

СОЗДАНИЕ ЧЕТЫРЕХВИДОВЫХ ФОРМ ТРИТИКАЛЕ

И.П. Диордиева, аспирант,
Ф.Н. Парий, доктор биологических наук
Уманский национальный университет садоводства, Украина

(Дата поступления статьи в редакцию 23.03.2015 г.)

В статье изложены результаты исследований по установлению возможности получения четырехвидовых форм тритикале путем скрещивания трехвидовых тритикале с пшеницей спельта. В результате проведенных исследований впервые были получены четырехвидовые формы тритикале, которые сочетают генетический материал трех видов пшеницы и ржи.

Введение

Известные на сегодня сорта тритикале имеют геномную формулу ABR [1]. Геномы A и B происходят от мягкой и твердой пшеницы, а геном R – от ржи [2]. Такие тритикале называются трехвидовые, поскольку содержат геномы трех родительских форм. Впервые трехвидовые тритикале были созданы А.Ф. Шулиндиным. Он разработал биологический метод синтеза трехвидовых тритикале, который до сих пор успешно используется в селекции культуры. Трехвидовые гексаплоидные тритикале по урожайности превышают пшеницу и выращиваются во многих странах мира [3]. Несмотря на это, трехвидовые тритикале имеют недостатки и нуждаются в улучшении по ряду признаков. Так, нерешенными остаются проблемы снижения высоты растений, улучшения технологических свойств, повышения устойчивости к полеганию и прорастанию на корню и др. [1–4].

Гибридизация гексаплоидных тритикале с видами рода *Triticum* является эффективным путем существенного расширения генетического разнообразия культуры [1]. Одним из таких видов может быть пшеница спельта (*Triticum spelta* L.), которая является гексаплоидным видом пшеницы ($2n=6x=42$) с геномным составом гомологичным пшенице мягкой [7, 8]. В зерне этого вида содержится до 25 % белка, что в среднем на 10–15 % больше, чем в зерне пшеницы мягкой [5, 6].

Скрещивание трехвидовых тритикале и пшеницы спельты позволяет получить четырехвидовые формы тритикале с улучшенными количественными и качественными показателями урожайности. Создание четырехвидовых форм тритикале с улучшенными показателями урожайности, элементами продуктивности колоса, качества продукции и рядом других ценных хозяйственных признаков является актуальной задачей селекции культуры.

Целью исследований было установить возможность получения четырехвидовых форм тритикале путем скрещивания трехвидовых тритикале и пшеницы спельты и создать четырехвидовые формы тритикале.

Методика исследований

Исследования проводили на опытном поле Уманского национального университета садоводства (Украина). В качестве исходного материала для создания четырехвидовых форм тритикале использовали сорта трехвидовых тритикале озимых Розовский 6, Розовский 7, Юнга, Ладное и другие образцы трехвидовых тритикале, а также пшеницу спельту (*Triticum spelta* L.) сорта Заря Украины и Европа. Для передачи генетического материала пшеницы спельты в геном тритикале были проведены скрещивания трехвидовых тритикале и спельты. В качестве материнской формы использовали трехвидовые тритикале. Пшеница спельта выступала в роли опылителя. Гибридизацию проводили путем кастрации (удаление пыльников) материнской формы и опыления её отцовской формой.

The article describes the results of studies on the establishment of the possibility of obtaining of fourspecies forms of triticale by crossing the threespecies triticale with spelta wheat and the creation of fourspecies forms of triticale. In the results of the researches were first obtained fourspecies forms of triticale that is combine genetic material of three species of wheat and rye.

Результаты исследований и их обсуждение

В результате скрещиваний трехвидовых тритикале с пшеницей спельтой в первом поколении были получены гибриды с геномной формулой $AA^{sp}BB^{sp}RD^{sp}$. Соотношение генетического материала исходных форм в данных гибридах составляет 50 % : 50 %.

Мягкая пшеница отличается от пшеницы спельты наличием доминантного аллеля Q гена Q/q [9]. Данный ген локализуется в 5A хромосоме и контролирует характер обмолота зерна (свободный или тяжелый обмолот). Наличие доминантного аллеля Q в гомозиготном состоянии обуславливает формирование нормального (неспельтоидного) колоса со свободным обмолотом зерна [10].

