

Механизм вытеснения генома самосовместимых видов генетическим материалом самонесовместимых видов, очевидно, заключается в следующем. У отдаленных гибридов, как известно, вследствие существования так называемого явления квазисцепления, ограничивается случайное комбинирование хромосом, что приводит к преимущественному образованию гамет, состоящих в основном из хромосом одного из родительских видов. И поскольку, как мы знаем, мужские гаметы, по типу близкие к самосовместимым видам, выгибрируются, особенно в условиях интенсивной гаметофитной конкуренции при свободном опылении, в самонесовместимых пестиках гибридов происходят постепенное их «самоочищение» от генов самоовместимых видов и замена гибридного ядра геномом самонесовместимых видов. Так образуются аллоплазматические гибриды, совмещающие ядро самонесовместимых видов и цитоплазму видов самоовместимых.

ЛИТЕРАТУРА

1. Агаджанян А. М. Докл. АН АрмССР, 55, 5, 294, 1972.
2. Агаджанян А. М. Биолог. ж. Армении, 26, 7, 16, 1973.
3. Агаджанян А. М. Биолог. ж. Армении, 28, 12, 40, 1975.
4. Агаджанян А. М. Биолог. ж. Армении, 31, 12, 1246, 1978.
5. Агаджанян А. М. Биолог. ж. Армении, 39, 2, 138, 1986.
6. Георгиева Р., Молхов Ф. Междувидовая гибридизация на растениях. София, 1964.
7. Жученко А. А. Генетика томатов. 663. Кишинев, 1973.
8. Соколов Н. Н. Взаимодействие ядра и цитоплазмы при отдаленной гибридизации животных. 148. М., 1959.
9. Lewis D., Crowe I. K. Heredity, 12, 2, 233, 1958.
10. Martin F. W. Genetics, 46, 1413, 1961.
11. Martin F. W. Genetics, 56, 3, 391, 1967.
12. McVair D. C., Rick C. M. Hylgardia, 23, 4, 101, 1954.
13. Michaele P. Adv. Genet., 6, 288, 1954.
14. Pandey K. K. Amer. Nat., 102, 927, 475, 1968.
15. Sarcant A. C. Genetics, 43, 4, 502, 1958.
16. Stout A. B. Torrey Bot. Club, Mem., 29, 3, 1, 1952.

Поступило 19.VII 1987 г.

Биолог. ж. Армении, т. 40, № 11, 910—918, 1987

УДК 633.11:623.11.631.523

ВЫВЕДЕНИЕ ВТОРИЧНЫХ ТРИТИКАЛЕ ПУТЕМ ТРИТИКАЛЕВО-ПШЕНИЧНЫХ СКРЕЩИВАНИЙ

С. Х. ГАЛСТЯН-ЗВАНЕСЯН

Из популяций гибридов от скрещивания тритикале (6X и 8X1 с мягкой пшеницей в F_2 выделились тритикалевые фракции, из которых дивергентным отбором в дальнейшем формировался ряд новых тритикалевых форм. С каждой из 18 комбинаций были получены от 3 до 19 изогенных линий тритикале, некоторые из которых характеризовались лучшими хозяйственными качествами. Выявлены также некоторые закономерности формирования.

Գործնաչարաների լորիտիկայի $8 \times$ և $8 \times J$ և փափուկ գորենի տրամախառցման հիբրիդների ձեզրավորման F_2 պոլիպլոիդներից ստանձնացվել են ցորենաչարանների ֆրակցիաներ, որոնցից ղիվերգենտ բնորոշյալով հետագայում կազմավորվել են ցորենաչարանների մի շարք նոր ձևեր: 18 զուգակցություններից ստացվել են 3-ից 19-ը իզոգեն փոփոխ, որոնցից մի բանխար լավագույն անտեսական նախկաններից: Բացահայտված են նաև ձևագոյացման որոշ օրինաչափություններ:

By the crossing of triticale ($8 \times$ and $8 \times J$) with soft wheat a great number of F_2 hybrids was received. In the F_2 triticales fractions were picked out, from which by divergent selection triticale forms ($6 \times$) were formed in future. From every 18 combinations 13 to 19 isogenic triticale lines were received, part of them with best economic quality. Some certain laws of formation were revealed at the same time.

