

**RESEARCH ARTICLE**

Н.В. Барышева

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ РЕЗУЛЬТАТОВ ПОЛУЧЕНИЯ ПЕНТАПЛОИДНЫХ  
ГИБРИДОВ ПШЕНИЦЫ***Алтайский научно-исследовательский институт сельского хозяйства, Барнаул, Россия*Email: [aniish@mail.ru](mailto:aniish@mail.ru)

Представлены результаты получения пентаплоидных гибридов от скрещивания мягкой пшеницы с иммунными интрогрессивными линиями *T. durum*, производными отдаленных скрещиваний. Показано, что скрещиваемость видов высока и достигает 71,5%. Вариабельность признака определяется генотипом и условиями внешней среды. Вклад модификационной изменчивости является преобладающим. Автофертильность растений F<sub>1</sub> не отличается от результата беккросса и примерно одинакова в разных условиях выращивания (около 50%). Жизнеспособность семян F<sub>1</sub>BC<sub>1</sub> в среднем в 1,5 раза ниже по сравнению с F<sub>2</sub>. Сделан вывод о возможности вовлечения генов эндемичных видов *T. timopheevii* и *T. boeoticum* в селекцию мягкой пшеницы посредством использования стабильных тетра-производных. Уровень совместимости иммунных форм с образцами мягкой пшеницы, а также жизнеспособность и фертильность первых поколений свидетельствуют об отсутствии принципиальных ограничений интрогрессии устойчивости к фитопатогенам в гексаплоидную пшеницу.

*Ключевые слова: мягкая пшеница, интрогрессивные линии, межвидовая гибридизация, пентаплоидные гибриды, совместимость, беккросс, фертильность.*

N.V. Barysheva

**VARIABILITY IN PENTAPLOID WHEAT HYBRIDS***Altai Research Institute of Agriculture, Barnaul, Russia*Email: [aniish@mail.ru](mailto:aniish@mail.ru)

The results in obtaining pentaploid hybrids by crossing bread wheat with immune durum wheat introgressive lines derived of remote crossings are presented. It is shown that crossability of the species is high and reaches 71.5%. The variability of the characteristic is determined by a genotype and environmental conditions. Contribution of modificative variability is predominant. Fertility of F<sub>1</sub> plants is similar to the result of backcrossing and discovered the same level in different growing conditions (about 50%). The viability of seeds in F<sub>1</sub>BC<sub>1</sub> is 1.5 times lower compared to F<sub>2</sub> progeny. The conclusion about the possibility of the involvement of *Triticum timopheevii* Zhuk. and *T. boeoticum* Boiss. genes in wheat breeding through the use of stable tetra-derivatives is made. Compatibility of immune durum forms with samples of bread wheat, as well as the viability and fertility of the first generations showed no fundamental limitations for introgression of resistance to pathogens to hexaploid wheat.

*Keywords: bread wheat, introgressive lines, interspecific hybridization, pentaploid hybrids, compatibility, fertility, backcrossing, viability.*

## ВВЕДЕНИЕ

Создание сортов сельскохозяйственных культур длительно сохраняющих устойчивость к фитопатогенам возможно при наличии разнообразия доноров иммунитета. Однако, обеспеченность растениеводства эффективными генами в настоящее время недостаточна (Porceddu et al., 1988). Несмотря на известные трудности, отдаленная гибридизация рассматривается как основной путь решения стратегических задач в данном направлении. Несомненный интерес в селекции на иммунитет представляет *Triticum timopheevii* Zhuk., узко эндемичный для Западной Грузии вид тетраплоидной пшеницы, обладающий комплексной устойчивостью к целому ряду фитопатогенов (бурая и стеблевая ржавчина, пыльная головня, мучнистая роса и др.). Вместе с тем, пшеница Тимофеева является примером дивергенции видов в р. *Triticum* L. Ее генетическая изоляция ограничивает обмен наследственным материалом с другими представителями данного рода (Гончаров, 2012).