Генотип QQ характерный для пшеницы мягкой. Поскольку геном A тритикале происходит от пшеницы мягкой, то вероятно в тритикале присутствуют доминантные аллели QQ . Рецессивный аллель q гена Q/q в гомозиготном состоянии приводит к образованию спельтоидного типа колоса [11, 12]. Зерно у форм с таким типом колоса трудно отделяется от колосковых чешуек. Пшеница спельта имеет генотип qq , чем объясняется тяжелый обмолот зерна этого вида.

Для пшеницы спельты свойственна грубая колосковая чешуя, которая препятствует свободному обмолоту зерна. У гексаплоидных видов рода *Triticum* наличие грубой колосковой чешуи контролируется присутствием доминантного аллеля Tg гена Tg/tg , который локализуется в хромосоме $2D$. Мягкая пшеница имеет генотип tg/tg . Это подтверждается тем, что среди известных форм пшеницы мягкой отсутствуют фенотипы с грубой колосковой чешуей [13]. Спельта в своем генотипе содержит доминантные аллели $TgTg$, что приводит к формированию грубой колосковой чешуи.

В результате скрещиваний трехвидовых тритикале с пшеницей спельтой в первом поколении были получены однотипные по морфологическому строению колоса и общему габитусу растений гибриды (рисунок 1).

Характерными признаками гибридов F_1 было наличие длинного рыхлого колоса, грубой колосковой чешуи и тяжелый обмолот зерна. Полученные гибриды являются гетерозиготами по гену Q/q . В них одна из хромосом $5A$ происходит от тритикале и имеет доминантный аллель Q , а вторая хромосома $5A$ – от спельты и имеет рецессивный аллель q . Их генотип Qq может реализовываться в появлении фенотипов с тяжелым обмолотом зерна. Гибриды имеют доминантный аллель гена Tg , который присутствует у спельты, что проявляется наличием грубой колосковой чешуи. Проявление характерных признаков спельты у гибридов F_1 подтверждает наличие в их геномном составе генов спельты.

Первое поколение гибридов *Triticosecale* / *T. spelta* было безостым. Безостость гексаплоидных видов пшеницы контролируется генами $B1$, $B2$, Hd , которые локализованы в хромосомах $5A$, $6B$ и $4A$. При скрещивании

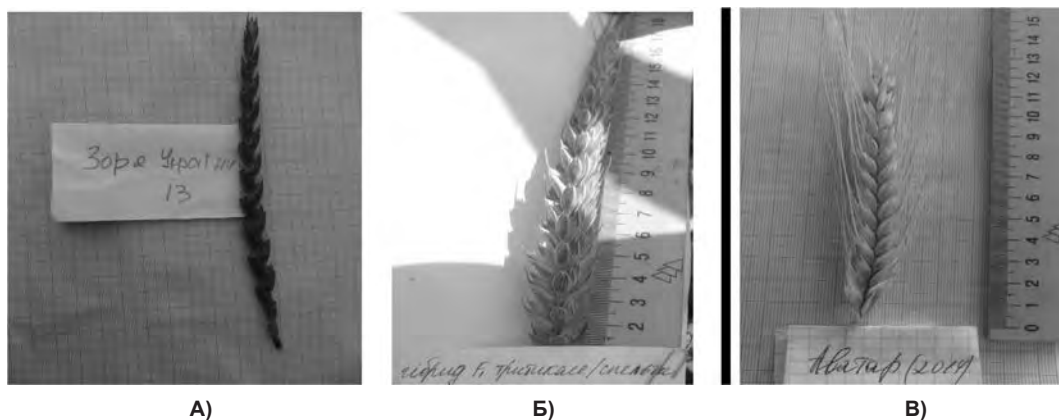


Рисунок 1 – Колосья гибрида первого поколения тритикале/спельта и исходных форм:
А) спельта; Б) гибрид F1; В) тритикале

остистых гексаплоидных тритикале с безостыми формами пшеницы мягкой у гибридов первого поколения доминирует безостость. В следующих поколениях экспрессия признака безостость значительно снижается вплоть до полного ее отсутствия. Причина таких изменений однозначно не установлена [14, 15]. Безостость гибридов F1 указывает на присутствие генетического материала пшеницы спельты в их геноме.