Ключевые слова: тритикала гекса- и октоплоидных, дивергентный отбор.

Искусственно созданная человеком зерновая культура тритикале в определенном смысле является двойником пшеницы, призванным сыграть существенную роль в глобальном решении продовольственной проблемы в мире [6, 8, 19, 21, 22, 30, 31]. В настоящее время уже синтезировано большое количество разнообразных тритикале [17, 19, 23, 24, 27, 31 и др.], однако это богатство в большинстве случаев пока еще не совсем «окультурено», а следовательно, предстоит еще многое сделать для полного приобщения к требованиям земледельцев и технологов [12, 19, 21, 22, 31—33]. Одним из надежных способов улучшения тритикале является их скрещивание с культурными пшеницами [2, 4, 5, 10, 13, 15, 28].

В ходе исследования процессов формообразования и создания необходимого материала по пшенице нами выполнены также серии скрещиваний гексаплоидных пшениц с различными сортами (линиями) тритикале на гекса- и октоплоидном уровнях. При этом преследовалась двойная цель—создание новых форм тритикале и улучшение пшеницы путем интрогрессивной селекции, которой пользовались и другие исследователи [2, 10, 12, 13].

Материал и методика. Исходным материалом для исследований служили из тритикале—образцы, выписанные из ВИР, один образец (АД161-13) из НИИЗ АрмССР, любезно предоставленный его организатором Минасян [16], и также несколько образцов октоплоидных тритикале селекции автора, названных серийно СнеАД-1,2,3,4 и АД-11а; из пшениц—сорта Белостая 1, Аврора, Мирновская 808 и ряд лучших линий селекции автора, полученных в ходе селекции на феминатность [3].

Поскольку результативность скрещивания и направления тритикале×пшеница гораздо выше, чем в обратном [2, 5, 12, 18, 31], в основном за материальное обеспечение принимались тритикалевые формы. Скрещивания проводились методом контролируемого-свободного ветроопыления. Суть его заключается в том, что материнские растения размещаются метровой рядами возле отцовских компонентов на расстоянии 25—30 см с обратной ветру стороны. В качестве отцовских компонентов служили растения делянок с селекционными номерами в питомниках, расположенных общей полосой в направлении с юга на север. При этом свободно обсеменяется перенос пылью, преобладающим у нас восточным ветром на цветки кастрированных растений. При колошении кастрировалась примерно по 10 колосьев с каждого генотипа, которые оставались на свободное ветроопыление. Лишние колосья маточных растений немедленно удалялись.

Посев гибридных зерен (F_0) был проведен осенью в крутую и плодородную и одновременно политую почве рядовым способом с отведением для каждой зерновки площади примерно 20×30 см. Для обеспечения полного проявления наследственного потенциала каждого растения, необходимого для правильной их оценки и отбора и популяциях расщепления по ботаническим и селекционным признакам, в F_1 — F_2 были применены следующие агроприемы по нескольким расщеплениям, прорежок и дробное внесение азотного удобрения из расчета 120 кг/га. Это обеспечивало и в дальнейшем, была уменьшена лишь площадь питания до 10×20 см для каждого растения.

Отбор в популяциях расщепления начался с F_2 строго по двум фракциям—тритикаллевой и пшеничной. Однако остановимся лишь на результатах формообразования в тритикаллевой фракции. В ней в дальнейшем беспрерывно велся отбор путем дивергенции на различные по морфологию фракции, но строго в пределах тритикаллевой линии. В редких случаях отбирали также внешне-тритикаллевые промежуточные формы.

Карботинический анализ возможных ценных тритикаллевых форм проводили в лаборатории генетики АрмСХИ.

