

УДК 633.11:575.222.73:633.119

СИНТЕЗ НОВЫХ ЭММЕРОВ (ДВУЗЕРНЯНОК) И ТЕТРАПЛОИДНЫХ СПЕЛЬТОИДОВ И ВОПРОСЫ ФИЛОГЕНИИ РОДА ПШЕНИЦЫ

П. А. ГАНДИЛЯН, Ж. О. ШАКАРЯН, Э. А. ПЕТРОСЯН

Синтезированы 6 новых эммеров (двузернянок, $2n=28$) из однозернянок ($2n=14$): амфидиплонды *T. X molossourarticum*, *T. X sinskourarticum*, *T. X boeoticeourarticum*, *T. X sinskoboeoticum*, *T. X tetrasinskoiiformae* и автотетрапloid *T. urartu* (*T. tetraurartu*, $2n=28$). Синтезированы также 2 спельтовидных тетрапloid — *T. erebuni* (*T. X tauschourarticum*), *T. X boeoticeotauschicum* и автотетрапloid — *Ae. tauschii* (*Ae. tetratauschii*, $2n=28$). Хотя новые эммеры морфологически сходны с дикими двузернянками, однако это не является достаточным основанием для отрицания причастности видов эггилонса к происхождению тетрапloidных пшениц. Внутренняя цветковая чешуя у новых эммеров при созревании колоса расщепляется вдоль, как у однозернянок, а у «натуральных» тетрапloidных пшениц, дипloidных эггилонсов и их гибридов с однозернянками она не расщепляется. Для получения пшеницы типа спельты наличие генома В как будто принципиального значения не имеет. Интрогрессивными гибридизационными процессами и мутациями объясняются противоречивые данные о геномах А и В полипloidных пшениц.

Ключевые слова: пшеница, двузернянки, тетрапloidные спельтоиды, филогения рода пшеницы.

Еще с тридцатых—сороковых годов нашего столетия, когда был выяснен геномный состав у рода *Triticum* L. и были даны обозначения геномов—АА для дипloidных, AABB—тетрапloidных и AABBDD—гексапloidных,—начались поиски вероятных доноров геномов А, В и D и предпринимались попытки их идентификации.

Вопросы филогении и происхождения полипloidных видов пшеницы в последнее время дискутируются особенно широко. В качестве вероятных доноров называют разные дипloidные виды пшеницы (однозернянки) и эггилонса. Для их идентификации применялись и в настоящее время применяются разные методы исследований: морфологический, генетический, цитологический, биохимический, молекулярно-биологический и др. Нам представляется, что самым веским доказательством причастности тех или иных доноров к происхождению полипloidных пшениц может быть ресинтез существующих видов из предполагаемых геномов.

Необходимо учитывать и следующее обстоятельство. Очевидно, что в общей эволюции рода *Triticum*, в полипloidизации его видов имели место отдаленная гибридизация, интрогрессия и удвоение числа хромосом. Однако в течение длительного периода филогенеза как доноры, так и возникшие из них полипloidы подверглись мутациям, и значительно изменилась их генетическая структура. Следовательно, точное искусственное воспроизведение полипloidных видов невозможно.

Несмотря на это, мы считаем, что синтезированием новых форм из вероятных и так называемых «натуральных» геномов и наиболее полным, многосторонним сравнением их с существующими видами мы вплотную подойдем к решению проблемы происхождения полиплоидных пшениц.

В последние годы нами с целью получения новых форм, обогащения генофонда и в некоторой степени уточнения происхождения геномов А, В и D современных полиплоидных пшениц путем гибридизации и удвоения хромосом колхистином создан ряд аллотетраплоидов и автотетраплоидов [4—11].

1. *Новые эммеры (двузернянки), синтезированные из однозернянок.* Считается, что донором генома А полиплоидных пшениц являются однозернянки (*T. boeoticum*, *T. monococcum* или *T. urartu*). В отношении генома В большинство авторов в качестве донора называют виды эгипсопса селекции Sitopsis. Однако полученные аллотетраплоиды между пшеницами однозернянок (доноры А) и видов секции Sitopsis (В) морфологически во многом отличаются от существующих видов тетраплоидных пшениц (ААВВ). Такие аллополиплоиды получены Кихарой [24], Сирсом [26], Райли [25] и другими. Жиров [12] создал аллополиплоиды от скрещивания *Ae. sharonensis* с *T. urartu*, *T. monococcum*, *T. sinuskajae*, затем *Ae. speltoides* с *T. boeoticum* и *T. sinuskajae*. „По общему облику колосьев,—пишет он,—ни один из полученных амфиплоидов не имел достаточного сходства с *T. dicoccoides*“ [12, стр. 139].