Учитывая представленный выше материал, можно констатировать, что гибриды первого поколения от скрещивания трехвидовых тритикале и пшеницы спельты сочетают в себе геномы четырех видов, а именно пшеницы мягкой, пшеницы твердой, пшеницы спельты и ржи.

В результате скрещивания трехвидовых тритикале и пшеницы спельты в первом поколении были получены стерильные гибриды. Аналогично гибридам между тритикале и спельтой, гибриды первого поколения от скрещивания трехвидовых тритикале и мягкой пшеницы также являются стерильными. Это объясняется тем, что между геномами АВ тритикале и пшеницы проходит нормальная бивалентная конъюгация, поскольку данные геномы гомологичны. Геномы тритикале R и пшеницы D не имеют цитогенетического родства. Процесс мейоза у них сопровождается значительными аномалиями. Хромосомы данных геномов формируют униваленты, которые не конъюгируют между собой. Это приводит к формированию анеуплоидных гамет, а впоследствии и анеуплоидных растений. Фертильность у таких растений резко снижается [16, 20].

Поскольку хромосомы пшеницы мягкой и пшеницы спельты являются гомологичными, то можно предположить, что мейоз у гибридов между трехвидовыми тритикале и пшеницей спельтой будет проходить аналогично тритикально-пшеничным гибридам. Соответственно, у них могут наблюдаться такие же отклонения от нормального прохождения процесса мейоза, как и у гибридов между тритикале и пшеницей мягкой. Вероятно, в связи с этим гибриды первого поколения *Triticosecale* / *T. spelta* были стерильными. Однако в связи с хаотическим расхождением хромосом к полюсам дочерних клеток возникает небольшая часть жизнеспособных гамет.

Для повышения уровня фертильности проводили скрещивания гибридов первого поколения с трехвидовыми формами тритикале, у которых мейоз относительно стабильный.

Гибриды F1 в процессе гаметогенеза будут формировать восемь типов гамет с различным количественным и качественным составом геномов исходных форм (рисунок 2).

В результате беккросирования получили ряд потомств, которые характеризуются разной степенью насыщенности геномами спельты и тритикале. Также наблюдалось выщепление растений типичных гексаплоидных тритика-

ле (генотип *AABBRR*). Были отмечены как стерильные, так и фертильные потомки.

Появление фертильного потомства становится возможным в результате сочетания в их геноме гомологичных субгеномов, между хромосомами которых проходит бивалентная конъюгация. Такие формы имеют геномную формулу $AA^{sp}BBRR$, $AABB^{sp}RR$ или $AA^{sp}BB^{sp}RR$. У них субгеномы A и B происходят от пшеницы мягкой или твердой, а субгеном R – от ржи. Субгеномы A^{sp} и B^{sp} происходят от пшеницы спельты. У этого потомства наблюдаются проявления признаков спельты (длинный колос, грубая колосковая чешуя и т.д.) и появление нетипичных для родительских форм признаков (карликовость, скверхедность и др.). Экспрессия новых, не характерных для трехвидовых тритикале, признаков вероятно связана с присутствием в их геномном составе генетического материала пшеницы спельты. А фертильность их колоса указывает на нормальный процесс прохождения мейоза. Такие формы тритикале являются четырехвидовыми, поскольку они сочетают генетический материал четырех родительских форм: пшеницы мягкой, пшеницы твердой, пшеницы спельты и ржи.

В результате беккросных скрещиваний был получен ряд потомств, которые характеризовались стерильностью колоса, что предположительно связано с присутствием в их геноме двух не гомологичных субгеномов тритикале R и спельты D^{sp} . К таким следует отнести потомства с геномными формулами $AABB^{sp}R$, $AA^{sp}BBD^{sp}R$, $AABB^{sp}D^{sp}R$ и $AA^{sp}BB^{sp}D^{sp}R$. Как отмечалось выше, несбалансированность по геномному и хромосомному составу может приводить к различного рода отклонениям от нормального прохождения процесса мейоза, что негативно влияет на уровень фертильности. Повышение уровня фертильности колоса у таких форм возможно при условии прохождения нормальной бивалентной конъюгации между хромосомами всех субгеномов и стабилизации мейоза.