Результаты и обсуждение. Первоначально изучалось 78 комбинаций скрещивания, в основном прямого направления—тритикаллевая \times пшеница. Однако из-за крайне низкой фертильности (0—3%) для более низкой по сравнению с родителями продуктивности многие из них окончательно выпадали из исследовательских работ. По продуктивности и богатству формообразования в тритикаллевой фракции выгодно отличались 18 комбинаций, результаты работы с которыми и обсуждаются ниже.

Изучение хода формообразования в тритикаллевой фракции расщепления по гибридам показало, что она по пшенично-тритикаллевой промежуточности быстро (до F_1) заглушает, и в популяциях преобладает выщепление тритикаллевого фенотипа. Лишь очень редко у некоторых генотипов сохраняется пшенично-тритикаллевый промежуточный тип строения колоса и зерна (рис. 1), что особенно четко наблюдалось у гибри-

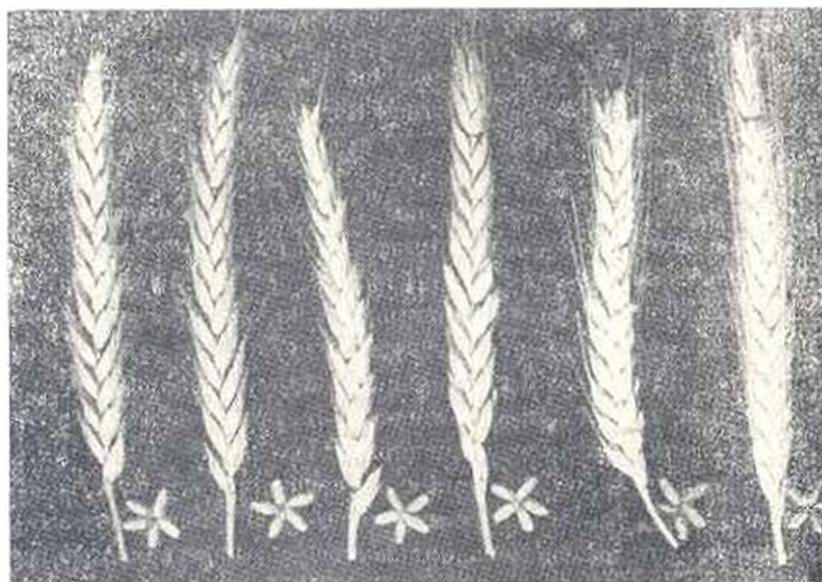


Рис. 1 Колосы изогенных линий тритикалдово-пшеничных (промежуточных) типов со снизу зерновками из комбинаций АД-43636 \times Лютеценс 116 (первые четыре) и СнеАД-1 \times Лос 3.

дов комбинаций АД-43636ХЛютецене 116 и СисАД-1ХЛюс-3, образующих уникальные рекомбинанты с промежуточным фенотипом и, в отличие от почти ржаноподобных зерновок у F_1 прародителя, имеющих овальные зерновки с выраженной стекловидностью.

Дивергентный отбор по комбинациям, длившийся 8—10 лет, привел к формированию большого разнообразия тритикалевых форм (рис. 2).