Имеется предположение о возникновении генома В от генома А вследствие модификации последнего в течение эволюционного процесса. Тогда, по Мелли, «...тетраплоидная пшеница могла оказаться автополиплоидом» [14, стр. 13]. Если данное высказывание может быть правомерным в отношении тетраплоидов между *T. boeoticum*, *T. monococcum* и *T. sinuskajae* (их гибриды между собой фертильны), то оно неверно в отношении тетраплоидов между *T. urartu* и названными видами (гибриды указанных видов с *T. urartu* стерильны). Считается также, что геном В в тетраплоидной пшенице мог возникнуть в результате дивергенций от какого-нибудь другого родственного генома. Например, Джонсон и Дхаливал [20, 21, 22] упорно считают, что донором генома В является *T. urartu*. Таким образом, эти и подобные предположения сводятся к тому, что геном В также произошел от однозернянок (не от эгипсопса). Кстати, о происхождении тетраплоидных пшениц от диплоидных писал еще в 30-е годы Фляксбергер [18, стр. 343]: «...они генетически связаны между собой, причем дикие однозернянки и *T. dicoccoides* или представляют отдельные параллельные линии от одного или очень близких родичей, или *T. dicoccoides* произошла от однозернянок, но в очень отдаленный древнейший период». Туманин также выдвинул гипотезу о возникновении двузернянок из однозернянок путем полиплоидизации [17]. Как уже отмечалось выше, лучшим доказательством данных предположений будет синтезирование тетраплоидных пшениц из диплоидов с дальнейшим тщательным анализом. С этой целью нами в последнее время созданы следующие тетраплоидные пшеницы типа эммеров из однозернянок [11].

1. Амфидиплоид *T. monococcum* L. $\times$ *T. urartu* Thum. ex Gandil. (*T. X monococcourarticum* m.). Создан в 1983 г. (рис. 1 А); геномная формула — $A^bA^bA^uA^u$ или $A^aA^aA^uA^u$ ($2n=28$).

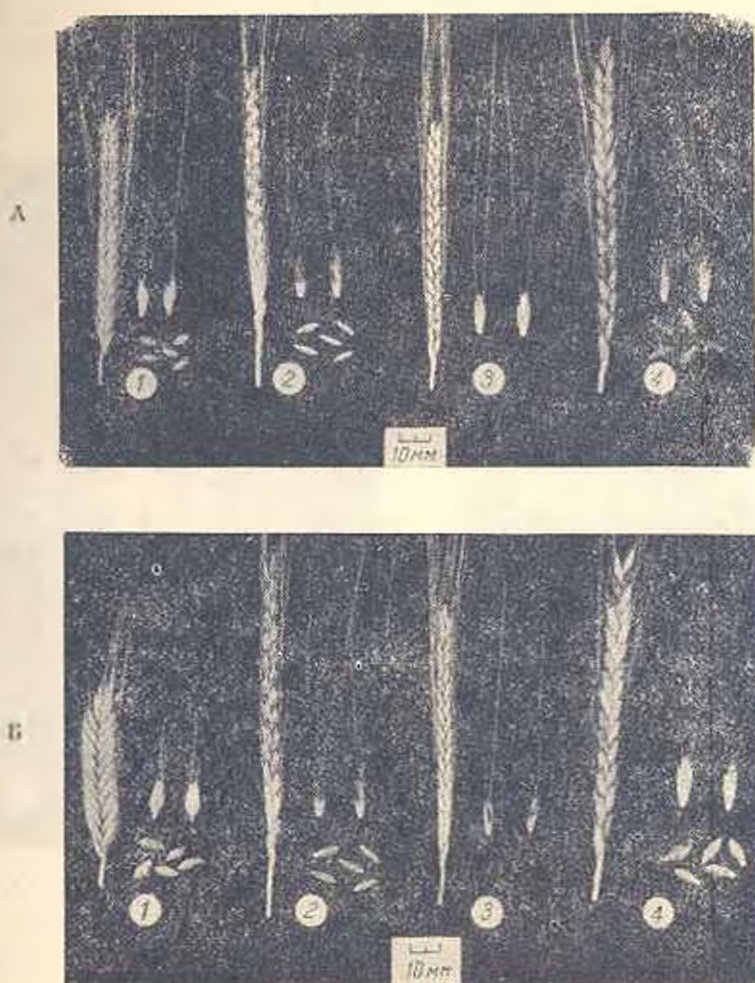


Рис. 1. А. Колосья, колоски и зерновки: 1. *T. monococcum* L., 2. *T. urartu* Thum. ex Gandil.; 3. амфигапloid (F_1 , $2n=14$); 4. амфидиплоид (C_2 , $2n=28$). Б. Колосья, колоски и зерновки: 1. *T. siniskajae* A. Filat. et Kurk.; 2. *T. urartu* Thum. ex Gandil.; 3. амфигапloid (F_1 , $2n=14$); 4. амфидиплоид (C_2 , $2n=28$).