Полученные после беккросирования стерильные потомства стабилизировали путем самоопыления. После самоопыления у потомств определяли уровень фертильности и озерненности колоса. Стабильными считались такие формы, которые характеризовались высокой фертильностью и озерненностью колоса, поскольку эти показатели указывают на относительную стабилизацию мейоза [17, 18].

Возникновение стабильных форм четырехвидовых тритикале наблюдалось уже после первого самоопыления. Это становится возможным в результате образования генотипов, которые сочетают полные наборы хромосом разных видов пшеницы с полным комплектом ржаных хромосом. У стабильных форм фертильность колоса составляла в среднем 75 %, а среднее количество зерен – 55 шт. Озерненность колоса составляла 72 %. Та-

кой показатель приближается к аналогичному показателю у трехвидовых тритикале, озеренность колоса которых колеблется в пределах 70–80 %, а фертильность – 80 %.

Стабилизация форм, в геномный состав которых входят цитогенетически отдаленные субгеномы тритикале *R* и спельты *D^{sp}*, сопровождается определенными трудностями и заканчивается в более поздних поколениях самоопыления. Основной проблемой при стабилизации таких форм тритикале является стерильность потомства, что связано с отсутствием гомологической конъюгации между хромосомами субгеномов спельты *D^{sp}* и тритикале *R*.

При создании трехвидовых тритикале пшеничный субгеном *D* не имеет гомологической пары [19]. Хромосомы данного генома не могут конъюгировать с негомолгичными хромосомами других геномов. Поэтому субгеном *D* остается неспаренным. В процессе стабилизации трехвидовых гексаплоидных тритикале хромосомы других геномов его вытесняют [20]. Вероятно при создании четырехвидовых тритикале происходит аналогичный процесс вытеснения субгенома спельты *D^{sp}* – ржаные хромосомы субгенома *R* вытесняют хромосомы субгенома *D^{sp}*.

В процессе стабилизации фенотипическое проявление признаков спельты снижается. Это может объясняться разными причинами, основной из которых является элиминация субгенома *D^{sp}*. В результате этого частично теряются фенотипические признаки спельты, которые четко выражены у гибридов F1. Это, например, безостость и грубая колосковая чешуя.

Однако у четырехвидовых тритикале остаются субгеномы *A^{sp}* и *B^{sp}*, что обуславливает проявление признаков спельты (длинный рыхлый колос, скверхедный колос и другие). Появление у тритикале длинного неплотного колоса указывает на присутствие генетического материала спельты в их геноме, поскольку спельта характеризуется длинным (около 18 см) рыхлым колосом, который отсутствует у других гексаплоидных пшениц.

Скверхедность – доминантный признак пшеницы мягкой. При скрещивании пшеницы мягкой со спельтой их гены взаимодействуют таким образом, что среди потомства возникают скверхедные формы. Вероятно при скрещивании трехвидовых тритикале со спельтой произо-

