

Г. А. БАБАДЖАНЯН, Н. С. САРКИСЯН

ГИБРИДНАЯ КАРЛИКОВОСТЬ (DWARFNESS) У ПШЕНИЦЫ T. AESTIVUM

(Четвертый список летальных генов)

Карликовые гибриды (*dwarfness*) возникают при скрещивании нормальных растений, в первом или во втором поколениях. Оплодотворение и семяобразование при гибридизации происходят нормально. В период всходов эти растения не отличаются или мало отличаются от обычных. Но скоро, в зависимости от генотипа гибридов, они начинают приобретать характерные черты габитуса *dwarfness*. Наиболее отличительной особенностью их является образование большого количества стеблевых побегов с темно-зелеными и жесткими листьями, что придает им вид травянистых растений (*grass-dwarf*). В начале фазы кущения гибриды мало отличаются друг от друга. Затем наступает период усиленной дифференцировки между гибридами различных комбинаций. Одни из них заметно снижают темпы развития, приобретают приземистую форму и скоро прекращают ростовые процессы. Это гибриды, у которых признаки *grass-dwarf* развиты в наибольшей степени. Они совершенно бесплодны, и Хермсен [6] их относит к группе *dwarf* I, а различия между ними объясняет особенностями их реакции на условия внешней среды. Однако постоянство, с какой гибриды *dwarf* I воспроизводятся в различные годы, указывает на то, что группировка растений по габитусу в пределах типа *dwarf* I обусловлена генетическими причинами, и их реакция на внешние условия является результатом различий в их генетической природе. Поэтому в пределах *dwarf* I можно различить сильную, умеренную и слабую степени проявления гибридной депрессии, обусловленную различиями в силе аллелей родительских форм. По существу, гибриды этой группы трудно назвать карликовыми, поскольку все они погибают в период кущения. Их генотип карликовости не реализуется вследствие преждевременной гибели растений.

Общепринятое выражение «*grass-dwarf*» скорее относится к этой группе гибридов и не может быть применено в отношении плодоносящих гибридов, имеющих генотип карликовости. Имеется прямая связь между временем проявления характерных черт габитуса *grass-dwarf* (фенокритическая фаза) и экспрессивностью генов. Чем раньше наступает фенокритическая фаза, тем сильнее аллели родительских форм и тем раньше погибают гибриды типа *dwarf* I.

Гибриды второй группы (dwarf II) с генотипом dwarfness выходят за пределы указанной фазы развития. В зависимости от генотипа они также распадаются на несколько групп, различающихся по количеству стеблей, высоте, количеству и величине колосьев и степени фертильности. И здесь различные гибриды отличаются по степени гибридной депрессии и распадаются на сильные, умеренные и слабые группы. Гибриды типа dwarf II отличаются от dwarf I различной степенью фертильности, хотя эта особенность у них в общем слабо развита. Все они типично карликовые и частично плодовитые.

В наиболее слабой степени гибридная карликовость проявляется в фенотипе, характерном для dwarf III. Гибриды этого типа развивают признаки dwarfness позже, чем типа dwarf I. У них отчетливо проявляются определенные переломные фазы морфогенеза. До трубкования они отличаются от обычных растений обильным побегообразованием, листья у них светло-зеленые в отличие от гибридов dwarf I и dwarf II, в период трубкования у них задерживается рост, что продолжается до выбрасывания колосьев. Затем они резко поднимаются в росте, образуют большее количество относительно мелких колосьев, часто со щуплым зерном, тем не менее многие из них к концу вегетации по росту уступают низкорослым родителям. Гибриды этого ряда также распадаются на группы с сильным, умеренным и слабым развитием признаков dwarf III, что, вероятно, также является результатом различий в экспрессивности генов, определяющих этот фенотип.

Обстоятельные исследования по генетике гибридной карликовости пшениц принадлежат Уатергаузу [11], Флореллу и Мартину [4], Мак-Миллану [7], Пео, Чен и Ли [9], Танака [10], Хермсену [6], Муру [8], Зевену [12]. Обзор по генетике этого явления имеет Козленко [2].

Гибридная карликовость по Флореллу и Мартину определяется взаимодействием трех или четырех пар генов, по Мак-Миллану — четырех, по Танака — двух, по Хермсену — трех пар генов.

Для разработки более удовлетворительной теории, объясняющей генетические механизмы гибридной карликовости, нужны дополнительные экспериментальные данные.

