

**НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК АЗЕРБАЙДЖАНА**  
**ИНСТИТУТ БОТАНИКИ**

---

*На правах рукописи*

**САБИНА ПАРВИН кызы МЕХТИЕВА**

**ИССЛЕДОВАНИЕ ПОТЕНЦИАЛА  
ФОРМООБРАЗОВАНИЯ У ГИБРИДОВ ПШЕНИЦЫ  
(*Triticum* L.) И ТРИТИКАЛЕ (× *Triticosecale* Wittm.)**

**2409.01 - Генетика**

**АВТОРЕФЕРАТ**

**диссертации на соискание ученой степени  
доктора философии по биологии**

Баку-2015

**Работа выполнена в отделе Молекулярной цитогенетики Института  
Генетических Ресурсов НАНА**

**Научный руководитель:** доктор биологических наук,  
профессор **Н.Х. Аминов**

**Официальные оппоненты:** доктор биологических наук,  
профессор **Р.А. Агабейли**

доктор философии  
по биологии **Г.М. Гасанова**

**Ведущая организация:** **Бакинский Государственный  
Университет, кафедры генетики и  
эволюционного учения**

Защита состоится ” 03 ” 12 2015 г. в \_\_\_ часов на заседании  
Диссертационного Совета D.01.061 при Институте Ботаники НАН  
Азербайджана

*Адрес:* AZ 1004, г. Баку, Бадамдарское шоссе 40

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института Ботаники НАН  
Азербайджана

**Автореферат разослан ” \_\_\_\_\_ ” \_\_\_\_\_ 2015 г.**

**Ученый секретарь**

**Диссертационного Совета,**

**Доктор биологических наук,**

**Профессор**

**С.Д. Ибадуллаева**

**ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ**

**Актуальность работы.** Пшеница (*Triticum spp.*) вторая важнейшая сельскохозяйственная культура в мире и главная в Азербайджане. Несмотря на большое количество ежегодно производимых по всему миру сортов пшеницы, они не могут возделываться длительное время из-за требований к сорту постоянно меняющихся природных условий и человеческого фактора. Поэтому возникает необходимость в улучшении существующих и создании новых сортов пшеницы. Таким образом, исследования, посвященные изучению генетического потенциала пшеницы, тритикале и их гибридов на сегодняшний день является актуальным. Природное разнообразие пшеницы хранится в её традиционной зародышевой плазме и в близких или дальних родственных видах из разных родов, объединяемых в три генных пула (gene pool) пшеницы: первичный, вторичный и третичный [Гончаров Н.П., Кондратенко Е.Я., 2008]. Использование синтетических пшениц и амфиплоидов, полученных от комбинирования разных генных пул, создаёт возможность нахождения ценных источников для генетического улучшения и проведения фундаментальных исследований [Бебякина И.В. и др., 2012]. В этом отношении вклад ржи (*Secale cereale* L.,  $2n=2x=14$ , геном RR), входящего в третичный генный пул, в улучшение пшеницы является очень ценным. Гибриды между пшеницей и рожью известны как тритикале (*x Triticosecale* Wittmack), растущий интерес к которой вызван ее возможностями в связи с нарастанием засушливости и других аномалий климата. Известно, что передача генетической информации непосредственно от ржи к пшенице довольно затруднительна из-за необходимости большого объема скрещиваний, применения специальных методик, стерильности первого поколения пшенично-ржаных гибридов, и плохой скрещиваемости последних с исходными видами. Более перспективным является использование так называемого тритикального «мостика» для передачи генетической информации ржи в геном пшеницы, которая также представляет интерес для получения генетического разнообразия самого тритикале за счет привнесения в ее геном фрагментов генома D мягкой пшеницы путем хромосомных замещений либо транслокаций [Баженов М.С. и др., 2011]. При этом полученные в скрещиваниях ржи или тритикале с пшеницей, пшенично-ржаные дополненные, замещенные и транслоцированные линии являются удобными модельными

объектами в генетических и молекулярных исследованиях, в том числе для определения хромосомной локализации генов и молекулярных маркеров на хромосомах ржи [Белан И.А. и др., 2010].

В этой связи создание нового исходного материала с участием пшеницы и тритикале, исследование потенциала формообразования, проявляющегося в этих гибридных популяциях, и их цитогенетическое изучение является актуальной задачей.

**Цель и задачи исследований.** Целью данной работы являлось создание межродовых гибридных популяций пшеницы с тритикале и внутривидовых гибридных популяций с участием тритикале разного уровня плоидности, исследование формообразовательных процессов протекающих в них, а также цитогенетическое изучение мейоза первого поколения ( $F_1$ ) и динамики хромосомных чисел в следующих поколениях ( $F_2 - F_5$ ). Согласно сформулированной цели были поставлены следующие задачи:

1. Создать популяции межродовых, межвидовых, внутривидовых гибридных форм пшенично-ржаного амфиплоида ABDR;
2. Установить закономерности скрещиваемости пшенично-ржаного амфиплоида ABDR при межродовой, межвидовой и внутривидовой гибридизации;
3. Провести цитогенетическое изучение генеративных клеток первого поколения ( $F_1$ ) и соматических клеток в следующих поколениях ( $F_2 - F_5$ );
4. Выявить потенциал формообразования во внутривидовых, межвидовых и межродовых гибридных популяциях пшенично-ржаного амфиплоида ABDR;
5. Установить характер наследования и трансгрессий по некоторым хозяйственно-ценным признакам во внутривидовых, межвидовых и межродовых гибридных популяциях ABDR;
6. Создать новый исходный материал для селекции пшеницы и тритикале посредством отбора селекционно ценных форм.

**Научная новизна исследований.** Впервые в скрещиваниях были использованы трёхродовое тритикале ABDR, отличающееся от существующих в настоящее время тритикале своим происхождением и геномной структурой, а также 42-х хромосомный амфидиплоид, синтетический аналог мягкой пшеницы с геномной структурой ADS.