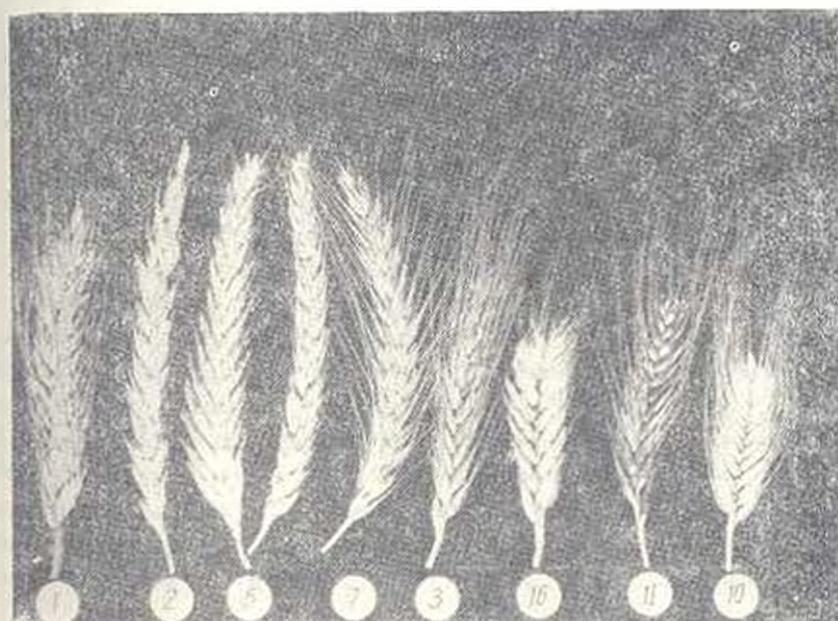


Рис. 2. Колосья некоторых вторичных тритикале, выделенных на популяциях расщепления тритикале-пшеничных гибридов. Нумерация соответствует табличной последовательности (см. табл. 1).

Особенно долго длится расщепление по минорным признакам у гибридов тритикалевых компонентов которых были октаплоидами — ААВВДДКК (табл. 1).

Возникновение тритикалевых форм по разнообразным признакам строго ограничивалось в родительских интервалах, если не считать частого появления полустетевых (semi) форм, образованных сложным взаимодействием аллелей по генам соответствующих признаков по всем геномным ингредиентам родительских компонентов. В противоположность этому возникновение разнообразия по минорным (сортовым) признакам не ограничивалось пределами выразимости генов у родителей. Так, наряду с выщеплениями, посящими признаки, подобные родительским, образовалось также много новых. Вероятно, большое количество новоявленных минорных форм обусловлено степенью различий между скрещиваемыми родительскими формами по аллелям, определяющим изучаемые признаки. Именно поэтому октаплоидный уровень плоидности тритикалевого компонента больше сказывался на образовании указанных форм, чем гексаплоидный. В самом деле, у гибридов октаплоидных тритикале наряду с возникновением большого

разнообразия форм процесс формообразования длился заметно дольше и с большим выходом различных по изучаемым минорным признакам форм, чем у гибридов с участием гексаплоидных тритикале. Наблюдения в табл. 1 несоответствие этому правилу связано со степенью равномерности различий между родительскими компонентами скрещивания. Ведь один и тот же минорный признак может проявиться у всех появившихся разновидностей. Стало быть, чем больше разновидностей, тем больше разнообразие по минорным признакам.

Выяснилось также, что подавляющее большинство новообразованных форм от скрещиваний тритикале (БХ, 8х) с пшеницей (6х) имеет гексаплоидный кариотип ($2n=42$), лишь у одной формы он оказался тетраплоидным.

Изучение направленности процессов формообразования по морфотипу в популяциях расщепления тритикалевой фракции данных гибридов показало, что оно затрагивает много минорных признаков. Однако эта изменчивость, как правило, проявляется особенно по некоторым признакам — плотности колоса, форме зерновки и высоте соломины. Несколько меньше обогатили популяции тритикалеводной фракции признаки остистости (степень и характер ее), ломкости колоса и характер (форма и консистенция) зерна. По фертильности же это разнообразие не обладает дискретностью, выражаясь в пределах 0—90%. Кстати, самой низкой фертильностью (0—5%) характеризовались выщепелцы ржаного типа, являющиеся, очевидно, гетероплоидами. Между прочим, большинство стерильных (до 5% фертильности) выщепелцев также оказалось ржаного типа.

Итак, форм с разнообразием минорного ряда: только по трем выдающимся мини-признакам в популяциях тритикалевых фракций гибридов от скрещиваний тритикале с пшеницами по комбинациям насчитывалось от 12 до 39, что в несколько раз превосходило равномерностное разнообразие (табл. 2). Формы с самым выраженным проявлением этих признаков были выделены для дальнейшего получения по комбинациям от 3 до 19 изогенных линий с лучшими хозяйственными показателями.

