

О НЕКОТОРЫХ МЕЖВИДОВЫХ ВЗАИМООТНОШЕНИЯХ
В РОДЕ ПШЕНИЦЫ

С. Х. ГАЛСТЯН-АВАНЕСЯН

Скрещиванием различных видов пшеницы между собой и с пшенично-ржаными амфидиплоидами (Тритикале) выяснилось, что при достаточной фертильности гибридов расщепление у них протекает по-разному. Причем, гибриды от скрещивания близких по геномному составу родителей дают расщепление, не выходящее за пределы родительских видов, между тем как у гибридов разногеномных родителей оно далеко выходит за их пределы.

Ключевые слова: пшеница, сравнительно-морфологическая классификация.

Род пшеница (*Triticum* L.), по сравнительно-морфологическим классификациям [13, 22, 26 и др.], состоит из многих самостоятельных видов, формирующихся в природе на разных ди-, тетра- и гексаплоидных уровнях. Достаточно убедительно доказано [18], что этот род состоит из различных геномов (А, В, D и G), привнесенных различными диплоидными видами пшеницы и эгилопса, хотя, конечно, пока окончательно не установлено какими именно видами. Относительно видовой классификации пшеницы существуют разноречивые мнения [5, 6, 10, 11, 13, 16, 22, 31, 32].

Специфика геномного состава разнообразий этого рода наводит на мысль о недостаточной обоснованности возведения всех ныне существующих его видов в ранг естественного вида. Ни один из методов классификации не имеет на этот счет общеприемлемого обоснования. Не вдаваясь в подробности, отметим, что в отношении каждого допущения, вытекающего из соответствующего метода классификации, ныне имеется достаточно убедительная альтернатива [7, 11, 31 и др.].

В ходе селекции на феминатность [3] мы столкнулись со множеством фактов, представляющих интерес для понимания некоторых филогенетических вопросов рода пшеница. В последующем, исходя из этого, мы поставили перед собой цель выяснить филогенетические взаимоотношения различных видов пшеницы при их межвидовых скрещиваниях.

Материал и методика. Экспериментальная часть работы охватывает период с 1961 по 1979 гг. Для изучения этого вопроса с 1961 г. постепенно создавалась необходимая коллекция из НИИЗ Армянской ССР, которая затем пополнялась образцами из ВИРа и собственной селекции от феминатных скрещиваний [3, 4]. В состав коллекции

когда в общей сложности несколько десятков сортообразцов 13 видов пшеницы: мягкой, компактной, спельты, махи, круглозерной. Вавилова, твердой, польской, кавказской (персидский), колхидской, обыкновенной полбы и культурной однозернянки. При скрещиваниях использовались также пшеницы синтетического происхождения—М2 селекции Н. В. Цицина, несколько образцов тритикале селекции Арм. НИИЗ—АД61-13, АДЭС-51, АДЭ-55, АДРС-54.

Опыты по скрещиванию проводились с 1961 по 1970 гг.—на территории Лорплемзавода Калининского района АрмССР, с 1971 по 1977 гг.—на Степанаванском ЗОС, а с 1976 г. по настоящее время—на Сисианском ЗОС Арм. НИИЗ. Изучались скрещиваемость сортообразцов и процесс формообразования гибридов в условиях широкорядного (10×30 см) посева на высоком агрофоне—органоминерального удобрения и полива. С целью увеличения количества растений F_1 произведено их размножение кратным клонованием. Скрещивания производились методами принудительного, ограниченно-свободного и разработанного нами высокопроизводительного контролируемого (ветро-) опыления. Реципрочному скрещиванию особого значения не придавалось, исходя из однозначности родителей в передаче таксономических признаков [15, 17].

Гибриды изучались в нескольких поколениях с целью выявления возможно большего числа рекомбинантов. Классификация полученных фенотипов проводилась по наиболее четким (таксономическим) признакам, не придавалось значения минорным, имеющим, вероятно, иной характер наследования.

Вначале скрещивались между собой сорта М2 (2п=56), Кармир слфаат (ферругинеум) и две разновидности обыкновенной полбы—руфум и фаррум. Затем вовлеклись в скрещивание другие виды пшеницы с участием более 80 сортообразцов. Количество комбинаций в общей сложности составило 456.