В скрещивания с трёхродовым тритикале ABDR впервые были привлечены сорта мягкой пшеницы – Безостая 1, Грекум 75/50, разновидность мягкой пшеницы *velutinum*, эндемичные для Грузии виды пшеницы – *T. macha*, *T. paleo-colchicum*, тетраплоидный вид пшеницы *T. dicoccum*, а также тритикале разного уровня ploидности (тетра-, гекса- и октоплоидное тритикале).

Впервые было установлено, что полиэмбрионы возникают из зерен со средней части колоса у одних и тех же линий, с самой высокой частотой проявления в комбинации скрещивания ABDR с разновидностью мягкой пшеницы *velutinum*.

**Практическая значимость работы.** Основные результаты работы могут быть использованы в селекционной практике пшеницы и тритикале посредством использования полученных данных при подборе исходного материала, планировании гибридизационных работ и отборов в гибридных популяциях. Путём отбора из поздних поколений гибридных комбинаций ABDR с пшеницей и тритикале разного уровня ploидности выделены относительно стабильные селекционно-ценные формы, которые могут быть использованы как исходный материал для селекции. Так, выделенная форма № 1102, характеризующаяся наличием округлой формы зерновок, может быть рекомендована для использования в селекционных программах получения сортов со сферическими зёрнами, а форма № 1289 – для селекции короткостебельных и длинноколосых форм. Выделенные линии (№ 908 и № 948), проявляющие полиэмбрионию с высокой частотой могут быть использованы в селекции форм пшеницы и тритикале с повышенной встречаемостью данного признака для получения форм с заранее заданным количеством продуктивных стеблей, а также подвергнуты скринингу субгеномов пшеницы и ржи на наличие функционального гомолога гена *OsPE*.

**Апробация работы.** Основные положения диссертации были доложены: на XVII Международном симпозиуме «Нетрадиционное растениеводство. Селекция. Охрана природы. Эниология. Экология. Экология и здоровье» (Алушта, 2008), на X Международной научно-методической конференции «Интродукция нетрадиционных и редких растений» (Ульяновск, 2012), на Международной научной конференции, посвященной 130-летию сельскохозяйственной науки в Садово (Садово, 2012), а также представлены в материалах Международной заочной научно-практической конференции

«Биология, химия, физика: теоретические и практические аспекты» (Новосибирск, 2012).

**Публикации.** По материалам диссертации опубликовано 11 научных работ, из них 8 статьи и 3 тезисов.

**Структура и объем диссертации.** Диссертационная работа изложена на 186 страницах, состоит из введения, четырёх глав, основных выводов, обобщения результатов исследований, включает 61 таблиц, 19 рисунков. Список использованной литературы включает 275 источников, в том числе 270 иностранных.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом служили 11 гибридных комбинаций ( $F_1 - F_5$ ), для получения которых в качестве материнской формы был взят пшенично-ржаной амфилоид или тритикале ABDR ( $2n=42$ ), полученный от скрещивания синтетической пшеницы ABD (*T. durum* x *Ae. squarrosa*) с сорно полевой рожью *Secale cereale* ssp. *segetale* ( $2n=14$ , геном RR). В качестве отцовских форм использованы следующие виды и сорта пшениц, а также тритикале разного уровня плоидности:

1. *T. aestivum* var. *velutinum* ( $2n=6x=42$ , ABD);
2. *T. macha* Dek. et Men. ( $2n=6x=42$ , ABD);
3. *T. aestivum* cv. Безостая 1 ( $2n=6x=42$ , ABD);
4. *T. aestivum* cv. Грекум 75/50 ( $2n=6x=42$ , ABD);
5. ADS [*T.beoticum* x *Ae.taushii*] x *Ae.speltoides* ( $2n=6x=42$ , ADS);
6. *T.dicoccum* (Schrank) Schuebl ( $2n=4x=28$ , A<sup>4</sup>B);
7. *T. paleo-colchicum* Men. ( $2n=4x=28$ , AB);
8. ПРАГ-206 ( $2n=6x=42$ , ABD/R);
9. ПРАГ-204 ( $2n=6x=42$ , ABD/R);
10. ПАТ ( $2n=4x=28$ , AB/R);
11. Октоплоидное тритикале или тритикале Писарева ( $2n=8x=56$ , ABDR).

Создание гибридных популяций и их изучение проводилась в течение 7 лет (2006-2013) на Апшеронской опытной базе Института Генетических Ресурсов НАНА. Образцы пшеницы и тритикале, использованные в скрещиваниях, были взяты из коллекции отдела Молекулярной цитогенетики института Генетических ресурсов НАНА. Сделан индивидуальный анализ некоторых элементов

структуры урожая: высоты растения (ВР), длины главного колоса (ДК), количеству колосков главного колоса (ЧКК), плотности главного колоса (ПК) и фертильности главного колоса (ФК). Генетическую совместимость комбинаций определяли по формуле Гордей И.А. и Гордей Г.М. [Гордей И.А., Гордей Г.М., 1987]. Степень доминирования у гибридов первого поколения определяли по формуле G. M. Veil и R. E. Atkins [Veil G.M., Atkins R.E., 1965]. Настоящий или истинный гетерозис, то есть превосходство гибрида над лучшей родительской формой по данному признаку, рассчитывали по формуле F.C. Petr и K.J. Frey [Petr F.C., Frey K.J., 1966]. Начиная со второго поколения у гибридных растений, по отношению к пшеничному родителю, определяли степень и частоту положительных и отрицательных трансгрессий изучаемых признаков по методике Воскресенской-Шпота [Воскресенская Г. С., Шпот В. И., 1967]. Статистическую обработку данных проводили в соответствии со стандартными методиками, с использованием компьютерных программных обеспечений Microsoft Excel 2010 и IBM SPSS Statistics (Version 20).

