

Действительный член АН БССР А. Р. ЖЕБРАК
СЕСКВИДИПЛОИДЫ ТВЕРДЫХ ПШЕНИЦ

Сесквидиплоидами или полуторными гибридами в генетической литературе принято называть такие растительные отдаленные гибриды, в которых один вид представлен диплоидным числом хромосом, а второй—гаплсидным. В настоящей работе описываются сесквидиплоиды *Triticum durum*, которые впервые были получены автором в 1946 г. в результате скрещивания амфидиплоида *T. durum* × *T. Timopheevi* ($2n=56$) с *T. durum* ($2n=28$).

Восстановление плодovitости отдаленных гибридов, получающихся при скрещивании видов и родов с него логичными геномами, происходит либо через посредство амфидиплоидов, либо через посредство сесквидиплоидов. Амфидиплоиды могут быть получены только в результате удвоения числа хромосом у гибрида и образования женских и мужских гамет с нередуцированными числами хромосом. До искусственного вызывания амфидиплоидов температурными воздействиями или воздействием растворов колхицина последние были крайне редким явлением. Гораздо чаще восстановление плодovitости отдаленных гибридов осуществлялось через посредство сесквидиплоидов, которые обычно получают при повторном опылении стерильных гибридов первого поколения пылью одного из родительских видов или родов. При таких возвратных скрещиваниях завязывание семян у отдаленных гибридов, как правило, происходит только в том случае, когда у гибрида первого поколения образуются материнские гаметы с нередуцированным числом хромосом. Соединение такой амфигаплоидной гаметы с мужской гаплоидной гаметой дает сесквидиплоид. У сесквидиплоида уже возможно образование как женских, так и мужских гамет и частичное восстановление плодovitости. При повторных опылениях сесквидиплоида пылью одного из родительских видов или родов плодovitость по мере возрастания поколений возрастает. Однако чаще всего хромосомы другого компонента элиминируются, и гибрид целиком возвращается к одному из исходных видов или родов. Такой процесс обычно идет у гибридов пшеницы с рожью или пшеницы с пыреем.

При скрещивании пшеницы с рожью или пшеницы с пыреем получают высокостерильные гибриды первого поколения. При опылении таких гибридов пшеницей они к 3-му—4-му поколению целиком возвращаются к разновидности той пшеницы, которая взята в качестве опылителя, и никаких признаков далеких родов (ржи или пырея), участвующих в скрещивании, не остается. Но при этих скрещиваниях иногда можно получить и новые типы, которые будут содержать диплоидный набор хромосом одного рода и единичные геномы в диплоидном состоянии другого рода. Такие новые формы получены и в скрещиваниях ржи с пшеницей и пшеницы с пыреем.

Таблица 1

Степень развития признаков у сесквидиплоидов и амфидиплоидов

Комбинация	№№ растений	Высота стебля в см	Число колосьев с зерном	Длина колоса в см	Плотность колоса на 10 см колосового стержня)	Признаки колосков-вык чешуй	Длина остей в см	Число колосков в главном колосе	Число колосков с зерном	Число зерен в главном колосе	Число зерен на растении	Качество колосового стержня	Характер обмолачиваемости	Число междузлий	Число хромосом в соматических клетках
А. Сесквидиплоид (<i>Triticum durum</i> var. <i>hordeiforme</i> 0432 × <i>T. Timopheevi</i>) × × <i>T. durum</i> var. <i>hordeiforme</i> 0432	1	90	1	8	22	Опушены	11—14	15	4	5	5	Ломкий	Трудный	5	42
	2	60	2	6	24	»	6—8	12	7	8	16	»	»	4	41
	3	83	2	6,5	26	»	12—13	15	4	9	11	»	»	4	42
	4	90	2	7	24	Слабо опушены	12—14,5	16	3	5	7	»	»	5	39
Амфидиплоид <i>T. durum</i> var. <i>hordeiforme</i> 0432 × × <i>T. Timopheevi</i>	1	84	6	7	26	Опушены	9,5—11	16	15	32	122	»	»	5	56
	1	64	1	8	20	»	11—12	14	2	2	2	»	»	4	40
Б. Сесквидиплоид (<i>T. durum</i> var. <i>hordeiforme</i> 0470 × <i>T. Timopheevi</i>) × <i>T. durum</i> var. <i>hordeiforme</i> 0470	2	52	—	7	20	»	13—14	13	—	—	—	»	—	5	40
	3	63	—	6	16	»	9,5—10	9	—	—	—	»	—	5	38
	4	78	1	7	20	»	16,5—17	13	5	5	5	»	Трудный	4	37
Амфидиплоид <i>T. durum</i> var. <i>hordeiforme</i> 0470 × <i>T. Timopheevi</i>	1	60	2	8	20	»	10—11	14	13	20	32	»	»	4	56