Известно, что генофонд *T. timopheevii* для мягкой пшеницы еще менее доступен, чем для твердой (Козловская, Мусалитин, 1993; Мусалитин, 1993). Так при скрещивании пшеницы Тимофеева с *T. aestivum* затруднения возникают уже на этапе получения семян первого поколения (Козловская, Мусалитин, 1992; Токубаева и др., 2013), в то время как гибриды *T. durum* × *T. timopheevii* получают сравнительно легко (Григорьева, 1988; Твердохлеб, 2009; 2015; Хлебова, 2009). Возвратное скрещивание F<sub>1</sub> с культивируемыми сортами в благоприятных условиях обеспечивает получение потомства автостерильных гибридов в количестве, достаточном для осуществления рекомбинационной селекции (Козловская, Григорьева, 1986; Григорьева, 2005; Хлебова, 2010; Твердохлеб, 2011; Kozlovskaja, Grigorjeva, 1989).

Попытка использовать тетраплоидные гибриды F<sub>1</sub> (*T. durum* × *T. timopheevii*) в качестве моста для интрогрессии генетического материала пшеницы Тимофеева в *T. aestivum* оказалась безрезультатной в силу нежизнеспособности полученных трехвидовых гибридов (Козловская, Григорьева, 1985).

Реальная возможность вовлечения генов *T. timopheevii* в селекцию мягкой пшеницы заключается в использовании стабильных тетра-производных межвидовых скрещиваний. Путем интрогрессии генетического материала от пшеницы Тимофеева в *T. durum* созданы новые источники устойчивости к стеблевой ржавчине, подтвердившие свой иммунитет в полевых условиях на фоне искусственной эпифитотии патогена (Козловская и др., 1988; 1990). Оценка возможностей передачи устойчивости на гексаплоидный уровень в мягкую пшеницу предполагает предварительное изучение скрещиваемости видов, а также фертильности гибридов первых поколений. Рассмотрению этих вопросов и посвящено данное исследование.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом служили гибриды, полученные от скрещивания линии твердой пшеницы, производной *T. timopheevii* (НТ-10), с лучшими номерами питомника конкурсного сортоиспытания лаборатории селекции мягкой

пшеницы АНИИСХ – Эритроспермум 15 (Эр.15) и Лютесценс 412/10 (Лют. 412/10). Кроме того, в гибридизацию вовлечена линия НВ-11, выделенная в скрещивании *T. durum* с диплоидной пшеницей *T. boeoticum* Boiss. Тетраплоидные производные характеризовались стабильной устойчивостью к стеблевой ржавчине при испытании в полевых условиях на фоне искусственного заражения фитопатогеном (Козловская и др., 1988; 1990). Образцы мягкой пшеницы служили материнскими и рекуррентными родителями при выполнении первого беккрасса. Пентаплоидные гибриды получали в зимне-весеннюю (Т-1) и осенне-зимнюю (Т-2) вегетации в теплице. Гибриды F<sub>1</sub> выращивали в камере искусственного климата (К-1), а также в условиях полевой вегетации (П-1). Возвратное скрещивание растений F<sub>1</sub> выполнено в полевых условиях после предварительной кастрации 50-ти колосьев по каждой гибридной комбинации. Автофертильность гибридов F<sub>1</sub> устанавливали по 100 колосьям каждой комбинации скрещивания. Статистическую обработку данных проводили методами дисперсионного и корреляционного анализов с использованием программы Microsoft Excel 2010.

### **РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ**

В табл. 1 представлены результаты скрещиваемости селекционных линий мягкой пшеницы с интрогрессивными линиями (НВ-11, НТ-10) твердой пшеницы. В среднем по 4-м комбинациям скрещивания было получено 61,6 и 21,2% гибридных зерен F<sub>1</sub> в условиях зимне-весенней и осенне-зимней вегетации в теплице, соответственно. Варьирование признака в зависимости от генотипа наблюдалось в пределах 48,9 – 71,5 (Т-1) и 17,5 – 28,1% (Т-2). Успех гибридизации тетра-производных с *T. aestivum* был существенно выше у линии, полученной с участием пшеницы Тимофеева, не зависимо от внешних условий, в которых происходило оплодотворение и формирование гибридных зародышей.

