

Действительный член АН БССР А. Р. ЖЕБРАК

### ТРЕХВИДОВЫЕ ГИБРИДЫ ПШЕНИЦ

В данной работе описываются трехвидовые гибриды пшениц, которые совмещают гаплоидные ядра и гаплоидные числа хромосом трех видов пшениц: *Triticum turgidum* ( $n = 14$ ), *T. Timopheevi* ( $n = 14$ ) и *T. vulgare* ( $n = 21$ ). Такой гибрид, совмещающий целые гаплоидные наборы трех разных видов, возможно получить только при скрещивании амфидиплоида с третьим видом. Гамета амфидиплоида содержит гаплоидные наборы двух видов и поэтому при соединении ее с гаметой третьего вида получается тригаплоид, т. е. совершенно новый гибридный тип, содержащий гаплоидные наборы хромосом всех трех видов.

Для получения этих новых гибридных типов пшениц исходными компонентами в наших опытах явились следующие формы: амфидиплоид *T. turgidum* × *T. Timopheevi* по нашей классификации, *T. soveticum* ssp. *turgidum* ( $2n = 56$ )<sup>(1)</sup> и *T. vulgare* ( $2n = 42$ ). Первое поколение этих гибридов содержит  $2n = 49$ . Такой гибрид с нечетным числом хромосом неустойчив, он обладает, по терминологии И. В. Мичурина<sup>(2)</sup>, расшатанной наследственностью.

Основная цель получения таких сложных гибридов — это усилить формообразовательный процесс, поскольку амфидиплоидные типы пшениц обладают значительной устойчивостью и сравнительно малой изменчивостью основных своих признаков по сравнению с другими, более сложными гибридами.

Впервые трехвидовые гибриды пшениц получены нами в 1941 г. от спонтанного опыления амфидиплоида *T. durum* × *T. Timopheevi*<sup>(3)</sup>. Этот амфидиплоид в 1940 г. рос в полевых условиях в окружении *T. vulgare* var. *lutescens*. И так как у части амфидиплоидов, в силу более толстых покровов пыльника, он выходит из цветка не раскрываясь, то при раскрытии пыльника вне цветка пыльца высыпается наружу и часть цветков оказывается неопыленной. У таких цветков цветочные чешуи остаются долго раскрытыми и рыльца легко улавливают пыльцу с окружающих растений. А так как окружающими растениями были *T. vulgare*, то при скрещивании с ними и возникали гибриды амфидиплоида *T. durum* × *T. Timopheevi* ( $2n = 56$ ) с *T. vulgare*. Летом 1942 г. в окружении ряда озимых сортов *T. vulgare* выращивались амфидиплоиды *T. turgidum* × *T. Timopheevi*. Тогда же было начато и искусственное скрещивание амфидиплоидов с *T. vulgare*. В 1943 г. среди озимых амфидиплоидов *T. turgidum* × *T. Timopheevi* и *T. durum* × *T. Timopheevi* был обнаружен ряд трехвидовых гибридов, названных амфидиплоидов с *T. vulgare*. Эти гибриды заметно отличались от амфидиплоидов и были сходны по ряду колосовых признаков с *T. vulgare*. Но так как большинство из них возникло от спонтанного перекрестного опыления пыльцой *T. vulgare*, то они были пушены в пересев без тщательного анализа по морфологическим и физиологическим признакам. В настоя-

щее время некоторые семьи этих гибридов доведены уже до 6-го поколения.

С целью тщательного и более точного изучения особенностей формообразования у трехвидовых гибридов и для получения тридиплоидных типов пшениц, совмещающих диплоидные наборы трех видов пшениц, было произведено в 1947 г. искусственное скрещивание амфидиплоида *T. turgidum* × *T. Timopheevi* (1) с определенными сортами *T. vulgare*. В 1948 г. были получены новые гибридные растения  $F_1$ , которые и являются экспериментальным материалом настоящей работы. Искусственное скрещивание амфидиплоида с *T. vulgare* удается хорошо, и в наших опытах при опылении амфидиплоида *T. turgidum* var. *rubroatrum* × *T. Timopheevi* пыльцой *T. vulgare* var. *lutescens* 269 А получен такой результат: опылено 743 цветка, завязались 44 зерна, или около 6%, а при опылении 226 цветков этого же амфидиплоида пыльцой *T. vulgare* var. *albidum* (сорт Гарабовка 05), получено 77 зерен, или свыше 34%

