

Тамара ШНАЙДЕР, Виктор СМИРНОВ,  
Татьяна ФАДЕЕВА, Татьяна ДОРОХОВА

## СКРЕЩИВАНИЕ РАЗНЫХ СОРТОВ ПШЕНИЦЫ С АВТОФЕРТИЛЬНЫМИ И АВТОСТЕРИЛЬНЫМИ ФОРМАМИ РЖИ

Успех гибридизации пшеницы и ржи зависит от подбора исходных форм для скрещивания. Среди сортов гексаплоидной пшеницы известны сорта, успешно скрещивающиеся с рожью (Вавилов, 1935; Васильев, 1940; Müntzing, 1957). Генотипически обусловленные различия в скрещиваемости мягкой пшеницы с рожью связаны с наличием у пшеницы двух пар доминантных генов-ингибиторов скрещиваемости  $Kr_1$  и  $Kr_2$  (Lein, 1943; Rosenstiel, Mittelstenschaid, 1943; Riley, Chapman, 1967; Lange, Wojciechowska, 1976; Ригин, 1976 и др.).

Можно предположить, что разные формы ржи также с разным успехом гибридизируются с пшеницей. В литературе имеются данные о большем успехе скрещивания видов между собой в том случае, когда в качестве материнской формы используются автофертильные виды или их линии (Lewis, Crowe, 1958; Pandey, 1960; Evans, Jones, 1967). Можно думать, что автофертильные формы ржи будут успешнее скрещиваться с пшеницей, так как не обладают специфичными ингибиторами роста пыльцевых трубок. Можно также предположить, что ржано-пшеничные гибриды и их амфидиплоиды, полученные при гибридизации с автофертильными формами ржи, более совместимы, т. е. они будут иметь не только стабильный морфогенез, но и более регулярный мейоз. У таких гибридов следует ожидать в мейозе синхронное образование унивалентов, а у амфидиплоидов — бивалентов.

В настоящее время одной из актуальных задач генетического и цитогенетического изучения тритикале следует считать выяснение тех условий, которые способствуют снижению частоты нарушений в формировании и распределении хромосом в мейозе, а также в митозе при образовании эндосперма. Решение этих задач позволило бы снизить частоту анеуплоидов в популяции тритикале и добиться повышения массы 1000 зерен за счет их лучшей выполненности.

В литературе высказано предположение о том, что причиной нарушений в поведении хромосом в мейозе и митозе может быть эффект типа инбредной депрессии, появляющийся в результате гомозиготизации генома ржи из-за свойственного тритикале размножения путем самоопыления (Лебедев, 1933; Müntzing, 1939). Возможно, что подобный эффект будет ослаблен при получении тритикале на основе автофертильных форм ржи, способных к нормальному завязыванию зерна при самоопылении. Это осуществлено при получении некоторых перспективных форм тритикале (Sánchez-Monge, 1958).

Привлечение автофертильных форм ржи для создания тритикале



может быть перспективно и по другим соображениям. Наличие у используемых образцов ржи признака автофертильности позволит вести у гибридов отбор отдельных растений (с оценкой по потомству именно этих растений) в отношении любого хозяйственно-ценного признака.

Автофертильные формы ржи, используемые для скрещивания с пшеницей, могут быть представлены либо инбредными линиями, либо межлинейными гибридами, которые сохраняют способность к завязыванию семян при самоопылении. Об использовании таких автофертильных гибридов ржи для создания новых форм тритикале сообщил А. Мюнтцинг (Müntzing, 1972).

### Исходный материал

В настоящей работе для скрещивания с пшеницей были привлечены автофертильные линии озимой ржи, созданные в лаборатории генетики растений кафедры генетики и селекции Ленинградского государственного университета (Старый Петергоф, Ленинградская область). Линия Б-2д (11-го поколения инбридинга) маркирована рецессивной аллелью отсутствия антоциана, линии Кс-517/8, Кс-517/13, Кс-517/22 (1-го поколения инбридинга) несут доминантную аллель короткостебельности. Эти линии выделены при инбридинге сортов и отборе по признаку автофертильности. В работе использованы также формы озимой ржи 'Короткостебельная' и 'Белозерная' и яровая рожь сорта 'Памирская', характеризующаяся автостерильностью.