2. Амфидиплоид *T. siniskajae* A. Filat. et Kurk. $\times$ *T. urartu* Thum. ex Gandil. (*T. X siniskourarticum* m.). Создан в 1983 г. (рис. 1 Б); геномная формула — $A^bA^bA^uA^u$ или $A^aA^aA^uA^u$ ($2n=28$).

3. Амфидиплоид *T. boeoticum* Boiss. $\times$ *T. urartu* Thum. ex Gandil. (*T. X boeoticourarticum* m.). Создан в 1984 г.; геномная формула — $A^bA^bA^uA^u$ ($2n=28$). О подобном амфидиплоиде сообщают Джонсон и Дхаливал [23], они находят много общего между этим гибридом и существующими тетраплоидными эмерами. Амфигаплоиды ($2n=14$) этих трех комбинаций стерильны. Этим подтверждается, что, хотя геномы компонентов обозначены одинаково (A), между ними имеются

различия. Удвоение числа хромосом ($2n=28$) делает гибриды фертильными.

4. Амфиаллоид *T. sinskajae* A. Filat. et Kurk. $\times$ *T. boeoticum* Boiss. (*T. X sinskoboeoticum* m.). Создан в 1983 г. Амфиаллоид этой комбинации фертилен, следовательно, геномы компонентов более близки, чем таковые предыдущих комбинаций. Геномная формула — $A^bA^bA^bA^b$ или $A^aA^aA^bA^b$ ($2n=28$).



Рис. 2. Тетраплоидная форма пшеницы типа *T. sinskajae* A. Filat. et Kurk. (*T. X tetrasinskajae* m.).



Рис. 3. Колосья и колоски: 1. *T. boeoticum* Boiss.; 2. *Ae. tauschii* Coss.; 3. амфиаллоид (F_1 , $2n=12$); 4. амфиаллоид (C_1 , $2n=28$).

5. В 1985 г. нами из *T. X sinskourarticum* m. и *T. sinskoboeoticum* m. выделены синсковидные формы пшеницы (рис. 2) с тетраплоидным набором хромосом ($2n=28$).

6. Автотетраплоидный *T. urartu* Thunb. ex Gandll. (*T. tetraurartu* m.). Создан в 1984 г.; геномная формула — $A^aA^aA^aA^a$ ($2n=28$).

II. *Тетраплоидные спельтоиды*. Не вникая в подробности, отметим, что в настоящее время мало кто сомневается в том, что эгилонс Таушз (*Ae. tauschii* Coss.) является источником третьего генома гексаплоидной пшеницы группы *T. aestivum* L. (AABBDD).

Если *Ae. tauschii* и пшеницы-однозернянки, согласно мнению ряда исследователей, действительно являются двумя из трех геномов гексаплоидных пшениц группы *T. aestivum*, то актуальность изучения этих видов и взаимоотношений между ними становится очевидной. Поэтому начиная с 1976 года нами велись исследования в указанном на-

правления [4—11], в результате которых синтезированы аллотетраплоиды с использованием «натуральных» геномов А и D.

7. Амфидиплоид *Ae. tauschii* Coss. $\times$ *T. urartu* Thun. ex Gandil. *T. erebuni* Gandil. или *T. X tauschourarticum* Gandil. Создан в 1982 г. [6]; геномная формула — $D^aD^aA^aA^a$ ($2n=28$). Описан как новый вид тетраплоидной пшеницы — *T. erebuni* Gandil. [9]. В последние годы вопросом гибридизации *Ae. tauschii* и *T. urartu* занимались и другие исследователи. Джилл с соавт. [21] в 1981 г. сообщили, что 8 образцов *T. urartu* в качестве опылителей были скрещены с *Ae. tauschii* и получены 15 выполненных зерновок, но их зародыши оказались летальными или полuletальными, а проростки погибли. Авторы связывали нежизнеспособность зародыша с несовместимостью ядра и цитоплазмы родительских видов. Однако они высказали предположение, что для преодоления генетической летальности необходимы одна мутация, т. е., если проанализировать достаточно большое количество генотипов, то можно обнаружить жизнеспособную гибридную комбинацию.