Двухфакторный дисперсионный анализ позволил установить, что в наблюдаемой вариабельности статистически значимое влияние имеют факторы «генотип» и «условия», однако доля последнего является преобладающей в общей изменчивости признака. Анализ вегетационного периода колосшение-цветение показал сходство режимов обеих вегетаций в теплице по влажности, запасу элементов минерального питания. Наблюдались некоторые различия среднесуточной температуры: 21,1 и 23,8°C в условиях Т-1 и Т-2 соответственно. Максимальная разница термического фактора (5°C) отмечена в ночное время. Уровень естественной освещенности в ноябре составил в среднем 3 клк, тогда как в апреле он был значительно выше – 17,8 клк. Вероятно, высокая освещенность и оптимальная температура (21°C) во время гибридизации в зимне-весеннюю вегетацию в теплице благоприятствовали получению семян пентаплоидных гибридов.

**Таблица 1. Скрещиваемость интрогрессивных линий твердой пшеницы с образцами *T. aestivum***

Комбинация скрещивания	Условия Т-1			Условия Т-2		
	Опылено цветков	Завязалось зерен		Опылено цветков	Завязалось зерен	
		число	%		число	%
Эр. 15 x НТ-10	768	594	71,5	154	29	17,5
Лют. 412/10 x НТ-10	748	479	63,6	182	50	28,1
Эр. 15 x НВ-11	910	569	62,3	968	21	21,7
Лют. 412/10 x НВ-11	768	374	48,9	576	99	17,5
<b>Среднее</b>			<b>61,6</b>			<b>21,2</b>

Гибриды первого поколения выращивали также в различающихся условиях двух вегетаций. Часть материала высевали в камере искусственного климата (К-1), а часть – в полевых условиях (П-1). Всхожесть пентаплоидных гибридов оказалась на 35,6% выше для семян, полученных с меньшим успехом, то есть в осенне-зимнюю вегетацию в теплице, в среднем она составила 93,8% (табл. 2). Вероятно, что опыление родительских форм в неблагоприятных условиях определяет более жесткую конкуренцию гамет, что приводит, в свою очередь, к формированию более жизнеспособных зародышей. Подтверждением этого является достоверная отрицательная корреляция признаков «скрещиваемость» и «всхожесть» при низком уровне совместимости видов ( $r = -0,81$ ). Кроме того, дисперсионный анализ выявил, что на вариабельность результатов всхожести гибридных зерен существенное влияние оказывают условия их выращивания, что также, несомненно, сказалось на общем проявлении признака.

**Таблица 2. Всхожесть семян пентаплоидных гибридов F<sub>1</sub> от скрещивания интрогрессивных линий твердой пшеницы с образцами *T. aestivum***

Комбинация скрещивания	Условия П-1			Условия К-1		
	Посеяно семян, шт.	Взошло		Посеяно семян, шт.	Взошло	
		число	%		число	%
Эр. 15 x НТ-10	506	359	71,0	29	27	93,1
Лют. 412/10 x НТ-10	466	218	46,8	49	43	87,8
Эр. 15 x НВ-11	518	321	62,0	21	20	95,2
Лют. 412/10 x НВ-11	358	189	52,8	97	96	99,0
<b>Среднее</b>			<b>58,2</b>			<b>93,8</b>

Известно, что при отдаленной гибридизации формирование невсхожих зерен может быть вызвано серией летальных генов, найденных у пшеницы еще

с 1930-гг. прошлого столетия (Дорофеев, Мережко, 1969; Tsunevaki, 1968). Дальнейшее их изучение в основном было связано с определением географического распространения, хромосомной локализации, степени влияния на продуктивность, а также с поиском новых генетических систем, определяющих данный признак (Пухальский, 2000; Тихенко и др., 2005; Sharma *et al.*, 2001; Tsunevaki, 2003).

В наших исследованиях у растений  $F_1$  не было обнаружено признаков хлороза, некроза или гибридной карликовости, что исключает возможность влияния этих летальных генов на жизнеспособность гибридных семян. Н.А. Жарков (2012) установил, что полевая всхожесть семян межвидовых гибридов *T. aestivum* x *T. durum* контролируется достаточно сложной генетической системой и связана с особенностями межгеномных взаимодействий хромосом у мягкой и твердой пшеницы. В составе таких хромосом могут присутствовать как базисные, так и специфические гены. При этом доминантные аллели принадлежат твердой пшенице, а рецессивные – мягкой. Наличием достаточно сложной системы генетического контроля, возможно, и объясняется столь сильная вариабельность результатов жизнеспособности семян как в зависимости от генотипов родительских форм, так и условий оплодотворения, формирования и развития гибридных зародышей, что сказывается в конечном итоге на их всхожести.