Результаты и обсуждение. Сравнительное изучение популяций расщепления гибридов показало, что формообразовательный процесс у них в зависимости от геномных и пloidных различий протекает по-разному. Причем, как и следовало ожидать, самый широкий размах формообразования, выходящий за пределы скрещиваемых видов, наблюдался у гибридов более отдаленных (разнопloidных и разногеномных) скрещиваний (табл.).

Приведенная таблица иллюстрирует результаты лишь небольшой части комбинаций скрещиваний, более рельефно выражающих генетические отношения родительских компонентов. Анализ данных таблицы показывает, что большим разнообразием форм и особенно новообразованием обладают лишь определенные гибриды. Это касается комбинаций гексаплоидных пшениц и тритикале с полбой местной и пшеницей полоникум. У них наряду с большим количеством новых разновидностей и огромным разнообразием форм ниже разновидностного статуса образовалось и много других, далеко выходящих за пределы родительских видов. Так, например, при скрещивании мягкой пшеницы С-2Ф с двумя разновидностями обыкновенной (местной) полбы (руфум и фаррум) в результате бурного расщепления, наряду с огромным разнообразием в пределах родительских видов, получилось и много форм в пределах 5 видов: твердой, польской, компактной, круглозерной и спельты, но лишь только с двумя новыми¹ разновидностями скрещиваемых ви-

¹ Здесь и далее под новыми подразумеваются виды и разновидности, не относящиеся к скрещиваемым.

Зависимость формообразования от генотипов скрещиваемых форм

Наименование комбинации	Плоидность, $2n =$		% злывания	Тип наследования в F_1	Распределение форм расщепления в $F_2—F_3$		
	♀	♂			общее количество	новообразования по таксономическому рангу	
						видового	разновидного
М2 × Кармир слфаат (ферругинеум).	56	42	21	промежуточный	64	—	—
М2 × спельта альбиспикатум	56	42	19	промежуточный	59	—	2
М2 × дурум аффине	56	28	7	промежуточный	102	1	2
Безостая 1 × компактум эринацеум	42	42	48	промежуточ.ый	78	—	2
Безостая 1 × спельта альбиспикатум	42	42	51	отцовский	47	—	—
С—43а × спельта церулеум	42	42	61	промежу очный	98	—	11
С—2ф × полба руфум и фаррум	42	28	38	промежуточный	243	5	2
С—2ф × дурум левкурум	42	28	15	промежуточный	69	—	2
Безостая 1 × полба фаррум	42	28	33	промежуточный	118	3	2
Безостая 1 × колхидская полба	42	28	22	материнский	94	1	4
С—50ф × дурум аффине	42	23	14	отцовский	74	1	—
С—50ф × полба руфум	42	28	37	промежуточный	164	4	2
Мироновская 808 × тургидум нахичеваникум	42	28	26	промежуточный	60	1	9
Маха леч. × персикум страмин.	42	28	15	материнский	64	1	—
Компактум эринацеум × полоникум лев.	42	28	27	промежуточный	115	5	16
Дурум африк. × полба руфум	28	28	49	промежуточный	51	—	6
Полоникум лев. × персикум стр.	28	28	72	промежуточный	102	2	18
Дурум левком. × персикум фулиг.	28	28	42	промежуточный	132	—	7
Дурум меланол. × полоникум лев.	28	28	25	промежуточный	74	1	3
Тритикале АД61—13 × эритроспермум 18	56	42	18	промежуточный	28	1	—
Тритикале АДЭ—51 × Безостая 1	56	42	6	отцовский	23	1	—
Тритикале АДРС—54 × дурум аффине	42	28	11	промежуточный	31	3	2
Тритикале АДЭ—51 × полба руфум	56	28	5	промежуточный	59	5	7

дов—ферругинеум и фаррум в одном случае (при скрещивании с руфум) и эритроспермум и руфум (при скрещивании с фаррум—в другом (рис. 1). Разновидности же вновь открытых видов, а также таксоны



Рис. 1. Формообразовательный процесс у гибридов С.2ФХполба (руфум и фаррум): слева 12 форм—пшеницы твердого типа, остальные—мягкого.

более низкого ранга, образовавшиеся простым взаимным обменом генов элементарных признаков скрещиваемых между собой видов вовсе не учитывались как новообразования. Появились также формы, внешне напоминающие дикне пшеницы и их сородичи.

