

ГЕНЕТИКА, СЕЛЕКЦІЯ І БІОТЕХНОЛОГІЯ

УДК 633.11:631.523:575.24

ХАРАКТЕР УСПАДКУВАННЯ МОРФОЛОГІЧНИХ ОЗНАК ТА ЕЛЕМЕНТІВ ПРОДУКТИВНОСТІ У ГІБРИДІВ СПЕЛЬТОЇДНИЙ ХЕМОМУТАНТ × ПШЕНИЦЯ М'ЯКА ОЗИМА

© 2017 р. Р. А. Якимчук

Уманський державний педагогічний університет ім. Павла Тичини

(Умань, Черкаська обл., Україна)

Досліджено характер успадкування морфологічних ознак колоса та елементів продуктивності гібридів F_1 і F_2 , одержаних за схрещування спельтоїдного хемомутанту з пшеницею м'якою озимою. Ознаки спельтоїдність, червоне забарвлення колоскових лусок і безостість були домінантними. Такі кількісні параметри елементів продуктивності гібридів F_1 , як довжина стебла та колоса, кількість колосків з головного колоса близькі до показників спельтоїдного мутанту та виявляли проміжний, частково домінантний і наддомінантний типи успадкування. У гібридів F_2 спостерігалася дигібридне розщеплення на форми з спельтоїдним, скверхедним та різновидів лотесценс/еритроспермум колосом з кількісною перевагою спельтоїдних рослин, що свідчить про контролювання ознаки форма колоса двома неалельними генами. Відсутність незалежного успадкування форми колоса і остистості в межах окремо взятих фенотипових класів вказує на зчеплення генів, що контролюють ці ознаки. Ознака червоне забарвлення колоскових лусок виявляла домінантний моногенний характер успадкування.

Ключові слова: *Triticum aestivum*, спельтоїдний мутант, форма колоса, фенотипове домінування, генетичний аналіз

Серед відомих злаків пшениця є одним із головних злаків планети і відіграє провідну роль у харчовому забезпеченні людства. Завдяки високій екологічній пластичності вона має широкий ареал розповсюдження, а її посіви займають найбільшу площу сільськогосподарських угідь в Україні (Моргун і др., 2013; Моргун, 2014). Аналізуючи продовольчу, демографічну, екологічну ситуацію в світі, науковці схиляються до думки, що і в подальшому значення пшениці невпинно зростатиме, і саме ця культура стане найважливішою на земній кулі (Моргун, Логвиненко, 1995; Моргун, 2014). Зважаючи на це, в селекційних установах світу домінуючим напрямом роботи з пшеницею визнано генетичні дослідження, спрямовані на підвищення продуктивності (Morgunov et al., 2008; Tyagi et al., 2008; Чеботар та ін., 2009; Моргун, 2014). За даними Всесвітньої організації продовольства ФАО, уже в 2020 році при-

ріст сільськогосподарської продукції провідних країн світу буде отриманий саме за рахунок вирощування генетично поліпшених нових сортів, а їх частка у формуванні врожаю становитиме 50-70% (Моргун, 2014).

Разом з тим, останнім часом в цивілізованому світі помітно посилилася увага до якості зерна пшениці. Для цілеспрямованого генетичного поліпшення сортів пшениці та отримання цінного селекційного матеріалу велике значення має мутаційна селекція, яка впродовж багатьох років не втрачає своєї ефективності (Моргун, 2001; Моргун та ін., 2011). Із залученням до гібридизації мутантних форм підвищується ймовірність поєднання в одному генотипі господарсько-цінних ознак, що сприяють зростанню показників урожайності, вмісту білка в зерні, хлібопекарських властивостей, стійкості до комплексу фітопатогенів, екологічної пластичності (Эйгес и др., 2009).

Серед ознак, за якими визначають відмінності між видами гексаплоїдних пшениць, важливою є морфологія колоса, яка має таксономічне, господарське і доместикаційне зна-

Адреса для кореспонденції: Якимчук Руслан Андрійович, Уманський державний педагогічний університет ім. Павла Тичини, вул. Садова, 2, м. Умань, Черкаська обл., 20300, Україна;
e-mail: peoplenature16@gmail.com

