

А.Л. СЕЧНЯК, Ю.В. ГОЛУБ

Одесский национальный университет им. И.И. Мечникова, Одесса  
E-mail: sechnyak@ukr.net

## АДАПТИВНОСТЬ АЛЛОПЛАЗМАТИЧЕСКИХ ЛИНИЙ ПШЕНИЦЫ ПРИ ГИБРИДИЗАЦИИ



Изучали адаптивность аллоплазматических линий пшеницы и их гибридов с пшенично-чужеродным амфиплоидом и пшеницей. Установлено влияние ядерного генома и взаимодействий ядерного и цитоплазматического геномов на адаптивность пшеницы и ее гибридов. Для оценки адаптивности необходимо использовать комплекс признаков – морфобиологических, цитогенетических, а также устойчивости к абиотическим и биотическим факторам среды.

© А.Л. СЕЧНЯК, Ю.В. ГОЛУБ, 2010

**Введение.** Изучение адаптивности у набора аллоплазматических линий трех сортов озимой мягкой пшеницы [1] показало наличие геном-плазмонного взаимодействия и положительных эффектов аллоплазм от *Ae. variabilis*, *Ae. cylindrica*, *Ae. squarrosa* var. *strangulata*, *T. dicoccoides*, которые авторами признаны перспективными для селекции на адаптивность. Проведенные нами исследования аллоплазматических линий по отдельным компонентам адаптивности [2] подтвердили наличие геном-плазмонных взаимодействий, влияющих на исследованные признаки. При этом проявилось устойчивое негативное влияние аллоплазмы от *Ae. ventricosa*. На отдельные признаки негативно влияли аллоплазмы *Ae. juvenalis* и *Ae. vavilovii*.

Целью представленной работы была оценка адаптивности аллоплазматических пшениц, их гибридов с пшенично-чужеродным амфиплоидом и пшеницей.

**Материалы и методы.** Материалом исследований послужили: 1) аллоплазматические и эуплазматические линии мягкой пшеницы сортов Донская полуинтенсивная и Мироновская 808 с цитоплазмами от *Ae. cylindrica*, *Ae. variabilis*, *Ae. ventricosa*, *T. dicoccoides* и *T. aestivum*, созданные В.А. Власенко в Мироновском НИИ пшеницы; 2) их гибриды, созданные в отделе генетики СГИ В.В. Хангильдиным: алло (эу) плазматическая линия × амфиплоид *Elytricum fertile*, F<sub>5</sub> и F<sub>6</sub>; (алло (эу) плазматическая линия × амфиплоид *Elytricum fertile*) × Степняк 2К (короткостебельный аналог сорта Степняк-2), F<sub>3</sub> и F<sub>4</sub>.

Линии и гибриды высевали блоками по две линии в каждом по следующей схеме: пустой рядок – два рядка линии (гибрида) пшеницы – один рядок ржи Харьковская 60 – два рядка линии (гибрида) – пустой рядок и затем следующий блок.

Таким образом, делянка каждой линии или гибрида с одной стороны имела двойное междурядье (60 см), а с другой – сильного конкурента (рожь). Соответственно рядок с увеличенной площадью питания рассматривался как находящийся в оптимальных условиях, а граничащий с рожью – как вариант лимитированной среды. На основе морфобиологического анализа растений, произраставших в оптимальных и лимитирующих условиях среды, рассчитывали гомеостатичность колоса (ГК), выносливость к загущению (ВЗ) и адаптив-

ность (Ад) как их сумму согласно предложенному методу [3].

Упомянутый метод основан на том, что высокая степень реализации продукционного процесса сорта достигается при уровне предельного стеблеобразования, при котором еще не происходит уменьшение продуктивности колоса. Неполная же реализация продукционного процесса может происходить как в случае уменьшения количества структурных элементов колоса или уменьшенной плотности стеблестоя, так и при увеличении одного из компонентов урожая агроценоза с последующим уменьшением другого компонента.

Для расчета ГК используется параметр IV иерархического уровня — число колосков в колосе, который определяли визуально, учитывая все колоски в колосе, в том числе и недоразвитые. Гомеостатичность колоса рассчитывали по формуле  $GK = \bar{x}^2/\sigma$  для показателя «число колосков в колосе».