Озимая пшеница представлена в скрещиваниях мутантами, выделенными из сортов 'Мироновская Юбилейная' и 'Йыгеваский гибрид' под действием химических мутагенов (мутанты 'Мироновская Юбилейная 7' и 'Йыгева 29') в секторе мутагенеза Института экспериментальной биологии АН ЭССР. Они отличаются рядом хозяйственно-ценных свойств и признаков (Прийлинн и др., 1976). В скрещиваниях с рожью использовали также сорта яровой пшеницы 'Шинаканага', 'АкаДарума', 'Сибирка Ярцевская', семена которых получены из Всесоюзного научно-исследовательского института растениеводства им. Н. И. Вавилова. Семена ржи сорта 'Памирская' получены из Казахского института земледелия от Г. Шулембаевой. В опытах использованы также сорта тритикале АД-201 и АД-206 селекции А. Ф. Шулындина, семена которых получены от А. Ф. Шулындина из Украинского научно-исследовательского института растениеводства, селекции и генетики им. В. Я. Юрьева.

Работа выполнена в Институте экспериментальной биологии АН Эстонской ССР.

### Результаты опытов и обсуждение

В полевых опытах оценивали завязываемость зерен у сортов и автофертильных линий ржи при изоляции и без нее. Колосья изолировали индивидуально пергаментными изоляторами. В теплице оценивали завязываемость зерен без изоляции.

В условиях свободного опыления в поле и в теплице наивысшая завязываемость зерновок наблюдалась у форм 'Белозерная' и 'Короткостебельная' (табл. 1), самая низкая — у автофертильной линии Б-2д.

В условиях изоляции у перекрестноопыляющихся форм 'Белозерная' и 'Короткостебельная' процент завязывания зерен был низким — только 1,3 и 1,5 (в 1976/77 г.) и 7,6 и 5,8 (в 1978/79 г.). Завязываемость автофертильных линий была в пределах 30—40%. У этих линий при изо-



Таблица 1

## Завязываемость зерен у автофертильных линий и исходных форм ржи в условиях изоляции и без изоляции

Сорт, форма	Поле, 1976/77 г.				Поле, 1978/79 г.			Теплица, 1979 г. (с яровизацией)		
	Число колосьев	Среднее число зерен в колосе	Завязываемость, %		Число колосьев	Среднее число зерен в колосе	Завязываемость, %	Число колосьев	Среднее число зерен в колосе	Завязываемость, %
<b>Без изоляции</b>										
'Белозерная'	10	32,7	77,9		25	36,1	71,3	207	12,7	27,8
'Короткостебельная'	10	48,8	70,5		21	46,2	72,9	250	17,9	25,2
Б-2д	10	21,4	50,5		25	7,8	24,5	116	2,1	5,9
Кс-517/8	10	38,4	67,1		49	16,3	37,6	88	5,1	13,7
Кс-517/13	10	28,7	48,0		25	13,9	30,3	131	7,9	16,6
Кс-517/22	10	41,9	69,1		35	23,3	43,6	18	6,5	10,8
<b>В условиях изоляции</b>										
'Белозерная'	10	0,6	1,3		28	3,4	7,6			
'Короткостебельная'	10	1,0	1,5		17	3,3	5,8			
Б-2д	10	14,1	24,4		38	10,6	31,2			
Кс-517/8	10	19,1	36,7		18	9,6	21,5			
Кс-517/13	0	23,4	40,2		24	21,4	42,3			
Кс-517/22	10	21,5	34,0		19	23,1	40,5			

Таблица 2

## Скрещиваемость мутантов озимой пшеницы 'Миновская Юбилейная 7' и 'Иыгева 29' с автостерильными и автофертильными формами ржи

