу. Геномная формула гексаплоидных тритикале: AABVRR; мягкой пшеницы: AABVDD; гибридов F_1 : AABVRD. У таких гибридов формирование мужских и женских гамет в процессе микро- и макроспорогенеза сопровождается значительными аномалиями из-за отсутствия цитогенетического родства между хромосомами генома R тритикале и D мягкой пшеницы. В результате этих явлений гибриды F_1 обладают низкой продуктивностью, а в гибридных популяциях, начиная со второй генерации, происходит широкий формообразовательный процесс вследствие рекомбинационного процесса путем кроссинговера, транслокаций, инверсий как хромосомного, так и хроматидного порядка, образование замещенных и дополненных линий и т.д. Возникающее при этом большое генетическое разнообразие должно сопровождаться соответствующей схемой и интенсификацией селекционного процесса. Селекционер обычно стремится как можно быстрее стабилизировать генотип, но в природе при отдаленной гибридизации процесс становления гибридов осуществляется намного сложнее, сопровождаясь полиплоидизацией, мутациями, интрогрессиями и только наиболее совершенные генотипы закрепляются отбором. В этой связи и при синтетической селекции, где применяются отдаленные скрещивания, необходимо создавать условия для максимального проявления различного рода генетической изменчивости, а при появлении биотипов с ценными в селекционном отношении признаками, их следует выделять путем индивидуальных отборов. Делать это можно двумя путями.

Первый путь – работа с гибридными популяциями – заключается в том, что отборы и оценку по потомствам начинают с F_2 и дальнейшей работы с материалом по схеме педигри. Недостатком этого пути селе-

кции является сокращение численности гибридных популяций ранних генераций, в которых еще происходит широкий формообразовательный процесс и могут появляться ценные биотипы.

Второй путь, который, на наш взгляд, может быть более результативным и менее трудоемким, – это пересев гибридных популяций до 5-6 генерации и, когда произойдет элиминация гипо- или гиперанеуплоидных низкожизнеспособных биотипов и стабилизация нормально плодовых биотипов, следует проводить индивидуальный отбор и оценку интересующих селекционера генотипов.

Библиографический список

1. *Мейстер Г. К., Мейстер Н. Г.*, Ржано-пшеничные гибриды. – М., 1924. - 200 с.
2. *Мейстер Н. Г.* Формообразовательный процесс ржано-пшеничных гибридов пшеничного типа // Ржано-пшеничные гибриды. М., Сельхозиздат, 1936. - С. 17-141.
3. *Мейстер Н. Г.* Ржано-пшеничные гибриды // Селекция и семеноводство. 1937. - №5. - С. 23-26.
4. *Zeller R. J.* 1B/1R wheat-rye chromosome substitutions and translocations/ In Proceedings of the Fourth International wheat Genetics Symposium. Alien genetic material/ Columbia (USA), 1973. - P. 209-221.
5. *Blüthner W. D. Mettin D* Über weitere Fälle von spontaner Substitution des Weizenchromosoms 1B durch das Roggen – chromosom 1R (V). – Arch. Züchtungsformsch, 1973. - 3, 1, P. 113-119
6. *Bennett M. D. Smith J.B.* Confirmation on the identification of the rye chromosome I 1B/1R wheat-rye chromosome substitution and translocation lines. – Can. j. Genet. an Cytol., 1975. - 17. 1. P. 117-120
7. *Максимов Н. Г.* Гибридизация озимых гексаплоидных тритикале с озимой мягкой пшеницей // Дисертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук. – Харьков, 1975. - 210 с.
8. *Шулындин А. Ф. Максимов Н.Г.* Скрещиваемость тритикале ($2n = 42$) с мягкой пшеницей и плодovitость гибридов первого поколения // Селекция и семеноводство. – 1972. - №21. - С. 47-56.
9. *Вавилов Н. И.* Материалы к вопросу устойчивости хлебных злаков против паразитических грибов. В кн. «Избранные труды», Т.-4 М., «Наука». 1964. - С. 7-14.
10. *Анпилогов Н. З. Зарубайло Т. Я. Таврин Э. В.* Наследование устойчивости к болезням при отдаленных скрещиваниях пшениц. – В кн. «Сборник трудов ВИРа», Л., 1964. - вып. 1.- С. 30-33.