Материал и методика. Целью исследования было выявление генов гибридной карликовости и определение генотипов сортов пшеницы *T. aestivum*. Были изучены яровые и озимые сорта. Гибридизация проводилась обычным методом, с использованием после кастрации пергаментных изоляторов. Посев гибридных семян производился осенью по 10 зерен, вместе с таким же количеством зерен родительских форм. Типы гибридов окончательно устанавливались весной. Для обнаружения сортов с генотипом D_2D_3 и D_2 нами были использованы следующие тестеры с генотипом D_1D_3 : Frisco* и Gabo*, с генотипом D_1 — Субкерманшахи, Bencubbin*, Лютесценс 1163, Дельфи*, Сафейдак, Chull* и другие. Для выявления сортов с генотипами D_1D_3 и D_1 были использованы тестеры с генотипом D_2D_3 : Standart II* и QuanaH. Поскольку причиной возникновения гибридной карликовости является комплементарное взаимодействие двух основных генов — D_1 и D_2 , то изученные нами сорта будут отмечены этими генами.

* Сорта, у которых генотип карликовости определен Хермсеном [6].

Для познания генетических механизмов детерминации гибридной карликовости, на наш взгляд, большое значение имеет рассмотрение результатов проверки группы сортов, имеющих D_2 по отдельным тестерам, несущим ген D_1 .

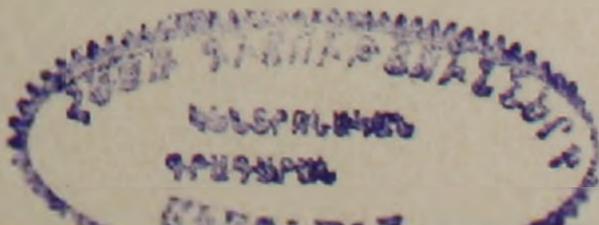
Результаты и обсуждение. Субкерманшахи (D_1) при скрещивании с 32 сортами, несущими ген D_2 , в 2-х случаях образовал гибриды типа dwarf I, в 10 — dwarf II, в 12 случаях — dwarf III и в 8 комбинациях — нормальный фенотип при наличии генотипа гибридной карликовости (табл. 2, 4, 5 и 6). Вместо предположения [6], что все три типа гибридной карликовости (dwarf I, dwarf II и dwarf III) возникли по причине разного происхождения сортов, несущих гены D_2D_3 (скверхеды и средиземноморские пшеницы), что нормальные фенотипы возникли вследствие объединения только генов D_1 и D_2 , можно считать, что указанные различия объясняются множественными аллелями гена D_2 и их соотношением к гену D_1 сорта Субкерманшахи. Это касается и группы гибридов с нормальным фенотипом, которая могла возникнуть вследствие особой слабости гена D_2 у некоторых сортов, как это бывает при возникновении нормальных фенотипов гибридов, имеющих некротический генотип [1, 3, 5].

Совершенно иная картина возникает, когда с указанной группой сортов с геном D_2 скрещивается сорт Frisco (D_1D_3). При гибридизации с 27 сортами во всех случаях возникли гибриды только одного типа — dwarf I (табл. 1).

Таблица 1

Гибриды типа dwarf—1

№ кат. ВИР	Сорта	Ген карликовости	Тестер, D_1	Происхождение изученных сортов
1	2	3	4	5
10245	Гостианум 0237	D_2	Frisco	РСФСР, Саратовская ГСС
32844	Гостианум 122/76	D_2	Frisco	РСФСР, Пензенская обл.
41651	ВИР 463	D_2	Frisco	РСФСР, Краснодарский край
42790	Безостая 1	D_2	Frisco	РСФСР, Краснодарский край
—	Одесская 12	D_2	Frisco	Укр.ССР
29524	Ферругинеум 1239	D_2	Frisco	Укр.ССР
41711	Banco*	D_2	Frisco	Швеция
23675	Standart II*	D_2	Frisco	Швеция
38481	Virtus	D_2	Frisco	Швеция
43045	Svale	D_2	Frisco	Швеция
43037	Hansa	D_2	Frisco	Швеция
45130	Titan	D_2	Frisco	Голландия
40932	Zoug otofte	D_2	Frisco	Дания
42665	Vakka	D_2	Frisco	Финляндия
41537	Клуж. 635	D_2	Frisco	Румыния
42621	Флорно*	D_2	Frisco	Италия
45088	Flamingo*	D_2	Frisco	ФРГ