Как уже упоминалось выше, в процессе формообразования в поздних поколениях изредка появлялись также тритикалевые рекомбинанты с почти сходными с пшеницей зерновками — овальной конфигурации, стекловидной консистенции, с гладкой (деморщинистой) поверхностью. Оказывается, отдельные компоненты признаков, характеризующих зерновку тритикале (форма, консистенция и гладкость поверхности), являются достаточно сложными в отношении наследственной детерминации. Поэтому и в результате взаимодействий различных, но однозначно действующих генов возникает такое разнообразие по этим и другим признакам.

Такая недискретная вариабельность у обсуждаемых рекомбинантов наблюдалась и по многим другим минорным признакам, в том числе и по высоте соломины. Особенно выгодно отличалась в этом отношении гибриды от скрещиваний АД-43234 (110 см) × Лютецене 117 (115 см) и СисАД-4 (130 см) × Безостая 1 (105 см), в новообразовав-

Таблица 1. Ход становления новых триналелевых форм в процессе расщепления триналево-пшеничных гибридов при отборе дивергентным путем в условиях Слешанской ЗС АрмНИИЗ в 1975—85 гг.

Наименование комбинации	Ботаниче- ская форму- ла F ₁ гиб- рида	Количество форм по поколениям					
		F ₂	F ₂ -F ₆	F ₂ -F ₁₁	F ₂	F ₂ -F ₆	F ₆ -F ₁₁
		разновидностей			минорных		
1. АД-50841 (6х) Безостая 1	pz triapual	3	4	4	10	12	12
2. АД-50841 (6х) Лютецене 115	pz satapual	3	5	5	15	18	19
3. АД-43231 (6х) Лютецене 117	pz satapual	4	5	6	16	20	21
4. АД-49941 (8х) Аврора	satapual	5	6	6	22	24	33
5. АД-49741 (8х) Мироповская 108	satapua	4	5	5	17	22	24
6. АД-50831 (6х) Лютецене 3	pz triapual	2	3	4	16	17	17
7. АД-50831 (6х) Эрित्रосп. 7	pz apual	2	2	2	12	13	14
8. АД-43636 (8х) Лютецене 116	ps satapual	3	5	5	26	24	39
9. АД-47901 (6х) Лютецене 3	pz satapual	6	7	7	28	32	38
10. АД-41а (6х) Гостинанум 39	apual	3	3	3	19	27	29
11. СисАД-1 (8х) Феррус 38	pz apua	4	5	5	25	28	30
12. СисАД-2 (8х) × Безостая 1	pz satapua	4	6	6	24	29	32
13. СисАД-3 (8х) Лютецене 3	pz satapual	5	6	7	22	26	33
14. СисАД-4 (8х) Эрित्रосп. 1	pz apual	3	3	3	16	20	23
15. СисАД-1 (8х) Лос-3 (эрит.)	pz apual	2	2	2	18	21	22
16. АД-41а (6х) Лос-5 (эрит.)	pz triapual	4	5	5	13	16	19
17. Эрित्रосп. 1 - СисАД-1 (8х)	pz satapua	3	4	4	18	24	29
18. Лютецене 111 - СисАД-2 (8х)	pz triapua	6	7	7	24	29	31

Ботаническая формула разновидностей принадлежностей F₁ гибридов дается по Гандилину Н. А. (Определитель пшеницы, эгилопея, ржи и ячменя, 1980). Расшифровка такова: ат—остистый, ни—безостый, sat—полуостистый, al—белоколосидый, tu—краснополосый, ni—неопущенный чешуями, ri—опущенными чешуями, pz—опущенными колосоножками. Цвет зерна в формулах не указывается, так как у всех он красный.

Таблица 2. Характеристика тритикалевых популяций по некоторым минорным признакам выделенных из популяций расщепления тритикалево-пшеничных гибридов (Сисинская ЗОС, 1985 г.).