Гибридная комбинация	1976/77 г.				1978/79 г.			
	Кастрированных колосьев	Опыленных цветков	Завязавшихся зерен в колосе		Кастрированных колосьев	Опыленных цветков	Завязавшихся зерен в колосе	
			число	%			число	%
'Мир. Юб. 7' × 'Белозерная'	16	776	7	0,9	25	714	12	1,7
'Мир. Юб. 7' × 'Короткостебельная'	17	824	4	0,5	10	276	4	1,5
'Мир. Юб. 7' × Б-2д	13	624	1	0,1	10	260	0	0
'Мир. Юб. 7' × Кс-517/8	7	340	4	1,2	22	668	30	4,5
'Мир. Юб. 7' × Кс-517/13	9	456	2	0,4	25	716	13	1,8
'Мир. Юб. 7' × Кс-517/22	5	260	4	1,5	12	342	17	5,0
'Иыгева 29' × 'Белозерная'	11	664	11	1,7	6	198	4	2,0
'Иыгева 29' × 'Короткостебельная'	11	680	10	1,5	24	712	9	1,3
'Иыгева 29' × Б-2д	6	172	0	0	13	398	0	0
'Иыгева 29' × Кс-517/8	11	696	18	2,6	22	696	2	0,3
'Иыгева 29' × Кс-517/13	5	296	1	0,3	15	362	8	2,2
'Иыгева 29' × Кс-517/22	3	196	13	6,6	20	620	5	0,8

лянии завязываемость зерен была почти такой же, как и при свободном опылении. Таким образом, в опытах, проведенных в течение двух вегетационных периодов в условиях Эстонской ССР, подтвердилось свойство автофертильности используемых в скрещиваниях линий.

В 1977 г. были начаты скрещивания пшеницы и ржи (табл. 2). Рожь



Таблица 3

Скращиваемость сортов и мутантов пшеницы и тритикале с автостерильными и автофертильными формами ржи (теплица, 1978/79 г.)

Гибридная комбинация	Кастри- рован- ных колосьев	Опылен- ных цветков	Завязавшихся зерен	
			число	%
'Шинаканага'×'Короткостебельная'	15	350	222	63,4
'Сибирка Ярцевская'×'Белозерная'	15	266	109	40,9
'Сибирка Ярцевская'×'Короткостебельная'	6	112	33	29,5
'Сибирка Ярцевская'×Б-2д	4	74	1	1,4
'Сибирка Ярцевская'×Кс-517/13	2	40	2	5,0
'Мир. Юб. 7'×'Белозерная'	5	102	6	5,9
'Мир. Юб. 7'×'Короткостебельная'	10	208	1	0,5
'Мир. Юб. 7'×Б-2д	16	344	2	0,6
'Мир. Юб. 7'×Кс-517/13	2	42	0	0
'Ака Дарума'×'Короткостебельная'	2	44	18	40,9
'Ака Дарума'×'Белозерная'	2	46	14	30,4
'Ака Дарума'×'Памирская'	10	252	89	35,3
АД-206×'Белозерная'	19	540	9	1,7
АД-206×'Короткостебельная'	5	140	0	0
АД-201×'Белозерная'	7	210	5	2,4
АД-201×'Короткостебельная'	11	352	13	3,7
АД-201×Б-2д	8	232	0	0
АД-201×Кс-517/13	3	92	3	3,3
'Короткостебельная'×АД-206	3	126	0	0
'Пыгева 29'×'Короткостебельная'	4	114	2	1,8

была использована в качестве опылителя, материнскими формами служили мутанты озимой пшеницы ('Мироновская Юбилейная 7' и 'Иыгева 29'), которые скрещивались в течение двух вегетационных сезонов в полевых условиях с автостерильными формами и автофертильными линиями ржи. После кастрации на колос одедали пергаментный изолятор. Через 2—3 дня, когда рыльце становилось достаточно распушенным, под изолятор подставляли колос отцовского родителя, стебель которого был опущен в пластмассовый сосуд с водой. При уборке колосья с изоляторами срезали и учитывали завязываемость зерен.