DA-15.053

1	2	3	4	5
23567	Pusa 12	D ₂	Frisko	Индия
—	Бенгалензе	D ₂	Frisko	Индия
40900	Манчестер	D ₂	Frisko	США
43076	Quanah	D ₂	Frisko	США
44887	Red coat	D ₂	Frisko	США
14919	Marquillo*	D ₂	Frisko	США
45158	East white winter wheat № 2	D ₂	Frisko	Канада
13268	Amby*	D ₁	Frisko	Австралия
40695	РПГ 49/49	D ₂	Frisko	Германия
41584	Hadmerslebener II	D ₂	Frisko	Германия
41414	Бендеры К—41	D ₂	Лютесценс 1163	Молд.ССР
—	Ferrugineum	D ₂	Лютесценс 1163	АрмССР
41818	Местная	D ₂	Лютесценс 1163	Азерб.ССР
—	Кыу С	D ₁	Лютесценс 1163	Эстонская ССР
45088	Flamingo*	D ₂	Лютесценс 1163	ФРГ
43186	Zdzislawka	D ₂	Лютесценс 1163	Польша
44457	Sun	D ₂	Лютесценс 1163	Швеция
23675	Standart II*	D ₂	Сафейдак	Швеция
23675	Standart II	D ₂	Саратовская 29	Швеция
23675	Standart II	D ₂	Chull*	Швеция
23675	Standart II	D ₂	Federation*	Швеция
23675	Standart II	D ₂	Wandilla*	Швеция
23675	Standart II	D ₂	Canberra*	Швеция
23675	Standart II	D ₂	Kenya Farmer*	Швеция

Вместо существующего предположения, что в этом случае однообразие гибридов объясняется классом сорта Frisko нам представляется, что этот сорт является носителем особо сильного гена D₁, что приводит к устранению возможности проявления всех типов, кроме одного, наиболее резко выраженного фенотипа гибридной карликовости dwarf I.

Таблица 2

Гибриды типа dwarf I

№ кат. ВИР	Сорта	Ген карликовости	Тестеры		Происхождение изученных сортов
			Amby, D ₂	Pusa 12, D ₂	
—	Субкерманшахи	D ₁	dwarf I	dwarf I	АрмССР
—	Дельфи	D ₁	dwarf I	dwarf I	АрмССР
44499	Frisko	D ₁	dwarf I	dwarf I	Австралия
38574	Gabo	D ₁	dwarf I	—	Австралия
13282	Federation	D ₁	dwarf I	dwarf I	Австралия
25532	Canberra	D ₁	dwarf I	—	Австралия
22060	Chull	D ₁	dwarf I	dwarf I	США

В свете концепции множественного аллелизма генов гибридной карликовости более естественное объяснение находят факты возникновения различных фенотипов при скрещивании с тестером Субкерманшахи и отсутствие типа dwarf III при скрещивании с тестерами Frisko, Amby и Pusa 12. Как показано (табл. 1, 2), такими «сильными тестерами» могут быть и сорта-носители гена D₁ (Frisko, Gabo) и гена D₂ (Amby, Pusa 12). Gabo (D₁) при скрещивании с 12 сортами с геном D₂ образовал только фенотип dwarf I, Amby (D₂) с 7 сортами также образовал толь-

ко тип dwarf I. Это относится и к сорту Pusa 12 с геном D_2 (табл. 2). Ни в одном случае эти сорта в наших экспериментах не приводили к образованию dwarf III. Сорт Standart II (D_2) при скрещивании с сортами-носителями гена D_1 также привел к возникновению типов dwarf I или dwarf II, в то время, как QuanaH (D_2) из 7 комбинаций с теми же сортами в 5 случаях образовал dwarf III, а в 2-х случаях (с сортами Frisco и Gabo) — dwarf I (табл. 3).

Таблица 3
Фенотип гибридов первого поколения при скрещивании с сортами Standart II и QuanaH

№ кат. ВИР	Сорта	Ген карликовости	Тестер		Происхождение изученных сортов
			Standart II, D_2	QuanaH, D_2	
44499	Frisco	D_1	dwarf I	dwarf I	Австралия
38574	Gabo	D_1	dwarf I	dwarf I	Австралия
35653	Bencubbin	D_1	dwarf I	dwarf III	Австралия
22060	Chull	D_1	dwarf I	dwarf III	США
—	Сафейдак	D_1	dwarf I	dwarf III	Тадж.ССР
—	Дельфи	D_1	dwarf I	dwarf III	АрмССР
—	Субкерманшахи	D_1	dwarf I	dwarf III	АрмССР
13282	Federation	D_1	dwarf I	—	Австралия
25555	Wandilla	D_1	dwarf I	—	Австралия
25532	Canberra	D_1	dwarf I	—	Австралия
45376	Kenya Farmer	D_1	dwarf I	—	Кения
—	Саратовская 29	D_1	dwarf I	—	РСФСР, Саратовская обл.