чення (Симонов и др., 2016). Так, наприклад, на відміну від м'якої пшениці (*Triticum aestivum* L.), вид спельта (*Triticum spelta* L.) характеризується нещільним довгим колосом, жорсткими лусками, ламким колосовим стрижнем і поганим обмолотом, а вид компактум (*Triticum compactum* Host) – коротким щільним колосом. Перераховані ознаки контролюються поодинокими доміантними генами з плейотропним ефектом, які не лише впливають на форму колоса, але й на фенотип рослини в цілому: її висоту, час колосіння і цвітіння (De Faris et al., 2003; McIntosh et al., 2013). В результаті дії мутагенних факторів у м'якої пшениці можуть виникати мутації, що за комплексом ознак схожі з іншим видом, які Свамінатан запропонував називати «системними» (Swaminathan, 1964, цит. за: Бурденюк-Тарасевич, 2001). Це стосується також і спельтоїдних мутантів, які мають одночасно ознаки двох видів – спельти і м'якої пшениці, завдяки чому в окремих випадках можуть складати практичну цінність (Бурденюк-Тарасевич, 2001). Низкою досліджень встановлена можливість індукування спельтоїдних мутантів м'якої пшениці за дії іонізуючих випромінювань, хімічних мутагенів, радіонуклідних забруднень зони відчуження Чорнобильської АЕС та територій уранодобувної промисловості, забруднень гербіцидів і токсичних відходів у місцях їх складування і зберігання (Моргун та ін., 2010; Якимчук, 2014; Якимчук, 2016).

Однак, генетичну детермінанту спельтоїдності та характер успадкування морфологічних ознак у гібридів спельтоїдних мутантів з м'якою пшеницею досліджено не достатньо. Тому метою роботи було вивчити характер успадкування морфологічних ознак у простих гібридів F_1 і F_2 , отриманих за гібридизації спельтоїдного мутанту з м'якою пшеницею різновидів еритроспермум і лютесценс.

МЕТОДИКА

Матеріалом дослідження були прості гібриди F_1 і F_2 озимої м'якої пшениці, одержані в 2012 і 2013 рр. в результаті схрещувань спельтоїдного мутанту (Смуглянка спельтоїд), індукованого в 2006-2007 рр. дією водного розчину N-нігрозолу-N-метилсечовини у концентрації 0,025% на повітряно сухе насіння сорту Смуглянка, з сортами Смуглянка та Подолянка – різновиди еритроспермум та лютесценс, відповідно.

Смуглянка спельтоїд – високоросла форма до 120 см з довгим нещільним безостим ко-

лосом. Колоскові луски грубі, з широким плечем, червоного забарвлення, важко обмолочуються, однак при обмолоті колосовий стрижень на колоски здебільшого не розпадається.

Сорт Смуглянка має висоту 86-98 см, колос довгий, остистий, середньої щільності, білого з шоколадним відтінком кольору, веретеноподібної форми.

Сорт Подолянка має висоту рослини 95-99 см, колос середньої довжини, безостий, середньої щільності, білого кольору, конусоподібної форми. Ці сорти створені в Інституті фізіології рослин і генетики НАН України.

Гібридні рослини вирощували на полях дослідного господарства ІФРГ НАН України в смт Глеваха Васильківського р-ну Київської обл. Ґрунти дослідного поля світло-сірі й сірі опідзолені супіщані. Система основного й передпосівного обробітку ґрунту загальноприйнята для Лісостепової зони України. Клімат помірно континентальний, м'який, із достатнім зволоженням. Зразки висівали в оптимальні строки згідно із загальноприйнятою для зони лісостепу агротехнікою. Дослідження зазначених сортів і мутантного зразка в розсадниках первинного насінництва показали їх стабільність за основними морфологічними ознаками.

Вивчалися прості гібриди першого та другого поколінь таких гібридних комбінацій: (Смуглянка спельтоїд × Смуглянка), (Смуглянка спельтоїд × Подолянка). Сівбу гібридів F_1 здійснювали однорядковими ділянками довжиною 1,5 м вручну широкорядним способом (міжряддя 30 см) на глибину 3 см. Схема сівби: материнська форма – F_1 – батьківська форма, з використанням батьківських форм як стандартів.

Всі рослини у фазі повної стиглості збирали з коренями. Для структурного аналізу брали по 25 рослин гібридів та батьківських форм, які досліджували за такими морфологічними показниками, як довжина стебла (ДС), загальна куцистість (ЗК), продуктивна куцистість (ПК), довжина головного колоса (ДГК). Аналізували такі елементи продуктивності, як кількість колосків у головному колосі (ККГК), кількість зерен із головного колоса (КЗГК), маса зерна з головного колоса (МЗГК), маса зерна з рослини (МЗР), маса 1000 зернин (МТЗ). У процесі вегетації спостерігали за рослинами, зазначали початок основних фаз розвитку.