Гибриды первого поколения *T. aestivum* x *T. durum* имели промежуточный фенотип (рис. 1). Учитывая их частичную стерильность, провели сравнительную оценку автофертильности  $F_1$  и целесообразности их возвратного скрещивания с родительскими формами.

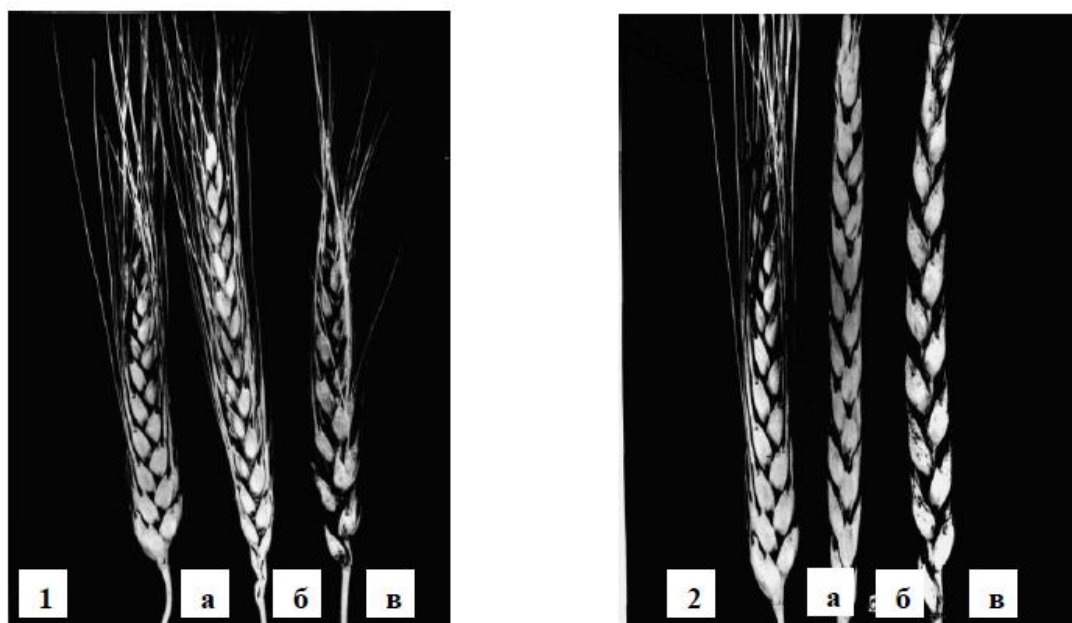


Рис. 1. Колосья исходных видов и гибридов  $F_1$  (*T. aestivum* x *T. durum*): 1-а, 2-а – НТ-10; 1-б, 2-б – гибрид  $F_1$ ; 1-в – Эритроспермум 15; 2-в – Лютесценс 412/10.

Успех получения зерен  $F_1BC_1$  составил 52,0% в среднем по всем гибридам, варьируя от 36,6 до 63,8% (табл. 3). Средний уровень автофертильности растений  $F_1$  не отличался от результата беккросса и был примерно одинаков в разных условиях выращивания.

Попарное сравнение конкретных комбинаций показало, что в одних случаях преимущество имеет возвратное скрещивание (Эр. 15 x НТ-10), а в других (Лют. 412/10 x НВ-11) – самоопыление  $F_1$ . Таким образом, генотип пыльцы в ряде случаев оказывает существенное влияние на реализацию женских рекомбинантных гамет пентаплоидных гибридов. Аналогичные выводы были сделаны при получении семян  $F_1BC_1$  гибридов *T. durum* x *T. timopheevii* (Козловская, Григорьева, 1987).

