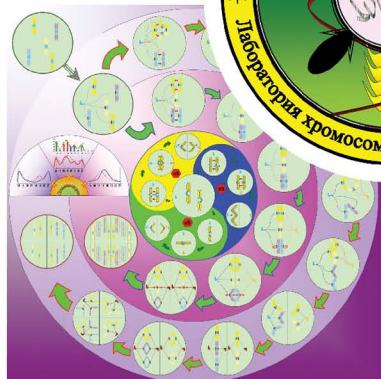




И. А. Гордей, Н. Б. Белько, О. М. Люсиков

СЕКАЛОТРИТИКУМ (*SECALOTRITICUM*)

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СОЗДАНИЯ
И ФОРМИРОВАНИЯ ГЕНОМА



УДК 633.1-152(476)

Гордей, И. А. Секалотритикум (\times *Secalotriticum*): генетические основы создания и формирования генома / И. А. Гордей, Н. Б. Белько, О. М. Люсиков. – Минск : Беларус. навука, 2011. – 214 с. – ISBN 978-985-08-1344-2.

В монографии обобщены многолетние исследования авторов (1995–2010 гг.) по созданию нового типа тритикале с цитоплазмой ржи – секалотритикум (*RRAABB*, $2n = 6x = 42$). Освещены проблемы отдаленной гибридизации пшеницы с рожью и представлены в историческом плане – от создания первых гибридов до селекции коммерческих сортов тритикале. Широко рассмотрена проблема совместимости ржи с тритикале и пути преодоления стерильности отдаленных гибридов F_1 . Изложены результаты исследований цитогенетических механизмов формирования функциональных гамет с различным хромосомным составом у ржано-тритикальных гибридов F_1 и амфиплоидов F_1BC_{1-2} . Теоретически и экспериментально обоснованы основные факторы и закономерности формирования генома секалотритикум. Изложены генетические основы и методология создания секалотритикум, представлена технология рекомбинационной селекции гетероплазматических тритикале. Дана кариотипическая, морфо-биологическая и селекционная характеристика созданного генофонда секалотритикум. В монографии генетически обоснована целесообразность выделения гетероплазматических тритикале в ранг отдельных подвидов *ssp. Triticale* Tscherm. и *ssp. Secalotriticum* Rozenst., et Mittelst. в системе рода \times *Triticosecale* Wittm.

Предназначена для биологов, генетиков, селекционеров, преподавателей, аспирантов и студентов высших учебных и научных учреждений биологического и сельскохозяйственного профиля.

Табл. 41. Ил. 46. Библиогр.: 279 назв.

Р е ц е н з е н т ы:

академик НАН Беларуси, доктор биологических наук,
профессор Л. В. Хотылева,

академик НАН Беларуси, доктор биологических наук,
профессор, Н. А. Ламан,

академик НАН Беларуси, доктор сельскохозяйственных наук,
профессор С. И. Гриб

ISBN 978-985-08-1344-2

© Гордей И. А., Белько Н. Б.,
Люсиков О. М., 2011

© Оформление. РУП «Издательский
дом «Беларуская навука», 2011

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	5
ГЛАВА 1. Амфидиплоиды пшеницы с рожью: генетические особенности, достижения и проблемы селекции	8
1.1. Происхождение и особенности организации геномов исходных видов ржи и пшеницы	8
1.2. Создание тритикале, структурные и функциональные особенности полигенома	15
1.3. Основные этапы, достижения и генетические проблемы селекции тритикале	29
ГЛАВА 2. Методология создания секалотритикум	43
2.1. Совместимость ржи с тритикале и пути ее повышения	48
2.2. Преодоление стерильности ржано-тритикальных гибридов F_1 и выделение амфидиплоидов – секалотритикум	61
ГЛАВА 3. Цитогенетические закономерности формирования генома секалотритикум	79
3.1. Цитогенетические особенности мейоза у ржано-тритикальных гибридов F_1 и амфиплоидов F_1BC_{1-2}	81
3.1.1. Специфичность микроспорогенеза у ржано-тритикальных гибридов F_1 и амфиплоидов F_1BC_{1-2}	86
3.1.2. Цитогенетические механизмы формирования гамет с различным хромосомным составом у ржано-тритикальных гибридов F_1 ...	109
3.2. Стабилизация генома секалотритикум ($RRAABB$, $2n = 6x = 42$)	124
ГЛАВА 4. Морфобиологическая характеристика, методология и перспективы селекции секалотритикум	141
4.1. Исходный материал и генетическое разнообразие генофонда секалотритикум	148
4.2. Морфобиологическая характеристика ранних поколений секалотритикум ($F_1 - F_3$).....	153

4.3. Кариотипический анализ и селекционная характеристика созданного генофонда секалотритикум.....	163
4.4. Методология селекции секалотритикум.....	169
4.5. Пути рекомбинационной селекции секалотритикум.....	173
ГЛАВА 5. Секалотритикум (<i>×Secalotriticum</i>) в системе рода тритикале (<i>Triticosecale</i> Wittm.).....	182
Заключение.....	195
Литература.....	197

ВВЕДЕНИЕ

Отдаленная гибридизация и аллополиплоидия являются важнейшими факторами эволюции культурных злаков. Об этом свидетельствуют полиплоидные ряды у пшеницы, овса, ячменя и других родов. Виды с наибольшим числом хромосом имеют наиболее широкий ареал распространения и использования в сельскохозяйственном производстве: гексаплоидные ($2n = 42$) и тетраплоидные ($2n = 28$) виды пшеницы, гексаплоидные виды овса. По образному выражению П. М. Жуковского [41], «человечество питается в основном продуктами растительной полиплоидии».

В последние годы наблюдается повышенный интерес селекционных центров и компаний к перестройкам в геноме растений в связи с расширением генетической изменчивости.

Создание новой зерновой культуры тритикале (\times *Triticale* = *Triticum* \times *Secale*) на основе отдаленной гибридизации и экспериментальной аллополиплоидии – одно из крупнейших достижений генетики и селекции растений. По значению в эволюции хлебных злаков создание тритикале является ароморфозом, крупным экспериментальным формо- и видообразовательным процессом. В методологии селекции тритикале отражено специфическое преломление проблемы отдаленной гибридизации и аллополиплоидии, формо- и видообразования, синтеза и ресинтеза видов, формирования и реконструкции генома, межгеномных и ядерно-цитоплазматических взаимодействий, коадаптации генома и плазмона, генетики аллоплоидных популяций, частной генетики и селекции синтетических культур. Достигнутые научно-практические результаты в области селекции тритикале ставят

их в ряд наиболее востребованных по хозяйственному значению зерновых злаков. В последние годы мировые посевные площади под тритикале достигали 5,5 млн га, в том числе в Беларуси – 500 тыс. га.

Тритикале обладают рядом достоинств – высоким потенциалом продуктивности, повышенным содержанием белка и отдельных аминокислот, высокой питательной ценностью. Специфика селекции тритикале заключается в сложности процесса создания исходного материала, так как естественного центра формо- и видообразования тритикале не существует. Необходимость создания генофонда исходного материала требует систематического синтеза новых пшенично-ржаных амфидиплоидов на генетической основе современных, высокопродуктивных сортов пшеницы и ржи. В этом главное отличие селекционного процесса тритикале от селекции традиционных зерновых культур, где работа, как правило, начинается сразу с рекомбинационной селекции.

Таким образом, перед селекцией тритикале стоит ряд проблем: ограниченность генофонда исходного материала тритикале и необходимость постоянного синтеза новых первичных форм на генетической основе современных высокопродуктивных сортов пшеницы и ржи в связи с отсутствием естественного центра формо- и видообразования;

экологическая адаптивность: зимостойкость озимых тритикале; устойчивость к корневым гнилям, снежной плесени, септориозу, спорынье;

устойчивость к прорастанию зерна в колосе;

содержание и качество белка, клейковины, хлебопекарные свойства.

Селекционно-генетический анализ генофонда тритикале показал, что у них недостаточно реализован генетический потенциал адаптивности ржи. Тритикале, как правило, уступают озимой ржи по морозо- и зимостойкости и устойчивости к грибным болезням, что обусловлено неполной экспрессией генома ржи, вследствие его взаимодействия с количественно преобладающими геномами и цитоплазмой пшеницы (из пяти геномов, входящих в состав гексаплоидных тритикале, четыре принадлежат пшенице – геномы А и В, геномы хлоропластов и митохондрий).

С целью устранения указанных недостатков необходим новый подход в селекции тритикале, направленный на усиление экспрессии генома ржи.

Нами проведены исследования по созданию нового типа ржано-пшеничных амфидиплоидов с цитоплазмой ржи – секалотритикум.

Создание секалотритикум направлено на решение следующих проблем:

усиление экспрессии генома ржи и повышение адаптивного потенциала тритикале;

расширение генофонда и увеличение генотипической изменчивости межвидовых гибридов пшеницы с рожью;

повышение зимостойкости, устойчивости к болезням и экологической адаптивности культуры;

расширение ареала распространения тритикале.

Для дальнейшего прогресса селекции тритикале, достижения аддитивности экспрессии геномов исходных видов и повышения адаптивного потенциала культуры необходимо глубокое понимание особенностей структурной и функциональной организации их генетических систем и разработка эффективной методологии селекции с использованием хромосомных технологий, приемов ДНК-маркирования и маркер-сопутствующей селекции.

В монографии обобщены результаты многолетних (1995–2010 гг.) исследований авторов и литературные данные по разработке генетических основ и методов селекции нового типа тритикале с цитоплазмой ржи – секалотритикум. Обоснована методология их создания, цитогенетические закономерности и механизмы формирования полигенома, дана морфобиологическая характеристика, обоснованы пути рекомбинационной селекции. На основе результатов проведенных исследований предложена система рода *Triticale* (\times *Triticosecale* Wittm.), включающая виды полиплоидного ряда (тетра-, гекса-, и октоплоидные), в том числе существующие гетероплазматические подвиды гексаплоидных тритикале.

АМФИДИПЛОИДЫ ПШЕНИЦЫ С РОЖЬЮ: ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ, ДОСТИЖЕНИЯ И ПРОБЛЕМЫ СЕЛЕКЦИИ

1.1. Происхождение и особенности организации геномов исходных видов ржи и пшеницы

Знание закономерностей и механизмов эволюционного становления родов ржи (*Secale* L.) и пшеницы (*Triticum* L.) как доноров полигенома тритикале (\times *Triticosecale* Wittmack = *Triticum* L. \times *Secale* L.) имеет первостепенное значение для целенаправленного синтеза пшенично-ржаных амфидиплоидов. Учет особенностей структурной и функциональной организации геномов исходных видов ржи и пшеницы будет способствовать рациональному использованию их видового потенциала в создании тритикале и секалотритикум. Анализ геномных преобразований в филогенезе ржи и пшеницы позволит предвидеть закономерности формирования полигенома пшенично-ржаных амфидиплоидов в процессе практической селекции.

Формирование генома *Secale* L. шло на диплоидном уровне ($2n = 14$) на основе межвидовой гибридизации, генных мутаций, рекомбинаций и хромосомных перестроек (транслокаций), с участием добавочных, или *B*-хромосом [55, 79, 100]. На основе изучения родства видов ржи по биолого-морфологическим и цитолого-генетическим признакам, а также по эколого-географическому их распространению В. Д. Кобылянский [55] предложил схему филогении рода *Secale* L. (рис. 1.1), согласно которой исходные формы дали начало наиболее древним видам ржи *S. montanum* Guss., *S. iranicum* Kobyl. и *S. silvestre* Host. Первый и второй из них послужили родоначальниками сорно-полевым ломкоколосым формам *S. cereale* L., которые засоряли посевы зерновых культур пшеницы и ячменя в очагах древнего земледелия. Возделывание зерновых культур в непосредственной близости от диких популяций *S. montanum* Guss. приводило к их переопыле-

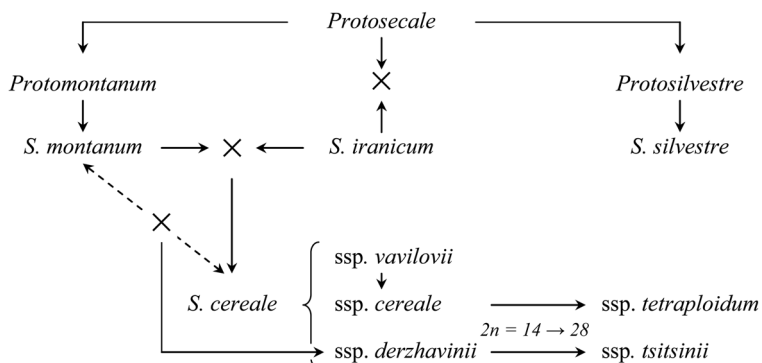


Рис. 1.1. Филогения рода *Secale* L. [55]

нию и усилению полиморфизма вида *S. cereale* L., на базе которого в процессе культуры земледелия и селекции сформировалась современная рожь зерновая *S. cereale* ssp. *cereale* L.

Путем удвоения числа хромосом были синтезированы новые формы, а затем выведены и сорта тетраплоидной ржи ssp. *tetraploidum* Kobyl. На основе гибридизации культурной ржи посевной *S. cereale* ssp. *cereale* L. с дикой многолетней рожью *S. montanum* Guss. А. И. Державиным [32] созданы сорта культурной многолетней ржи с неломким колосом, составляющие подвид ssp. *derzhavinii* (Tzvel.) Kobyl., из которого путем удвоения числа хромосом Н. В. Цициным и М. А. Махалиным [111] синтезирован подвид ssp. *tsitsinii* Kobyl.

Изучение морфологических признаков, использование принципа репродуктивной (генетической) изоляции и цитогенетического исследования мейоза у межвидовых гибридов, а также критический анализ материалов прежних систем позволили В. Д. Кобылянскому [55] выделить в роде *Secale* L. лишь четыре вида (табл. 1.1).

Различия между видами выражены по морфологическим признакам и в значительной степени определяются генетической дивергенцией, нескрещиваемостью и стерильностью пыльцы межвидовых гибридов. Все четыре вида имеют диплоидный набор хромосом ($2n = 14$) и различаются между собой 1–3 транслокациями, которые, главным образом, и определяют различия их геномов и репродуктивную изоляцию [56].

Таблица 1.1. Система рода *Secale* L. [55]

<i>I sect. Opismenolepis</i> Newski	<i>II sect. Secale</i>
<i>S. silvestre</i> Host. (Typus)	<i>S. cereale</i> L. s. 1.
<i>S. iranicum</i> Kobyl.	ssp. <i>cereale</i> (Typus)
<i>S. montanum</i> Guss. s. 1.	ssp. <i>vavilovii</i> (Grossh.) Kobyl.
ssp. <i>montanum</i> (Typus)	ssp. <i>tetraploidum</i> Kobyl.
ssp. <i>kuprijanovii</i> (Grossh.) Tzvel.	ssp. <i>derzhavinii</i> (Tzvel.) Kobyl.
ssp. <i>anatolicum</i> (Boiss.) Tzvel.	ssp. <i>tsitsinii</i> Kobyl.
ssp. <i>africanum</i> (Stapf.) Kranz	

Вид *S. cereale* L. – рожь посевная ($2n = 14$ и $2n = 28$) – разделен В. Д. Кобылянским на пять подвидов [55]:

ssp. *vavilovii* (Grossh.) Kobyl. – рожь Н. И. Вавилова ($2n = 14$) – включает все формы дикой и сорно-полевой однолетней диплоидной ржи с неломким колосом и является предком ржи зерновой ssp. *cereale* L. ($2n = 14$);

ssp. *cereale* L. – рожь зерновая ($2n = 14$) – объединяет все сорта и разновидности посевной и неломкоколосой сорно-полевой и примитивной однолетней диплоидной ржи;

ssp. *tetraploidum* Kobyl. (ssp. nov.) – рожь тетраплоидная ($2n = 28$) – синтезирована путем удвоения числа хромосом у ssp. *cereale* L. Тетраплоидная рожь репродуктивно изолирована от диплоидных подвидов, однако в самостоятельный вид не выделена, так как по морфологическим признакам существенно не отличается от них и обладает склонностью к реверсии (деполиплоидизации) на диплоидный уровень. Подвид представлен рядом тетраплоидных сортов озимой ржи, обладающих высоким генетическим потенциалом урожайности и имеющих производственное значение (Пуховчанка, Верасень, Игуменская, Сяброўка, Завея-2, Дубинская, Полновесная и др.);

ssp. *derzhavinii* (Tzvel.) Kobyl. (comb. nov.) – рожь Державина ($2n = 14$) – диплоидная многолетняя культурная рожь, полученная от скрещивания *S. cereale* L. × *S. montanum* Guss. [32]. Подвид представлен сортами Державинская 29 и Возобновляющаяся 61, которые широко используются в селекции в качестве источника иммунитета к грибным болезням;

ssp. *tsitsinii* Kobyl. (ssp. nov.) – рожь Цицина ($2n = 28$) – молодой подвид (автополиплоид на основе ssp. *derzhavinii* (Tzvel.) Kobyl.), экспериментально созданный Н. В. Цициным и М. А. Махалиным [111]. Представлен сортами Снегиревская 28 и Утро.

Внутривидовая классификация *S. cereale* L. [55] значительно облегчает целенаправленный подбор соответствующих форм и сортов ржи для синтеза новых ржано-пшеничных амфидиплоидов.

Таким образом, в эволюции и селекции ржи *Secale* L. – одного из наиболее строгих перекрестников – имели место межвидовая гибридизация и автополиплоидия, сопровождавшиеся множественными хромосомными перестройками и интенсивным рекомбиногенезом в пределах диплоидных ($2n = 14$) и тетраплоидных ($2n = 28$) геномов [56]. Известные тетраплоидные формы ржи ($2n = 28$) были получены экспериментально. Основным источником изменчивости на генетическом уровне являлась рекомбинация аллелей гетерозигот, на хромосомном – амплификация участков ДНК, миграция повторяющихся последовательностей ДНК [109]. Накопление гетерохроматина и структурные перестройки хромосом, наряду со специализированными системами несовместимости, служили внутривидовым репродуктивным барьером и фактором видообразования в роде *Secale* L.

Пшеница, в отличие от ржи, является естественным аллополиплоидом, включающим разнокачественные природные моногеномы. Современными методами иммунохимии и электрофореза глиадинов запасных белков в пределах полиплоидных видов пшеницы удалось выявить пять разнокачественных геномов, донорами которых являются *Triticum urartu* Thum. ex Gandil. (A^u), *T. boeoticum* Boiss. (A^b), *Aegilops spectoides* Tausch (B , G^{sp}) и *Ae. squarrosa* Coss. (D) [58].

Основываясь на комплексных исследованиях мировой коллекции родов *Triticum* L. и *Aegilops* L. в области филогении и биохимической генетики, некоторые исследователи сделали заключение о дифилетическом происхождении тетраплоидной пшеницы (рис. 1.2) [35, 170]. В различных географических регионах мира, порой весьма отдаленных от центров происхождения отцовских

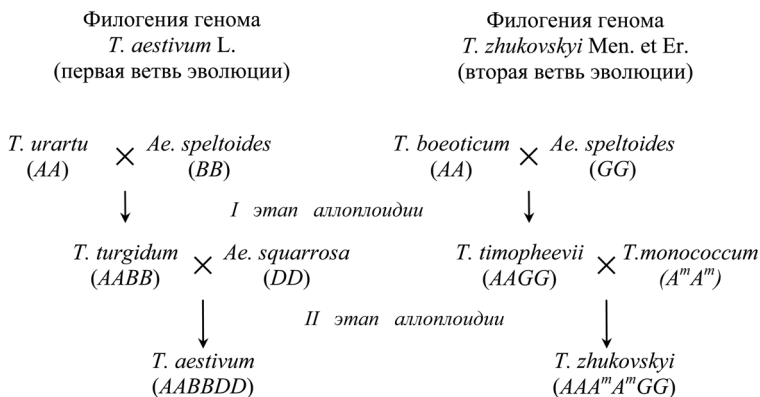


Рис. 1.2 Филогения рода *Triticum* L. [35]

и материнских форм и в разное историческое время, возникли две первичные тетраплоидные формы пшеницы с различными цитоплазмами и геномным составом – современные дикie полбы *T. dicoccoides* (Koern.) Schweinf. и *T. araraticum* Jakubz., имеющие соответственно геномы A^uB и A^bG . Первый вид произошел при объединении геномов *T. urartu* Thum. ex Gandil. (A^u) и *Ae. speltoides* Tausch (B), второй – в результате гибридизации между *T. boeoticum* Boiss. (A^b) и *Ae. speltoides* Tausch (G^{sp}). Первичные тетраплоидные виды пшеницы сформировались на цитоплазме *Aegilops*, гексаплоидная пшеница *T. aestivum* L. возникла при гибридизации культурной плотноколосой тетраплоидной пшеницы с легким обмолотом колоса *T. turgidum* L. с *Ae. squarrosa* Coss. ($A^uB + D$) [35].

Таким образом, видообразование в роде *Triticum* L. шло по пути отдаленной гибридизации и полиплоидии. Род *Triticum* L. представлен полиплоидным рядом ди- ($2n = 2x = 14$), тетра- ($2n = 4x = 28$) и гексаплоидных форм ($2n = 6x = 42$) [145]. Полигеномы полиплоидных видов пшеницы образованы сочетаниями двух базовых диплоидных A -геномов, происходящих от видов *T. urartu* Thum. ex Gandil. (A^u) и *T. boeoticum* Boiss. (A^b), и геномов представителей рода *Aegilops* L. [201]. Культурные виды твердой *T. durum* Desf. ($AABB$, $2n = 28$) и мягкой *T. aestivum* L. ($AABBDD$,

$2n = 42$) пшениц представляют собой естественные аллополиплоиды с базовым *A*-геномом от *T. urartu* Thum. ex Gandil. и дивергированными *B*- (*Ae. speltoides* Tausch.) и *D*-геномами (*Ae. squarrosa* Coss.) [243]. Следовательно, тетраплоидные и гексаплоидные виды рода *Triticum* L. произошли путем отдаленной гибридизации и полиплоидии, а также интрогрессии, с участием видов рода *Aegilops* L.

На основании гипотезы о дифилетическом происхождении тетраплоидной пшеницы род *Triticum* L. разделен на два подрода с основными геномами A^u и цитоплазмой типа *T. durum* Desf. и A^b и цитоплазмой типа *T. timopheevii* Zhuk. Каждый подрод разделен на три секции согласно числу разнокачественных геномов у видов.

Сорта пшеницы, используемые для создания новых форм тритикале, принадлежат главным образом к двум аллополиплоидным видам: тетраплоидному *T. durum* Desf. (*AABB*, $2n = 28$) и гексаплоидному *T. aestivum* L. (*AABBDD*, $2n = 42$). Для рационального использования огромного сортового потенциала этих видов в селекции тритикале большое значение имеет их внутривидовая классификация, правильно отражающая естественную дифференциацию, взаимосвязь между составляющими вид группами сортов и приемлемая в селекционной практике. В связи с этим особого внимания заслуживает предложенная В. Ф. Дорофеевым [33] внутривидовая классификация двух крупных полиморфных видов пшеницы – *T. aestivum* L. и *T. durum* Desf., имеющих важное хозяйственное значение.

Мягкая пшеница *T. aestivum* L. делится на два подвида, различающихся морфологически. Азиатский подвид отличается сильным полиморфизмом и, в свою очередь, подразделяется на три группы разновидностей с характерными комплексами признаков, включающие большинство остистых разновидностей мягкой пшеницы с полугрубым строением колоса. Подвид широко распространен в Юго-Западной Азии, т. е. в центре интенсивного формообразования мягкой пшеницы. Европейский подвид мягкой пшеницы характеризуется разнообразием экологических групп,

контрастных по длине вегетационного периода, зимостойкости, иммунитету и ряду других хозяйственноценных признаков и биологических свойств. Он менее полиморфен, включает меньше разновидностей, чем азиатский подвид, но его ареал охватывает практически все континенты. Европейский подвид пластичен, обладает высокой амплитудой изменчивости признаков растений. Важную роль в его формировании сыграла селекция на высокую продуктивность в связи с интенсификацией земледелия и контрастными условиями возделывания [33].

Внутривидовая дифференциация *T. durum* Desf., второго по распространенности вида пшеницы, имеет свои особенности. Ареал распространенности твердой пшеницы значительно уже, чем мягкой. Этот вид не столь разветвлен и не имеет четко обособленных группировок.

Учет особенностей сортовой дифференциации анализируемых видов пшеницы способствует рациональному отбору исходного материала и подбору комбинаций скрещиваний при синтезе пшенично-ржаных амфидиплоидов.

Опыт мировой селекционной практики показывает, что отдаленная гибридизация и полиплоидия имеют большое значение для дальнейшего прогресса в селекции пшеницы. Генетический потенциал пшеницы по ряду хозяйственно ценных признаков (устойчивость к болезням, зимостойкость, качество зерна и др.) уже в значительной степени исчерпан [92]. Применение отдаленной гибридизации позволяет обогащать и расширять генофонд исходного материала, что открывает новые возможности для создания уникальных форм и сортов мягкой и твердой пшениц.

Таким образом, геномы пшеницы и ржи, сформировавшиеся в процессе эволюции родов после ответвления от общего предка, приобрели ряд структурных и функциональных особенностей (табл. 1.2).

Краткий анализ происхождения и организации геномов ржи и пшеницы как доноров генома тритикале показал, что отдаленная гибридизация и полиплоидия являлись важнейшими факторами формирования их генетических систем в процессе эволюции [25].

Таблица 1.2. Структурно-функциональные особенности геномов ржи и пшеницы

Генетический показатель	Рожь (<i>S. cereale</i> L.)	Пшеница (<i>T. aestivum</i> L.)
Механизм видообразования	Транслокации (1–3) хромосом	Аллополиплоидия
Система воспроизведения	Аллогамия	Автогамия
Видоспецифичная ДНК (%)	22	16
Размер гаплоидного генома	8,3 пг	17,2 пг
Соотношение (%) уникальных и повторяющихся фракций ДНК (УП:ПП)	25–30:70–75	25:75
Контроль мейоза	<i>Su</i> -гены, нестрогая регуляция гомологичной конъюгации хромосом	<i>Ph</i> -гены, строгая регуляция гомологичной конъюгации хромосом
Распределение гетерохроматина в хромосомах	Теломерный гетерохроматин	Интеркалярный гетерохроматин
Генетический контроль количественных признаков	Преобладают неаддитивные эффекты (доминирование, сверхдоминирование, комплементарное взаимодействие неаллельных генов)	Преобладают аддитивные эффекты
Формирование гетерозиготности	Формируются внутригеномные гетерозиготы	Стабильные межгеномные гетерозиготы
Генетическая основа гетерозиса	Внутригеномный гетерозис (доминирование, сверхдоминирование, комплементарное взаимодействие неаллельных генов)	Межгеномный (гомеологичный) супергенный гетерозис

1.2. Создание тритикале, структурные и функциональные особенности полигенома

Основополагающим стимулом к созданию тритикале (\times *Triticale* = *Triticum* \times *Secale*) послужила идея совмещения в отдаленном гибриде высокой продуктивности и качества зерна пшеницы с адаптивностью и устойчивостью к абиотическим и биотическим факторам среды ржи.

Первым стабильным пшенично-ржаным амфидиплоидом была линия октоплоидных тритикале, полученная в 1888 г. немецким селекционером В. Римпау в потомстве спонтанного гибрида F_1 между мягкой пшеницей и диплоидной рожью [249]. Константную тетраплоидную форму пшенично-ржаных амфиплоидов впервые получил В. Н. Лебедев в 1932 г. на Белоцерковской селекционной станции на основе скрещивания гексаплоидной мягкой пшеницы ($AABBDD$, $2n = 42$) с диплоидной рожью (RR , $2n = 14$) и возвратного скрещивания гибрида F_1 с отцовской формой ржи [67]. Гексаплоидный пшенично-ржаной амфидиплоид был впервые синтезирован в 1932 г. А. И. Державиным на основе гибрида твердой пшеницы с многолетней дикорастущей рожью *S. montanum* Guss. [32].

Впоследствии комплексные цитогенетические, методические и селекционные исследования способствовали массовому синтезу тритикале различного хромосомного состава и уровней пloidности, гетероплазматических и хромосомно-реконструированных форм. В 1950–80-е гг. новые формы тетраплоидных [186, 187], гексаплоидных и октоплоидных тритикале создаются с использованием новых схем гибридизации, видов-посредников, насыщающих скрещиваний, экспериментальной полиплоидии, с применением митостатиков и методов эмбриокультуры [186]. Начиная с 1973 г. в литературе впервые описываются жизнеспособные ржано-пшеничные гибриды и гексаплоидные амфидиплоиды с цитоплазмой ржаного типа – секалотритикум [250].

Анализ филогении и систематики родов *Triticum* L. и *Secale* L. показал наличие огромного видового потенциала пшеницы и ржи для создания первичных тритикале [34]. Однако видовые потенциалы *Triticum* L. и *Secale* L. в настоящее время недостаточно использованы в селекции новых форм тритикале. В скрещивание в основном вовлечены современные высокоурожайные сорта мягкой и твердой пшениц, культурной ржи и лишь отдельные другие культурные и дикие виды родов *Triticum* L. и *Secale* L. (табл. 1.3).

Вовлечение всего видового потенциала родов *Triticum* L. и *Secale* L. в создание новых форм пшенично-ржаных амфидиплоидов имеет первостепенное значение, так как с отдельными геномами связаны специфические хозяйственно полезные признаки и важнейшие биологические свойства.

Таблица 1.3. Виды *Triticum* L. и *Secale* L.,
используемые при синтезе *Triticale*

Вид <i>Triticum</i> L.	Вид <i>Secale</i> L.	× <i>Triticale</i> , 2n =
<i>T. aestivum</i> L.	<i>S. cereale</i> L.	56
<i>T. aestivum</i> L.	<i>S. montanum</i> Guss.	
<i>T. compactum</i> Host	<i>S. cereale</i> L.	
<i>T. macha</i> Dek. et Men.	<i>S. cereale</i> L.	
<i>T. durum</i> Desf.	<i>S. cereale</i> L.	42
<i>T. durum</i> Desf.	<i>S. montanum</i> Guss.	
<i>T. turgidum</i> L.	<i>S. cereale</i> L.	
<i>T. turgidum</i> L.	<i>S. dalmaticum</i> Vis.*	
<i>T. karamyshevii</i> Nevski	<i>S. cereale</i> L.	
<i>T. timopheevii</i> Zhuk.	<i>S. montanum</i> Guss.	
<i>T. dicoccum</i> Schuebl.	<i>S. cereale</i> L.	
<i>T. dicoccum</i> Schuebl.	<i>S. segetale</i> (Zhuk.) Roshev.	
<i>T. persicum</i> Vav. ex Zhuk.	<i>S. cereale</i> L.	
<i>T. dicoccoides</i> (Koern.) Schweinf.	<i>S. cereale</i> L.	
<i>T. monococcum</i> L.	<i>S. cereale</i> L.	28

* Синоним *S. montanum* Guss.

Объединение дивергированных геномов пшеницы и ржи при синтезе тритикале следует рассматривать как очередную ступень аллоплоидного эволюционного процесса, основанного на гибридизации, объединении, удвоении, дополнении и замещении между кластерами геномов *A*, *B*, *D* и *R*.

Скрещивание пшеницы с рожью и получение пшенично-ржаных амфигаплоидов F_1 – наиболее трудный этап синтеза новых форм тритикале. Пшеница и рожь репродуктивно изолированы генетическими системами несовместимости, сформированными в процессе их дивергентной эволюции. Причем системы межродовой несовместимости пшеницы с рожью проявляют свое действие как в прогамный, так и в постгамный периоды. Поэтому при получении тритикале генетики и селекционеры сталкиваются с низкой скрещиваемостью большинства видов и сортов пшеницы с культурной рожью, что затрудняет получение достаточного количества пшенично-ржаных амфигаплоидов для дальнейшей работы. Это приводит к тому, что в создании

первичных тритикале участвует не весь генофонд исходных родительских сортов пшеницы и ржи. В отдельных комбинациях не удастся получить пшенично-ржаные гибриды. При колхицинировании или опылении пшенично-ржаных амфмгаплоидов F_1 семена удастся получить лишь у отдельных растений. Все это приводит к обеднению генофонда новых тритикале, снижает их гетерогенность и обуславливает потерю ряда хозяйственно ценных признаков и биологических свойств пшеницы и ржи. Поэтому с целью повышения эффективности создания новых форм тритикале, обогащения и расширения их генофонда требуется разработка новых путей и методов повышения скрещиваемости пшеницы с рожью.

А. Lein [190] установил, что хорошая скрещиваемость мягкой пшеницы с рожью обусловлена двумя рецессивными генами kr_1 и kr_2 , причем ген kr_1 оказывает более сильное влияние. Сорта пшеницы с доминантными генами Kr_1 и Kr_2 при скрещивании с рожью завязывают до 10%, с гетерозиготными генотипами Kr_1kr_2 и kr_1Kr_2 – 10–30% и 30–50% соответственно, а пшеницы с гомозиготным рецессивным генотипом kr_1kr_2 – более 50% гибридных семян.

К. Д. Кролов [187] также считает, что межсортовые различия мягкой пшеницы по уровню скрещиваемости с рожью обусловлены соотношением генов совместимости. Он подразделил сорта мягкой пшеницы по генам скрещиваемости с рожью на четыре группы генотипов:

- 1) $Kr_1Kr_1Kr_2Kr_2$ – завязываемость до 10% гибридных семян;
- 2) $Kr_1Kr_1kr_2kr_2$ – завязываемость более 10–30% гибридных семян;
- 3) $kr_1kr_1Kr_2Kr_2$ – завязываемость более 30–50% гибридных семян;
- 4) $kr_1kr_1kr_2kr_2$ – завязываемость более 50% гибридных семян.

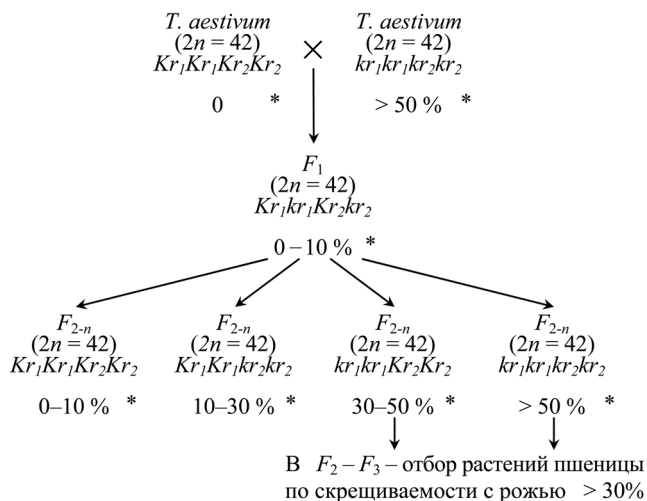
Установлено, что большинство среди изученных сортов мягкой пшеницы (75–85%) имеют генотип Kr_1Kr_2 , а генотип kr_1kr_2 – около 7%.

Гены Kr_1 и Kr_2 локализованы в 5A- и 5B-хромосомах пшеницы [187, 190].

Нами проведен гибридологический анализ наследования признака скрещиваемости озимой пшеницы с диплоидной рожью [26]. Материалом для исследований служили сорта и гибриды F_1-F_3 озимой мягкой пшеницы, достоверно отличающейся по уровню скрещиваемости с диплоидной рожью. Результаты исследований показали дигибридный характер расщепления популяций пшеницы по генам совместимости с рожью, что позволяет в F_2-F_3 получать достаточное количество хорошо скрещиваемых с рожью линий.

Наличие *kr*-генов высокой совместимости с рожью у сортов мягкой пшеницы и знание закономерностей наследования этого признака позволили нам экспериментально обосновать метод получения линий мягкой пшеницы с высокой скрещиваемостью с рожью (рис. 1.3) [26].

Метод позволяет на основе современных высокоурожайных сортов мягкой пшеницы успешно создавать хорошо скрещиваемые с рожью линии. Наличие таких линий существенно повышает эффективность получения пшенично-ржаных амфигаплоидов для синтеза тритикале.



* Скрещиваемость *T. aestivum* \times *S. cereale*

Рис. 1.3. Получение скрещиваемых с рожью линий мягкой пшеницы [26]

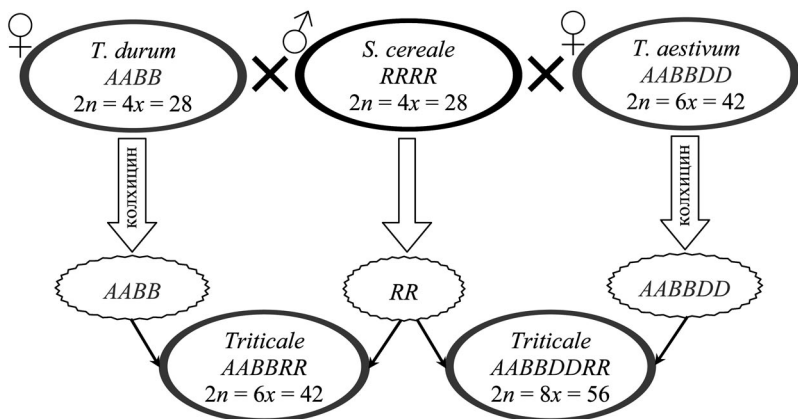


Рис. 1.4. Метод прямого (одноэтапного) синтеза мейотических тритикале [1]

В результате изучения межродовой генетической совместимости ржи с пшеницей нами разработаны новые методы синтеза тритикале [26]:

1. Метод прямого (одноэтапного) синтеза мейотических тритикале – основан на индуцировании колхицином нередуцированных яйцеклеток у пшеницы и гибридизации ее с тетраплоидной рожью (рис. 1.4) [1].

Метод обеспечивает создание высокофертильных окто- и гексаплоидных тритикале на генетической основе гекса- и тетраплоидных пшениц с тетраплоидной рожью.

Преимуществом метода является снижение побочного мутагенного эффекта колхицина при воздействии им не на гибриды F_1 , а на материнские растения пшеницы.

2. Метод рекомбинантного синтеза тритикале – основан на использовании генетических систем совместимости пшеницы с рожью и нередукции гамет у амфигаплоидов F_1 (*kr*- и *fah*-гены). Метод предусматривает создание рекомбинантов пшеницы, сочетающих рецессивные *kr*-гены высокой скрещиваемости с рожью (>30%) и *fah*-гены нередукции гамет и фертильности пшенично-ржаных амфидиплоидов F_1 (14,0–22,5%) с последующим использованием их для создания тритикале (рис. 1.5) [2].