Для цитогенетического изучения мейоза и митоза у гибридных растений F<sub>1</sub> использовали методику З. П. Паушевой [Паушева З.П., 1980]. Экстракцию ДНК проводили согласно СТАВ (цетилтриметиламмоний бромид) протоколу [Murray&Thomson и Doyle&Doyle,1990]. Качество полученного ДНК проверялось с использованием 1% агарозного геля, концентрация выделенного ДНК определялась с помощью спектрофотометра. Амплификацию, мечение и детекцию проб ДНК ржи - *pSc119.2*, рибосомальной ДНК риса - *pTa71 18S rDNA* и *pAs1* (семейство *Afa family*) проводили согласно ранее описанным методикам [Nagaki K. B. и др., 1995; Molnar I., 2014]. Для мечения тотальной ДНК ржи и пробы *pSc119.2* использовали биотин, пробы *pTa71*- смесь биотина с дигоксигенином, пробы *pAs1*– дигоксигенин. Для флуоресцентной детекции биотинилированных зондов (*pSc119.2*<sub>bio</sub>, частично *pTa71*<sub>bio + dig</sub> (при процедуре M-FISH) и меченной биотином тотальной геномной ДНК ржи (при процедуре GISH)) использовали стрептавидин – флуорохром – ФИТЦ - зелёный (streptavidine – FITC - green). Для детекции меченных дигоксигенином (диг-меченных) зондов (*pAs1*<sub>dig</sub>, частично *pTa71*<sub>bio + dig</sub>) использовали антидигоксигенин – флуорохром – родамин - красный (anti – digoxigenin - rhodamine). Препараты анализировали на

флуорисцентном микроскопе (Zeiss Axioskop-2) с использованием соответствующей для DAPI системы светофильтров (Zeiss filter set 02). Результаты гибридизации регистрировали посредством объектива масляной иммерсии Plan Neofluar oil objective  $\times 63$ , NA 1.25 (Zeiss, Oberkochen, Germany) с использованием CCD – камеры (Diagnostic Instruments, Sterling Heights, MI, USA) и компьютерного программного обеспечения (Image Pro-Plus). Молекулярно-цитогенетические работы были проведены в лаборатории цитогенетики Канзаского Государственного университета (США) (работа была финансирована грантом Фонда развития науки при Президенте Азербайджана, EIF-2010-1(1)).

## РЕЗУЛЬТАТЫ РАБОТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

**1. Схема скрещивания и результаты гибридизации пшенично-ржаного амфиплоида ABDR с пшеницами и тритикале.** Несмотря на большое развитие биотехнологических методов, отдаленная гибридизация (межвидовой и межродовой) остается одним из наиболее важных инструментов для создания генетической изменчивости и новых селекционных популяций. В данной работе с целью исследования потенциала формообразования была проведена гибридизация по 16 комбинациям, включая реципрокные, с использованием отдельных видов пшеницы и тритикале с разными уровнями пloidности (Табл.1.). У межродовых гибридов тетра- и гексаплоидных пшениц с гексаплоидным тритикале ABDR в прямых и обратных скрещиваниях наблюдался реципрокный эффект по признакам завязываемости и проростания зерен. Завязываемость семян в прямых комбинациях (пшеница  $\times$  тритикале) составила более чем в два раза больше, чем в обратных (тритикале  $\times$  пшеница), но при этом жизнеспособность зерновок, наоборот, была выше в обратных скрещиваниях, а во всех без исключения прямых комбинациях не было получено гибридных растений. Наилучшая совместимость при скрещиваниях тетраплоидных пшениц с тритикале была в комбинации ABDR  $\times$  *T.dicoccum* (17.32%), а при скрещиваниях гекса-

**Таблица 1.** Скрещиваемость пшенично- и ржаного амфиплоида ABDR с пшеницами (тетра- и гексаплоидными) и тритикале разного уровня пloidности (4x/6x/8x)



№	Комбинация скрещивания	Опылено цветков	Завязалось гибридных зерен		Всхо- жсть, %	Совме- стимость, %
			число	%		
1.	ABDR x <i>T. macha</i>	192	24	12,5	12,5	12,5
2.	<i>T. macha</i> x ABDR	116	50	43,1	0	-
3.	ABDR x <i>T. aestivum</i> var. <i>vel.</i>	200	40	20	52,5	32,40
4.	ABDR x Безостая 1	196	44	22,45	22,73	22,59
5.	Безостая 1 x ABDR	252	93	36,91	0	-
6.	ABDR x Грекум 75/50	212	25	11,79	48	23,79
7.	Грекум 75/50 x ABDR	192	56	29,17	0	-
8.	ABDR x ADS	152	34	22,37	45	31,73
9.	ABDR x <i>T. dicoccum</i>	102	12	11,76	25	33,33
10.	<i>T. dicoccum</i> x ABDR	164	36	21,95	0	-
11.	ABDR x <i>T. paleocolchicum</i>	122	13	10,66	20	33,33
12.	<i>T. paleocolchicum</i> x ABDR	153	28	18,30	0	-
13.	ABDR x ППАГ-206	189	18	9,52	83,33	72,22
14.	ABDR x ППАГ-204	208	20	9,62	100	95
15.	ABDR x ППАТ	144	15	10,41	100	60
16.	ABDR x тритикале (8x)	102	15	14,71	100	60

плоидных пшениц с тритикале - в комбинациях ABDR x *T. aestivum* var. *velutinum* (32,4%) и ABDR x ADS (31,73%). Эти же ком-бинации с наилучшей совместимостью в последующих поколениях отличились также самым высоким потенциалом формообразования. У межвидовых и внутривидовых гибридов наилучшая совместимость наблюдалась в комбинациях ABDR x ППАГ-204 (31,02%) и ABDR x тритикале (8x) (38,35%).