Для визначення характеру успадкування ознак довжина стебла та елементів продуктивності рослин в F_1 вираховували ступінь фенотипового домінування (hp) за Гриффінгом

ХАРАКТЕР УСПАДКУВАННЯ МОРФОЛОГІЧНИХ ОЗНАК

(Griffing, 1950). Групування отриманих даних проводилося згідно з класифікацією Бейла та Аткинса (Veil et al., 1965).

Гібриди F_2 висівали популяцією у селекційному розсаднику на ділянках площі 10 м², розріджений посів. Після завершення вегетації у популяціях гібридів F_2 оцінювали рослини з різними комбінаціями фенотипового прояву ознак морфології колоса.

Всього було вивчено в популяціях F_1 по 25 рослин, а в популяціях F_2 – 400-450 рослин. Оцінку достовірності кількісних відмінностей між батьківськими рослинами і гібридами F_1 здійснювали з використанням t -критерію Стьюдента (Доспехов, 1985). Відповідність фактичного співвідношення фенотипових класів теоретичному співвідношенню в F_2 визначали за критерієм χ^2 (Рокицкий, 1974).

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ОБГОВОРЕННЯ

За морфологією колоса, забарвленням колоскових лусок і наявністю остей гібриди F_1 представлені в обох комбінаціях схрещування одним морфотипом: спельтоїдний колос, червоне забарвлення колоскових лусок, відсутність остей, що свідчить про доміантний характер успадкування ознаки спельтоїдності.

При дослідженні мінливості та характеру успадкування низки ознак у рослин гібридів F_1 встановлено, що окремі показники елементів структурного аналізу порівняно з батьківськими формами проявлялися неоднаково (табл. 1). Так, показник ДС гібридів першого покоління суттєво перевищував ДС батьківської форми і був ближчим до показників материнських рослин. В комбінації схрещування (Смуглянка спельтоїд × Подолянка) гібриди F_1 були достовірно вищими від батьківської форми і не відрізнялися за цією ознакою від материнської. В комбінаціях схрещування (Смуглянка спельтоїд × Смуглянка) і (Смуглянка спельтоїд × Подолянка) ознака успадковувалася, відповідно, за типом часткового позитивного домінування ($h_p = 0,73$) і наддомінування ($h_p = 1,13$).

Порівняно з ДС ознака ДГК менш залежна від факторів середовища, що враховують при доборі унікальних генотипів серед гібридів популяцій (Мухордова, 2015). За ДГК гібриди F_1 посідали проміжне положення – перевершували батьківську форму та наближалися до показника материнської. Ступінь фенотипового домінування був у межах 0,20-0,61, що свідчить про часткове позитивне домінування та проміжне успадкування вказаної ознаки.

ЗК та ПК пшениці характеризуються порівняно меншою варіабельністю, ніж інші

ознаки, які відповідають елементам структури врожаю (Эйгес и др., 2007). У гібридів F_1 , порівняно з батьківськими рослинами, показники ЗК і ПК не зазнавали істотних змін і, залежно від комбінації схрещування, виявляли доміантний, частково доміантний, проміжний та рецесивний тип успадкування ($h_p = -1 - +1,25$).

ККГК у гібридів F_1 була на рівні материнської форми. При цьому ККГК у гібридів F_1 (Смуглянка спельтоїд × Подолянка) достовірно перевершувала батьківську форму (сорт Подолянка). Достовірної різниці за цією ознакою між гібридами F_1 і їх спельтоїдною материнською формою у вивчених комбінаціях схрещування не виявлено. Ознака успадковувалася як доміантна з ефектом гетерозису. Ступінь її фенотипового домінування у комбінаціях схрещування (Смуглянка спельтоїд × Смуглянка) та (Смуглянка спельтоїд × Подолянка) становив, відповідно, 13 і 1,33. Про адитивний характер взаємодії генів спельтоїдного мутанту і сортів м'якої пшениці, які детермінують ознаку ККГК, зазначають у своїх дослідженнях й інші автори (Симонов и др., 2016).