Аналогичным образом вели себя и другие комбинации мягкой пшеницы с обыкновенной полбой, компактной—с польской, пшенично-ржаной амфидиплоидов (АД)—с твердой пшеницей и полбой, образуя при расщеплении гибридов по нескольку новых видов, что вообще характерно для отдаленной гибридизации [21, 23, 25]. Отметим, что скрещиванием всех вновь открытых видов со своими оригиналами подтвердилась их идентичность, за некоторым исключением персикоидов, образовавшихся от гибридов скрещивания пшениц польской и твердой с кавказской.

Характерно, что способность гибридов к новообразованию разновидностей находится в прямой зависимости от разновидностных различий родителей. Стало быть, интенсивность формообразования в таких случаях обусловлена не филогенетической отдаленностью скрещиваемых форм, а лишь количеством отличающихся друг от друга разновидностных и более мелких таксономических признаков. Будучи перазлагаемыми, они создают всевозможные перекомбинации, обеспечивая тем самым параллелизм изменчивости у родственных таксонов [1, 9]. Этот общеприродный закон и, вероятно, послужил основой для возникновения идеи создания совершенно нового типа определителя пшеницы, облегчающего классификацию, определение, а также запоминание сотен ее разновидностей [8]. Известно [15, 17], что мелкие таксономические признаки, в отличие от видовых, не разлагаются при лю-

бых скрещиваниях и стабильно передаются по наследству, что дает возможность точно предсказать результаты скрещивания. Поэтому в данных таблицах можно заметить непропорциональность между новообразованиями видového и разновидного характера. У многих гибридов, образовавшихся от родителей и отличающихся от них многими альтернативными признаками, независимо от наличия видообразующего расщепления (ВР) образовалось много новых разновидностей вследствие перекомбинаций стабильных (разновидностных) генов, что описывается и другими исследователями [18, 21, 24, 30].

Наоборот, пшеницы твердая и кавказская при скрещивании с гексаплоидами и между собой, а тем более при скрещивании гексаплоидных пшениц между собой вообще не вызывают видообразующего расщепления или очень редко, хотя в этом случае имеет место бурное расщепление общего порядка. Весьма примечательно, что при этом процесс формообразования ограничивается рекомбинациями разновидностных и сортовых (минорных) признаков или может быть появлением действия латентных генов, а изредка и мутациями. Фенотипические проявления всех этих признаков образовали более или менее непрерывный вариационный ряд. Отсутствие четких градаций в фенотипическом проявлении многочисленных признаков позволяет предположить, что скрещиваемые при этом формы генетически более близки, чем это предполагает видовой статус. Данное допущение находится в полном согласии с гипотезой Мак Кея о 5-видовом составе рода *Triticum* L. И исходя из ныне существующей тенденции к интеграции многих видов пшеницы [8, 12, 31], его можно признать правомерным.

При исследованиях выяснилось, что учет и генетический анализ популяции расщепления при наличии ВР очень сложны. Широкий спектр формообразования при этом сопряжен с различными новообразованиями. Количество фенотипов в каждом классе получается в таких соотношениях, что порой они не укладываются в теоретически ожидаемые схемы менделевского расщепления. Это, видимо, является результатом качественного и количественного различий геномов родительских компонентов скрещивания. В результате последнего часто возникают стерильность и анеуплоидия, сопряженная с различными вариантами моносомии и нуллисомии, что приводит к элиминации определенных рекомбинаций. Определить же точное количество анеуплоидов по фенотипу было невозможно из-за отсутствия идентифицированных фенотипических маркеров и возможностей проведения моносомного анализа.

Обильное разнообразие форм при расщеплении присуще и F_1 гибридам гексаплоидных видов пшениц при внутривидовых и межвидовых скрещиваниях (рис. 2). Также разнообразны и их гибриды, полученные от скрещиваний с культурными тетраплоидными пшеницами, за исключением пшеницы тимофееви, которая, наподобие ржи и эгилопса, со всеми пшеницами образует довольно однотипные гибриды F_1 [11, 13, 19], (рис. 3).

Гибриды тимофееви и культурной однозернянки с остальными пшеницами крайне бедны процессами формообразования и в популяциях

расщепления, очевидно, из-за высокой стерильности, приводящей к элиминации многих возможных рекомбинантов. Это и вызывает нивелировку результатов расщепления гибридов, вуалирующую действительные различия и возможности формообразования скрещиваемых компонентов.