Гибридные зерна мелкие: они короче и тоньше материнских семян амфидиплоидов. Всхожесть их вполне нормальная. Перед посевом гибридные семена яровизировались в течение 32 дней при температуре +1, +5°, а затем проращивались в чашках Петри и высаживались сначала в маленькие глиняные горшки, а затем часть растений пересаживалась в поле, а вторая часть — в большие эмалированные сосуды с 7—8 кг почвы. Растения как в поле, так и в сосудах развивались хорошо. Всего получено было 60 гибридных растений, из которых в обработку включено 53 растения. У всех этих гибридных растений, а также у исходных родительских форм учитывалось: число стеблей, высота стебля, длина колоса, ширина лицевой стороны колоса, ширина боковой стороны колоса, длина зубца колосковой чешуи, длина колосковой чешуи, ширина чешуи, длина остей и остистых отростков, опушение колосковых чешуй, число колосков в колосе, плотность колоса (число колосков на 10 см колосового стержня), число зерен в главном колосе, максимальное число зерен в одном колоске главного колоса, число зерен на растении, число колосков на растении и среднее число зерен на колосок. Кроме этого, учитывался ряд других признаков — характер опушения листьев, опушение узлов и др. У части гибридных растений произведен подсчет числа хромосом в клетках корешков. Оно оказалось равным 49 или близким к этому числу.

Исходные родительские формы отличались между собой по ряду наследственных признаков и свойств. Рассматривая цифровые данные по этим признакам у родителей и у гибридов, мы имели возможность установить характер наследования их у гибридов. Конечно, в развитии каждого признака исключительно важная роль принадлежит факторам внешней среды. Однако различия в характере развития признаков и свойств в одних и тех же условиях среды обусловлены наследственными различиями.

В процессе анализа цифровых данных по ряду признаков гибридов установлено, что по высоте стебля цифры для гибридов выше, чем для обоих исходных родителей. Так средние цифры высоты стебля для *T. vulgare* var. *lutescens* 269 А близки к 90 см. Средние цифры высоты стебля для гибридов — больше 100 см. А для гибридов с другой разновидностью *T. vulgare* var. *albidum* (Гарабовка 05), имеющих более высокий стебель, средняя высота стебля превышает 120 см. Таким образом, по признаку высоты стебля в гибриде проявляется гетерозис, т. е. степень развития этого признака у гибрида превышает таковую более высокостебельного родителя. В других же комбинациях при скрещивании высокостебельных с низкостебельными сортами пшениц имеет место преобладание признака более высокого стебля над низким. По признаку длины колоса наблюдается так называемое промежуточное наследо-

вание, т. е. цифровое выражение этого признака, у гибрида среднее между таковыми исходных родительских видов. Ширина лицевой стороны колоса меньше, чем у каждого из родителей. Последнее объясняется тем, что в колосьях гибридов нет семян и при созревании стерильные колосья сильно спадаются с лицевой стороны. По показателям боковой стороны колоса гибрид также занимает среднее положение между обоими родителями. Сравнивая цифры ширины колоса по лицевой и боковой стороне у обоих родителей и у гибрида, мы видим, что у *T. vulgare* лицевая сторона колоса шире, чем боковая, а у *T. soveticum* боковая сторона шире лицевой; у гибрида также боковая сторона шире лицевой. Таким образом, по количественным показателям этого признака гибрид ближе к *T. soveticum*. Длина зубца у гибрида занимает промежуточное положение. Длина и ширина колосковой чешуи у обоих родительских видов и гибрида почти одинаковы.

Очень интересная картина получается при анализе наследования признака опушения колосковых чешуй, опушения листьев и остистости и безостости. Исходные виды *T. turgidum* и *T. Timopheevi*, послужившие компонентами для создания вида *T. soveticum* ssp. *turgidum* или амфидиплоида *T. turgidum* × *T. Timopheevi*, имели оба опушенные колосковые чешуи и ости. Длинные волоски на листьях имел только вид *T. Timopheevi*. Обе разновидности *T. vulgare*, участвующие в скрещивании являются безостыми и не имеют опушения на колосковых чешуях. У трехвидового гибрида опушение колосковых чешуй имеется у всех растений. Таким образом, этот признак наследуется по типу преобладающей наследственности. Однако опушение листовых пластинок слабее, чем у *T. soveticum*, и еще более слабое, чем у *T. Timopheevi*. Следовательно, в проявлении этого признака наблюдается такая закономерность: у *T. Timopheevi* имеет место сильное опушение листовых влагалищ и листовых пластинок, у амфидиплоида *T. turgidum* × *T. Timopheevi* более слабое, а у тригаплоидного гибрида *T. turgidum* × *T. Timopheevi* × *T. vulgare* ( $2n = 49$ ) еще более слабое, чем у амфидиплоида (*T. soveticum*). Наблюдается ослабление признака, у гибрида по мере увеличения гаплоидных наборов видов, не имеющих опушения на листовых влагалищах и листовых пластинках. Наследование этого признака происходит по типу промежуточной наследственности.