Расчет выносливости к загущению осуществляется по формуле

$$B3 = \bar{x} \frac{\bar{x}_{lim}}{\bar{x}_{opt}}$$

т.е. умножением среднего числа продуктивных стеблей в крайнем и внутреннем (рядом с рожью) рядках блока на отношение среднего числа продуктивных стеблей во внутреннем рядке к тому же показателю в крайнем рядке.

Полученные данные анализировали с помощью двухфакторного дисперсионного анализа [4]. Повторениями служили данные каждого года, факторами — цитоплазматический геном (фактор А, пять градаций) или ядерный геном исследуемой формы (фактор В, шесть градаций). НСР рассчитывали по формуле

$$НСР = Q \cdot S_{\bar{x}}$$

$$\text{где } S_{\bar{x}} = \sqrt{\frac{mS_e}{n}}$$

На основе результатов дисперсионного анализа провели оценку силы влияния факторов по методу Снедекора [5].

**Результаты исследований и их обсуждение.** Проведенный анализ адаптивности аллоплазматических пшениц и их гибридов с пшенично-чужеродным амфиплоидом *Elytricum fertile* (пшеница × *Elymus sibiricus*) и короткостебельным аналогом сорта Степняк-2 показал, что

основные отличия касались эффектов ядерного генома и взаимодействия ядерного и цитоплазматического геномов (табл. 1 и 2).

Адаптивность гибридов линий пшеницы Донская полуинтенсивная с амфиплоидом *E. fertile* в среднем за два года существенно не отличалась от аналогичного показателя, установленного для аллоплазматических линий. Привлечение же к следующему этапу гибридизации пшеницы Степняк 2К существенно ( $P < 0,05$ ) повышало адаптивность создаваемых форм.

Адаптивность аллоплазматических линий пшеницы Мироновская 808 и их гибридов с амфиплоидом *E. fertile* достоверно не различалась. Привлечение к следующему этапу гибридизации пшеницы Степняк 2К также не сказалось на адаптивности полученных форм.

Оценка силы влияния на адаптивность исследованных факторов показала, что вклад фактора В (ядерного генома) составил 12,7 %. На долю взаимодействия ядерных и цитоплазматических геномов приходится 45,9 %, а на долю случайных отклонений — 41,4 %. Оценка указанных влияний достоверна при  $P < 0,01$ .

Вклад ядра и цитоплазмы в изменчивость морфобиологических признаков, описанный в литературе, отличается от полученных нами результатов. Обнаружены эффекты ядра и цитоплазмы в отношении изменчивости количества зерен в колосе. В прямых скрещиваниях изменчивость числа зерен на 72,6 % зависит от генома исходных сортов, на 19,8 % — от плазмона аллоплазматических линий и на 7,6 % — от взаимодействия указанных факторов. В обратных скрещиваниях вклад генома аллоплазматических линий в изменчивость признака составил 50,9 %, плазмона исходных сортов — 47,3 %, а вклад взаимодействия факторов — 1,8 %. Как правило, взаимодействие геном × плазмон выше при более жестких условиях вегетации растений [6]. Вероятно, нам не удалось выявить достоверного влияния цитоплазматического фактора, поскольку в сочетании с различными ядерными геномами эффекты цитоплазм оказались разнонаправленными. Однако исключать влияние цитоплазм на адаптивность нельзя, поскольку в нашем опыте доля влияния взаимодействия ядерного и цитоплазматического генома более чем в три раза превышала долю влияния ядерного генома.

Таблица 1

Адаптивность аллоплазматических линий пшеницы и их гибридов с *Elytricum fertile* и пшеницей Степняк 2К в 2006 и 2007 гг.