О летальности зародыша или проростка гибрида *Ae. tauschii* $\times$ *T. urartu* сообщают и другие исследователи [1, 15, 16]. У нас из полученных в 1980 г. гибридных зерновок около 55% (25 из 45-ти) имели жизнеспособные зародыши — проросли и образовали нормальные растения, хотя у них наблюдались явления красного хлороза, которые передавались дальнейшим поколениям этого амфидиплоида (C_4).

Амфидиплоид между *Ae. tauschii* $\times$ *T. urartu* получен и Паврузбековым [16].

8. Амфидиплоид *T. boeoticum* Boiss. $\times$ *Ae. tauschii* Coss. (*T. X boeotictauschicum* m.). Создан в 1983 г. [7]; геномная формула — $A^bA^bD^aD^a$ ($2n=28$). В качестве дикой однозернянки была использована двуостая белоколосая краснозерная разновидность (*subsp. thaoudar* var. *albidum*), а эгилонса — *Ae. tauschii* *subsp. strangulata*, собранные в окрестностях г. Еревана.

О существовании такого амфидиплоида известно еще с 10-х годов [27]. К сожалению, нет сведений о формах дикой однозернянки и эгилонса Тауша, использованных для его синтеза. В литературе он известен как амфидиплоид *T. aegilopoides* $\times$ *Ae. squarrosa* с геномной формулой AADD. Судя по названию, материнской формой при его создании была одноостая однозернянка (раньше она считалась самостоятельным видом под названием *T. aegilopoides*).

Между нашим амфидиплоидом и созданным ранее имеется сходство, но по некоторым признакам они различаются. Наиболее существенным отличительным признаком является спонтанная ломкость колоса (ломкость амфидиплоида Сирса такая же, как у дикораствующих пшениц). Как уже сообщалось [7], у нашего амфидиплоида колос спонтанно не ломается. Хотя геномную формулу сирсовского амфидиплоида также обозначают как AADD, но мы предполагаем, что второй геном (D) в ней представлен не полностью.

Джилл с соавт. [21] в качестве материнского растения использовали некоторые образцы эндопса Тауша при скрещивании с *T. boeoticum*. В данных комбинациях летальность зародыша не наблюдалась, как и в варианте с *Ae. tauschii* × *T. urartu*, однако они погибли спустя 14 дней из-за отмирания эндосперма. Авторам удалось получить жизнеспособные гибридные растения F_1 при использовании культуры зародыша. Они культивировали около 200 зародышей в возрасте 10–12 дней и получили лишь 6 жизнеспособных гибридов. Это первое сообщение об успешном скрещивании *Ae. tauschii* с *T. boeoticum*. О получении амфидиплоида эти авторы не сообщают.

Амфидиплоид с геномом DDAА получен в Краснодаре Ивановым [13]. Методом искусственного выращивания зародыша гибрида и удвоения хромосом при помощи колхицина он получил подобный амфидиплоид и описал как *T. palmovae*. Несмотря на то, что в качестве цитоплазмы для этого амфидиплоида послужила цитоплазма *Ae. tauschii*, а для нашего — *T. boeoticum*, они морфологически более сходны, чем ранее синтезированный Сирсом *boeoticum* × *tauschii*. Имеются, конечно, и различия. Например, цвет колоса *T. palmovae* темно-коричневый, а нашего — *T. boeoticolauschii* — беловатый и др.

В отношении филогении пшеницы важное значение имеют следующие обстоятельства. Колосья последних двух амфидиплоидов (а также их амфигамплоидов) напоминают колосья культурного гексаплоидного вида *T. spelta* ($2n=42$), т. е. они спельтовидные. О различиях между *tauschii* × *urartu* и *boeoticum* × *tauschii* мы уже сообщали [6, 7]. Добавим лишь, что у амфидиплоида *tauschii* × *urartu* из-за проявления красного хлороза развитие растений, особенно на первом этапе, ослаблено. У *boeoticum* × *tauschii* красный хлороз выражен слабее, поэтому растения и их колосья более мощные.

Примечательно и следующее. Известно, что колосья родительских видов обоих амфидиплоидов ломаются спонтанно, и колоски осыпаются в зрелом, даже полужрелом состоянии. У амфидиплоидов DDA^aA^a и A^bA^bDD (кроме амфидиплоида, синтезированного Сирсом) колосья уже спонтанно не ломаются.

Наврузбеков [16] пытается объяснить признак прочного колосового стержня у амфидиплоидов наличием двух доминантных комплементарных генов, которые локализованы в родительских видах. Однако вряд ли это так. Этому явлению мы уже дали объяснение [6]. Здесь же хотим подчеркнуть, что соответствующие гены прочности у родительских видов влияют не на один и те же, а на разные участки колосового стержня, следовательно, они не комплементарные. Здесь, по-видимому, действует суммарный эффект разных генов на одном и том же участке колосового стержня. В целостном организме соответствующие гены родительских форм взаимно укрепляют «слабые» места колосового стержня [7].

9. Автотетраплоид *Ae. tauschii* (*Ae. tetratauschii* m.). Получен в 1982 г., $2n=28$. В одинаковых условиях прорастания колосья более крупные, чем у диплоидных. У автотетраплоида наблюдается явление чреззерницы.

Сопоставление результатов исследований, изложенных в данном сообщении, с уже имеющимися позволяет сделать некоторые обобщения и предположения относительно эволюции рода пшениц.

До сих пор наиболее спорным считается вопрос о происхождении тетраплоидных пшениц с геномной формулой AABB. Полученные путем скрещивания однозернянок (геном А) с видами секции *Sitopsis* эгилопса (В) аллотетраплоиды во многом не идентичны диким двузернянкам, а тем более культурным эммерам. А как выглядят в этом смысле автотетраплоидные однозернянки и аллотетраплоиды?

В настоящее время известны автотетраплоидные *T. boeoticum*, *T. monosocum*. Нами получен тетраплоидный Урарту (*T. tetraurartu* n.). Правда, колосья этих тетраплоидов более крупные, чем у диплоидов, но все же они не очень похожи на существующие двузернянки. Джонсон и Дхаливал [23] на основании измерения длины пыльников считают, что ни один из тетраплоидных видов не мог возникнуть в результате автополиплоидии из *T. boeoticum* или *T. urartu*.

На двузернянки больше похожи аллотетраплоиды, названные в данной работе (рис. 1 А, Б). Они действительно морфологически во многом схожи с *T. araraticum* и *T. dicoccoides*. Джонсон и Дхаливал [20, 23], наряду с биохимическими, гибридологическими, цитологическими исследованиями, провели детальный сравнительно-морфологический анализ и пришли к выводу, что амфидиплоид *boeoticum-urartu* по всем показателям гораздо больше похож на дикие тетраплоиды (*T. araraticum* и *T. dicoccoides*), нежели амфидиплоиды, полученные от однозернянок и представителей секции *Sitopsis* рода эгилопс. Например, они отмечают, что амфидиплоид *boeoticum-urartu* характеризуется гетерозисом по признаку размера колоса, который у него крупнее, чем у любого из родителей, и соответствует аналогичному показателю у тетраплоидов. По средней длине пыльников амфидиплоид *boeoticum-urartu* достоверно не отличается от *T. dicoccoides* или *T. araraticum*.

Как будто вопрос уже решен, т. е. можно с уверенностью констатировать, что эммеры произошли в результате синтеза однозернянок (*T. boeoticum* и *T. urartu*). Однако, несмотря на тщательные сравнительно-морфологические исследования, Джонсон и Дхаливал не учли одного существенного признака—характера внутренней цветковой чешуи. На это обратил внимание Флякебергер [18] еще в тридцатые годы. Это очень выдержанный признак. У всех однозернянок ($2n=14$) внутренняя чешуя при созревании колоса расщепляется вдоль, а у двузернянок ($2n=28$) она остается цельной. Для полученных от диплоидных однозернянок амфидиплоидов (*T. X monosocourarticum*, *T. X sinskourarticum*, *T. X sinskoboeticum*, *T. X boeoticourarticum*), а также тетраплоидного Урарту ($2n=28$) также характерно расщепление внутренней цветковой чешуи.

У диплоидных видов эгилопса внутренняя цветковая чешуя при созревании колоса не расщепляется вдоль. Данный признак сохраняется у их гибридов с однозернянками как у амфиглоидов, так и амфидиплоидов.

Из вышеизложенного следует заключить, что хотя колосья автои, особенно, аллотетраплоидных однозернянок ($2n=28$) морфологически сходны с таковыми диких двузернянок, на сегодняшний день окончательно нельзя отрицать причастности видов эгилопса к происхождению тетраплоидных пшениц.

Теперь о спельтовидных тетраплоидах. По всей вероятности, в далеком прошлом *Ae. tauschii* с *T. boeoticum* и *T. urartu* в природе могли спонтанно скрещиваться и давать двухгеномные тетраплоды в большей мере, чем другие вероятные доноры современных тетраплоидных и гексаплоидных видов пшеницы. Например, в наших опытах вероятность скрещиваемости между *T. urartu* (геном А) и *Ae. longissima* (предполагаемый донор генома В) составляла всего около 3,0%, а *Ae. tauschii* (геном D) и *T. urartu* достигала 35% [5]. Необходимо подчеркнуть также, что для получения гибридных растений между *Ae. tauschii* и *T. urartu*, а также *T. boeoticum* и *Ae. tauschii* не было необходимости в применении культуры зародышей. Если подобная гибридизация и полиплоидизация, без применения метода выращивания культуры зародышей, возможна в эксперименте, то она могла происходить и в природе, спонтанно. Отсутствие в природе двухгеномных спельтоидов мы объясняем спонтанной ломкостью их колосьев. Об этом более подробно говорится в другой работе [6].

Амфидиплоиды, полученные с участием «натуральных» геномов А и D, хотя и тетраплоидные, однако, как уже отмечалось, похожи на гексаплоидный и примитивный вид *T. spelta*. Фактически спельтовидные тетраплоиды (*T. erebuni*, *T. X boeoticotauschicum*, *T. palmovae*) и *T. spelta* являются видами-двойниками. Для получения морфологического типа пшеницы спельты наличие генома В как будто принципиального значения не имеет.

По нашей просьбе биохимико-генетическому исследованию подвергся полученный нами амфидиплоид *tauschii* × *urartu* (*T. erebuni*). Яска [19] сообщает, что изоферментный анализ этого амфидиплоида выявляет кодоминантное проявление генов родительских видов.

Очень интересные результаты получены А. Конаревым (сообщение в личном письме). Оказывается, что та форма эгилопса, которую мы использовали в скрещиваниях (*Ae. tauschii* subsp. *strangulata*), наряду с антигеном генома D имеет также антиген генома В¹. *T. urartu* имеет только антиген генома А¹, у амфидиплоида присутствуют антигены геномов D, В¹ и А¹.

Сопоставляя имеющиеся данные и полученные нами результаты, можно прийти к следующим выводам.

В происхождении полиплоидных видов пшеницы (а также эгилопса), кроме скрещивания разных видов и удвоения хромосом, важную роль играли также и интрогрессивные гибридизационные процессы [2, 3].

Дикорастущие тетраплоидные пшеницы могли возникнуть путем скрещивания диких однозернянок и дальнейших интрогрессивных гибридизаций с видами рода *Aegilops*. Например, гибриды между *T. boeoticum* и *T. urartu*, будучи сами самостерильными, могли быть опылены пыльной растущих с ними в общем природном ценозе видов эги-

лопса (носителями генома В) и дать в последующих поколениях начало видообразовательным процессам, которые в результате естественного отбора привели к становлению и обособлению видов дикорастущих тетраплоидных пшениц типа *T. dicoccoides* и *T. araraticum* [3].

Вследствие интрогрессивной гибридизации «натуральный» геном В вошел в тетраплоидные пшеницы, но представлен не полностью, и по той причине по одним маркерам он выявляется четко, по другим — отождествляется с геномом А.

Возникшие тетраплоидные пшеницы, как утверждают большинство филогенетиков рода *Triticum*, могли скрещиваться с *Ae. tauschii* (геном D) и дать начало гексаплоидным видам.

Нам представляется возможным и следующий путь возникновения гексаплоидной пшеницы.

Параллельно с двузернянками (эммерами), геномная формула которых обозначается как AABB, могли возникнуть тетраплоидные спельтоиды (AADD или DDAA). Возникшие тетраплоиды с геномами AADD и AABB смогли спонтанно скрещиваться друг с другом.

Вследствие интрогрессивной гибридизации вполне возможно возникновение сбалансированной хромосомными наборами гексаплоидной пшеницы с геномной формулой AABBDD (настоящая спельта и группы *T. aestivum*).

Отмеченные сложные гибридизационные процессы, а также мутации в процессе эволюции, как явствует из данной работы, а также других [2, 3], вполне возможны. Тогда становятся объяснимыми противоречивые на первый взгляд данные литературы. Например, почему ни один из диплоидных видов не имеет полного сходства с геномом А хлебоплекарной пшеницы (*T. aestivum*) или же почему вокруг генома В ведется так много споров.

Армянский сельскохозяйственный институт
Институт земледелия МСХ Армянской ССР

Поступило 10.XI 1985 г.

ՆՈՐ ԼՄԵՐՆԵՐԻ (ԵՐԿՆԱՏԻԿԱԿՈՐՆԵՐԻ) ԵՎ ՏԵՏՐԱԿՆԵՐԻ ՈՊԵՏԱԿԱՆՈՒՄՆԵՐԻ ՈՐՈՐԵՑԸ ԵՎ ՑԱՐԵՆԻ ՑԵՂԻ ՅԻՎՈՐԱՆԵՑԻ ՀԱՐՑԻՐԸ

Պ. Ա. ՎԱՆԻԿՅԱՆ, Ի. Հ. ՇԱՔԱՐՅԱՆ, Է. Ա. ՊԵՏՐՈՅԱՆ

Հեղինակները միահատիկավորներից ($2n=14$) սինթեզել են 6 նոր էմերներ (երկհատիկավորներ, $2n=28$): Դրանք են. ալֆիդիպոիդներ *T. X. monocoecourarticum*, *T. X. sinskourarticum*, *T. X. boeoticourarticum*, *T. X. sinskoboecoticum*, *T. tetrasinskoformae* և ալտուռտարապոիդ *T. urartu* (*T. tetraurartu*, $2n=28$): Սինթեզվել են նաև 2 սպերմատոֆիտ տարապոիդներ՝ *T. erebuni* (*T. tanschourarticum*), *T. X. boeoticotauschicum* և ալտուռտարապոիդ *Ae. tauschii* (*Ae. tetratauschii*, $2n=28$):

Նոր սովորների հիման վրա հողվածում բնութագրում են ցորենի ցեղի տեսակների ծագամետարանախան հարցերը:

SYNTHESIS OF NEW EMMERS AND TETRAPLOID SPELTIDS AND WHEAT GENUS PHYLOGENY

P. A. GANDILIAN, Zh. H. SHAKARIAN, E. A. PETROSIAN

Five new emmers ($2n=28$) have been synthesized from eincorn wheats ($2n=14$). They are: amphidiploids—*T. X monocourarticum*, *T. X sinskou-rarticum*, *T. X boeoticourarticum*, *T. X sinskoboeotium*, *T. tetrasins koformeae* and autotetraploids *T. urartu* [*T. X tetraurartu*, $2n=28$]. Two speltoid tetraploids have been synthesized as well: *T. erebuni* (*T. X taus-chourarticum*), *T. X boeoticotauschicum* and autotetraploid *Ae. tau-schii* (*Ae. tetratauschii*, $2n=28$). Though the new emmers are morphologically similar with wild emmers, it does not give sufficient ground to deny the participation of aegilops species in the origin of tetraploid wheats. In ear maturing period flowering glume of new emmers splits along the longitudinal crack in eincorn wheats, but in case of "natural" tetraploid wheats diploid aegilops and their hybrids with eincorn wheats this glume does not split. Speltoid tetraploids and hexaploid *T. spelta* can be considered as twin species. The presence of genome B is not likely to have principal significance for the obtaining of morphological type of spelt wheat. Complicated hybridization processes and mutations possibly explain the discrepant data on the reasons why none of diploid species of wheats and aegilops has complete similarity with genomes A and B of bread baking wheat (*T. aestivum*).

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Аминов Н. У. Докл. АН Аз. ССР, 10, 8, 66—68, 1984.
2. Гандилян П. А. Генетика, 8, 8, 5—19, 1972.
3. Гандилян П. А., Яска В. Э. Генетика, 16, 6, 1052—1058, 1980.
4. Гандилян П. А. В кн.: Четвертый съезд Всесоюз. общ-ва генетиков и селекционеров им. Н. И. Вавилова (г. Кишинев, 1—5 февраля, 1982). Тез. докл., 4, 2, 102—103, Кишинев, 1982.
5. Гандилян П. А., Петросян Э. А. Биолог. ж. Армении, 35, 4, 308—312, 1982.
6. Гандилян П. А., Шакарян Ж. О., Петросян Э. А. Докл. АН АрмССР, 76, 3, 141—143, 1983.
7. Гандилян П. А., Шакарян Ж. О., Петросян Э. А. Тез. докл. научн. конф. профессорско-преподавательского состава и аспирантов, посвящ. вопр. реализации продовольственной программы (г. Ереван, май, 1983), 9—10, Ереван, 1983.
8. Гандилян П. А., Шакарян Ж. О. Тез. докл. научн. конф. профессорско-преподавательского состава и аспирантов, посвящ. вопр. реализации Продовольственной программы (г. Ереван, май, 1983 г.), 10—11, Ереван, 1983.
9. Гандилян П. А. Бюлл. ВИР, 142, 77—78, 1984.
10. Гандилян П. А., Назарова Э. А., Шакарян Ж. О. Цитология и генетика, 2, 19, 1985.
11. Гандилян П. А. Всесоюз. совещ. о роли отдаленной гибридизации в эволюции и селекции пшеницы. Тез. докл. 17—19, Тбилиси, 1985.
12. Жиров Е. Г. Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции, 66, 1, 139, 1980.
13. Иоанов Г. Н. Бюлл. ВИР, 142, 78—79, 1984.
14. Лелли Я. Селекция пшеницы, 38, М., 1980.
15. Наврузбеков Н. А. Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции, 73, 3, 141, 1982.
16. Наврузбеков Н. А. Докл. ВАСХНИЗ, 9, 12—13, 1981.
17. Туманян М. Г. ДАН СССР, 16, 6, 333—336, 1937.

18. Фляксбергер К. А. Культурная флора СССР Пшеница 1. 471. М.—Л., 1935.
19. Яаска В. Э. Всесоюзн. совещ. «Роль отдаленной гибридизации в эволюции и селекции пшеницы». Тез. докл., Тбилиси, 30—31. 1985.
20. Dhalizal H. S. and Johnson B. L. J. Bot., 63, 3, 363—369, 1976.
21. Gill B. S., Waines J. G. and Sharma H. C. Plant Scienc. Letters, 23, 2, 181—187.
22. Johnson B. L. and Dhalizal H. S. Amer. J. Bot., 63, 8, 1088—1094, 1976.
23. Johnson B. L. and Dhalizal H. S. Amer. J. Bot., 65, 8, 907—918, 1978.
24. Kihara H. Japan. J. Genet., 40, 1, 1965.
25. Riley R., Unrau J., Chapman V. J. Heredity, 49, 3, 91—98, 1958.
26. Sears E. R. Agric. exp. st. Res. Bull., 336, November, 1—46, 1941.
27. Sears E. R. Agr. Exp. Stu. 337, 20, 1941.

«Биолог. ж. Армении», т. XXXIX, № 1, 1986

УДК 633.11:575.12

ГИБРИДЫ ТРИТИКАЛЕ С ПШЕНИЦАМИ (6Х) И ПРОЦЕСС ИХ ФОРМООБРАЗОВАНИЯ

С. Х. ГАЛСТЯН-АВАНЕСЯН

Скрещивание тритикале с пшеницей—надёжный способ улучшения продовольственных и фуражных достоинств пшеницы. Изучением их гибридов выявлены закономерности скрещивания и формообразования тритикале (6Х и 8Х) с мягкой пшеницей и выделен ряд высокобелковых и высоколипиновых линий с высоким потенциалом урожайности.

Ключевые слова: пшеница, тритикале, скрещивание, формообразование

Для улучшения продовольственных и фуражных достоинств мягкой пшеницы (*T. aestivum* L.) прежде всего необходимо увеличить у нее содержание белков до 20% и количество лиазина в них до 4—4.5% [1, 11, 12]. Одним из подходящих доноров этих признаков является рожь [4]. Однако в силу генетической отдаленности передача необходимых генов ржи пшенице—секализация—возможна лишь посреднически, т. е. возвратным скрещиванием пшеницы с тритикале [1, 4, 11, 16].

Материал и методики. Исходным материалом для исследований служили сорта Безостая 1, Аврора и Мироновская 808; формы видов *T. compactum* Host., *T. aestivum* L., *T. masch* Bek. et Mey., *T. spahaeroglossum* Pers., *T. spelta* L., *T. dicoccum* (Schrank.) Schuebl., *T. timopheevi* Zhuk., ряд перспективных линий сложн-феминатного скрещивания в пределах мягкой пшеницы [2], около 10 сортообразцов тритикале (6Х, 8Х), выписанных из ВПР, и местной селекции (АД61-13—селекция А. К. Минасян, АДР5 и АДЕ-55—селекция В. О. Гулакяна, АД41а, СисАД-1, СисАД-2, СисАД-3, СисАД-4, СисАД-5—селекция автора).

Скрещивания проводились в основном методом контролируемо-свободного перекрестопыления [2, 3], в некоторых же случаях—общепринятым принудительным опылением.

Результаты и обсуждение. Из результатов первых же скрещиваний тритикале с пшеницами стало ясно, что подобная гибридизация является надёжным способом осуществления взаимобмена генов не только