Из табл. 2 можно видеть, что у гибридных комбинаций обеих материнских форм с автофертильной линией ржи Б-2д скрещиваемость практически отсутствовала. Определение методом люминесцентной микроскопии жизнеспособности пыльцы у этой линии показало, что она равна 40—50%, в то время как у остальных линий жизнеспособность пыльцы составляла 75—85%.

В оба вегетационных периода скрещиваемость пшеницы с рожью была невысокой и не превышала 5—6%. Причем существенных различий по этому показателю между комбинациями скрещивания не наблюдалось — не было отмечено четкой зависимости успеха скрещиваемости и от того, использовалась в качестве отцовского родителя автостерильная форма или же автофертильная линия. Несколько больший успех имели скрещивания с линиями ржи Кс-517/8 и Кс-517/22.

Поскольку скрещиваемость мутантов озимой пшеницы с формами и автофертильными линиями ржи в наших опытах была очень низкой, мы предприняли попытку использовать в скрещиваниях в качестве материнского родителя сорта пшеницы, несущие рецессивные гены-ингибиторы скрещиваемости ( $kr_1$ ,  $kr_2$ ). Для этой цели были взяты сорта



Таблица 4

## Особенности мейоза у пшенично-ржаных гибридов

	MI				AI	AI	диады		триады	тетрады	гексады
	28r	26r+1rr	24r+2rr	20r+4rr	с мостами, фрагментами, отстающими хромосомами		нормальные	с микроядрами	с микроядрами		

## 'Сибирка Ярцевская'×'Белозерная'

число клеток	114	10	6	1	18	94	4	337	89	41	8
% клеток	87,0	7,6	4,6	0,8	100	100	1,2	98,8	100	100	100

## 'Сибирка Ярцевская'×'Короткостебельная'

число клеток	24	1	—	—	71	350	38	432	5	13	—
% клеток	96,0	4,0	—	—	100	100	8,2	91,8	100	100	—

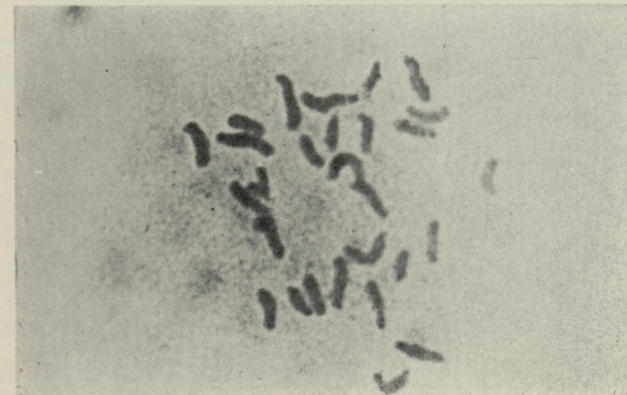
японской и восточно-сибирской пшеницы 'Шинаканага', 'Ака Дарума' и 'Сибирка Ярцевская', которые, по данным Б. В. Ригина (1976), завязывают свыше 50% зерновок при опылении рожью. Из табл. 3 видно, что в гибридных комбинациях этих сортов с сортом 'Памирская' и формами ржи 'Короткостебельная' и 'Белозерная' наблюдалась наивысшая завязываемость зерновок (в среднем около 40%). При скрещивании 'Сибирки Ярцевской' с автофертильными линиями ржи Б-2д и Кс-517/13 завязываемость составляла соответственно 1,4 и 5%. Низкий процент завязываемости отмечен и при скрещивании сортов тритикале АД-201 и АД-206 с сортами и автофертильными линиями ржи.

Как и следовало ожидать, наибольший успех гибридизации получен при скрещивании сортов пшеницы, несущих гены  $kr_1$  и  $kr_2$ , с сортом и формами ржи, наименьший — в комбинациях, в которых использованы инбредные автофертильные линии. Автостерильные, но гетерозиготные формы ржи скрещивались с пшеницей заметно лучше, чем инбредные гомозиготные автофертильные линии.

Интересно отметить тот факт, что амфидиплоиды (тритикале) скрещивались с рожью заметно хуже, чем пшеница.