№№ комбинаций по табл. 1	Всего форм	Их распределение (к-во) по признакам в градациях проявления									
		по плотности (Л) колоса			по высоте растений, см				по форме зерна		
		до 20	20-30	30	до 60	61-90	91-120	>120	удлиненная	полуудлиненная	овальная
1	12	4	6	2	1	4	5	3	5	7	0
2	19	4	15	0	1	4	6	8	11	8	0
3	20	9	8	2	3	6	6	4	3	17	0
4	33	10	18	5	2	17	11	3	15	15	0
5	24	6	17	1	0	8	15	1	7	17	0
6	17	5	12	0	1	9	6	1	3	13	1
7	14	2	10	2	2	5	7	0	3	11	0
8	39	16	20	3	0	12	26	1	17	18	4
9	38	9	19	10	4	15	16	3	18	29	1
10	29	2	15	12	6	15	6	2	7	19	3
11	30	13	17	0	0	11	16	3	11	19	0
12	31	4	20	8	2	11	14	5	14	16	2
13	33	19	14	0	1	12	16	4	7	26	0
14	23	4	13	6	0	9	14	0	6	17	0
15	22	1	12	6	0	8	11	3	7	15	0
16	19	3	9	7	2	6	7	4	1	17	1
17	29	5	22	2	2	6	8	13	10	18	1
18	31	12	16	3	0	13	15	5	8	20	3

шихся популяциях которых отмечались все ступени градиции по высоте—карликовые (до 60 см), полукарликовые (61—80 см), короткостебельные (81—100 см), среднерослые (101—120 см) и высокорослые (121 и выше). Трудно, конечно, без специальных скрещиваний с ними судить о числе генов, определяющих исследуемые признаки. Однако факт непрерывности вариационного ряда по данным признакам у рекомбинантов тритикалевого морфотипа говорит об их достаточно сложной детерминации.

Различия между морфотипами по минорным признакам вовсе не ограничиваются только указанными тремя признаками. Возникшие формы различаются между собой и отличаются от родительских компонентов также и другими морфологическими признаками минорного характера: сверхдлинностью и ломкостью колосьев, размерами и формой чешуй, выполненностью и опушенностью колосопожек и т. д. Все это свидетельствует о том, что формообразовательный процесс у тритикалево-пшеничных гибридов, особенно на более высоком уровне плодородности ($2n=49$), даже при фракционном способе отбора приводит к образованию большого количества форм с различными сортовыми признаками. Вероятно, на этом основании ряд исследователей с целью создания богатого исходного материала и улучшения пшеницы, да и тритикале, прибегает к тритикалево-пшеничным скрещиваниям [5, 19, 26].

Таким образом, скрещивания тритикале на двух уровнях плодородности ($6X$, $8X$) с мягкой пшеницей и дивергентный отбор в ряде поколений тритикалевой фракции могут служить хорошей основой для создания богатого исходного материала с целью улучшения культуры тритикале и вместе с тем проведения ботанико-генетических исследований по изучению вызываемого ими формообразования.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ауземус Э. Р., Мак-Шил Ф. Х., Шмидт У. Ю. В кн.: Пшеница и ее улучшение, 250—287, М., 1970.
2. Волков В. Р. Автореф. канд. дисс., Пензенская, 1972.
3. Галстян-Аванесян С. Х. Канд. дисс., Ереван, 1970.
4. Галстян-Аванесян С. Х. Изв. МСХ АрмССР, 5, 14—22, 1981.
5. Галстян-Аванесян С. Х. Биолог. ж. Армении, 39, 1, 15—21, 1986.
6. Гари Л. Азми. В кн.: Тритикале—новая зерновая культура, созданная человеком, 266—273, М., 1978.
7. Жилкина М. Д., Федорова Г. Н. Генетика, 1, 5—14, 1970.
8. Зарубайло Т. Я., Ригин Б. В. Мат-лы междунар. симп., 181—185, Л., 1975.
9. Кис Констанция, Фокс Хазел Мегз. В кн.: Тритикале—первая зерновая культура, созданная человеком, 204—213, М., 1978.
10. Кох Е. К. В кн.: Ржано-пшеничные гибриды, 187—245, М., 1936.
11. Куркиев У. К. Автореф. канд. дисс., Л., 1974.
12. Лартер Е. Н. В кн.: Тритикале—первая зерновая культура, созданная человеком, 52—66, М., 1978.
13. Логодинова-Стойкова Е. В кн.: Симп. по отдаленной гибридизации растений. София, 10—12 ноября, 1964, 131—147, София, 1965.
14. Максимов Н. Г. Автореф. канд. дисс., Харьков, 1975.
15. Махалин М. А., Цыпалькова Н. И. В кн.: Проблемы отдаленной гибридизации, 121—131, М., 1979.
16. Минасян А. К. Генетика, 5, 12, 17—26, 1969.