Наше стремление получить сесквидиплоид *Triticum durum* от скрещивания амфидиплоида *T. durum* × *T. Timopheevi* с *T. durum* было вызвано желанием ослабить отрицательные признаки амфидиплоида, как то: ломкость колосового стержня, трудный обмолот и др., которые вызваны доминированием соответствующих факторов, привнесенных от *T. Timopheevi*, и получить новые типы пшениц с иным соотношением хромосомных комплексов *T. durum* и *T. Timopheevi*.

Как известно, соотношение хромосомных комплексов *Triticum durum* и *T. Timopheevi* в амфидиплоидах между этими видами равно 28:28. Скрещивая амфидиплоид с *T. durum*, мы изменяем это соотношение к 28:14 в направлении *T. durum*. Из такого сесквидиплоида теоретически возможно получить сбалансированный тип, в котором на 28 хромосом *T. durum* будет приходиться один из геномов в диплоидном состоянии *T. Timopheevi* в количестве 14 хромосом. При таком соотношении хромосомных комплексов *T. durum* и *T. Timopheevi* должно быть и иное проявление хозяйственных и биологических свойств этих видов.

Попытки скрестить амфидиплоид *Triticum durum* × *T. Timopheevi* с *T. durum* мы предпринимали несколько раз. Вначале мы стремились опылить *T. durum* пыльцой амфидиплоида. При таких комбинациях скрещиваемых компонентов нам ни разу не удалось получить нормального завязывания семян. Вместо нормальных зерен получались кожистые образования без зародыша и эндосперма, по длине приближающиеся к обычным зернам материнского вида *T. durum*. И только тогда, когда мы взяли в качестве материнского родителя 56-хромосомный амфидиплоид *T. durum* × *T. Timopheevi* (по нашей классификации *T. soveticum* ssp. *durum* (Zheb.)⁽¹⁾) и опыляли его пыльцой *T. durum* ($2n=28$), нам удалось в 1946 г. получить в двух комбинациях (*T. durum* var. *hordeiforme* 0432 × *T. Timopheevi* и *T. durum* var. *hordeiforme* 0470 × *T. Timopheevi*) 27 гибридных зерен.

Гибридные семена сесквидиплоида — амфидиплоид (*T. durum* × *T. Timopheevi*) × *T. durum* — мелкие и шуплые; они достигают 1/4 — 1/3 размера семян материнского вида. Эти семена легко отличимы от семян амфидиплоида по величине. Всхожесть их низкая. Из 27 семян двух комбинаций мы получили всего 8 растений, хотя проращивание проводили в термостате при оптимальной температуре и влажности. Степень развития признаков сесквидиплоидов обеих комбинаций сравнивалась с амфидиплоидными растениями тех же линий, на которых получались сесквидиплоидные семена. Полные сравнительные данные по ряду морфологических и биологических признаков приведены в табл. 1.

Рассматривая цифровые материалы табл. 1, мы видим, что наиболее резкие различия сесквидиплоидов F_1 и амфидиплоидов выявлены по признаку плодовитости на одно растение, колос и колосок. Так, из 16 колосков главного колоса амфидиплоида (*Triticum durum* var. *hordeiforme* 0432 × *T. Timopheevi*) было 15 колосков с зернами. Число зерен в главном колосе 32, т. е. в среднем 2 зерна на один колосок. Всего контрольное амфидиплоидное растение этой комбинации, выращенное в одинаковых условиях, образовало 6 колосьев с зерном, в которых завязалось и вызрело 122 зерна. Четыре сесквидиплоидные растения этой комбинации имели главные колосы 12, 15 и 16-колосковые. Из них только в 3, 4 и 7 колосках завязывались семена. В среднем в одном колосе развилось по 6,75 зерна и по 0,4 зерна на один колосок. Среднее же число семян на одно растение равно всего 9,7.