**Таблица 3. Успех беккроссирования и автофертильность пентаплоидных гибридов  $F_1$  от скрещивания интрогрессивных линий твердой пшеницы с образцами *T. aestivum***

Комбинация скрещивания	Успех первого беккросса			Автофертильность $F_1$ , %	
	Опылено цветков	Завязалось зерен число	%	Условия П-1	Условия К-1
Эр. 15 x НТ-10	1336	849	63,8	47,1	60,4
Лют. 412/10 x НТ-10	1148	578	51,8	53,9	49,4
Эр. 15 x НВ-11	1456	807	55,8	52,4	49,2
Лют. 412/10 x НВ-11	1290	468	36,6	64,0	55,7
<b>Среднее</b>			<b>52,0</b>	<b>54,3</b>	<b>53,7</b>

Жизнеспособность семян первого беккроссного поколения оказалась в 1,5 раза ниже, чем  $F_2$ , составив в среднем 35,3 и 57,4%, соответственно. По отдельным гибридным комбинациям различия достигали 2,9 раз (Эр. 15 x НВ-11). Следовательно, выполнение возвратного скрещивания требует дополнительных затрат труда, но не способствует увеличению потомства пентаплоидных гибридов. Более того, семена  $F_1BC_1$  имеют существенно более низкую, чем  $F_2$  жизнеспособность. Поэтому использование беккросса оправдано лишь тем, что должно ускорить стабилизацию генотипов отдаленных скрещиваний и получение константных форм.

### **Выводы**

Получение пентаплоидных гибридов от скрещивания мягкой пшеницы с иммунными интрогрессивными линиями *T. durum*, производными отдаленных скрещиваний, не вызывает особых затруднений. Условия среды оказывают решающее влияние на их совместимость.

Автофертильность растений  $F_1$  не отличается от результата беккросса и примерно одинакова в разных условиях выращивания. Жизнеспособность



семян  $F_1BC_1$  в среднем в 1,5 раза ниже по сравнению с  $F_2$ . Уровень совместимости иммунных форм твердой пшеницы, производных *T. timopheevii* и *T. boeoticum*, с образцами *T. aestivum*, а также жизнеспособность и фертильность первых поколений свидетельствуют об отсутствии принципиальных ограничений интрогрессии устойчивости к фитопатогенам в гексаплоидную пшеницу.

### **СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ**

- Гончаров Н.П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей. Изд. 2-е, испр. и доп. – Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2012. – 523 с.
- Григорьева Л.П. Роль генотипической и модификационной изменчивости в интрогрессивной гибридизации *Triticum durum* Desf. x *Triticum timopheevii* Zhuk: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Новосибирск, 1988. – 16 с.
- Григорьева Л.П. Пути повышения фертильности межвидовых гибридов пшеницы *Triticum durum* Desf. x *Triticum timopheevii* Zhuk. // Известия Алтайского государственного университета. – 2005. - №3. – С. 087-089.
- Дорофеев Д.Ф., Мережко Ф.Ф. Проблемы гибридного некроза у пшеницы // Генетика. – 1969. – Т. 5. - № 4. – С. 161-167.
- Жарков Н.А. Генетическая обусловленность полевой всхожести семян у межвидовых гибридов *Triticum aestivum* x *T. durum* Desf. // Сельскохозяйственная биология. – 2012. – № 3. – С. 61-67.
- Козловская В.Ф., Григорьева Л.П. Получение и жизнеспособность трехвидовых гибридов (*Triticum durum* Desf. x *T. timopheevii* Zhuk.) x *T. aestivum* L. // Селекция и ее генетические ресурсы на Алтае. Научно-технический бюллетень / СО ВАСХНИЛ. – Новосибирск, 1985. – Вып. 45. – С. 7-10.
- Козловская В.Ф., Григорьева Л.П. Генетическая и модификационная изменчивость результата возвратного скрещивания гибридов *Triticum durum* Desf. x *Triticum timopheevii* Zhuk. // Генетика. – 1986. – Т. 22. – № 10. – С. 2469-2476.
- Козловская В.Ф., Григорьева Л.П. Особенности реализации женских гамет  $F_1$  межвидовых гибридов *Triticum durum* Desf. x *Triticum timopheevii* Zhuk // Гаметная и зиготная селекция растений: материалы респ. конф. 23 июня 1986 г. – Кишинев: Штиинца, 1987. – С. 63-66.
- Козловская В.Ф., Григорьева Л.П., Шатилова Н.В. Возможность отбора устойчивых к стеблевой ржавчине форм в первых поколениях межвидовых гибридов // Селекция сельскохозяйственных культур в Алтайском крае. – Новосибирск, 1988. – С. 49-59.
- Козловская В.Ф., Григорьева Л.П., Шатилова Н.В. Использование межвидовой гибридизации для создания новых источников устойчивости пшеницы к стеблевой ржавчине // Сельскохозяйственная биология. – 1990. – № 1. – 65-71.
- Козловская В.Ф., Мусалитин Г.М. Изменчивость результатов гибридизации *Triticum aestivum* L. x *Triticum timopheevii* Zhuk. // Генетика. – 1992. – Т. 28. – №9. – С. 97-104.