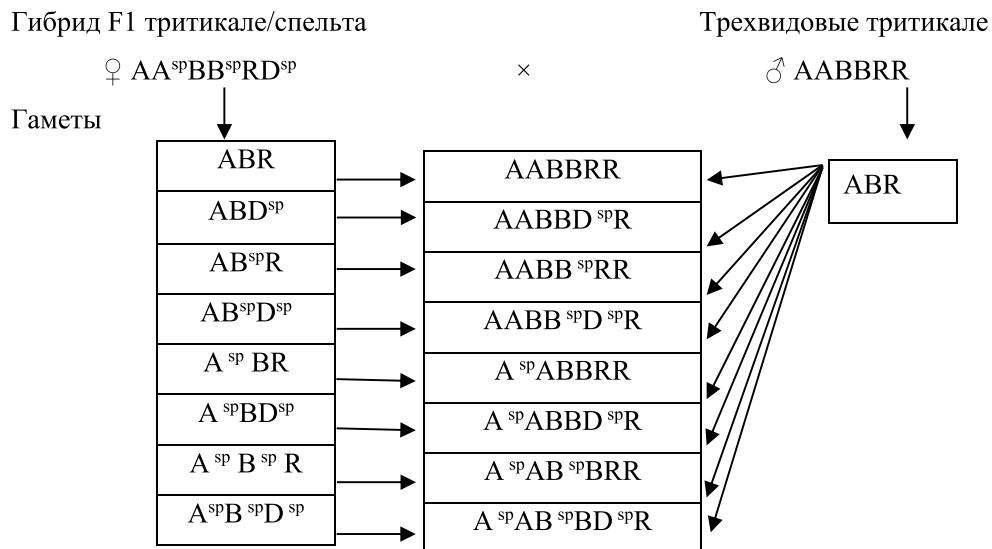


Рисунок 2 – Образование функциональных гамет у гибридов F1 и генотипов растений в F1 BC1

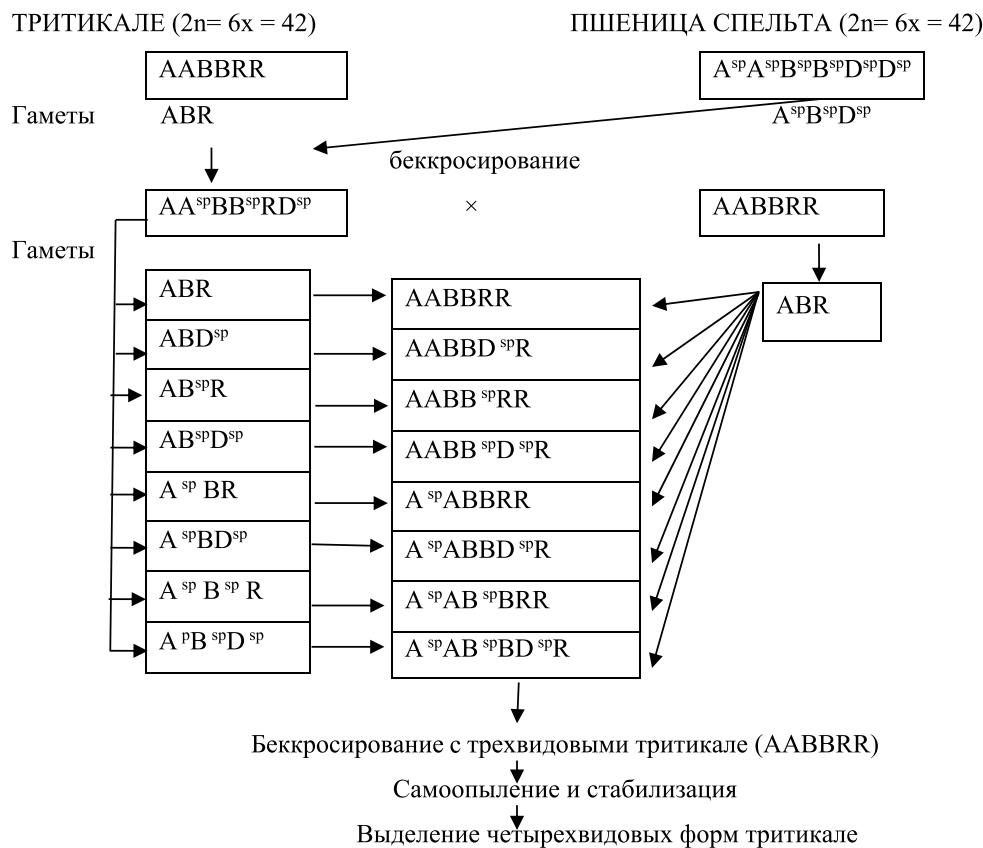


Рисунок 3 – Схема создания четырехвидовых форм тритикале

шел аналогичный процесс рекомбинации генов между субгеномами *AB* тритикале и *A^{sp}B^{sp}* спельты, что привело к образованию скверхедных форм четырехвидовых тритикале.

Проявление признаков спельты у стабильного потомства, полученного от скрещивания *Triticosecale* / *T. spelta*, указывает на присутствие у данного потомства геномов четырех родительских форм: пшеницы мягкой, твердой, спельты и ржи. Данные формы можно назвать четырехвидовыми.