По второй же комбинации эти числа еще ниже (табл. 2). Что касается таких признаков, как высота стебля, число колосков в колосе, плотность колоса, опушение колосковых чешуй, степень обмолота и пр., то по этим признакам амфидиплоиды и сесквидиплоиды не отличаются. Некоторые отличия имеются по длине остей — ости у сескви-

Сравнительная плодовитость амфидиплоидов и сесквидиплоидов твердых пшениц

Комбинация	Число зерен в главном колосе	Число колосков в главном колосе	Среднее число зерен на 1 колосок	Число зерен на одном растении
А. Амфидиплоид <i>Triticum durum</i> var. <i>hordeiforme</i> 0432 × <i>T. Timopheevi</i>	32	16	2,00	122
Сесквидиплоид (<i>T. durum</i> var. <i>hordeiforme</i> 0432 × <i>T. Timopheevi</i>) × <i>T. durum</i> var. <i>hordeiforme</i> 0432	6,75	16,5	0,40	9,7
Б. Сесквидиплоид (<i>T. durum</i> var. <i>hordeiforme</i> 470 × <i>T. Timopheevi</i>) × <i>T. durum</i> var. <i>hordeiforme</i> 470	1,75	12,25	0,14	1,75
Амфидиплоид <i>T. durum</i> var. <i>hordeiforme</i> 0470 × <i>T. Timopheevi</i>	20	14	1,43	32

диплоидов несколько длиннее. Семена, образовавшиеся на сесквидиплоидных растениях, мельче и хуже выполнены.

Сесквидиплоид настоящей комбинации исходных видов и разновидностей позволяет выяснить некоторые особенности в природе взаимодействия доминантных и рецессивных генов при измененных их количествах. Так например, *Triticum Timopheevi* несет доминантные гены опушения колосовых чешуй. *T. durum* var. *hordeiforme* имеет колосковые чешуи неопушенные. У амфидиплоидов колосковые чешуи опушены благодаря доминированию соответствующих генов, привнесенных *T. Timopheevi*. У амфидиплоида одному доминантному гену, обуславливающему опушение колосковых чешуй, противостоит один рецессивный ген, обуславливающий неопушенные колосковые чешуи. При опылении амфидиплоида пылью *T. durum* var. *hordeiforme* привносится еще один рецессивный аллеломорф. И таким образом в сесквидиплоиде одному доминантному гену опушения колосковых чешуй противостоят два рецессивных гена. И тем не менее и при таких количественных соотношениях одного доминантного гена к двум рецессивным действие первого на процесс развития более сильное, и опушение колосковых чешуй развивается у сесквидиплоидов в F_1 так же, как и у амфидиплоидов.

Числа хромосом у сесквидиплоидов несколько ниже теоретически ожидаемых. Теоретически ожидаемое число равно 42, а у отдельных сесквидиплоидных растений установлена 40—41 хромосома и даже 37 и 38. Последнее указывает на нарушения редукционного деления у исходного амфидиплоидного родителя и на частичную элиминацию отдельных хромосом у материнской формы амфидиплоида.

Данные сесквидиплоиды представляют значительный интерес как материал для получения новых типов пшениц с перекомбинацией генов родительских видов. Дальнейшее изучение потомства сесквидиплоидов будет продолжено.

Автор выражает благодарность А. С. Афанасьевой, О. Н. Сорокиной и М. Г. Том за их помощь при выполнении экспериментальной части данной работы.

Московская сельскохозяйственная академия
им. К. А. Тимирязева

Поступило
2 III 1948

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1 А. Р. Жебрак, Тр. Моск. с.-х. акад. им. К. А. Тимирязева, 6, генетика (1944).