| Источник аллоплазмы         | Ядерный геном           |                                                    |                                                                    |                 |                                            |                                                            | Средняя | НСР <sub>0,05</sub> |
|-----------------------------|-------------------------|----------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------|-----------------|--------------------------------------------|------------------------------------------------------------|---------|---------------------|
|                             | Донская полуинтенсивная | Донская полуинтенсивная × <i>Elytricum fertile</i> | (Донская полуинтенсивная × <i>Elytricum fertile</i> ) × Степняк 2К | Мироновская 808 | Мироновская 808 × <i>Elytricum fertile</i> | (Мироновская 808 × <i>Elytricum fertile</i> ) × Степняк 2К |         |                     |
| <i>Aegilops cylindrica</i>  | 269±19,5                | 278±17,5                                           | 336±67,5                                                           | 228±3,5         | 298±25,5                                   | 306±31,5                                                   | 286     |                     |
| <i>Aegilops variabilis</i>  | 243±21,5                | 260±7,0                                            | 323±3,0                                                            | 308±23,0        | 264±3,5                                    | 230±7,5                                                    | 271     |                     |
| <i>Aegilops ventricosa</i>  | 254±31,0                | 265±1,0                                            | 315±36,5                                                           | 277±17,5        | 264±19,0                                   | 290±92,5                                                   | 278     |                     |
| <i>Triticum dicoccoides</i> | 313±11,5                | 268±1,5                                            | 297±16,0                                                           | 308±57,0        | 242±25,5                                   | 316±51,5                                                   | 291     |                     |
| <i>Triticum aestivum</i>    | 311±0,5                 | 303±0,5                                            | 299±1,5                                                            | 286±17,5        | 274±34,5                                   | 243±8,5                                                    | 286     |                     |
| Средняя                     | 278                     | 275                                                | 314                                                                | 281             | 268                                        | 277                                                        |         | 35,3                |

Таблица 2

Дисперсионный анализ адаптивности аллоплазматических линий пшеницы и их гибридов с *Elytricum fertile* и пшеницей Степняк 2К в 2006 и 2007 гг.

| Источник варьирования    | SS     | df | mS    | F <sub>факт</sub> | F <sub>табл</sub> |              |
|--------------------------|--------|----|-------|-------------------|-------------------|--------------|
|                          |        |    |       |                   | при P = 0,05      | при P = 0,01 |
| Общее                    | 74 505 | 59 | —     | —                 | —                 | —            |
| Фактор А (цитоплазма)    | 3 397  | 4  | 849,3 | 1,38              | 2,69              | 4,02         |
| Фактор В (ядерный геном) | 12 482 | 5  | 2496  | 4,06 **           | 2,53              | 3,70         |
| Взаимодействие А и В     | 40 199 | 20 | 2010  | 3,37 **           | 1,93              | 2,39         |
| Случайные отклонения     | 18 427 | 30 | 614   | —                 | —                 | —            |

В исследованиях других наборов аллоплазматических линий выявлено влияние цитоплазм некоторых видов *Triticum* и *Aegilops* на отдельные хозяйственно важные признаки аллоплазматических линий мягкой пшеницы с ядром Chinese Spring в условиях Белоруссии. Показано сильное ингибирующее влияние аллоплазм *Ae. juvenalis*, *Ae. crassa* и *Ae. vavilovii* на завязываемость семян, а цитоплазмы *Ae. sharonensis* — на большинство изученных признаков. Выявлено благоприятное взаимодействие цитоплазмы *Ae. squarrosa* с ядром Chinese Spring при формировании признака масса зерен с колоса в сравнении с цитоплазмой *T. aestivum* [7].

Исследования реципрокных гибридов между аллоплазматической формой с цитоплазмой *Triticum timopheevii* и четырьмя сортообразцами различного экологического происхождения по-

казали, что генотип сорта определял степень его взаимодействия с цитоплазмой *T. timopheevii*. Большинство признаков реципрокных гибридов (высота растений, длина верхнего междоузлия, общая кустистость, длина главного колоса, общее количество колосков в колосе, число развитых колосков, число зерен в главном колосе, число зерен на колосок, число зерен с растения, масса зерна с растения, масса 1000 зерен и индекс урожая) наследовались по промежуточному типу [8]. В однонаправленных скрещиваниях гибриды мягкой пшеницы с цитоплазмой *Triticum timopheevii* по большинству количественных признаков мало отличались от гибридов с цитоплазмой *T. aestivum*. Отличия между алло- и эуплазматическими гибридами выявлены по числу колосков в колосе, проценту озерненности колоса и массе 1000 зерен. Так, количество зерен в колосе и

процент озерненности колоса были значительно ниже у аллоплазматических гибридов, а масса 1000 зерен, напротив, была большей [9].