У двух гибридов  $F_1$  был проведен анализ мейоза. Были изучены гибриды, полученные от скрещивания пшеницы сорта 'Сибирка Ярцевская' с формами ржи 'Белозерная' и 'Короткостебельная'. Успех гибридизации у этих комбинаций был сравнительно высоким — 40,9 и 29,5% (табл. 3), поскольку 'Сибирка Ярцевская' является носителем генов  $kr_1$  и  $kr_2$ .

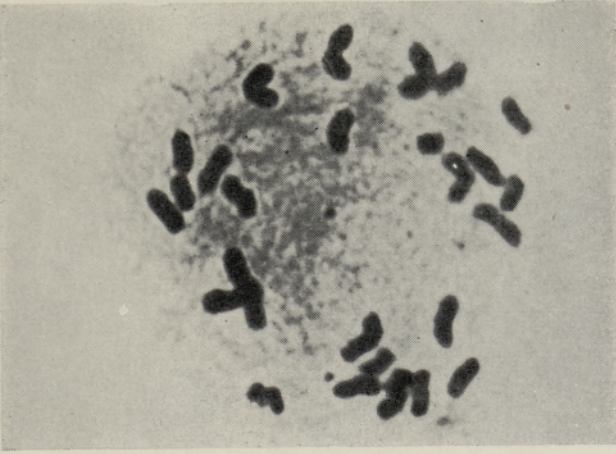
Ход мейоза у этих гибридов свидетельствует о том, что хромосомы изученных сортов пшеницы и форм ржи не имеют гомологии (табл. 4). Характер мейоза у обоих гибридов был сходным — в метафазе первого деления мейоза (MI) каждый из геномов был представлен унивалентами: хромосомы геномов пшеницы  $ABD$  (7+7+7) не конъюгировали между собой и с хромосомами ржи  $R$  (7), поэтому в MI и анафазе первого деления (AI) насчитывалось до 96% материнских клеток пыльца с 28 унивалентами (рис. 1—6). Образование единичных бивалентов происходило, по-видимому, за счет конъюгации гомеологических хромо-