- Козловская В.Ф., Мусалитин Г.М. Фертильность растений  $F_1B_1$  (*T. aestivum* L. x *T. timopheevii* Zhuk.) при самоопылении и после выполнения второго беккросса // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. – 1993. – №3. – С. 35-41.
- Мусалитин Г.М. Пути повышения эффективности использования генофонда *Triticum timopheevii* Zhuk. в селекции *Triticum aestivum* L.: автореф. дис. ... канд. с./х. наук. – Новосибирск, 1993. – 17 с.
- Пухальский В.А. Новые данные в изучении генов гибридного некроза в роде *Triticum* L. // Тезисы докл. 2-го Съезда Вавиловского общества генетиков и селекционеров. – СПб, 2000. – Т. 1. – С. 122-123.
- Твердохлеб Е.В. Скрещиваемость и фертильность гибридов между формами пшеницы – носителями субгена G и сортами мягкой и твёрдой пшениц // Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія: біологія. – 2009. - №856. – С. 89-96.
- Твердохліб О. Успадкування ознак у гібридів видів і форм підроду *Boeoticum* з твердою пшеницею та їхньому потомстві від ступінчастих схрещувань // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. Біологія. – 2011. – Вип. 55. – С. 73-80.
- Твердохлеб Е.В. Становление фертильности у гибридов между *Triticum timopheevii* Zhuk. и *Triticum durum* Desf. // Вісник Харківського національного аграрного університету. Сер. Біологія. – 2015. – Вип. 1 (34). – С. 37-45.
- Тихенко Н.Д., Цветкова Н.В., Войлоков А.В. Генетический контроль эмбриональной летальности при скрещивании мягкой пшеницы с рожью // Генетика. – 2005. – Т. 41 (8). – С. 1075-1083.
- Токубаева А.А., Шулембаева К.К., Жанаева А.Б. Межвидовые скрещивания с использованием видов пшеницы разного происхождения // Молодежь и наука: реальность и будущее: Материалы VI Международной научно-практической конференции, в 2 томах. Т. I. – Невинномысск: НИЭУП, 2013. – С. 95-98.
- Хлебова Л.П. Межвидовая совместимость тетраплоидных пшениц *Triticum durum* Desf. и *Triticum timopheevii* Zhuk. // Известия Алтайского государственного университета. – 2009. – №3. – С. 33-37.
- Хлебова Л.П. Результативность возвратного скрещивания межвидовых гибридов пшеницы *Triticum durum* Desf. x *Triticum timopheevii* Zhuk. // Известия Алтайского государственного университета. – 2010. - №3-1. – С. 60-63.
- Kozlovskaja V., Grigorjeva L. On the leading role of modificative variability in obtaining the first generations of interspecific hybrids of *Triticum durum* Desf. x *Triticum timopheevii* Zhuk. // Science for plant breeding: book of Poster Abstracts: XII EUCARPIA Congress, February 27 - March 4, 1989, Gottengen, Germany F.R. – Berlin: Paul Parly Scientific Publisher, 1989. 2 vol., Poster Abstr. 2-11.
- Porceddu E., Ceoloni C., Lafiandra D., Tanzarella O.A., Mugnozza G.S. Genetic resources and plant breeding: Problems and prospctions // Proc. 7th. Intern. Wheat Genet. Symposium, Cambridge, 1988. – P. 7-22.
- Sharma R.K., Chowdhury S., Sethy A.P. Identification of hybrid necrosis genes among some bread wheat accessions // Wheat Inf. Serv. – 2001. – V. 92. – P. 25-26.
- Tsunevaki K. A new type of hybrid chlorosis found in tetraploid wheats // Jap. J. Genet. – 1968. – V. 43 (4). – P. 279-288.



Tsunevaki K. Aneuploid analysis of albino genes in tetraploid wheats \ \ Wheat Inf. Serv. – 2003. – V. 96. – P. 39.

## REFERENCES

- Dorofeev, D.F., Merezhko, F.F. (1969). Problemy gibridnogo nekroza u pshenicy. Genetika. 5 (4), 161-167.
- Goncharov, N.P. (2012). Sravnitel'naja genetika pshenic i ih sorodickej. Novosibirsk: Akademicheskoe izdatelstvo Geo.
- Grigor'eva, L.P. (1988). Rol' genotipicheskoy i modifikacionnoj izmenchivosti v introgressivnoj gibridizacii *Triticum durum* Desf. x *Triticum timopheevii* Zhuk. Avtoref. dis. cand. biol. nauk. Novisibirsk. 16.
- Grigor'eva, L.P. (2005). Puti povyshenija fertil'nosti mezhvidovyh gibridov pshenicy *Triticum durum* Desf. x *Triticum timopheevii* Zhuk. Izvestija Altajskogo gosudarstvennogo universiteta. 3, 087-089.
- Hlebova, L.P. (2009). Mezhvidovaja sovmestimost' tetraploidnyh pshenic *Triticum durum* Desf. i *Triticum timopheevii* Zhuk. Izvestija Altaiskogo universiteta. 3, 33-37.
- Hlebova, L.P. (2010). Rezultativnost' vozvratnogo skreshivaniya mezhvidovyh gibridov pshenicy *Triticum durum* Desf. x *Triticum timopheevii* Zhuk. Izvestija Altaiskogo universiteta. 3-1, 60-63.
- Kozlovskaja, V., Grigorjeva, L. (1989). On the leading role of modificative variability in obtaining the first generations of interspecific hybrids of *Triticum durum* Desf. x *Triticum timopheevii* Zhuk. Science for plant breeding: book of Poster Abstracts: XII EUCARPIA Congress. Berlin: Paul Parly Scientific Publisher.

- Kozlovskaja, V.F., Grigor'eva, L.P. (1985). Poluchenie i zhisnesposobnost' trojvidovyh gibridov (*Triticum durum* Desf. x *T. timopheevii* Zhuk.) x *T. aestivum* L. Selekcija i eyo geneticheskie resursy na Altae. Nauchno-tehnicheskij bujleten. Novosibirsk. 45, 7-10.
- Kozlovskaja, V.F., Grigor'eva, L.P. (1986). Geneticheskaja i modifikacionnaja izmenchivost' rezul'tata vozvratnogo skreshivanija gibridov *Triticum durum* Desf. x *Triticum timopheevii* Zhuk. Genetika. 22 (10), 2469-2476.
- Kozlovskaja, V.F., Grigor'eva, L.P. (1987). Osobennosti realizacii zhenskih gamet F<sub>1</sub> mezhvidovyh gibridov *Triticum durum* Desf. x *Triticum timopheevii* Zhuk. In: Gametnaja i zigotnaja selekcija rastenij. Proceed. Confer. Kishinev: Shtiinca.
- Kozlovskaja, V.F., Grigor'eva, L.P., Shatilova, N.V. (1988). Vozmozhnost' otbora ustojchivyh k steblevoj rzhavchine form v pervyh pokolenijah mezhvidovyh gibridov. In: Selekcija sel'skochozjajstvennyh kultur v Altajskom krae. Novosibirsk.
- Kozlovskaja, V.F., Grigor'eva, L.P., Shatilova, N.V. (1990). Ispol'zovanie mezhvidovoj gibridizacii dlja sozdaniya novyh istochnikov ustojchivosti pshenicy k steblevoj rzhavchine. Sel'skochozjajstvennaja biologija. 1, 65-71.
- Kozlovskaja, V.F., Musalitin, G.M. (1992). Izmenchivost' rezultatov gibridizacii *Triticum aestivum* L. x *Triticum timopheevii* Zhuk. Genetika. 28 (9), 97-104.
- Kozlovskaja, V.F., Musalitin, G.M. (1993). Fertil'nost' rastenij F<sub>1</sub>B<sub>1</sub> (*T. aestivum* L. x *T. timopheevii* Zhuk.) pri samoopylenii i posle vypolnenija vtorogo bekkrossa. Sibirskij vestnik sel'skochozjajstvennoj nauki. 3, 35-41.

- Musalitin, G.M. (1993). Puty povychenija jeffektivnosti ispolzovanija genofonda *Triticum timopheevii* Zhuk. v selekcii *Triticum aestivum* L. Avtoref. dis. cand. s.-h. nauk. Novisibirsk. 17.
- Porceddu, E., Ceoloni, C., Lafiandra, D., Tanzarella, O.A., Mugnozza, G.S. (1988). Genetic resources and plant breeding: Problems and prospctions. *Proc. 7th. Intern.Wheat Genet. Symposium*, Cambridge.
- Puhal'skij, V.A. (2000). Novye dannye v izuchenii genov gibridnogo nekroza v rode *Triticum* L. In: Proceed. II Symposium Vavilovskogo obshchestva genetikov i selekcionerov. Saint Petersburg.
- Sharma, R.K., Chowdhury, S., Sethy, A.P. (2001). Identification of hybrid necrosis genes among some bread wheat accessions. *Wheat Inf. Serv.* 92, 25-26.
- Tihenko, N.D., Cvetkova, N.V., Vojlokov, A.V. (2005). Geneticheskij kontrol' ehmbriional'noj letal'nosti pri skreshchivanii myagkoj pshenicy s rozh'ju. *Genetika.* 41 (8), 1075-1083.
- Tokubaeva, A.A., Shulembaeva, K.K., Zhanaeva, A.B. (2013). Mezhhvidovye skreshchivaniya s ispol'zovaniem vidov pshenicy raznogo proiskhozhdenija. In: Molodezh' i nauka: real'nost' i budushchee: Proceed. VI Inter. Confer. Nevinnomyssk: NIEHUP.
- Tsunevaki, K. (2003). Aneuploid analysis of albino genes in tetraploid wheats. *Wheat Inf. Serv.* 96, P. 39.
- Tsunevaki, K. (1968). A new type of hybrid chlorosis found in tetraploid wheats. *Jap. J. Genet.* 43 (4), P. 279-288.

- Tverdohleb, E.V. (2009). Skreshchivaemost' i fertil'nost' gibridov mezhdou formami pshenicy – nositelyami subgenoma G i sortami mjagkoj i tvyordoj pshenic. Visnik Harkivs'kogo nacional'nogo universitetu imeni V.N. Karazina. Serija: biologija. 856, 89-96.
- Tverdohleb, E.V. (2015). Stanovlenie fertil'nosti u gibridov mezhdou *Triticum timopheevii* Zhuk. i *Triticum durum* Desf. Visnik Har'kivs'kogo nacional'nogo agrarnogo universitetu. Ser. Biologija. 1 (34), 37-45.
- Tverdohlib, O. (2001). Uspadkuvannya oznak u gibridiv vidiv i form pidrodu Boeoticum z tverdoyu psheniceyu ta iĥn'omu potomstvi vid stupinchastih skhreshchuvan'. Visn. L'viv. un-tu. Ser. Biologija. 55, 73-80.
- Zharkov, N.A. (2012). Geneticheskaja obuslovlennost' polevoj vshozhesti u mezhdvidovyh gibridov *Triticum aestivum* x *T. durum* Desf. Sel'skochozjajstvennaja biologija. 3, 61-67.

**Поступила в редакцию 06.11.2015**

**Как цитировать:**

Барышева, Н.В. (2015). Изменчивость результатов получения пентаплоидных гибридов пшеницы. *Acta Biologica Sibirica*, 1 (3-4), 148-159. **crossref**  
<http://dx.doi.org/10.14258/abs.v1i3-4.918>

© **Барышева, 2015**

Usera are permitted to copy, use, distribute, transmit, and display the work publicly and to make and distribute derivative works, in any digital medium for any responsible purpose, subject to proper attribution of authorship.



This work is licensed under a [Creative Commons Attribution 3.0 License](https://creativecommons.org/licenses/by/3.0/)