Созданный на основе восьми сортов набор аллоплазматических линий с цитоплазмой *Aegilops crassa* испытывали на протяжении пяти сезонов вместе с исходными сортами. Выявлен явный положительный эффект чужеродной цитоплазмы для мягкой пшеницы. Продуктивность аллоплазматических линий в целом была выше по сравнению с эуплазматическим контролем. Выявлены преимущества по урожаю, качеству, толерантности к засолению и др. Создан новый аллоплазматический сорт Xiaoshan 2134, который по урожаю почти на 14 % превосходил исходную эуплазматическую линию и на 20 % – лучшие контрольные сорта данной зоны [10].

Показано влияние аллоплазм на протекание морфогенеза у мягкой пшеницы. В результате сравнительного изучения показателей морфогенеза у аллоплазматической линии мягкой пшеницы ИГЕН-3 с цитоплазмой *Aegilops ovata*, исходного сорта и донора цитоплазмы установили, что аллоплазматическая линия характеризовалась увеличенной точкой роста, большей интенсивностью образования зародышевых метамеров главного стебля и формирования метамеров функциональных органов [11].

Расчет адаптивности на основе морфобиологических показателей – информативный интегральный показатель, однако такие данные не являются исчерпывающими. Современные представления об особенностях формирования и функционирования адаптивного потенциала высших организмов включают взгляды на растение как интегрированную систему генетических детерминантов ядра и цитоплазмы, на роль абиотических и биотических условий внешней среды [12].

При изучении упомянутого набора линий и гибридов установлено положительное влияние аллоплазмы от *Ae. ventricosa* на устойчивость к мучнистой росе. Гибридизация с пшенично-чужеродными амфиплоидами, особенно на фоне аллоплазмы от *Ae. ventricosa*, улучшает устойчивость растений к заболеванию. Аллоплазма от *Ae. squarrosa* var. *typica* положительно влияет на устойчивость к бурой ржавчине, другие аллоплазмы обладали негативным эффек-

том. Гибридизация пшеницы с пшенично-чужеродными амфиплоидами резко усиливала чувствительность растений к патогену. Повторное опыление гибридов аллоплазматических пшениц и амфиплоидов пшеницей для улучшения морфобиологических характеристик как улучшало, так и (чаще) ухудшало устойчивость к заболеваниям [13]. Влияние аллоплазм прослеживается и при исследовании других наборов аллоплазматических линий. Изучение устойчивости к трем физиологическим расам бурой ржавчины у наборов аллоплазматических линий с ядерными геномами сортов Chris, Selkirk и Selection 56–1 показало наличие влияния аллоплазм на устойчивость к данному заболеванию [14]. Эффекты аллоплазм проявляются в зависимости от донора цитоплазмы, возраста проростков и типа инокулюма [15]. Расширение разнообразия возбудителя бурой ржавчины позволило детальнее исследовать влияние аллоплазм на устойчивость к бурой ржавчине. При исследовании устойчивости к пяти клонам возбудителя новых серий аллоплазматических линий пшеницы установили, что экспрессия генов *Lr10* и *Lr23* может изменяться в зависимости от ядерного и цитоплазматического генетического фона растения-хозяина, а также в зависимости от патогенных особенностей клонов гриба. В большинстве случаев наблюдали снижение экспрессии *Lr*-генов в присутствии чужеродного плазмона в сравнении с эуплазматическим сортом [16].

Выявлено влияние аллоплазм на устойчивость пшеницы и к другим заболеваниям. У аллоплазматических линий мягкой пшеницы с геномами сортов Penjamo 62 и Chinese Spring выявлен высокодостоверный эффект цитоплазмы по признакам, характеризующим степень развития мучнистой росы. Установлено также достоверное влияние факторов ядра, концентрации инокулюма, генотипа клона гриба и их взаимодействия на устойчивость [17]. Подобные эффекты выявлены при изучении устойчивости к трем изолятам *Septoria nodorum* у 30 эу- и аллоплазматических линий пшеницы с ядерными геномами сортов Белорусская 12 и Белорусская 80. В большинстве случаев проявление модифицирующего действия чужеродных цитоплазм на устойчивость к заболеванию определялось не столько собственно плазмо-



ном, сколько ядерно-плазматической комбинацией [18].

При исследовании серии аллоплазматических линий пшеницы сорта Новосибирская 67 обнаружено влияние замещения цитоплазмы на солеустойчивость. Линии с цитоплазмами от *Triticum sphaerococcum*, *T. spelta* и *T. persicum* уступали исходному сорту по устойчивости к солевому стрессу, а линии с цитоплазмами *T. dicocum*, *T. diccoides*, *Aegilops cylindrica* и *Ae. squarrosa ssp. typica* достоверно превосходили рекуррентного родителя по исследуемому признаку [19]. Сообщалось о позитивных эффектах ряда аллоплазм на устойчивость к засухе [20]. При этом часто эффекты аллоплазм оказываются разнонаправленными.

Так, например, аллоплазма от *Ae. ventricosa* негативно влияет на ряд морфобиологических показателей [2], на регулярность мейоза [21], не проявляет существенных эффектов в отношении зимо- и морозостойкости [22, 23], положительно влияет на устойчивость к мучнистой росе [13]. Во всех случаях проявляется существенная роль ядерного генома и ядерно-плазматических взаимодействий, что подтверждают и материалы настоящего исследования.

Таким образом, вследствие морфобиологического анализа аллоплазматических линий и их гибридов выявлено влияние ядерного генома и взаимодействий ядерного и цитоплазматического геномов на адаптивность исследованных форм. Целесообразно применение дополнительного этапа гибридизации с высокоадаптивными образцами пшеницы, которое позволяет существенно повысить адаптивность создаваемых форм и избавиться от нежелательных признаков диких сородичей.

A.L. Sechnyak, J.V. Golub

#### ADAPTIBILITY OF WHEAT ALLOPLASMATIC LINES AT HYBRIDIZATION

The adaptability of alloplasmatic lines of wheat and their hybrids with wheat-alien amphyploid and wheat was studied. The influence of nuclear genome and interaction of nuclear and cytoplasm genomes on adaptability of wheat and its hybrids has been established. For an estimation of adaptability it is necessary to use a complex of attributes (morphological, cytogenetic, resistance to abiotic and biotic factors of environment).

О.Л. Січняк, Ю.В. Голуб

#### АДАПТИВНІСТЬ АЛОПЛАЗМАТИЧНИХ ЛІНІЙ ПШЕНИЦІ ЗА ГІБРИДИЗАЦІЇ

Вивчали адаптивність алоплазматичних ліній пшениці та їх гібридів з пшенично-чужорідним амфіплоїдом та пшеницею. Встановлено вплив ядерного геному та взаємодії ядерного і цитоплазматичного геномів на адаптивність пшениці та її гібридів. Для оцінки адаптивності слід використовувати комплекс ознак – морфобіологічних, цитогенетичних, а також стійкості до абіотичних та біотичних факторів довкілля.

#### СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Симоненко В.К., Хангильдин В.В., Власенко В.А. Влияние генома сорта на адаптивные особенности аллоплазматических линий озимой пшеницы // Цитология и генетика. – 2000. – 34, № 3. – С. 21–27.
2. Січняк О.Л., Мандриченко Т.А. Эффекты алоплазм на параметр гомеостативання колосу і пов'язаних з ним ознак у м'якої пшениці // Аграрний вісник Причорномор'я : Зб. наук. пр. Біол. та с.-г. науки. – Одеса, 2005. – Вип. 29. – С. 13–18.
3. Хангильдин В.В., Хейфец А.М. Экспресс-метод расчета адаптивности сортов озимой пшеницы // Наук.-техн. бюл. Селекц.-генет. ін-ту. – 1992. – № 1(81). – С. 18–21.
4. Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика. – Минск: Высшейш. шк., 1973. – 320 с.
5. Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высш. шк., 1990. – 352 с.
6. Калашник Н.А., Мухордова М.Е. Эффекты ядра и цитоплазмы в изменчивости числа зерен в колосе рецiproкных гибридов яровой мягкой пшеницы // Задачи селекции и пути их решения в Сибири : Доклады и сообщения генетико-селекционной школы (Новосибирск, 19–23 апр. 1999 г.) – Новосибирск, 2000. – С. 224–225.
7. Сілкова Т.А. Уплыў чужародных цытаплазм на праяўленне гаспадарча важных прыкмет у алаплазматычных ліній мягкой пшаниці // Весці АН БССР. Сер. біял. н. – 1984. – № 3. – С. 39–43.
8. Окоца П. Особенности развития аллоплазматических гибридов *T. aestivum* пшеницы с чужеродной цитоплазмой // Проблемы тропического и субтропического сельского хозяйства. – М., 1989. – С. 142–150.
9. Ралько В.П. Влияние цитоплазмы *Triticum timopheevii* Zhuk. на количественные признаки гибридов пшеницы первого поколения // Цитология и генетика. – 1990. – 24, № 4. – С. 36–40.
10. Liu C.G., Wu Y.W., Hou H. et al. Value and utilization of alloplasmic common wheats with *Aegilops crassa* cytoplasm // Plant Breed. – 2002. – 121, № 5. – P. 407–410.