17. Писарев В. Е. В кн.: Полиплоидия и селекция. 51—59, Минск, 1972.
18. Писарев В. Е., Жидкина М. Л. Генетика, 4, 3—12, 1967.
19. Ригин Б. Б., Орлова И. Н. Пшенично-ржаные амфиидиоплоиды. 1. 1977.
20. Сулима Ю. Г., Ковалевский А. И. В кн.: Селекция оз. пшеницы в Молдавии. 92—138, Кишинев, 1971.
21. Фарелл Е. П., Цен Хо К., Уилям Дж. Х. В кн.: Тритикале—первая зерновая культура, созданная человеком. 224—230, М., 1978.
22. Цен Хо К. В кн.: Тритикале—первая зерновая культура, созданная человеком. 231—238, М., 1978.
23. Шулькин А. Ф. Генетика, 6, 23—35, 1970.
24. Шулькин А. Ф., Егамбердиев А. В кн.: Цитология и генетика, 127—139, Киев, 1965.
25. Харгори Джон. В кн.: Тритикале—первая зерновая культура, созданная человеком. 224—230, М., 1978.
26. Хейн Е. Дж., Смит Дж. С. В кн.: Пшеница и ее улучшение, 296—333, М., 1970.
27. Jenkins B. C. Cereal Sci. Today, 9, 279, 1973.
28. Kiss A. Acta Agron. Acad. Sci. Hung. 4, 239—278, 1954.
29. Kiss A. Züchtung, Pflanzenzucht., 5, 4, 309—329, 1965.
30. Muntzing A. Züchtler, 188—191, 1936.
31. Muntzing A. Biologisches Zentralblatt, 91, 69—80, 1972.
32. Zillinsky F. J., Borlaug N. E. Research Bull. Central. International Mejour. Maiz Trigo, 17, 1—27, 1971.
33. Zillinsky F. J., Borlaug N. E. Agr. Sci. Review, 9, 4, 28—35, 1971.

Поступило 14.X 1986 г.

РАДИОМУТАНТЫ ПШЕНИЦЫ СОРТА СИТЕ ЦЕРРОС 66 В M_3 — M_5

А. А. ГУЛЯН, А. Г. СЛАКЯН

НИИ земледелия Госагропрома АрмССР, Эчмиадзин

Показано, что выявленные в M_2 пшеницы сорта Сите Церрос индуцированные мутации имеют различную степень наследования—от полного наследования до полного исчезновения. При расщеплении однотипных мутантов в одном случае проявляется их доминантный, а в другом—рецессивный характер. Обнаружен плейотропный эффект действия мутантного гена на форму колоса и высоту растения. По-видимому, признак высоты растения у этого сорта детерминирован блоком или группой генов, обладающих различной экспрессивностью, и мутация каждого из них вызывает различный морфологический эффект.

Ներկա փորձարկած հատվանքների ժառանգման ընդլիժ ուսումնասիրությունը ցույց է տվել, որ M_2 -ում մակածված մուտացիաները ունեն տարբեր աստիճանի ժառանգելիություն: Կնդրավորման ժամանակ նույնատիպ մուտացիաները ունեցել են կրկնաբար դոմինանտ, մյուս դեպքում՝ ունեցել բնույթի կոմանդի դեպքերում: