

Физиология, фотосинтез и продуктивность

УДК 633.111«321»:581.145.1:631.527.5

ОСОБЕННОСТИ ЦВЕТЕНИЯ У ЛИНИЙ ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ, ПОЛУЧЕННЫХ МЕТОДОМ ОТДАЛЕННОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ

В.С. РУБЕЦ, М.В. ЯЛТОНСКАЯ, В.В. ПЫЛЬНЕВ

У поздних поколений отдаленных гибридов яровой мягкой пшеницы, полученных от скрещивания *Triticum aestivum* L. и *T. timopheevii* Zhuk, определяли фертильность пыльцы, размер пыльников, завязываемость зерен у растений с разным типом цветения, а также при изоляции колосьев. Показано, что вторичная хазмогамия у отдаленных гибридов пшеницы не зависит от фертильности пыльцы и размеров пыльников. Хазмогамные растения имеют более высокую вариабельность признаков в сравнении с нормально цветущими, характеризуются меньшей завязываемостью зерен в колосе и меньшей массой зерновки. Изоляция хазмогамных колосьев в фазу цветения приводит к снижению завязываемости и не влияет на формирование крупности зерен. Выявлено влияние материнского сорта мягкой пшеницы на степень вторичного открытого цветения у отдаленных гибридов.

Ключевые слова: отдаленные гибриды пшеницы, вторичное хазмогамное цветение, фертильность пыльцы, завязываемость зерен в колосе.

Keywords: distant hybrids in wheat, secondary hasmogamy blossoming, pollen fertility, grain setting in spike.

Особенности цветения культуры определяют методы селекционной и семеноводческой работы с ней. Пшеницу считают самоопыляющимся видом с небольшой частотой перекрестного опыления (до 2 %) (1, 2). У пшеницы наблюдаются два типа открытого цветения, при котором хотя бы один пыльник выбрасывается наружу: первичное (вследствие набухания лодукул) и вторичное (как результат разрастания неоплодотворенной завязи) (1, 2). Благодаря первичному хазмогамному цветению у самоопыляющихся видов сохраняется некоторая доля перекрестного опыления, необходимая для повышения гетерозиготности популяции и увеличивающая ее адаптивные возможности. У пшеницы средняя продолжительность первичного открытого цветения одного цветка составляет около 12 мин (1). Вторичное хазмогамное цветение наблюдается при отсутствии или стерильности пыльцы, когда цветок долго остается открытым. В этом случае неоплодотворенная завязь разрастается в стороны, механически раздвигает цветковые чешуи и может оставаться в таком положении длительное время (несколько суток). Если опыление и оплодотворение не происходит, то цветок закрывается и остается бесплодным. Такое явление характерно для отдаленных гибридов F₁, у которых наблюдается почти полная стерильность мужской сферы и значительная стерильность женской, связанная с нарушениями в мейозе при отсутствии конъюгации гомеологичных хромосом из разных субгеномов (3, 4).

Отдаленную гибридизацию у пшеницы используют для привнесения в геном культурных видов генов устойчивости к заболеваниям. Для этой цели часто используют дикий вид — пшеницу Тимофеева (*Triticum timopheevii* Zhuk.), обладающую комплексной устойчивостью к грибным болезням (5-8). Однако ее скрещивание с культурными видами пшеницы затруднено из-за несовместимости, вызванной значительными различиями геномного состава. Гибриды F₁ пшеницы Тимофеева с мягкой пшеницей полностью стерильны и обладают вторичным хазмогамным цветением. Опыление пыльцой одного из родительских видов (чаще используют культурный вид) приводит к частичному восстановлению числа хромосом и

повышению фертильности потомства. Дальнейший многократный пересев способствует стабилизации числа хромосом и восстановлению фертильности таких гибридов. Вместе с тем процесс цветения у них часто характеризуется наличием вторичной хазмогамии, сильно затрудняющей использование такого материала в селекционном процессе (9, 10).

Вторичное открытое цветение — нежелательное явление для мягкой пшеницы, поскольку в этом случае повышается риск спонтанного переопыления различных форм, способного в перспективе привести к сильному биологическому засорению и потере сортовых качеств.

Целью настоящей работы стало выявление особенностей вторичного хазмогамного цветения у поздних поколений отдаленных гибридов пшеницы мягкой с пшеницей Тимофеева.

Методика. Исследования проводили на селекционной станции им. П.И. Лисицына РГАУ—МСХА им. К.А. Тимирязева (г. Москва), где ведется работа по селекции отдаленных гибридов *T. aestivum* L. × *T. timopheevii* Zhuk. к-47793, полученных ранее (1994-1996 годы) в Алтайском НИИ сельского хозяйства. Из большого числа комбинаций скрещиваний были выделены две — (сорт Жница × *T. timopheevii*) × сорт Жница и (сорт Новосибирская 67 × *T. timopheevii*) × сорт Новосибирская 67. В 2003 году на естественном инфекционном фоне из них отобрали наиболее продуктивные линии, близкие по фенотипу к рекуррентным сортам и устойчивые к листовым болезням: 19 линий (Л-6-1—Л-6-19) — в первом варианте скрещивания и 11 (Л-25-20—Л-25-30) — во втором. В 2007-2009 годах у всех 30 выделенных линий и их родительских форм изучили процесс мейоза, оценили фертильность пыльцы (11, 12) и долю открытого цветения. Коэффициент стерильности пыльцы (КСП) определяли как отношение процента стерильных пыльцевых зерен у линии к проценту стерильных пыльцевых зерен у родительского сорта пшеницы мягкой. В 2010 году из каждой комбинации скрещиваний были высеяны линии, контрастные по фертильности пыльцы, а также родительские сорта яровой мягкой пшеницы Новосибирская 67 и Жница, линия *T. timopheevii* к-47793 и 12 линий, ранее отобранных по признаку открытого цветения. На хазмогамных линиях в период цветения была проведена изоляция части колосьев для проверки предположения о возможном наличии ЦМС или самонесовместимости, приводящим ко вторичному открытому цветению. Определяли фертильность пыльцы (11), линейные размеры пыльников, частоту (%) открытого цветения, число завязавшихся зерновок в колосе и массу одной зерновки у хазмогамных и нормально цветущих растений, завязываемость плодов и массу одной зерновки на изолированных и контрольных (неизолированных) колосьях.

Полученные результаты обрабатывали методами дисперсионного анализа в программе DIANA, другие статистические характеристики рассчитывали по Б.А. Доспехову (13).

Результаты. Метеорологические условия в течение вегетации различались во все годы исследований. В 2007 году в период от посева до уборки отмечалась засуха на фоне высокой температуры, что привело к угнетению развития растений. В 2008 году засуха наблюдалась весной и во II декаде июня. В остальное время было чрезвычайно дождливо. Температура воздуха в 2008 году оказалась близка к среднегодовым значениям. Наиболее благоприятные для развития растений метеорологические условия сложились в 2009 году. Вегетационный период в 2010 году характеризовался уникальными погодными условиями: высокие температуры вызвали естественную реакцию растений, проявившуюся в ускорении развития примерно на 2 нед.

В 2007-2009 годах у всех линий и их родительских форм наблюда-

лись разнообразные нарушения в процессе мейоза (9, 10). Мейотический индекс варьировал в пределах 99,6-100 %. Считается, что если этот показатель превышает 90 %, то форма цитологически стабильна, то есть она воспроизводит в потомстве стабильное число хромосом (12). Нарушения, отмеченные на ранних этапах мейоза, не повлияли на частоту видимых нарушений на стадии тетрад. Выделенные линии были генетически стабильными. Доля нормальных пыльцевых зерен оказалась высокой для нормального опыления и оплодотворения, несмотря на обнаруженные нарушения в процессе микроспорогенеза и гаметогенеза.

Считается, что линии характеризуются наибольшей фертильностью при КСП ≤ 1 . Изученные линии сильно различались по этому показателю (КСП варьировал от 0,5 до 4,1). Выявлено отсутствие корреляций между долей нарушений на разных фазах мейоза и фертильностью пыльцы. Не отмечено значимой связи между фертильностью пыльцы и долей открытого цветения растений на делянке ($r = -0,05...-0,54$). У отдаленных гибридов, полученных с участием сорта Жница, была обнаружена повышенная частота открытого цветения по сравнению с потомками сорта Новосибирская 67 (табл.).

Характеристика репродуктивной способности у линий яровой мягкой пшеницы, полученных методом отдаленной гибридизации, а также у их родительских форм (селекционная станция им. П.И. Лисицына РГАУ—МСХА им. К.А. Тимирязева, г. Москва, 2007-2010 годы)

Образец, сорт	Фертильность пыльцы, %	КСП	Частота открытого цветения, %	Площадь пыльников, мм ² (2010 год)
К о м б и н а ц и я Л-6 (сорт Жница \times <i>Triticum timopheevii</i>) \times сорт Жница				
Л-6-6	84	3,3	16	3,57
Л-6-7	98	0,5	31	3,38
Л-6-10	96	0,9	9	3,22
Л-6-12	94	1,3	15	3,52
Л-6-15	85	3,2	34	2,78
Л-6-19	81	4,1	22	2,52
Жница	95		12	3,20
НСР ₀₅	7,7			0,31
F _{факт.}	7,449			14,791
F ₀₅	2,995			2,995
К о м б и н а ц и я Л-25 (сорт Новосибирская 67 \times <i>T. timopheevii</i>) \times сорт Новосибирская 67				
Л-25-21	93	1,8	2	2,87
Л-25-22	98	0,5	5	3,33
Л-25-23	97	0,7	1	2,90
Л-25-24	93	1,9	10	3,37
Л-25-26	97	0,7	1	2,70
Л-25-27	89	2,8	0	3,32
Новосибирская 67	96		1	3,22
<i>T. timopheevii</i>	96		1	2,91
НСР ₀₅	6,1			0,25
F _{факт.}	2,927			10,888
F ₀₅	2,995			2,995

П р и м е ч а н и е. КСП — коэффициент стерильности пыльцы.

Величина пыльников сильно варьировала между разными линиями ($F_{\text{факт.}} > F_{05}$), но слабо — внутри каждой линии: коэффициент вариации (C_v) составил 3-7 %. Родительские сорта мягкой пшеницы имели более крупные пыльники по сравнению с *T. timopheevii* к-47793. У гибридов размеры пыльников были сравнимы с таковыми у одной из родительских форм. Корреляционный анализ не выявил связи между фертильностью пыльцы и долей открытого цветения на делянке ($r = -0,051$), а также между фертильностью и площадью пыльников ($r = 0,429-0,639$). Полученные данные позволяют утверждать, что вторичное хазмогамное цветение изученных линий не является следствием низкой фертильности пыльцы или слабого развития андроеца. У нормально цветущих растений из всех линий в обеих комбинациях скрещивания завязываемость зерен и масса од-

ной зерновки были выше, чем у вторично хазмогамных.

В 2010 году у нормальных и хазмогамных растений, отобранных из 12 линий отдаленных гибридов, не обнаружили влияния типа цветения на фертильность пыльцы ($F_{\text{факт.}} = 0,149$; $F_{05} = 4,844$). Растения хазмогамных линий сформировали более крупные пыльники, чем нормальные ($F_{\text{факт.}} = 11,892$; $F_{05} = 4,844$). Корреляционный анализ не выявил статистически значимой связи между фертильностью пыльцы и размерами пыльников как у хазмогамных линий ($r = -0,138$), так и у нормальных ($r = 0,345$). Отмечались различия по завязываемости зерна у отдельных линий при любом типе цветения ($F_{\text{факт.}} > F_{05}$). Завязываемость зерен ($F_{\text{факт.}} = 25,897$; $F_{05} = 4,844$) и масса отдельной зерновки ($F_{\text{факт.}} = 5,948$; $F_{05} = 4,844$) у нормальных растений были достоверно выше, чем у хазмогамных. Не найдено существенных корреляционных связей между фертильностью пыльцы и завязываемостью у всех линий при обоих типах цветения ($r = 0,095-0,155$).

Завязываемость зерен на изолированных колосьях различалась у отдельных хазмогамных линий ($F_{\text{факт.}} > F_{05}$). Не выявили корреляций между фертильностью пыльцы хазмогамных растений и завязываемостью зерен у них как при изоляции ($r = 0,027$), так и без нее ($r = 0,095$). Завязываемость зерен без изоляции была достоверно выше ($F_{\text{факт.}} = 6,346$; $F_{05} = 4,844$), между линиями различий по этому показателю не отмечали ($F_{\text{факт.}} < F_{05}$). Изолированные колосья характеризовались высокой вариабельностью массы отдельной зерновки, тогда как у неизоллированных *Cv* в большинстве случаев не превышал 10 %. В целом по опыту влияния изоляции на формирование крупности зерновки не обнаружили ($F_{\text{факт.}} = 1,664$; $F_{05} = 4,844$).

Таким образом, у линий яровой мягкой пшеницы, полученных методом отдаленной гибридизации, высокая доля вторичного открытого цветения не может быть следствием слабого развития пыльников и низкой фертильности пыльцы. Продемонстрировано влияние материнского сорта мягкой пшеницы на вторичную хазмогамию у гибридов. Не обнаружено зависимости между размерами пыльников и фертильностью пыльцы у растений одних и тех же линий, различающихся по типу цветения. У хазмогамных и нормально цветущих растений одних и тех же линий не выявлено различий по фертильности пыльцы и размерам пыльников. У нормальных растений достоверно выше завязываемость зерновок в колосе и масса отдельной зерновки и меньше вариабельность признаков по сравнению с хазмогамными растениями. У вторично хазмогамных линий изоляция колосьев в фазу цветения приводит к статистически значимому снижению завязываемости зерновок. Вариабельность признаков у изолированных колосьев значительно выше, чем у неизоллированных. Изоляция колосьев не влияет на крупность зерновки.

ЛИТЕРАТУРА

1. Горин А.П. Биология цветения и естественной гибридизации у пшеницы. Докт. дис. М., 1950.
2. Чеботарь А.А., Челак В.Р., Мошкович А.М., Архипенко М.Г. Эмбриология зерновых, бобовых и овоще-бахчевых возделываемых растений. Кишинев, 1987.
3. Ячевская Г.Л., Иванова С.В., Наумов А.А. Особенности мейоза при отдаленной гибридизации. М., 1990.
4. Цитогенетика пшеницы и ее гибридов. М., 1971.
5. Козловская В.Ф. Интрогрессивная гибридизация видов рода *Triticum* L. Автореф. докт. дис. Новосибирск, 1994.
6. Давоян Р.О. Использование генофонда дикорастущих сородичей в улучшении мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.). Автореф. докт. дис. Краснодар, 2006.
7. Обухова Л.В., Будашкина Е.Б., Ермакова М.Ф., Калинин Н.П., Шумный В.К. Качество зерна и муки у интрогрессивных линий яровой мягкой пшеницы с генами устойчивости к листовой ржавчине от *Triticum timopheevii* Zhuk. Сельскохозяйственная биология, 2008, 5: 38-42.

8. С к у р ы г и н а Н.А. Интрогрессия устойчивости к грибным болезням и генетическая структура *Triticum timopheevii* Zhuk. Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции, 1989, 128: 21-32.
9. У х и н о в а Е.П. Селекционно-генетическая оценка различных форм пшеницы, полученных методом отдаленной гибридизации. Канд. дис. М., 2009.
10. У х и н о в а Е.П., П ы л ь н е в В.В., Р у б е ц В.С. Цитогенетический анализ гибридов мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) с пшеницей Тимофеева (*Triticum timopheevii* Zhuk.). Изв. ТСХА, 2009, 2: 131-138.
11. П а у ш е в а З.П. Практикум по цитологии растений. 4-е изд., перераб и доп. М., 1988.
12. П у х а л ь с к и й В.А., С о л о в ь е в А.А., Б а д а е в а Е.Д., Ю р ц е в В.Н. Практикум по цитологии и цитогенетике растений. М., 2007.
13. Д о с п е х о в Б.А. Методика полевого опыта. М., 1973.

ФГБОУ ВПО Российский государственный аграрный университет РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева,
127550 г. Москва, ул. Тимирязевская, 49,
e-mail: selection-pole@timacad.ru

Поступила в редакцию
1 февраля 2011 года

FEATURES OF BLOSSOMING IN SPRING SOFT WHEAT LINES, ISOLATED WITH THE USE OF DISTANT HYBRIDIZATION

V.S. Rubets, M.V. Yaltonskaya, V.V. Pyl'nev

S u m m a r y

The authors studied the features of blossoming in late generations of distant hybrid of spring soft wheat obtained by crossing *Triticum aestivum* L. and *T. timopheevii* Zhuk. They determined the fertility of pollen, the size of anther, the grain setting in plants with different blossom type and also at the isolation of ear. It was shown, that second chasmogamy in wheat distant hybrids does not depend on fertility of pollen and size of anther. The chasmogamal plants have more high variability of determinants in comparison with normally blossoming ones; they are characterized by lesser setting of grain in ear and lesser mass of grain. The isolation of chasmogamal ears at the blossom phase results in the reduction of setting but does not influence the size of grain. The influence of mother sort of soft wheat on a degree of second open blossoming of distant hybrids was revealed.

**Редакция журнала «Сельскохозяйственная биология»
выполняет рассылку электронных отписок опубликованных статей**

Для получения электронного отписка Вам необходимо:

- ❖ отослать точное описание заказа (авторы и название статьи, год, номер журнала, страницы) по адресу agrobiol@mail.ru, указав Ваши фамилию, имя, отчество (полностью), город, где проживаете, контактные e-mail и телефон;
- ❖ получить из редакции по своему контактному e-mail подтверждение заказа (с присвоенным ему номером);
- ❖ оплатить услугу, указав в платежном документе в графе «Назначение платежа» присвоенный заказу номер и Ваши фамилию, имя, отчество.

Отписки высылаются на Ваш контактный e-mail после зачисления оплаты на счет редакции.

Банковские реквизиты редакции:

Получатель:

ИНН 7708051012 Редакция журнала «Сельскохозяйственная биология», Марьинощинское ОСБ 7981,
г. Москва, р/с 40703810638050100603

Банк получателя:

Сбербанк России ОАО г. Москва,
БИК 044525225,
к/с 30101810400000000225

В назначении платежа укажите номер заказа, Ваши фамилию, имя, отчество.

Стоимость услуги:

- ❖ один отиск — 120 руб.,
- ❖ не более шести отписок (абонемент) — 360 руб.,
- ❖ не более двенадцати отписок (абонемент) — 700 руб.

Цены приведены с учетом НДС 10 %. Абонементное обслуживание предполагает предоставление указанного числа отписок за период не более каждого текущего года по предоплате.

E-mail для заказа электронных отписок — agrobiol@mail.ru

© Электронные отписки являются интеллектуальной собственностью редакции журнала «Сельскохозяйственная биология». Внесение в них каких бы то ни было изменений и дополнений не допускается. Перепечатка, тиражирование, размещение в средствах информации, в том числе электронных и сети Интернет, а также коммерческое распространение возможны только с разрешения редакции.