11. Морозова З.А., Семенов О.Г. Особенности морфогенеза аллоцитоплазматического гибрида пшеницы *Triticum aestivum* L. на цитоплазме *Aegilops ovata* L. в сравнении с исходными формами // Вестн. МГУ. Сер. 16. — 2004. — № 2. — С. 32–38.
12. Жученко А.А. Роль генетической инженерии в адаптивной системе селекции растений // С.-х. биология. — 2003. — № 1. — С. 3–33.
13. Голуб Ю.В., Сечняк А.Л., Васильев А.А. Реакция на мучнистую росу и бурую ржавчину у гибридов аллоплазматических пшениц // Фактори експериментальної еволюції організмів : Матеріали IV Міжнар. наук. конф. (м. Алушта, 22–26 вер. 2008 р.) — Київ : Логос, 2008. — Т. 5. — С. 35–39.
14. Washington W.J., Maan S.S. Disease reaction of wheat with alien cytoplasms // Crop Sci. — 1974. — **14**, № 6. — P. 903–905.
15. Палилова А.Н., Волуевич Е.А., Левданская В.В. Влияние цитоплазмы на поражаемость бурой ржавчиной растений пшеницы на разных этапах онтогенеза // Генетика. — 1989. — **25**, № 7. — С. 1239–1247.
16. Булойчик А.А., Волуевич Е.А., Михно А.М. Эффекты генома и плазмона на экспрессию преодоленных генов устойчивости пшеницы к бурой ржавчине // Цитология и генетика. — 2002. — **36**, № 2. — С. 11–19.
17. Волуевич Е.А., Булойчик А.А. Ядерно-цитоплазматические взаимодействия в устойчивости пшеницы к грибным патогенам. 6. Влияние ядерного генома аллоплазматических линий на проростковую количественную устойчивость к клонам мучнистой росы // Генетика. — 1992. — **28**, № 11. — С. 68–74.
18. Луней А.Ю., Волуевич Е.А. Эффекты чужеродного плазмона на степень устойчивости к фузариозу // Докл. АН Беларуси. — 1997. — **41**, № 1. — С. 93–95.
19. Коваль В.С. Влияние цитоплазм некоторых видов злаков на солеустойчивость мягкой пшеницы // Генетика. — 1994. — **30**, приложение. — С. 72.
20. Холодова В.П., Бормотова Т.С., Кузнецов В.В., Семенов О.Г., Яковлев А.Ф. Характер адаптивных реакций ядерно-цитоплазматических гибридов яровой пшеницы на засуху // АгроXXI. — 2006. — № 10–12 (электронная версия, режим доступа: <http://agroxxi.ru/docs/10122006/10122006010.pdf>).
21. Сечняк А.Л., Голуб Ю.В. Регулярность мейоза у гибридов аллоплазматических пшениц с пшенично-чужеродным амфиплоидом // Досягнення і проблеми генетики, селекції та біотехнології : Зб. наук. пр. — Київ : Логос, 2007. — Т. 2. — С. 157–161.
22. Січняк О.Л., Мандриченко Т.А., Файт В.І. Ефекти алоплазм на морозостійкість озимої м'якої пшениці після весняного відновлення вегетації // Вісн. ОНУ. Сер. біол. — 2004. — **9**, вип. 1. — С. 120–125.
23. Січняк О.Л., Мандриченко Т.А., Файт В.І. Ефекти алоплазм на зимостійкість озимої м'якої пшениці // Вісн. ОНУ. Сер. біол. — 2004. — **9**, вип. 5. — С. 139–145.

Поступила 12.11.08