1

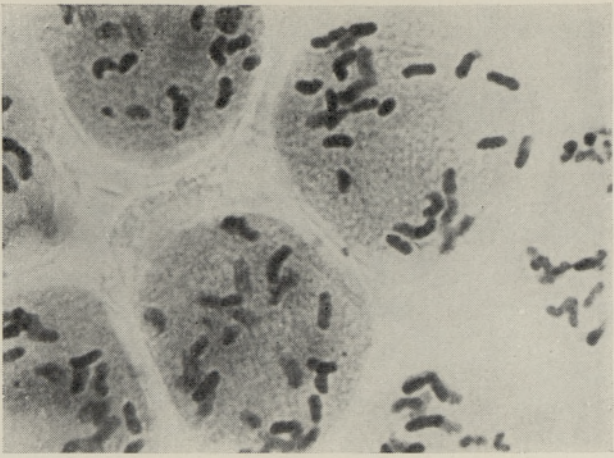


2

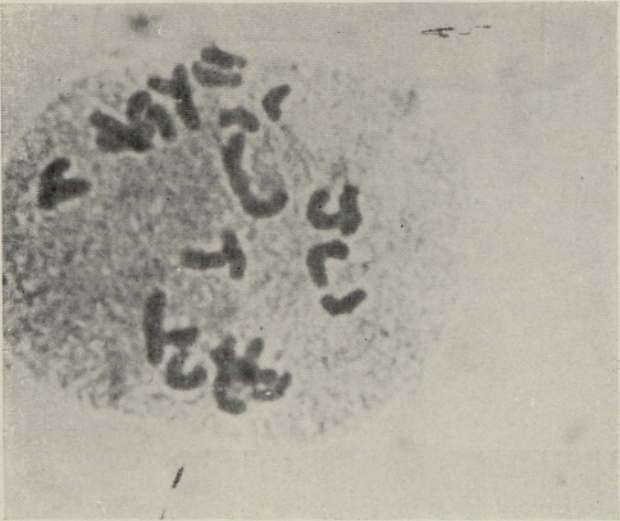


3

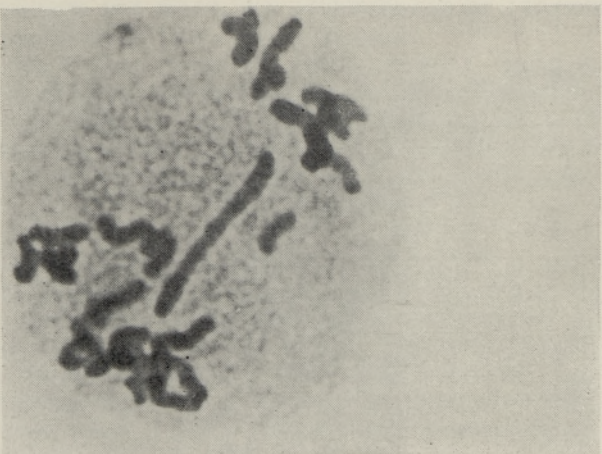




4



5



6

Рис. 1—6. Поведение хромосом в мейозе у гибридов F<sub>1</sub> от скрещивания сорта пшеницы 'Сибирка Ярувская' с формами ржи 'Белозерная' и 'Короткостебельная'. 1—4 — материнские клетки пыльца с универсентами в МI (1600X и 1800X); 5 — МI с 26<sup>1</sup>+1<sup>1</sup> (1800X); 6 — АI с мостом (1800X).



сом пшеницы между собой. В АI эти биваленты оставались неориентированными в центре клетки. На всех фазах мейоза от АI до образования тетрад микроспор наблюдались клетки с микроядрами, что, по всей вероятности, является следствием нарушений в расхождении унивалентов. На стадиях АI и АII отмечен высокий процент мостов с фрагментами, унивалентов и отстающих хромосом, которые на последующих фазах мейоза могли включаться в формирование микроядер.

### Заклучение

Таким образом, автофертильность используемых в качестве отцовских форм инбредных линий ржи не способствовала успеху скрещивания их с пшеницей. Не проверенной остается возможность повышения скрещиваемости ржи и пшеницы при использовании автофертильных линий ржи в качестве материнской формы. Это методически осуществить труднее, но очевидно, что для выяснения роли генов автофертильности в успехе межродовой гибридизации эту задачу необходимо выполнить.

Пока мы можем утверждать, что гетерозиготные формы ржи скрещивались с пшеницей успешнее, чем инбредные гомозиготные линии. Достаточно убедительны результаты, подтверждающие данные литературы об успехе скрещивания с рожью сортов пшеницы, являющихся носителями генов  $kr_1$  и  $kr_2$ . Вместе с этим следует подчеркнуть, что хорошая скрещиваемость форм ржи с 'Сибиркой Ярцевской' привела к образованию гибридов с типичным асиндетическим (унивалентным) мейозом. Это свидетельствует о том, что ретессивные гены-ингибиторы скрещиваемости  $kr_1$  и  $kr_2$  не изменяют способности хромосом к конъюгации в мейозе у отдаленных пшенично-ржаных гибридов.