**2. Формообразовательный процесс в гибридных популяциях.** Было установлено, что полученные межродовые и внутривидовые гибриды ABDR первого поколения не проявили гетерозиса по исследованным количественным признакам, за исключением гетерозиса по признаку ПК для комбинации ABDR x *T. dicoccum*. По исследованным количественным признакам (по признакам ВР, ДК, ЧКК, ПК) в первом поколении у комбинаций скрещивания кроме промежуточного типа наследования установлены и другие типы наследования: отрицательное сверхдоминирование признака или гибридная депрессия (по всем исследованным пяти признакам ВР, ДК, ЧКК, ПК, ФК), отрицательное доминирование (по признаку ЧКК), неполное доминирование (по признаку ВР), частичное доминирование (по признакам ДК и ЧКК), положительное доминирование (по признакам ДК и ПК), полное доминирование (по

признаку ДК). У межродовых гибридов ABDR с пшеницей в F<sub>1</sub> низкорослыми по сравнению с самым низкорослым родителем оказались гибриды ABDR с сортами мягкой пшеницы - Грекум 75/50 и Безостая 1. У внутривидовых гибридов ABDR с тритикале разного уровня плоидности в F<sub>1</sub> только у гибридов из комбинации ABDR с октоплоидным тритикале наблюдалась низкорослость по сравнению с исходными родительскими формами, а с тетраплоидным и гексаплоидными тритикале проявился промежуточный тип наследования. По признаку ДК все межродовые гибриды F<sub>1</sub> у ABDR с тетра- и гексаплоидной пшеницами превосходили отцовских пшеничных родителей, а по признаку ЧКК - только гибриды F<sub>1</sub> у ABDR с гексаплоидными пшеницами. По признаку ДК у внутривидовых гибридов ABDR с тритикале разного уровня плоидности в F<sub>1</sub> также наблюдалось превосходство над отцовскими родителями, исключение составила комбинация ABDR с октоплоидным тритикале. А по признаку ЧКК незначительное превосходство над отцовским родителем в F<sub>1</sub> наблюдалось только в одной комбинации - ABDR x ПРАГ-206. По признаку ПК превышали пшеничного родителя гибриды из 4 комбинаций: ABDR x *T. aestivum* var. *velutinum*, ABDR x Грекум 75/50 и ABDR x ADS, ABDR x *T. dicoccum*, а гибриды из остальных 2 комбинаций - ABDR x *T. macha* и ABDR x Безостая 1 уступали пшеничному родителю. При этом только у гибридов F<sub>1</sub> из последней комбинации наблюдалась депрессия и они уступили по данному признаку обоим родителям. Все внутривидовые гибриды ABDR с тритикале разного уровня плоидности в F<sub>1</sub> уступили обоим родителям по признаку ПК. По признаку ФК во всех исследованных комбинациях у гибридов F<sub>1</sub> наблюдался только один тип наследования - отрицательное сверхдоминирование или депрессия признака, т.е. они уступали исходным формам. В среднем по комбинациям значение ФК у гибридов F<sub>1</sub> ABDR с гексаплоидной пшеницей равнялась 20%, варьирование в зависимости от комбинации составило от 13,5 у комбинации ABDR x Грекум 75/50 до 26,67% у комбинации ABDR x *T. aestivum* var. *velutinum*, а самые меньшие значения ФК были у гибридов F<sub>1</sub> ABDR с тетраплоидной пшеницей - 3,3 и 4,3%, соответственно у комбинаций ABDR x *T. dicoccum* и ABDR x *T. paleocolchicum*. Самое высокое значение ФК у внутривидовых гибридов F<sub>1</sub>

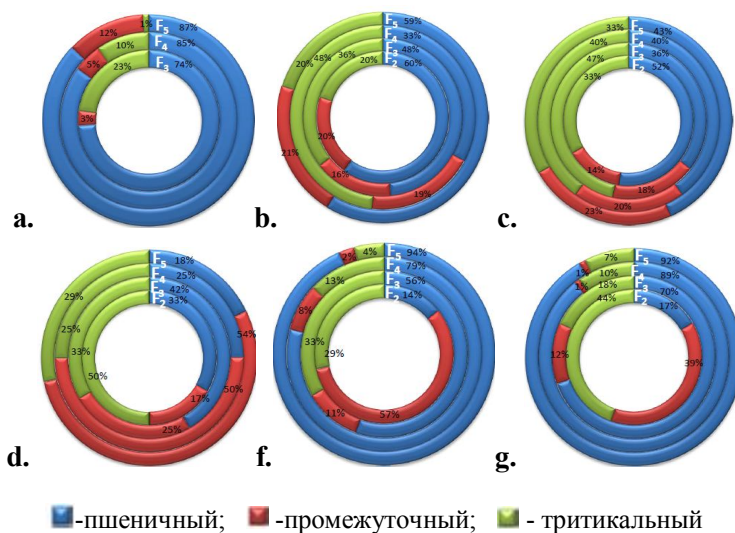
ABDR отмечалось в комбинации ABDR x ПРАТ, самое низкое – в ABDR x ПРАГ-206.

Также, было установлено, что по изученным количественным признакам в гибридных популяциях ( $F_2 - F_5$ ) ABDR с тетра- и гексаплоидными пшеницами частота отрицательных трансгрессий, в основном, была выше положительных. Самое высокое значение степени положительной трансгрессии по признаку ВР в пятом поколении было характерно для комбинации ABDR x *Bezostaya 1*, а самое высокое значение частоты положительной трансгрессии - для гибридной популяции ABDR x ADS. В отличие от положительной трансгрессии отрицательная трансгрессия во втором поколении наблюдалась во всех комбинациях ABDR с гексаплоидными пшеницами, за исключением комбинации с тетраплоидной пшеницей, но в дальнейшем она проявилась во всех комбинациях скрещивания ABDR с пшеницами. Самая высокая степень отрицательной трансгрессии в пятом поколении проявилась у комбинации ABDR x *T. aestivum* var. *velutinum*, а самая большая частота отрицательной трансгрессии – у комбинации ABDR x Грекум 75/50. У межвидовых гибридов второго поколения ABDR с тритикале разного уровня плоидности также как и межродовых с пшеницей, отрицательная трансгрессия по признаку ВР, в отличие от положительных, с меньшей частотой наблюдалась во всех комбинациях скрещивания. Положительная трансгрессия по признаку ДК во втором поколении межродовых гибридов ABDR с пшеницами отсутствует, и позднее в пятом поколении она наблюдается только у комбинации ABDR с тетраплоидной пшеницей *T. dicocum*. Отрицательная трансгрессия по данному признаку во втором поколении проявляется у всех комбинаций за исключением комбинации ABDR с тетраплоидной пшеницей *T. dicocum*, но уже в пятом поколении она проявляется во всех популяциях гибридных комбинаций ABDR с пшеницами. В отличие от межродовых гибридов тритикале ABDR с пшеницей у межвидовых и внутривидовых гибридов тритикале ABDR положительные трансгрессии по признаку ДК наблюдались, как в ранних, так и в поздних поколениях, или отсутствовали на протяжении всех поколений, а отрицательная трансгрессия в ряду поколений была характерна только для комбинации ABDR x тритикале (8x). По признаку ЧКК во всех изученных поколениях ( $F_2 - F_5$ ) комбинаций ABDR с пшеницами положительные трансгрессии