Не менее интересным является наследование остистости. Исходные виды *T. turgidum* и *T. Timopheevi* были остистыми. Амфидиплоид между ними имеет ости от 8 до 12,4 см. Участвующие в скрещивании с ним разновидности *T. vulgare* были безостыми и только в верхних 2—3 колосках имели небольшие остистые отростки, достигавшие 1 см. Таким образом, в тригибриде одной гамете безостого вида *T. vulgare* противостоят две гаметы обоих остистых видов. И тем не менее колосья тригаплоидных гибридов не имеют остей. Правда, гибридные колосья хотя и являются безостыми, но отличаются от безостых колосков, участвующих в скрещивании разновидностей *T. vulgare*, тем что в верхних 2—3 колосках имеются остистые отростки от 2 до 3 см. Варьирование длины остистых отростков у гибридов в очень сильной степени зависит от условий среды. Зависимость в развитии остистых отростков от условий среды у наших трехвидовых гибридов пшениц выявляется в том, что длина остистых отростков у колосков разных стадий онтогенетического развития резко различная. Так например, главный колос, выколосившийся на  $1\frac{1}{2}$ —2 недели раньше, имеет остистые отростки 1,5—2 см, а выколосившийся позднее — 4,6 см. Обращает на себя внимание и тот факт, что у растений, выколосившихся позже, и главные колосья иногда имеют более длинные остистые отростки, чем у растений, выколосившихся ранее. У некоторых растений длина остистых отростков в верхней части колоса первых колосков была равна 1—1,5 см, а у подгона достигала 5,5 см. Так как остистые отростки мало уступали длине остей, то при поверхно-

стном наблюдении создается впечатление, что часть колосьев на одном и том же растении были безостыми, а часть — остистыми. У части гибридных растений *T. soveticum* ssp. *turgidum* × *T. vulgare* остистые отростки в верхней части колоса на первых колосьях длиннее, чем у подгона; у первых длина отростка 4,8 см, а у подгона 1,5 см. Следовательно, на длину остистых отростков влияет, вероятно, не только время выколашивания, а также условия среды, в которых происходило развитие этого признака.

Не меньший интерес представляет характер наследования плотности колоса, которая исчисляется числом колосков на 10 см длины колоскового стержня. У амфидиплоидов средняя плотность колоса равна 20, при варьировании от 18 до 22. Средняя плотность у *T. vulgare* var. *albidum* 05 равна 14. У трехвидовых гибридов средняя плотность равна 20, при варьировании от 18 до 23. Таким образом, у гибридов плотность колоса более плотности колоса родителей. При другом компоненте — *T. vulgare* var. *lutescens* 269 А, у которого средняя цифра плотности равна 16, плотность колоса у гибрида равна 22 и варьирует от 18 до 26, т. е. более высокая как по средним показателям, так и особенно по крайним вариантам. В этой комбинации имеет место значительное увеличение плотности колоса у гибрида. Здесь очевидно, причина того, что у части наших трехвидовых гибридов, полученных раньше и доведенных до 6-го поколения, получены настолько плотноколосные формы, что они фактически совпадают с соответствующими разновидностями *T. compactum* (4).

Данный опыт показывает, как происходит возникновение новых признаков и свойств в процессе гибридизации. Основным вопросом, который возникает при всяком отдаленном скрещивании, является плодовитость гибридов. Описываемые гибриды характеризуются крайне низкой плодовитостью. Плодовитость на колос и колосок варьирует от 0 до единичных зерен. При посеве в окружении с мягкими пшеницами семена в основном образуются за счет перекрестного опыления. Вполне понятно, что на общую плодовитость растений и на завязывание семян у отдаленных гибридов оказывают исключительно большое влияние условия культуры растений. Но в тех случаях, когда при очень хороших условиях выращивания семена не завязываются, причина заключается в структуре плазменно-ядерного комплекса, в структуре наследственной основы и в расшатанности этой основы.

Тот факт, что плодовитость тригаплоидного гибрида очень низкая, а в некоторых растениях равна нулю, позволяет получить у таких гибридов более высокоплодовитые тридиплоидные типы пшениц совмещающие диплоидные ядра трех видов пшениц. Число хромосом у таких тридиплоидных типов должно быть равно 98. Увеличение числа хромосом у рода *Triticum* до 98 хромосом не является пределом — у пшениц возможно создание экспериментальным путем 112-, 126- и даже 140-хромосомных типов.

Хотя нет оснований считать, что высокохромосомные типы пшениц сразу могут представлять практический интерес, но такие типы, несомненно, будут являться источником огромнейшего формообразования и поэтому экспериментальное создание таких типов представляет большой научный и практический смысл.

Академия наук БССР и  
Московский фармацевтический институт

Поступило  
23 IV 1951

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> А. Р. Жебрак, ДАН, 31, № 6 (1941). <sup>2</sup> И. В. Мичурин, Избр. работы, 1941. <sup>3</sup> А. Р. Жебрак, ДАН, 25, № 1 (1939). <sup>4</sup> А. Р. Жебрак, ДАН, 68, № 2 (1949).