В результате обобщения данных о скрещивании трехвидовых тритикале и пшеницы спельты предложена схема создания четырехвидовых форм тритикале (рисунок 3).

При использовании данной схемы были созданы четырехвидовые тритикале, в которых совмещены признаки трех видов пшеницы и ржи. Их генотипы характеризуются уникальным сочетанием генетического материала исходных форм в различных количественных и качественных соотношениях.

За счет интенсивного формообразовательного процесса получен ряд форм четырехвидовых тритикале, которые изучали по морфобиологическим свойствам и хозяйственно ценным показателям. В результате были выделены образцы, которые по урожайности и элементам продуктивности колоса превышают стандарты. Отобраны формы, которые характеризуются проявлением отдельных ценных признаков, таких как раннеспелость, безостость, низкорослость и др. Такие формы могут использоваться для селекционного улучшения тритикале как доноры отдельных признаков.

Наблюдался значительный размах изменчивости по высоте растений. Варьирование признака «высота растений» было в пределах от 56 см до 140 см. Выделенные среднестеблевые, низкостеблевые, короткостеблевые и карликовые формы.

Образцы четырехвидовых тритикале характеризовались различными морфологическими особенностями и показателями продуктивности колоса. Наряду с растениями, которые имели типичное для гексаплоидных тритикале строение колоса, наблюдались растения с длинным рыхлым (как у спельты) колосом и скверхедным типом колоса. Также наблюдались остистые, полуостистые, формы с зародышевыми осями и безостые формы.

В процессе селекции среди потомства возникали формы с ветвистым колосом. Такие формы тритикале представляют практический интерес для селекционного улучшения озерненности колоса тритикале.

В результате скрещиваний трехвидовых тритикале и спельты были выделены формы четырехвидовых тритикале с пшенично-ржаными хромосомными замещениями. Такие формы представляют значительный интерес для селекции на улучшение тритикале по ряду признаков.

После изучения полученного разнообразия и с использованием методов индивидуального отбора были

созданы три сорта четырехвидовых тритикале, из которых Алкид занесен в Государственный реестр сортов растений, пригодных для распространения в Украине, а Тактик и Стратег переданы на экспертизу в Государственную службу по охране прав на сорта растений Украины.

Выводы

1. Показано, что скрещивание трехвидовых тритикале и спельты позволяет получить потомство, которое сочетает генетический материал четырех родительских форм: пшеницы мягкой, пшеницы твердой, пшеницы спельты и ржи. Полученные в результате таких скрещиваний гибриды первого поколения являются стерильными. Повторные скрещивания с трехвидовыми тритикале позволяют повысить уровень их фертильности.
2. Установлено, что сбалансированное по геномному составу потомство от скрещивания (*Triticosecale* / *Triticum spelta*) / *Triticosecale* характеризуется нормальной озерненностью и фертильностью колоса. Формы, в состав которых входят отдаленные субгеномы *R* и *D^{sp}* являются стерильными. Самоопылением в течение нескольких поколений получают стабильные формы, которые по показателям фертильности и озерненности колоса не уступают трехвидовым тритикале.
3. В результате скрещиваний трехвидовых тритикале со спельтой и стабилизации полученного потомства впервые были получены четырехвидовые формы тритикале. За счет интенсивного формообразовательного процесса наблюдалась значительная изменчивость по показателям высоты растений, морфологического строения колоса, продуктивности, качества урожая и другим признакам.
4. Изучение полученного разнообразия позволило отобрать три сорта четырехвидовых тритикале, из которых Алкид занесен в Государственный реестр сортов растений, пригодных для распространения в Украине, а Тактик и Стратег переданы на экспертизу в Государственную службу по охране прав на сорта растений Украины.