Фенотип dwarf II в наших опытах часто возникал также при гибридизации с сортом Субкерманшахи (табл. 4).

Таблица 4
Гибриды типа dwarf II

№ кат. ВИР	Сорта	Ген карликовости	Тестер, D_1	Происхождение изученных сортов
40900	Манчестер	D_3	Субкерманшахи	США
41711	Banco	D_2	Субкерманшахи	Швеция
23675	Standart II	D_2	Субкерманшахи	Швеция
43045	Svale	D_2	Субкерманшахи	Швеция
40932	Zoug otofte	D_2	Субкерманшахи	Дания
45088	Flamingo	D_3	Субкерманшахи	ФРГ
40695	РПГ 49/49	D_2	Субкерманшахи	Германия
41750	Тевере	D_3	Субкерманшахи	Италия
—	Ferrugineum	D_2	Субкерманшахи	АрмССР
41818	Местная	D_3	Субкерманшахи	Азерб.ССР
43186	Zdzislawka	D_2	Дельфи	Польша
44457	Sun	D_2	Дельфи	Швеция
—	Кыу С	D_2	Дельфи	Эстонская ССР

Определенные группы сортов при взаимном скрещивании образуют только гибриды типа dwarf III (табл. 5).

Таблица 5

Гибриды типа dwarf III

№ кат. ВИР	Сорта	Ген кар-ликовости	Тестер D ₁	Происхождение изученных сортов
43076	Quanañ	D ₂	Субкерманшахи	США
40151	Ottawa 2615A	D ₂	Субкерманшахи	Канада
—	Бенгалензе	D ₂	Субкерманшахи	Индия
10245	Гостианум 0237	D ₂	Субкерманшахи	РСФСР, Саратовская ГСС
—	Эритроспермум 34	D ₂	Субкерманшахи	РСФСР, НИИСХЦЧП
—	Одесская 12	D ₂	Субкерманшахи	Укр.ССР
—	БЦ 23	D ₂	Субкерманшахи	Укр.ССР
35703	Аскания 25	D ₂	Субкерманшахи	Укр.ССР
41499	Местная	D ₂	Субкерманшахи	Молд.ССР
—	Бельцкая 32	D ₂	Субкерманшахи	Молд.ССР
41411	Бендеры К-41	D ₂	Субкерманшахи	Молд.ССР
40328	Сурхак местный	D ₂	Субкерманшахи	Тадж.ССР
—	Зерноградская 5	D ₂	Дельфи	РСФСР, Ростовская обл.
44340	Степнячка 30	D ₂	Дельфи	РСФСР, Краснодарский край
41462	Местная	D ₂	Дельфи	Молд.ССР
—	Ферругинеум 781	D ₂	Дельфи	Литовская ССР
—	Зерноградская 5	D ₂	Лютесценс 1163	РСФСР, Ростовская обл.
44340	Степнячка 30	D ₂	Лютесценс 1163	РСФСР, Краснодарский край
—	Эритроспермум 34	D ₂	Лютесценс 1163	РСФСР, НИИСХЦЧП
41462	Местная	D ₂	Лютесценс 1163	Молд.ССР
41499	Местная	D ₂	Лютесценс 1163	Молд.ССР
—	Ферругинеум 781	D ₂	Лютесценс 1163	Литовская ССР
40328	Сурхак местный	D ₂	Лютесценс 1163	Тадж.ССР

Имеются сорта с геном D₂, которые при скрещивании с определенными сортами-носителями гена D₁ образуют гибриды с нормальным фенотипом при наличии генотипа гибридной карликовости D₁d₁D₂d₂ (табл. 6).

Таблица 6
Гибриды с нормальным фенотипом dwarf, генотипом (D₁d₁D₂d₂)

№ кат. ВИР	Сорта	Ген кар-ликовости	Тестер, D ₁	Происхождение изученных сортов
41651	ВИР 463	D ₂	Субкерманшахи	РСФСР, Краснодарский край
42790	Безостая 1	D ₂	Субкерманшахи	РСФСР, Краснодарский край
32844	Гостианум 122 76	D ₂	Субкерманшахи	РСФСР, Пензенская обл.
42665	Vakka	D ₂	Субкерманшахи	Финляндия
38481	Virtus	D ₂	Субкерманшахи	Швеция
42621	Флорно	D ₂	Субкерманшахи	Италия
44887	Red coat	D ₂	Субкерманшахи	США
34056	Quality*	D ₂	Субкерманшахи	Австралия

Полученные результаты показывают, что независимо от того, являются ли сорта носителями гена D₁ или D₂, некоторые из них при скрещиваниях всегда образуют гибриды типа dwarf I, реже dwarf II, и никогда эти сорта не приводят к возникновению гибридов типа dwarf III. К ряду таких сортов относятся Frisco (D₁), Gabo (D₂), Amby (D₂) и Pusa 12 (D₂).