У досліджуваних гібридів F_1 КЗГК перевищувала такий показник материнської форми, що є достовірним за комбінації схрещування (Смуглянка спельтоїд × Смуглянка), та поступалася батьківській формі з достовірною різницею, виявленою за схрещування (Смуглянка спельтоїд × Подолянка). Для ознаки характерне проміжне успадкування ($h_p = 0,11$) та часткове від'ємне домінування ($h_p = -0,58$). За МЗГК гібриди F_1 суттєво не відрізнялися від жодної з батьківських форм. Показник прояву ознаки у комбінації схрещування (Смуглянка спельтоїд × Смуглянка) складав 2,3 г, що відповідало середньому значенню МЗГК обох батьків. За схрещування (Смуглянка спельтоїд × Подолянка) показник МЗГК у гібридів відповідав рівню батьківської форми і становив 2,2 г. Ступінь фенотипового домінування змінювався від 0,2 до 1, що вказує на проміжне успадкування ознаки та часткове позитивне домінування.

МЗР у гібридів F_1 складала 8,9 г за схрещування (Смуглянка спельтоїд × Смуглянка) та 9,6 г – (Смуглянка спельтоїд × Подолянка), що на 0,7 і 1,4 г, відповідно, перевищувало показник досліджуваної ознаки у материнської спельтоїдної форми та на 0,3 г поступалося батьківським формам. З урахуванням показників ступеня фенотипового домінування ($h_p = 0,40$ і 0,65), встановлено, що ознака маса зерна з рослини виявляла проміжне успадкування та часткове позитивне домінування.

Таблиця 1. Структурний аналіз гібридів F₁ та ступінь домінування елементів продуктивності в комбінаціях схрещування Смуглянка спельтоїд × Смуглянка та Смуглянка спельтоїд × Подолянка (2012 р.)

Біометричні показники	Батьківська форма та комбінації схрещування				
	Смуглянка спельтоїд	Смуглянка	Подолянка	Смуглянка спельтоїд ×	
				Смуглянка	Подолянка
ДС, см	118,4±1,7	86,8±0,5	99,8±0,7	**114,1±1,3*	119,6±1,6*
ДГК, см	13,5±0,6	9,9±0,4	9,4±0,2	0,73 12,8±0,4*	1,13 **11,9±0,3*
ЗК, шт.	6,0±0,4	5,6±0,3	6,3±0,4	0,61 5,6±0,3	0,2 6,0±0,4
ПК, шт.	4,4±0,3	4,8±0,2	5,2±0,3	-1,00 4,7±0,2	1,00 **5,3±0,3
ККГК, шт.	19,2±0,4	19,1±0,3	16,8±0,3	0,5 19,8±0,3	1,25 19,6±0,4*
КЗГК, шт.	38,6±1,2	47,6±1,6	46,7±1,6	13,00 **43,6±1,5	1,33 40,4±1,6*
МЗГК, г	2,0±0,2	2,5±0,1	2,2±0,2	0,11 2,3±0,2	-0,58 2,2±0,2
МЗР, г	8,2±0,6	9,2±0,6	9,9±0,7	0,2 8,9±0,6	1,00 9,6±0,5
МТЗ, г	49,4±1,6	48,7±1,8	46,9±2,0	0,40 49,1±1,3	0,65 47,6±1,8
				0,17	-0,44

Примітки: в чисельнику – абсолютні значення, в знаменнику – ступінь фенотипового домінування (hp);* різниця з батьківською формою статистично достовірна за $p \leq 0,05$; **різниця з материнською формою статистично достовірна за $p \leq 0,05$.

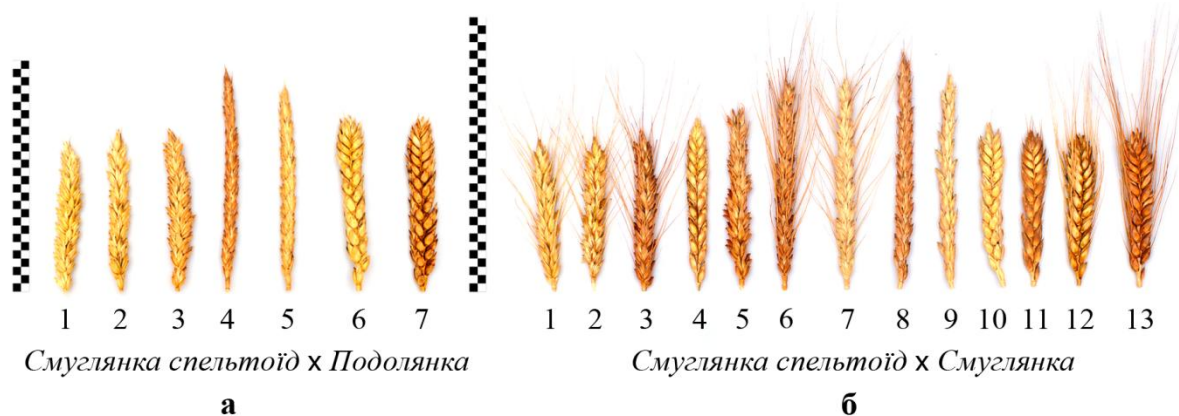
Урахування концепції генетичних детермінант ознаки МТЗ і характеру її успадкування при схрещуванні спельтоїдних форм з м'якою пшеницею є важливим при створенні нових сортів (Мухордова, 2015). У гібридів першого покоління за МТЗ достовірної різниці порівняно із задіяними у схрещуваннях формами не виявлено. Ступінь фенотипового домінування комбінацій схрещування (Смуглянка спельтоїд × Смуглянка) і (Смуглянка спельтоїд × Подолянка) становив відповідно -0,44 та 0,17, що характерно для проміжного типу успадкування. У роботах інших дослідників, які вивчали характер успадкування МТЗ, як одного з головних показників при відборі цінних гібридних форм пшениці, встановлено, що ознака переважно успадковується за типом наддомінування і меншою мірою за частковим або неповним домінуванням батьківської форми з більшим чи меншим ступенем вираженості ознаки та депресією (Валежанин и др., 2016).