### ЛИТЕРАТУРА

- Вавилов Н. И. Научные основы селекции пшеницы. М.-Л., 1935.
- Васильев Б. И. Пшенично-ржаные гибриды. 2. Генетический анализ скрещиваемости ржи с различными видами пшениц. — Докл. АН СССР, 1940, 27, 598—600.
- Лебедев В. Н. Новые случаи образования амфидиплоидов в пшенично-ржаных гибридах. Харьков, 1933.
- Прийлин О. Я., Шнайдер Т., Орав Т. А. Исследования по химическому мутагенезу у сельскохозяйственных растений. Таллин, 1976.
- Ригин Б. В. Скрещиваемость пшеницы с рожью. — Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, 1976, 58, 12—34.
- Evans, L. E., Jones, J. K. Incompatibility in *Fragaria*. — Can. J. Genet. Cytol., 1967, 9, 831—836.
- Lange, W., Wojciechowska, B. The crossing of common wheat (*Triticum aestivum* L.) with cultivated rye (*Secale cereale* L.). I. Crossability, pollen grain germination and pollen tube growth. — Euphytica, 1976, 25, 609—620.
- Lein, A. Die genetische Grundlage der Kreuzbarkeit zwischen Weizen und Roggen. — Z. induct. Abstammungs- und Vererbungslehre, 1943, 81, 28—61.
- Lewis, D., Crowe, L. K. Unilateral interspecific incompatibility in flowering plants. — Heredity, 1958, 12, 233—256.
- Müntzing, A. Studies on the properties and the ways of production of rye-wheat amphidiploids. — Hereditas, 1939, 25, 387—430.
- Müntzing, A. Cytogenetic studies in rye-wheat (*Triticale*). — Proc. Intern. Genet. Symp. Tokyo, 1956, Cytologia, Suppl., 1957, 51—56.
- Müntzing, A. Experiences from work with octoploid and hexaploid rye-wheat (*Triticale*). — Biol. Zbl., 1972, 91, 69—80.
- Pandey, K. K. Evolution of gametophytic and sporophytic systems of self-incompatibility in angiosperms. — Evolution, 1960, 14, 98—115.



Tamara SNAIDER, Viktor SMIRNOV,  
Tatjana FADEJEVA, Tatjana DOROHHOVA

### ERINEVATE NISUSORTIDE RISTAMINE RUKKI AUTOFERTIILSETE JA AUTOSTERIILSETE VORMIDEGA

Artiklis kirjeldatud põld- ja kasvuhoonekatsetes ristati rukkisorte ja autofertiilsete liine nisumutantidega. Viimaste ristatavus rukki autofertiilsete liinidega oli madal, ei ületanud 5—6%. Retsessiivseid ristamist inhibeerivaid geene ( $kr_1$  ja  $kr_2$ ) kandvate nisusortide 'Sibirka Jartsevskaja', 'Shinakanaga' ja 'Aka Daruma' ristamisel rukkivormidega 'Belozernaja' ja 'Korotkostebel'naja' ning sordiga 'Pamirskaja' oli teraloomeprotsent 30—40. Samade sortide ristamisel rukki autofertiilsete liinidega ei ületanud teraloom 5%.  $F_1$  hübriidide meiosis tsütoloogiline analüüs näitas, et neil esineb asüenditiline (univalentne) meiosis, kusjuures ligikaudu 90%-l tolmutera emarakkudel on meiosis esimese jagunemise metafaasis 28 univalenti.

Tamara SHNAIDER, Viktor SMIRNOV,  
Tatjana FADEYEVA, Tatjana DOROKHOVA

### THE CROSSABILITY OF DIFFERENT WHEAT VARIETIES WITH SELF-FERTILE AND SELF-STERILE FORMS OF RYE

Self-sterile and self-fertile forms of rye were crossed with the varieties and mutants of common wheat. The crossability of mutants of winter wheat varieties 'Mironovskaya Yubileynaya 7' and 'Jögeva 29' (female parents) with self-fertile lines of rye (male parents) was not higher than 5—6 per cent. The heterozygous rye forms are crossed much more readily with wheat than the self-fertile homozygous lines. When the wheat varieties 'Sibirka Yartsevskaya', 'Shinakanaga' and 'Aka Daruma' (which have recessive alleles  $kr_1$  and  $kr_2$  responsible for the wheat-rye crossability) were crossed with the rye forms 'Belozernaya', 'Korotkostebel'naya' and 'Pamirskaya', the seed setting was about 30—40 per cent, but after crossing these varieties with self-fertile lines of rye, the seed setting was poor, not more than 5 per cent. The cytological analysis of meiosis in  $F_1$  hybrids, obtained by crossing of the spring wheat variety 'Sibirka Yartsevskaya' with the winter forms of rye 'Belozernaya' and 'Korotkostebel'naya', has revealed the asyndetic type of meiosis in these hybrids, with an occurrence of more than 90 per cent of pollen mother cells with 28 univalents in the metaphase of the first meiotic division.