11. Лукьяненко П. П. Селекция устойчивых к ржавчине сортов озимой пшеницы // Селекция и семеноводство. – 1968. - № 4. - С. 10-14.
12. Лукьяненко П. П. Методы и результаты селекции озимой пшеницы. В кн. Избранные труды. М. Колос, 1973. - С. 254-287.
13. Воронкова А. А. Характер наследования устойчивости к бурой ржавчине у пшеницы // Селекция и семеноводство. – 1970 - № 5. - С. 15-18.
14. Синиговец М. Е. Изучение возможностей передачи устойчивости к некоторым грибковым болезням от 56-хромосомных пшенично-пырейных амфидиплоидов к пшенице // 3-е Всесоюзное совещание по полиплоидии. Тезисы докладов. Минск, 1970. - С.63.
15. Максимов Н. Г. Создание и цитогенетическое изучение реципрокных гибридов F1 гексаплоидных тритикале с мягкой пшеницей // Прикладные аспекты генетики, цитологии и биотехнологии сельскохозяйственных растений. Сборник научных трудов ВСГИ, Одесса, 1988. - С. 52-64.
16. Дорофеев В. Ф. Филатенко А. А. Новые разновидности пшеницы мягкой *Triticum atstivum* L. // Бюллетень Всесоюзного института им. Н. И. Вавилова, - Л., 1981. – вып. 112. – С. 77-79.
17. Ригин Б.В. Орлова И.Н. Пшенично-ржаные амфидиплоиды, Л. “Колос.”1977. - 277 с.
18. Тимофеев В. Б., Дурка Л. Ф., Ковтуненко В. Я. Отдаленная гибридизация в селекции озимой мягкой пшеницы // Пшеница и тритикале. Краснодар. “Советская кубань” / Материалы научной конференции., 2001. - С. 143-153.
19. Мейстер Г.К. Современные задачи изучения межвидовых гибридов // Труды всесоюзного съезда по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству, Т.2 Л., 1930. - С. 27-44.
20. Власенко В.А. Створення вихідного матеріалу для адаптивної селекції і виведення високопродуктивних сортів пшениці в умовах Лісостепу України // Атореф. доктор. дисерт. – 2008. – 36 с.

Узагальнені результати багаторічної роботи з використання озимих гексаплоїдних тритикале в селекції озимой м'якої пшениці. Обговорено питання статевої сумісності в реципрокних схрещуваннях, особливості формоутворювального процесу в гібридних популяціях другого і подальших поколінь. Шляхом використання так званого тритикального “містка” показана можливість передачі генетичної інформації жита в геном м'якої пшениці.

Показана ефективність використання константних ліній м'якої пшениці, одержаних від схрещування гексаплоїдних тритикале з

м'якою пшеницею як нового вихідного матеріалу в рекомбінаційній селекції для створення сортів пшениці, більш стійких до несприятливих ґрунтово-кліматичних умов.

Results of long-term work on use of winter hexaploid triticale in winter bread wheat breeding are generalized. The problems of compatibility in reciprocal crosses, characteristics of plant type formation process in hybrid populations of the second and some successive generations are discussed. Using so called triticale "bridge" a possibility of transferring genetic information of rye into genome of bread wheat has been demonstrated.

Effectiveness of use of bread wheat constant lines developed from crosses between hexaploid triticale and bread wheat as a new initial material in recombinational breeding for developing winter bread wheat varieties tolerant to unfavourable soil-climatic conditions has been demonstrated.