отсутствовали, как и у всех межвидовых комбинаций ABDR, а отрицательные трансгрессии в большей степени и с высокой частотой были характерны для комбинаций ABDR с пшеницами, чем для комбинаций ABDR с тритикале. По признаку ПК положительные трансгрессии с достаточно высокой частотой наблюдались в ряду всех изученных поколений у гибридов ABDR с гексаплоидными пшеницами, начиная с  $F_3$  у гибридов ABDR x ПРАГ-206 и ABDR x тритикале (8x) и отсутствовала во всех поколениях комбинации ABDR x ПРАТ. Как видно из этих таблиц высокая степень уплотнения или же разрыхленности колоса больше всего было характерно для комбинаций ABDR с пшеницами, чем для комбинаций ABDR с тритикале.

Исходя из характера расщепления по морфологическим признакам, всё многообразие межродовых гибридных растений в последовательных поколениях ( $F_2$  -  $F_5$ ), полученных от скрещиваний ABDR с тетра- и гексаплоидными пшеницами было разбито на 3 группы: пшеничный тип, промежуточный и тритикальный типы (Рис. 1.). В зависимости от комбинации скрещивания в  $F_2$  большую часть гибридной популяции составили растения различного типа. Но, начиная с  $F_3$  по  $F_5$  поколение в гибридных популяциях всех комбинаций у ABDR с тетра- и гексаплоидными пшеницами, за исключением комбинации ABDR x Грекум 75/50, наблюдалась тенденция увеличения фракций растений пшеничного морфотипа по причине их большей фертильности. Межвидовые и внутривидовые гибридные растения ( $F_2$  -  $F_5$ ) по морфологическим признакам были отнесены только к тритикальному типу.

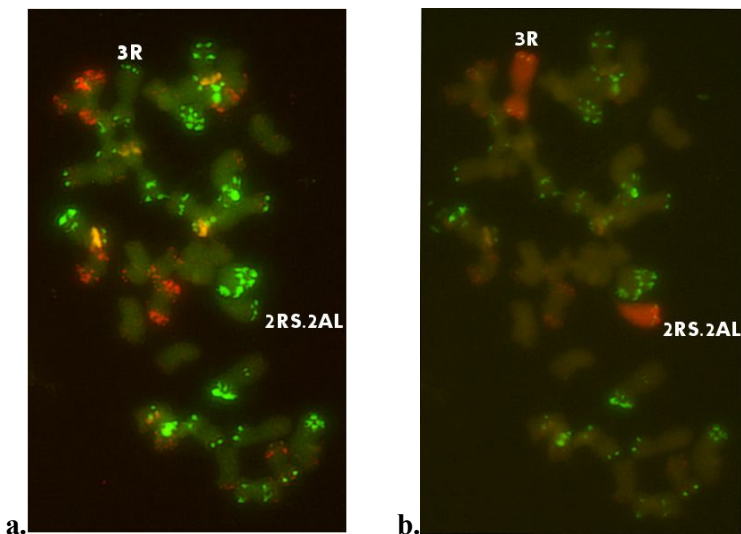
В результате анализа конъюгации хромосом в метафазе 1 ( $M1$ ) мейоза МКП (материнская клетка пыльцы) у межродовых гибридов  $F_1$  ABDR с тетраплоидными пшеницами по комбинациям отмечено наличие в среднем 10-11, с гексаплоидными пшеницами - в среднем от 12 до 14 бивалентов на одну МКП, также как и у внутривидовых гибридов  $F_1$  ABDR с гексаплоидными тритикале. У межвидовых гибридов  $F_1$  ABDR с тетраплоидным тритикале наблюдалось около 5 бивалентов, а с октоплоидным тритикале – 19 бивалентов. Как известно, степень конъюгации хромосом и образование бивалентов и



**Рисунок1.** Изменение относительной доли растений определенных типов (в %) в гибридных популяциях ( $F_3 - F_5$ ). Гибридные комбинации: **a-** ABDR x *T.dicoccum*; **b-** ABDR x *T.aestivum* var. *velutinum*; **c-** ABDR x *T.macha*; **d-** ABDR x Грекум 75/50; **f-** ABDR x Безостая1; **g-** ABDR x ADS

унивалентов в мейозе является показателем гомологии геномов и хромосом в наборе гибридного организма.

Подсчеты хромосом в соматических клетках у гибридов  $F_2 - F_5$  тритикале ABDR с тетра- и гексаплоидными пшеницами выявило тенденцию стабилизации генома на 28 хромосомном уровне с тетраплоидной пшеницей *T.dicoccum* и на 42-х хромосомном уровне в во всех комбинациях скрещивания с гексаплоидными пшеницами, за исключением комбинации с Безостая 1, где геном стабилизировался на 28 хромосомном уровне. Методами молекулярной цитогенетики установлено, что в отличие от других комбинаций скрещивания ABDR с гексаплоидными пшеницами, в гибридной комбинации ABDR с сортом мягкой пшеницы Безостая1 наблюдается элиминация хромосом D генома гексаплоидной пшеницы и R генома ржи. Было установлено, что у гибридов ABDR с гексаплоидными пшеницами при элиминации ржаных хромосом оставшиеся из последних могут быть представлены как дисомной, так и моносомной дозой (Рис. 2).



**Рисунок 2.** Последовательный FISH (a) и GISH (b) на метафазных пластинках в комбинации ABDR x *T. aestivum* var. *velutinum*

Подсчёты хромосом в соматических клетках у внутривидовых гибридов ABDR ( $F_2 - F_5$ ) с гексаплоидными тритикале выявило тенденцию стабилизации генома на уровне родительских форм, т.е. на 42-х хромосомном уровне, а у межвидовых гибридов – на 28 хромосомном уровне с тетраплоидным тритикале ПРАТ и на 42-х хромосомном уровне с октоплоидным тритикале.