Литература

1. Суворова, К.Ю. Закономерности формообразования при гибридизации гексаплоидных форм тритикале с мягкой пшеницей: автореф. дис ... канд. биол. наук: спец. 03. 00. 15 «Генетика» / К.Ю. Суворова. – Киев, 2002. – 22 с.
2. Цитогенетическая и хозяйственно-биологическая характеристика гибридов октоплоидных тритикале с гексаплоидными / Н.Г. Максимов [и др.] // Цитология и генетика. – №6, 1998. – С. 78 – 86.
3. Шулындин, А.Ф. Классификация геномов и биологический синтез трехвидовых пшенично-ржаных амфидиплоидов / А.Ф. Шулындин // Цитология и генетика. – 1970. – Т.4. – № 2. – С. 140 – 146.
4. Гриб, С. И. Генофонд, методы и результаты селекции тритикале в Беларуси / С.И. Гриб, В.Н. Буштевич // Генетичні ресурси рослин. – 2005. – №8. – С. 197. – 143.
5. Ниниева, А.К. Генетическое разнообразие спельты озимой по хозяйственно - ценным признакам в условиях восточной части Лесостепи Украины / А. К. Ниниева // Селекция и семеноводство. – 2012. – №102. – С. 156 – 167.
6. Ниниева, А.К. Перезимовка коллекционных образцов и гибридов озимой спельты / А.К. Ниниева // Биология: от молекулы до биосферы. Матер. V междунар. науч.-практ. конф. молодых ученых (22 – 25 ноября). – Харьков. – 2010. – С. 201 – 202.
7. Гончаров, Н.П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей. – Новосибирск: Сиб. унив. изд-во, 2002. – 252 с.
8. Селекционная эволюция мироновских пшениц / В.А. Власенко [и др.]. – Монография. – Мироновка, 2012. – 326 с.
9. Leighty, C. E. Genetic behaviour of the spelt form in crosses between *Triticum spelta* and *Triticum aestivum* / C.E. Leighty, S. Boshnakian // J Agric Res. – 1921. – №7. – С. 335–364.
10. Watkins, A.E. The inheritance of glume shape in *Triticum* / A. E. Watkins // J. Genet. – 1940. – №39. – С. 249 – 264.
11. The wheat super domestication gene Q / J. D. Fans [et al.] // Frontiers of Wheat Bioscience: Memorial Issue, Wheat Information Service. – 2005. – №100. – С. 129 – 148.
12. MacFadden, E.S. The origin of *Triticum spelta* and its free-threshing hexaploid relatives / E. S. MacFadden, E. R. Sears // Heredity. – 1946. – № 37. – С. 81 – 89.
13. Faris, J.D. Wheat Genomics: Exploring the Polyploid Model / J.D. Faris, B. Friebe, B.S. Gill // Current Genomics. – 2002. Vol. 3. P. 577–591.
14. Шишлова, Н.П. Биометрическая и физико-химическая характеристика межродовых реципрокных гибридов между тритикале (*Triticosecale Wittmack*) и пшеницей (*Triticum spelta* и *Triticum turgidum*) / Н.П. Шишлова, А.М. Шишлова, М.П. Шишлова // Известия Национальной академии наук Беларуси. – 2012. – № 14 – С. 28 – 33.
15. Орлова, И.Н. Нестабильность числа хромосом в мейозе гексаплоидных тритикале и исследование ее причин / И.Н. Орлова // Генетика. – 1970. – №2 – С. 5 – 16.
16. Шулындин, А.Ф. Скрещиваемость тритикале (2n = 42) с мягкой пшеницей и плодовитость гибридов первого поколения / А. Ф. Шулындин, Н. Г. Максимов // Селекция и семеноводство. – 1972. – №21. – С. 47 – 56.
17. Thomas, J.B. Chromosome pairing in hexaploid *Triticale* / J.B. Thomas, P.J. Kaltsikes // Cytology and Genetics. – 1971. – №13. – С. 621 – 624.
18. Егоркина, Г.И. Цитогенетическое изучение вторичных гексаплоидных тритикале: автореф. дис... канд. биол. наук: спец. 03.00.15 «Генетика» / Г. И. Егоркина. – Барнаул, 1983. – 22 с.
19. Федорова, Т.Н. Особенности мейоза у 6х- и 8х- тритикале и фертильность растений // Генетика. – 1987. – Т.23. – №4. – С. 707 – 715.
20. Степочкин, П.И. Из опыта создания пшенично-ржаных гибридов для селекции тритикале в Сибири / П.И.Стёпочкин, Н.С. Владимиров // Сиб. вестник с.-х. науки. – 1978. – № 4. – С. 39 – 44.