

О. Н. СОРОКИНА

РОЛЬ АМФИДИПЛОИДОВ И ДРУГИХ СБАЛАНСИРОВАННЫХ ФОРМ В ОТДАЛЕННЫХ СКРЕЩИВАНИЯХ

(Представлено академиком А. А. Сапегиным 29 VI 1938)

При гибридизации родов *Aegilops* и *Triticum* стерильность гибридов очень высока. Нами осуществлено около ста различных комбинаций эгилопсов с пшеницами, которые в большинстве случаев были стерильны в F_1 .

Обратные скрещивания первого поколения с родителями дают очень небольшой эффект, в среднем равняющийся 0.26% удачи. При свободном расщеплении частично плодовых гибридов мы встречались с возвратом к родительскому типу, причем почти всегда к типу эгилопса, который обыкновенно являлся материнским растением. В некоторых случаях возникали гибриды промежуточного типа, константные со второго поколения, т. е. амфидиплоиды, или гибриды промежуточного характера, но с расщеплением в некоторых признаках и с повышенным против родительских числом хромосом.

При обратных скрещиваниях получались в редких случаях совершенно константные гибриды вследствие происходящего у них автосинтеза, а в высоких поколениях от скрещивания 28-хромосомного эгилопса с твердой пшеницей появились формы, сходные с *Tr. vulgare*, имеющие 42 хромосомы.

Амфидиплоидов, которые возникали у нас в F_2 вероятно вследствие отсутствия редукции и расщепления всех унивалентов в мейозисе F_1 , имеется 5, но в дальнейшем изложении мы сосредоточим свое внимание только на 2 амфидиплоидах: *Ae. longissima* ($n=7$) \times *Tr. durum* ($n=14$) с $2n=42$ и *Ae. ventricosa* ($n=14$) \times *Tr. durum* ($n=14$) с $2n=56$ и одной автосинтетической форме. Автосинтетическая форма (*Ae. ventricosa* \times *Tr. dicoccum*) \times *Tr. dicoccum* была получена следующим путем: 28-хромосомное F_1 *Ae. ventricosa* ($n=14$) \times *Tr. dicoccum* ($n=14$) было скрещено с *Tr. dicoccum*. От этого беккроса было получено одно растение, которое дало начало 42-хромосомной нерасщепляющейся форме. Очевидно хромосомы *Tr. dicoccum* конъюгировали друг с другом, а хромосомы двух геномов *ventricosa* имели возможность также образовывать пары; это привело к возникновению 21-хромосомных гамет и к образованию сбалансированной 42-хромосомной, совершенно константной формы.

Из работ Г. Д. Карпеченко^(1,2) известно об изменении скрещиваемости амфидиплоидов и тетраплоидов с другими видами в отличие от скрещиваемости с теми же видами их исходных форм.

В наших опытах скрещиваемость гибридных сбалансированных форм с мягкой пшеницей в сравнении с скрещиваемостью их компонентов и F_1 с той же пшеницей была такова:

	<i>Ae. longissima</i> × <i>Tr. vulgare</i>	0
	F_1 (<i>Ae. longissima</i> × <i>Tr. durum</i>) × <i>Tr. vulgare</i>	0
Амфидип.	» × » × » × » × »	35.0
	F_1 (<i>Ae. longissima</i> × <i>Tr. durum</i>) × <i>Tr. durum</i>	0.8
Амфидип.	» × » × » × » × »	17.0
	<i>Ae. ventricosa</i> × <i>Tr. vulgare</i>	0
	F_1 (<i>Ae. ventricosa</i> × <i>Tr. durum</i>) × <i>Tr. vulgare</i>	0.9
Амфидип.	» × » × » × » × »	40.7
	F_1 (<i>Ae. ventricosa</i> × <i>Tr. durum</i>) × <i>Tr. durum</i>	0.3
Амфидип.	» × » × » × » × »	23.0
	(<i>Ae. ventricosa</i> × <i>Tr. dicoccum</i> × <i>dicoccum</i>) × <i>Tr. vulgare</i>	53.0

Имея такую высокую скрещиваемость этих форм с пшеницей, мы получили возможность широко использовать их в своих экспериментах, изучая вопросы комбинирования признаков при отдаленной гибридизации с помощью этих форм и одновременно выясняя селекционную ценность самих



Фиг. 1.—Гибриды сбалансированных форм с пшеницей: а — автосинтетическая форма (*Aegilops ventricosa* × *Tr. dicoccum*) × *Tr. dicoccum*, $2n=42$; б — *Triticum vulgare lutescens* 062; в — F_1 ; д — амфидиплоид *Ae. ventricosa* × *Tr. durum*, $2n=56$; е — F_1 амфидиплоид *Ae. ventricosa* × *Tr. durum* с мягкой пшеницей 062; ж — амфидиплоид *Ae. longissima* × *Tr. durum*, $2n=42$; г — F_1 гибрид амфидиплоида *Ae. longissima* × *Tr. durum* с мягкой пшеницей.

полиплоидов (фиг. 1). С селекционной точки зрения амфидиплоид *Ae. longissima* × *Tr. durum* например привлекает внимание размерами своего зерна, превосходящего размеры зерна исходных родительских форм, а гибрид *ventricosa* × *dicoccum* × *dicoccum* выделяется исключительной иммунностью ко всем трем видам ржавчины, конкурируя в этом отношении с *Tr. Timopheevi*. Из-за высокой скрещиваемости с *Tr. vulgare* и значительной плодовитости F_1 и F_2 гибридизация мягкой пшеницы с этой автосинтетической формой будет возможно иметь преимущество перед гибридизацией с самой иммунной пшеницей *Tr. Timopheevi*.

При изучении вопросов элиминации и рекомбинации хромосом при отдаленной гибридизации, когда мы переходим от изучения формообразования при свободном расщеплении к созданию сбалансированных форм различной степени промежуточности и прибегаем к беккросам, гаметы амфидиплоида заменяют нам гаметы F_1 в тех случаях, когда мы, производя беккросы с F_1 , в большей части случаев рассчитываем на встречу с нередуцированной гаметой F_1 . При указанном низком проценте удаchi беккросов скрещивания с амфидиплоидами и другими константными гибридами, состав гамет которых нам известен, представляют большие удобства.

Как видим из числовых данных, скрещиваемость амфидиплоидов и автосинтетической формы одинаково довольно высока, но в дальнейшем гибриды ведут себя совершенно различно. В первом случае (*Ae. longissima* × *Tr. durum*) × *Tr. vulgare* мы имеем 21-хромосомную гамету амфидиплоида и 21-хромосомную *vulgare*, во втором случае 28-хромосомную гамету *ventricosa* × *durum* и 21-хромосомную *vulgare* и в третьем 21-хромосомную гамету *ventricosa* × *dicoccum*, где 7 хромосом *ventricosa* и 14 *dicoccum*, и 21-хромосомную *vulgare*.

Поведение этих гибридов таково: в мейозисе в 1-й метафазе у F_1 (*Ae. longissima* \times *Tr. durum*) \times *Tr. vulgare* имеется 14 бивалентов и 14 унивалентов. Плодовитость F_1 очень низка: на 1 колос имеется 0—3 зерен и на целое растение 0—6; расщепление в F_2 довольно глубокое, без выявления эгилопсных типов; плодовитость F_2 также очень низка.

В скрещивании амфидиплоида (*Ae. ventricosa* \times *durum*) \times *Tr. vulgare* мы встретились с неожиданно высокой плодовитостью: на 1 колос имелось 21—32 зерна, а на растение иногда более 300 зерен, или 85% плодовитости. Мейозис этих последних гибридов еще не изучен, но мы имеем основание думать, что здесь имеется полная или почти полная конъюгация, потому что исследованные соматические клетки растений второго поколения имели числа, большей частью равные 42. Об этом можно также судить по аналогии со скрещиванием (*ventricosa* \times *dicoccum* \times *dicoccum*) \times *vulgare*.

В 1-й метафазе F_1 этого последнего гибрида мы обнаруживали до 21 бивалента; иногда бивалентов было 20 и изредка даже 19; плодовитость его равна 65%. Такое же скрещивание (*ventricosa* \times *dicoccum* \times *dicoccum*) \times *spelta* имело до 24 бивалента в мейозисе F_1 , высокую плодовитость в F_1 (до 86%) и сравнительно неглубокое расщепление в F_2 .

Очевидно различие в поведении описанных гибридных форм зависит от различия в гомологии геномов эгилопсных компонентов. Очевидно хромосомный набор *Ae. longissima* менее гомологичен семерке *vulgare*, чем набор *Ae. ventricosa*, и один из двух геномов *ventricosa* имеет очень большую гомологию с геномом *vulgare*. К сожалению скрещивания *Ae. ventricosa* непосредственно с мягкой пшеницей нам не удавались; не имеется также сведений о гибридах *Ae. ventricosa* с мягкой пшеницей и во всей обширной литературе по эгилопсно-пшеничной гибридизации.

Наоборот, с твердой группой пшеницы *Ae. ventricosa* скрещивается сравнительно легко и например у *Ae. ventricosa* с *Tr. dicoccoides* удача скрещиваний равна 54.3%⁽⁶⁾. Мы имели многочисленные гибриды от скрещиваний *Ae. ventricosa* с *Tr. dicoccum*, *dicoccoides*, *Timopheevi*, *turgidum* и *polonicum*, которые не обнаруживали совершенно бивалентов в мейозисе F_1 или имели только единичные биваленты, так называемого открытого типа*. Следовательно *Ae. ventricosa* не обнаруживает гомологии своих геномов с геномами *A* и *B* пшениц, и вероятно установленная нами гомология ее относится именно к геному *C* *Tr. vulgare*.

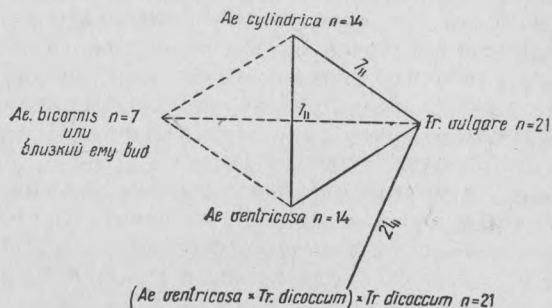
Это установление гомологии геномов *Ae. ventricosa* и *Tr. vulgare* является очень существенным в отношении понимания происхождения упомянутой 42-хромосомной формы типа *Tr. vulgare*, появившейся среди расщепленцев F_4 *Ae. ventricosa* \times *Tr. durum*^(7,8). Остановимся подробно на вопросах гомологии хромосом эгилопсов и пшениц, ограничиваясь данными, основанными гл. обр. на конъюгации хромосом в мейозисе.

Интерес к вопросу гомологии геномов видов эгилопе с 3-м геномом *C* *Tr. vulgare* руководит многими, изучающими соотношение геномов в родах *Triticum* и *Aegilops*. При установлении гомологии хромосом на основании их конъюгации оказывается, что в мейозисе хромосомы эгилопсов и пшениц конъюгируют в большинстве случаев концами (end to end), не образуя настоящих, так называемых закрытых бивалентов. Такие биваленты имеются в очень ограниченном числе комбинаций и в очень небольших количествах в первом поколении эгилопсно-пшеничных гибридов и в значительно большем числе случаев в первом поколении видов эгилопсов, принадлежащих к одной секции. С *Tr. vulgare* лишь *Ae. cylind-*

* Нахождение гибридов *Ae. ventricosa* \times *Tr. durum* в природе отмечено многими авторами, главным образом в Северной Африке; в Алжире Дюселье (Ducellier, 1937) находит их в большом количестве на протяжении 700 км параллельно берегу моря, особенно после дождливых лет.

rica образует до 7 плотных бивалентов, и этот исключительный факт был опубликован еще в 1924 г. Саксом (4) как подтверждение гипотезы Персиваля (3) о возможном участии эгилопсов в формообразовании 42-хромосомных пшениц и происхождении 3-й семерки *vulgare*.

Кариологическое исследование эгилопсов, произведенное Сеняниной-Корчагиной (5), значительно расширило понимание соотношения геномов в роде эгилопс. Исключительное положение *Ae. cylindrica* в ряду других видов эгилопсов стало возможным объяснить вхождением в состав его хромосомного набора генома, идентичного по морфологии с *bicornis*, столь близкого к пшеницам по своей внешней морфологии. Скрещивая 7-хромосомный *Ae. bicornis* с различными видами пшениц, нам удалось получить гибриды, которые были



Фиг. 2.

совершенно стерильны, только с однозернянками и наблюдать в мейозисе F_1 до 4 так называемых открытых бивалентов. Скрещивания *bicornis* с *cylindrica* и *ventricosa* до сих пор не удалось осуществить, но в мейозисе F_1 гибрида *ventricosa* × *cylindrica* нами было обнаружено до 7 настоящих бивалентов (6). Все эти соотношения можно изобразить схемой (Фиг. 2).

Сплошной линией мы изображаем связи гомологичных геномов, установленные на основании конъюгации хромосом, а пунктиром — предполагаемую гомологию, для подтверждения которой еще не получено непосредственных цитологических данных по конъюгации хромосом.

Конечно мы далеки от мысли представлять, что *Tr. vulgare* имеет в качестве генома *C* геном, идентичный *Ae. bicornis*, но предполагаем, что геном *Ae. bicornis* гомологичен геному *C* *Tr. vulgare*, и эту гомологию нужно установить цитологическим путем, возможно через посредство амфидиплоидных или других полиплоидных форм. Можно думать также, что имелся в природе вид, близкий к *Ae. bicornis*, ныне исчезнувший, и геном этого вида гомологичен геномам *Ae. ventricosa* и *Ae. cylindrica*.

В описанном нами случае, используя амфидиплоиды и автосинтетическую форму, нам удалось сочетать желаемые виды как бы обходным путем и выявить гомологию геномов вида *Ae. ventricosa* и мягкой пшеницы.

Таким образом путь совмещения и комбинирования свойств видов и родов при отдаленной гибридизации через амфидиплоиды и подобные им формы является наиболее эффективным в силу их высокой скрещиваемости с другими видами и в виду открывающейся возможности осуществления ранее неудававшихся сочетаний.

Лаборатория генетики
Всесоюзный институт растениеводства.
Пушкин.

Поступило
2 VII 1938.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Г. Д. Карпеченко, Тр. Съезда по ген., сел., сем. и пл. жив., II (1929).
² Г. Д. Карпеченко, Тр. по прикл. бот., ген. и сел., сер. II, № 7 (1937).
³ J. Percival, The Wheat Plant (1921). ⁴ K. Sax a. H. J. Sax, Genetics, 9 (1924). ⁵ М. А. Сенянина-Корчагина, Тр. по прикл. бот., ген. и сел., сер. II, № 1 (1932). ⁶ О. Н. Сорокина, там же, сер. II, № 6 (1934).
⁷ О. Н. Сорокина, там же, сер. II, № 7 (1937). ⁸ О. Н. Сорокина, там же, сер. II, № 7 (1937).