Нами был проведен отбор в поздних поколениях среди гибридных комбинаций ABDR с гексаплоидными пшеницами. Характеристика лучших шести форм пшеничного типа (№ 880, 922, 972, 974, 973, 1102) и одного промежуточного морфотипа (№ 1289) по всем гибридным комбинациям представлена в таблице 2. Как видно из таблицы, самой низкорослой формой среди отобранных является форма № 1289, которая также отличается самым длинным колосом и числом колосков в колосе, уступая лишь только № 1102 по числу зерен в колосе. Но при этом, по признакам масса зёрен с колоса и масса 1000 зёрен, форма № 1289 с промежуточным морфотипом уступила всем остальным отобранным линиям пшеничного морфотипа. А

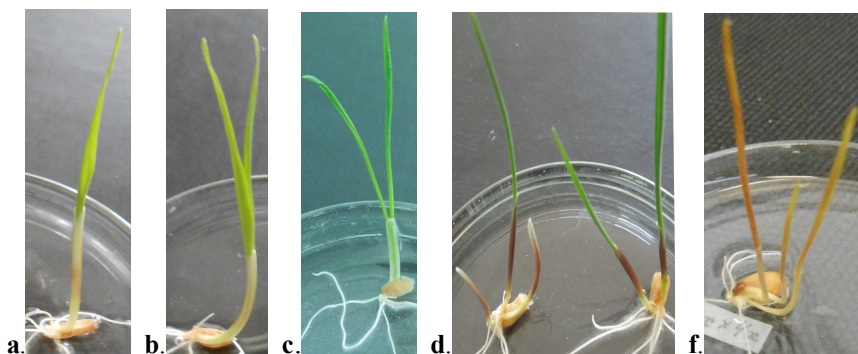
выделилась лучшими показателями по этим признакам форма № 1102, принадлежащая комбинации ABDR x ADS. Следует отметить, что последняя форма в отличие от других характеризуется наличием округлой формы зерновок. Содержание белка у выделенной формы №1289 составило 16,41%, что превысило данные показатели родительских форм (15,3% у отцовской формы *T. aestivum* var. *velutinum* и 14,53% у материнской формы - тритикале ABDR). Повышенное содержание белка по сравнению с материнской формой было характерно также для круглозерной гибридной формы № 1102 (16,8%).

**Таблица 2.** Характеристика лучших гибридных форм, отобранных в F<sub>5</sub> в скрещиваниях типа ABDR с гексаплоидными пшеницами

Форма №	Разновидность	Высота растений, см	Структура урожая главного колоса				Масса 1000 зёрен, г
			Длина колоса, см	Число колосков, шт.	Число зёрен в колосе, шт.	Масса зёрен колоса, г	
972	эритроспермум	101	5.8	16	40	1.85	46.15
974	эритроспермум	108	7.2	15	54	2.36	43.75
973	Эритроспермум	110	7	16	54	2.25	41.67
1102	Эритроспермум	88	7.5	17	47	2.42	41.67
1289	Альборубрум	77	21.5	29	50	1.67	33.33
922	Мильтурум	109	7	21	45	1.73	38.46
880	Лютесценс	122	10	20	50	2.08	41.68

Выделенные из внутривидовых и межвидовых комбинаций короткостебельные формы характеризовались низкой фертильностью и нуждаются в дальнейшем улучшении показателей продуктивности.

В нашем исследовании начиная с F<sub>2</sub>, F<sub>3</sub> и F<sub>4</sub> было отмечено и установлено частоты спонтанно возникающих полиэмбрионов, цитогенетических и морфологических типов последних в ряду самоопылённых линий, полученных от комбинаций скрещивания ABDR с тетра- и гексаплоидными пшеницами, а также с тетраплоидным тритикале (Рис. 3.). Нами было обнаружено также срастание корней у некоторых односторковых и одного близнецового проростков, принадлежащих только склонным к полиэмбрионии линиям комбинаций ABDR с гексаплоидными пшеницами. Дальнейшие



**Рисунок 3.** **a-** одностебельное растение; **b-** близнецы-двойни с общим колеоптилем; **c-** близнецы-двойни со сросшимся колеоптилем; **d,** **e-** близнецы-двойни и –тройни с независимо развитым колеоптилем

наблюдения за близнецовыми растениями в полевых условиях не выявили влияния признака полиэмбрионии на число стеблей, которое могло быть у последних как меньше, так и равным среднестатистическому числу стеблей у неблизнецовых растений, принадлежавших изучаемым линиям. Исключение составило одно близнецовое растение из комбинации скрещивания ABDR x *T. macha*, у которого этот показатель превысил более чем в два раза среднестатистическое значение. При этом все растения, среди семян которых обнаруживались полиэмбрионы, всегда имели фенотип тритикале. Среди пророщенных семян у гибридных растений с пшеничным морфотипом не оказалось ни одного полиэмбриона. Но, при этом, склонность к полиэмбрионии проявилось лишь у малой части форм с фенотипом тритикале. Так, например, у комбинации ABDR x *T. aestivum*, обладающей широким спектром формообразования, только 1/10 часть от общего числа линий с фенотипом тритикале проявила склонность к данному признаку. Также следует отметить, что появление полиэмбрионов наблюдалось во всех четырёх комбинациях скрещиваний ABDR с гексаплоидными пшеницами, за исключением комбинации ABDR x Безостая 1. Было установлено, что все многозародышевые семена образовывались в средней части колоса.