В наших опытах гибриды типа dwarf II возникали только при использовании тестеров Субкерманшахи (D₁) и Дельфи (D₁) при скрещивании с группой сортов, несущих ген D₂ самого различного происхождения (США, Индия, Польша, Швеция, Армения).

Определенная группа сортов из различных экологических районов, принадлежащих даже к различным видам (*T. aestivum* и *T. durum*), при скрещивании между собой образует гибриды типа dwarf III.

Другая группа сортов при взаимном скрещивании образует нормальный фенотип с генотипом гибридной карликовости ($D_1d_1D_2d_2$). В этих случаях носителями гена D_1 были сорта Субкерманшахи, Лютеценс 1163, Дельфи и Chull, а носителями гена D_2 —ВНР 463, Virtus, Флорию, Quality, Maquillo. Поскольку сорта-тестеры, носители гена D_1 в других комбинациях давали гибриды разных типов карликовости, то нормальный фенотип гибридов этой группы, вероятно, объясняется слабостью гена D_2 у этих сортов, как это бывает и при скрещивании сортов со слабыми генами некроза у некротических гибридов.

Институт земледелия МСХ АрмССР,
лаборатория генетики

Поступило 7.III 1972 г.

Գ. Հ. ԲԱՐԱԶԱՆՅԱՆ, Ն. Ս. ՍԱՐԳՍՅԱՆ

ՀԻՐՐԻԴԱՅԻՆ ՑԱԾՐԱՀԱՍԱԿՈՒԹՅՈՒՆԸ (DWARFNESS)
T. AESTIVUM ՑՈՐԵՆԻ ՄՈՏ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Հիբրիդային ցածրահասակությունը ցորենների մոտ արտահայտվում է 3 տիպով՝ dwarf I, dwarf II, dwarf III. Dwarf I տիպի համար բնորոշ է ուժեղ թփակալուծը, տերևների մուգ կանաչ գույնը, բույսերի վաղ մահացումը թփակալուծան ֆազայում: Dwarf II տիպի համար նույնպես բնորոշ է ուժեղ թփակալուծը, մեծ թվով ցածրահասակ ցողունների առաջացումը, որոնցից քչերը տալիս են կիսաստերիլ հասկեր: Dwarf III տիպի համար բնորոշ է բույսերի ուժեղ թփակալուծը, տերևների բաց կանաչ գույնը, ցողունների բարակությունը: Այս տիպի մոտ հաճախ նկատվում է նաև բույսերի համեմատաբար ցածր հասակ, հասկերի մանրացում, հատիկների շնչկվածություն:

Հոդվածում տրված է 116 ցածրահասակ հիբրիդների բնութագիրն ըստ վերը նկարագրված տիպերի: Որոշված են 43 ծնողական սորաների գենոտիպերը ըստ ցածրահասակության դոմինանտ գենների (D_1 և D_2):

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Бабаджанян Г. А. Биологический журнал Армении, XXIII, 11, 1970.
2. Козленко Л. В. Сельское хозяйство за рубежом. Растениеводство, 5, 1971.
3. Саркисян Н. С., Бабаджанян Г. А., Мкртчян А. А. Биологический журнал Армении, XXIV, 8, 1971.
4. Florell V. H., Martin Y. F. J. Agr. Res. 53, 1936.
5. Hermsen J. G. Genetica, 33, 4, 1963.
6. Hermsen J. G. Euphytica, 16, 1, 1967.
7. McMillan J. R. Counc. for Sc. and. Ind. Res., Bull. no. 104, 1937.
8. Moore K. Euphytica 18, 2, 1969.
9. Pao W. K., Chen C. W., Li H. W. Sour. of the Amer. Soc. Agr. 35, 5, 1944.
10. Tanaka M. Memoirs of the College of Agr. Kyoto Univ. 87, 1965.
11. Waterhouse W. L. Proc. Linn. Soc. Nw. South Wales, v. 55, p. 5, no. 231, 1930.
12. Zeven A. C. Euphytica, 19, 1, 1970.