Рис. 2. F_1 гибриды от скрещиваний гексаплоидных пшениц между собой: 1) Эритроспермум×Безостая 1; 2) С-2Ф×Безостая 1; 3) круглозерная×Безостая 1; 4) Лютесценс 10×круглозерная; 5) С-43а×спельта церулеум; 6) круглозерная×керманшахи.

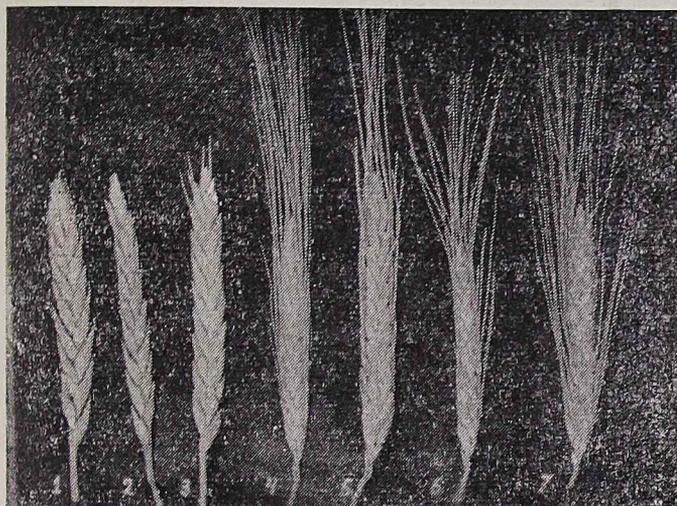


Рис. 3. F_1 гибриды от скрещиваний тетра- и гексаплоидных пшениц с пшеницей Тимофееви: 1) Мионовская 808×Тимофееви; 2) Тимофееви×Лютесценс; 3) Безостая 1×Тимофееви; 4) Эритролеукои 42×Тимофееви; 5) Тимофееви×исфаханская; 6) тургидум пахичеваникум×Тимофееви; 7) дурум африканум×Тимофееви.

Как видно, ВР происходит при гибридизации разногеномных, генетически более отдаленных форм, что и согласуется с данными других исследователей [11, 13, 23]. При этом они своими геномными различиями, расшатывая наследственные структуры друг друга, вызывают всевозможные рекомбинации, а также пробуждают к действию латентные гены. Характерно, что при определенных скрещиваниях всегда возникают одни и те же новые виды. Особенно наглядно в этом отношении соупутствие полбы и польской пшеницы твердой при скрещивании мягких пшениц С-2ф, С-50ф, Безостая 1 с обыкновенной полбой, компактной пшеницы с польской, различных тритикале с полбой и твердой пшеницей [2, 3]. Такое соупутствие свидетельствует, по-видимому, об их тесной генетической взаимосвязи [7, 11, 18, 20, 28].

Примечательно, что не все виды полбы отличаются таким широко охватывающим формообразованием. Например, колхидская полба при реципрокном скрещивании с Безостой 1 не вызывала такого широкого процесса формообразования. Более того, в формах расщепления, также как и в F_1 , полнее были представлены признаки мягкой пшеницы по сравнению с колхидской полбой, то же наблюдалось и у гибридов кавказской пшеницы с польской [2]. Такая «упрощенность» спектра признаков у гибридов указывает, вероятно, на возможность эпистатического взаимодействия генов исходных видов. Точно также маскируются и видовые различия пшеницы у тритикале. Известно [19], что пшенично-ржаные амфидиплоиды самого различного происхождения, даже на разных уровнях пloidности, морфологически существенно не отличаются друг от друга. То же наблюдается и у гибридов различных видов пшеницы с различными видами эгилопса, а также с пшеницей тимофееви (рис. 4). Получается парадокс: спектр формообразования при гибридизации в определенных пределах тем шире, чем ближе скрещиваемые формы. На самом же деле он отражает лишь действительность, а следовательно, и норму; видовые и родовые признаки будучи сложно-слагаемыми, при скрещивании могут разлагаться только при расщеплении. В F_1 же они проявляются лишь промежуточно [19], ничуть не мешая при этом простому менделированию разновидностных (качественных) признаков родительских форм.