## ВЫВОДЫ

1. Установлено, что гибридные комбинации  $F_2$  ABDR x *T. aestivum* var. *velutinum* и ABDR x ADS отличались наилучшей генетической совместимостью и самым широким формообразовательным диапазоном.
2. У гибридных растений  $F_1$  ABDR с пшеницей и тритикале разного уровня пloidности не выявлено наличие гетерозиса по следующим количественным признакам - ВР, ДК, ЧКК и ФК.
3. Впервые нами установлено, что начиная с  $F_2$  в гибридных комбинациях ABDR с тетраплоидной пшеницей *T. dicocum* var. *rufum*, у сорта мягкой пшеницы Грекум 75/50, *T. aestivum* var. *velutinum*, *T. macha* Dek. et Men., синтетической пшеницы ADS, а также с тетраплоидным тритикале ПРАТ из зерен средних частей колоса с разной частотой (от 2 до 10,5%) стабильно выделялись полиэмрионы.
4. По трём исследованным количественным признакам (ВР, ДК и ЧКК) в гибридных популяциях ( $F_2 - F_5$ ) ABDR с пшеницами и тритикале степень и частота отрицательных трансгрессий была выше положительных.
5. Анализ конъюгации хромосом в М1 мейоза МКП гибридов  $F_1$  ABDR с гексаплоидными пшеницами показало наличие в среднем от 12 до 14, а от скрещивания ABDR с тетраплоидными пшеницами в среднем 10-11 бивалентов, что свидетельствует об определенной степени гомологии хромосом субгеномов.
6. Методами молекулярной цитогенетики установлено, что в отличие от других комбинаций скрещивания ABDR с гексаплоидными пшеницами, в гибридной комбинации ABDR с сортом мягкой пшеницы Безостая1 наблюдается элиминация хромосом D генома гексаплоидной пшеницы и генома ржи.
7. Путём отбора из поздних поколений гибридных комбинаций ABDR с пшеницей и тритикале разного уровня пloidности выделены относительно стабильные селекционно-ценные формы, которые могут быть использованы как исходный материал для различных селекционных программ.

## РЕКОМЕНДАЦИИ

1. Данные о проявлении полиэмбрионных зерновок позволяют рекомендовать сравнительно высокочастотные по этому признаку формы № 908 и № 948 в использовании их в селекции форм пшеницы и тритикале с повышенной встречаемостью данного признака.
2. Выделенные линии, проявляющие полиэмбрионию могут быть подвергнуты скринингу субгеномов пшеницы и ржи на наличие функционального гомолога гена *OsPE*, ответственного за признак полиэмбрионии у риса.
3. Форма № 1102, характеризующаяся наличием округлой формы зерновок, может быть рекомендована для использования в селекционных программах получения сортов со сферическими зёрнами, а форма № 1289 – для селекции короткостебельных и длинноколосых форм.

### Список опубликованных работ по теме диссертации

- 1 С.П. Мехтиева. Завязывание гибридных зерен при скрещивании некоторых видов пшеницы / Материалы XVII Международного симпозиума «Нетрадиционное растениеводство.Селекция.Охрана природы.Эниология.Экология и здоровье», Симферополь, 2008, с.480-481
- 2 С.П. Мехтиева, Агаева З.М. Оценка устойчивости к ржавчине некоторых видов пшеницы в условиях Апшерона // АМЕА Genetik Ehtiyatlar İnstitutunun Elmi əsərləri, Bakı, 2009, №1, с.151-157
- 3 С.П. Мехтиева. Изучение мейоза гибридов F<sub>1</sub> синтетического амфидиплоида «ABDR» с родственными видами пшеницы/ Материалы международной заочной научно-практической конференции «Биология, химия, физика: теретические и практические аспекты». Новосибирск, 2012, с.28-31
- 4 S.P. Mehdiyeva. Crossability of the triticale line “ABDR” with related wheat species / Международна научна конференция “130 години земеделска наука в Садово”. България, 2012, с.122
- 5 A.J. Aliyeva, J. Ojaghi and S.P. Mehdiyeva. Electrophoretic Profiles of Gliadin Subunits to Evaluate Genetic Diversity of Azerbaijan Synthetic

- Branched Spike Wheat Accessions // American-Eurasian J. Agric. & Environ. Sci., 2012, 12 (10): 1343-1349
- 6 А. Дж. Алиева, С. П. Мехтиева, Н. Х. Аминов. Сравнительное изучение мейоза и формообразования у гибридов, полученных с участием видов пшеницы *T. polonicum* и *T. petropavlovskiyi* Udacz. et Migush./ Материалы X Международной научно-методической конференции, посвященной памяти академика РАСХН Немцева Н.С., Ульяновск, 2012, с.10-17
  - 7 Əliyeva A.C., Mehdiyeva S.P., Əminov N.X. Uzun sünbülcük pulcuğuna malik buğda növlərinin iştirakı ilə alınmış hibrid populyasiyalarda formaəmələgəlmə və meyozun müqayisəli tədqiqi // Botanika İnstitutunun elmi əsərləri, Bakı, 2012, s.330-334
  - 8 С.П. Мехтиева. Наследование количественных признаков у гибридов пшенично-ржаного амфиплоида АВDR(2n=42) с гексаплоидными пшеницами // Аграрная Наука Азербайджана, 2013, №3, с.197-209
  - 9 С.П. Мехтиева. Формообразовательный процесс при скрещиваниях гексаплоидного тритикале с полбой // Фундаментальные исследования. 2013, №11, с.1191-1196
  - 10 С.П. Мехтиева. Полиэмбриония У Гибридов Пшенично-Ржаного Амфиплоида АВDR(2n=42) // АМЕА Хəбərləri, Biologiya elmləri seriyası, Bakı., 2013, №2, s. 115-120
  - 11 А.Дж. Алиева, С. П. Мехтиева, Р. К. Керимова. Создание короткостебельных линий с вавилоидным типом колоса и их цитогенетическая характеристика // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2015, Т.19, №1, с. 91-96

**S.P. Mehdiyeva**

**BUĞDA (*TRITICUM* L.) VƏ TRITIKALE (× *TRITICOSECALE* WITTM.) HİBRİDLƏRİNDƏ FORMAƏMƏLƏGƏLMƏ POTENSIALININ TƏDQIQI**

**Xülasə**

Dissertasiya işi buğda (*Triticum* L.) və tritikale (× *Triticosecale* Wittm.) hibridlərində formaəmələgəlmə potensialının tədqiqinə həsr olunmuşdur.

Müəyyən olunmuşdur ki, aparılan hibridləşmələrdə ABDR x *T. aestivum* var. *velutinum* və ABDR x ADS kombinasiyaları ən yüksək genetik uyurluluğa və geniş formaəmələgəlmə potensialına malik olmuşdular. ABDR ilə müxtəlif ploidlilik səviyyəsinə malik buğda və tritikalelərə aid birinci nəsil hibrid bitkilərində tədqiq olunan dörd kəmiyyət əlaməti üzrə (bitkinin boyu, sünbülün uzunluğu və sünbüldəki sünbülcük sayı) heterozis müşahidə edilməmişdir. Həmçinin tədqiq olunan kəmiyyət əlamətləri üzrə alınan hibrid populyasiyalardakı (F<sub>2</sub> - F<sub>5</sub>) mənfəi transqresiyanın dərəcəsi və tezliyi müsbət transqresiyanın bu göstəricilərindən yüksək olmuşdur.

Birinci nəsil hibridlərində meyozun metafaza I mərhələsində xromosom konyuqasiyasının analizi ABDR ilə tetraploid buğdalara aid kombinasiyalarında 10-11, hexaploid buğdalarla 12–14, tetraploid tritikale ilə təqribən 13, heksaploid tritikalelərlə 19, oktoploid tritikalelə isə təqribən 20 bivalent əmələ gətirməsi nümunələri subgenomlarını təşkil etmiş xromosomların müəyyən dərəcədə homologiyasını göstərmişdir. Molekulyar sitogenetik metodlarla ABDR ilə heksaploid buğdalar arasında olan digər hibridlərdən fərqli olaraq buğda sortu Bezostaya1 hibridlərində çovdar genomu ilə bərabər D genomuna aid xromosomların tam eliminasiyası müşahidə olunmuşdur. Həmçinin, müəyyən olunmuşdur ki, ABDR ilə heksaploid buğdalar arasında hibridlərdə çovdar genomuna aid xromosomların eliminasiyası zamanı bir cüt xromosom disom doza ilə yanaşı monosom dozailə də təmsil oluna bilər.

İlk dəfə bizim tərəfimizdən müəyyən olunmuşdur ki, ABDR ilə tetraploid buğda *T. dicocum*, yumşaq buğda sortu Grekum 75/50, *T. aestivum* var. *velutinum*, *T. macha* Dek. et Men., sintetik buğda ADS və tetraploid tritikale PRAT kombinasiyalra aid hibrid bitkilərdə ikinci

nəsildən stabil olaraq sünbülün orta hissəsindən müxtəlif tezliklərlə (2 - 10.5%) poliembriyon dənələr əmələ gəlir.

Müxtəlif seleksiya proqramlarında başlanğıc material kimi istifadə üçün tədqiqatdakı buğda və tritikale arasında hibridləşmədən alınmış kombinasiyaların yuxarı nəsillərindən seçmə vasitəsilə seleksiya baxımından qiymətli nisbətən stabil formalar ayrılmışdır.

## **STUDY OF MORPHOTYPE FORMING IN THE HYBRIDS OF WHEAT (*TRITICUM* L.) AND TRITICALE ( $\times$ *TRITICOSECALE* WITTM.)**

### **Summary**

The thesis is devoted to the study of the morphotype forming potential in hybrids of wheat (*Triticum* L.) and triticale ( $\times$  *Triticosecale* Wittm.).

It has been found out that the hybrid combinations ABDR  $\times$  *T. aestivum* var. *velutinum* and ABDR  $\times$  ADS offers the best genetic compatibility and the widest morphotype forming. F<sub>1</sub> hybrid plants of triticale ABDR with wheat and different ploidy triticale were not revealed the heterosis for four studied quantitative traits (plant height (PH), spike length (SL), number of spikelets per spike (NSS) and spike fertility (SF)). And also, the degree and frequency of negative transgressions were higher than positive for all hybrid populations (F<sub>2</sub> - F<sub>5</sub>) regarding the studied three quantitative traits (PH, SL and NSS).

Analysis of chromosome pairing in M<sub>1</sub> of meiosis for F<sub>1</sub> hybrids of ABDR with hexaploid wheat showed the presence of 12 to 14, with tetraploid wheat - 10-11, with tetraploid triticale about 13, with hexaploid triticale - 19 and octoploid triticale - about 20 bivalents that is proving the certain homology degree of their subgenome chromosomes. By the methods of molecular cytogenetics was found that in contrast to other combinations of crosses ABDR with hexaploid wheat, in the hybrid combination ABDR with bread wheat variety Bezostaya1 observed elimination of chromosomes D genome of hexaploid wheat and rye

genome. Also found that hybrids ABDR with hexaploid wheat with rye chromosome elimination of the remaining pair of chromosomes can be represented as disomic and monosomic dose.

For the first time we have found that starting from F2 in hybrid combinations of ABDR with tetraploid wheat *T. dicoccum*, bread wheat variety Grekum 75/50, *T. aestivum* var. *velutinum*, *T. macha* Dek. et Men., synthetic wheat ADS, as well as with tetraploid triticales PRAT in the middle part of spikes polyembryonic seeds stably forming with different frequencies (from 2 to 10.5%).

Through the selection on later generations of hybrid combinations ABDR with wheat and triticales of different ploidy levels relatively stable and valuable forms selected, that can be as initial material for various breeding programs.

**AZƏRBAYCAN MİLLİ ELMLƏR AKADEMİYASI**  
**BOTANİKA İNSTİTUTU**

---

*Əlyazması hüququnda*

**MEHDİYEVA SƏBİNƏ PƏRVİN QIZI**

**BUĞDA (*TRITICUM* L.) VƏ TRİTİKALE (× *TRITICOSECALE*  
WITTM.) HİBRİDLƏRİNDƏ FORMAƏMƏLƏGƏLMƏ  
POTENSİALININ TƏDQIQI**

**2409.01 - Genetika**

**Biologiya üzrə fəlsəfə doktoru elmi dərəcəsi almaq üçün  
təqdim edilən dissertasiyanın**

**AVTOREFERATI**

**BAKI-2015**