Таким образом, гибриды различных отдаленных скрещиваний по формообразованию можно разделить на три группы. Из них первая, вследствие высокой стерильности вообще не проявляет своих формообразующих возможностей. Вторая группа проявляет формообразование в рамках родительских видов, третья же—вызывает формообразование с более широким охватом, далеко выходящим за пределы скрещиваемых видов. Причем, во второй группе изменчивости подвергаются пшеницы лишь по простым, явно менделирующим признакам, а у третьей—наряду с новообразованиями, характерными для гибридов второй группы, возникают и новообразования видового ранга. Примечательно, что разновидностные признаки всегда остаются как бы «неприкосновенными», лишь перекомбинируясь, они образуют новые разновидности. Это, на

наш взгляд, свидетельствует об элементарности, а следовательно, и об устойчивости этих признаков. Видовые же признаки, будучи сложно-количественными, могут разлагаться и вновь перекомбинироваться, обеспечивая тем самым становление новых видов, как бы проявляя диалектический переход количества в качество.

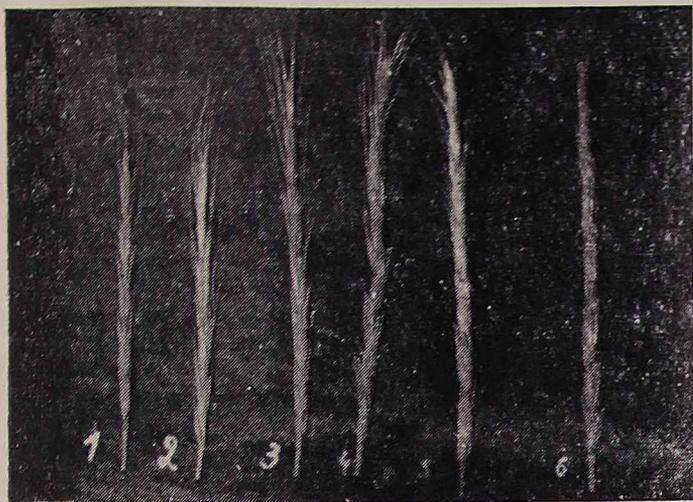


Рис. 4. Гибриды F_1 видов эгилопса с разными пшеницами: 1) эгилопс триуциалис \times компактум эринацеум; 2) эгилопс цилиндрика \times ферругинеум; 3) эгилопс скварроза \times дурум афине; 4) эгилопс красса \times Шарк (дурум); 5) эгилопс цилиндрика \times Безостая 1; 6) эгилопс цилиндрика \times мильтурум.

Исходя из вышензложенного, резонно полагать, что большой спектр разнообразия не всегда является надежным критерием в определении вида пшеницы. Обязательным условием для этого, наряду с другими, является наличие ВР при гибридизации. Различия по спектру разнообразий популяций расщепления межвидовых гибридов, и особенно по новообразованию порядка ВР, наталкивают на мысль о необходимости пересмотра вопроса филогенеза пшеницы.

Спенанская зональная опытная станция
Армянской НИИЗ

Поступило 26.III 1980 г.

**ՅՈՐԵՆԻ ՑԵՂԻ ՈՐՈՇ ՄԻՋՏԵՍԱԿԱՅԻՆ
ՓՈԽՀԱՐԱՐՆԵՐՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ՄԱՍԻՆ**

Ս. Խ. ԳՍԼՍՅԱՆ-ԱՎԱՆԵՍՅԱՆ

Յորենը բնության մեջ հայտնի է տեսակային մեծ բազմադանությամբ՝ դիպլոիդ, տետրապլոիդ և հեքսապլոիդ մակարդակներով: Այդ ցեղն իր մեջ ներառում է մի քանի տարբեր գենոմներ (U, E, T և D), որոնց որոշակի դուրակցություններն էլ պայմանավորում են տեսակային այդ բազմադանությունը: Ըստ համեմատաձևաբանական դասակարգման, Յորենի ցեղը բազ-

կացած է 2 տասնյակից ավելի տեսակներից: Սակայն, վերջերս, կիրառելով դասակարգման նորագույն մեթոդներ, հետազոտողները դրանց ինտեգրացման հակում են ցուցաբերում:

Սկսած 1961 թ., բազմաթիվ միջտեսակային տրամախաչումների միջոցով պարզել ենք, որ դրանց հիբրիդները, ըստ ճեղքավորման բնույթի, բաժանվում են երկու խմբի՝ պարզ ձևագոյացնող, որոնց ճեղքավորման բազմազանությունը չի անցնում ծնողական տեսակների սահմաններից և տեսակագոյացնող, որոնք, ի շարս տրամախաչվող տեսակների սահմաններում առաջացող բազմազանության, առաջացնում են նաև ուրիշ տեսակների պատկանող ձևեր: Ընդ որում, բոլոր հեքսապլոիդ բնական ցորենները միմյանց հետ տրամախաչվելիս իրենց տեսակների սահմաններից դուրս ձևեր չեն առաջացնում: Համանման դրսևորում ունեն նաև մի շարք տետրապլոիդ ցորենների միմյանց հետ տրամախաչման հիբրիդները: Մինչդեռ առաջինները երկրորդների հետ գրեթե միշտ տեսակառաջացնող ճեղքավորում են տալիս: Հնարավոր է, որ այդ հանգամանքը, տաքսոնոմիական չափանիշ լինելով հանդերձ, կարող է հուսալի միջոց ծառայել նաև ցորենների ֆիլոգենետիկ որոշ առնչությունների պարզաբանելու համար:

ON SOME INTERSPECIFIC RELATION IN WHEAT GENUS

S. Kh. GALSTIAN-AVANESIAN

By crossing wheat species with each other and with wheatrie amphidiploids (Triticale) it has been established that under sufficient fertility of hybrids their splitting proceeds in different ways. Moreover hybrids obtained by crossing of close by genomial composition parents give splitting in the limits of parent species, while the hybrids of different genomial parents go out the limits.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Вавилов Н. И. Докл. на III Всерос. сел. съезде в Саратове, 4, VI, 1920. Саратов, 1920.
2. Галстян-Аванесян С. X. Тр. IV Респ. научно-техн. конф. аспирантов общественной аспирантуры. Ереван, 1969.
3. Галстян-Аванесян С. X. Канд. дисс. (на арм. языке). Ереван, 1970.
4. Галстян-Аванесян С. X. Вестник с.-х. науки, 5, 1977.
5. Гандилян П. А. Сб. научн. тр. объедин. научн. сессии завкавк. с.-х. вузов. Ереван, 1967.
6. Гандилян П. А. Генетика, 8, 3, 1972.
7. Гандилян П. А. Докт. дисс. Ереван, 1973.
8. Гандилян П. А. Труды НИИЗ Армянской ССР. Пшеница, 1975.
9. Дарвин Ч. Происхождение видов. 3, М.—Л., 1939.
10. Декапрелевич Л. Л. Тр. ин-та полеводства АН Гр. ССР, 8, 1954.
11. Дорофеев В. Ф. Пшеницы Закавказья. Л., 1972.
12. Дорофеев В. Ф., Мигушова Э. Ф. Вестник с.-х. 2, 1979.
13. Жуковский П. М. Культурные растения и их сородичи. Л., 1964.
14. Калинина Н. П., Будашкина Е. Б., Хвостова В. В. Генетика, 4, 1977.
15. Мендель Г. Опыты над растительными гибридами. М., 1965.
16. Мигушова Э. Ф., Жуковский П. М. Тр. по прикл. ген., бот. и сел., 36, вып. 3, 1969.
17. Морган Т. Г. Избранные работы по генетике. 1937.

18. Моррис Е. Р., Сирс Э. Р. Пшеница и ее улучшение. М., 1970.
19. Ригин Б. В., Орлова И. Н. Пшенично-ржаные гмфидиплоиды, 1977.
20. Туманян М. Г. Определитель хлебов (колосовые), 1934.
21. Филатенко А. А. Автореф. дисс. ВИР, Л., 1968.
22. Флаксбергер К. А. Пшеница. М.—Л., 1938.
23. Цицин Н. В. Вестник с.-х. науки, 9, 1978.
24. Челак В. Р. Пшеница, 1976.
25. Шейнина С. Л. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 33, вып. I, 1958.
26. Якубцигер М. М. Пшеница в СССР. 1957.
27. Kihara H. und Lillienfeld F. Cytologia, 1, 1934.
28. Kuckuck H. Zeitschrift für Pflanzenzüchtung, Bd., 51, 2, 1964.
29. Lillienfeld F., Kihara H. Cytologia, 16, 1951.
30. Mac Fadden E. S. and Sears E. R. Journal of Heredity, 37, 3, 1946.
31. Mac Key J. Wheat Genetics Symp. Lund, 1963, Hereditas Suppl., 2, 1966.
32. Mac Key J. Svensk Botanisk Tidskrift. Bd. 48, 2, 1954.