Таким чином, аналіз морфологічних ознак колоса та елементів структурного аналізу батьківських форм та простих гібридів F₁ показав, що спельтоїдна форма колоса, червоне забарвлення колоскових лусок і безостість були

домінантними, а такі кількісні параметри як ДС, ДГК і ККГК виявились близькими до показників спельтоїдного мутанту.

У результаті аналізу розщеплення рослин гібридної популяції F₂ за морфологією колоса, наявністю остистості та забарвленням колоскових лусок їх розділено на фенотипові класи, яких налічується 12 та 6 за комбінацій схрещування (Смуглянка спельтоїд × Смуглянка) і (Смуглянка спельтоїд × Подолянка), відповідно (рисунок). Фактичне розщеплення за формою колоса для кожної популяції F₂ наведено в табл. 2. Серед 402 рослин, вивчених у другому поколінні в результаті схрещування (Смуглянка спельтоїд × Смуглянка), виявлено 320 рослин із спельтоїдним колосом, 61 – колосом різновиду еритроспермум (в подальшому – нормальний колос) і 21 – скверхедним, а за комбінації схрещування (Смуглянка спельтоїд × Подолянка) із 450 вивчених рослин 344 мають спельтоїдний колос, 72 – колос різновиду лютесценс (в подальшому – нормальний колос) і 34 – скверхедний. Гібридологічний аналіз показав, що фактично одержані результати є наслідком ди-гібридного розщеплення, яке достовірно відповідає теоретичному співвідношенню 12 : 3 : 1 ($\chi^2 = 4,56$ та 3,16, відповідно).

ХАРАКТЕР УСПАДКУВАННЯ МОРФОЛОГІЧНИХ ОЗНАК



Морфологічні ознаки колоса у гібридів F₂: **а)** 1, 2 – нормальний білий; 3 – нормальний червоний; 4 – спельтоїдний червоний; 5 – спельтоїдний білий; 6 – скверхедний білий; 7 – скверхедний червоний; **б)** 1, 2 – нормальний остистий білий; 3 – нормальний остистий червоний; 4 – нормальний безостий білий; 5 – нормальний безостий червоний; 6 – спельтоїдний остистий червоний; 7 – спельтоїдний остистий білий; 8 – спельтоїдний безостий червоний; 9 – спельтоїдний безостий білий; 10 – скверхедний безостий білий; 11 – скверхедний безостий червоний; 12 – скверхедний остистий білий; 13 – скверхедний остистий червоний.

Таблиця 2. Розщеплення гібридів F₂ за формою колоса в комбінаціях схрещування Смуглянка спельтоїд × Смуглянка та Смуглянка спельтоїд × Подолянка

Розщеплення	Фенотип колоса				
	спельтоїдний	нормальний	скверхедний	співвідношення	χ^2
Смуглянка спельтоїд × Смуглянка					
Фактичне	320	61	21	12 : 3 : 1	4,56
Очікуване	301,5	75,4	25,1		
Смуглянка спельтоїд × Подолянка					
Фактичне	344	72	34	12 : 3 : 1	3,19
Очікуване	337,5	84,4	28,1		

Примітка: $\chi^2_{\text{теор.}} = 5,99$.

Таким чином, в F₂ спостерігалася кількісна перевага рослин із спельтоїдним колосом над рослинами із скверхедним і нормальним їх типами. Особливістю розщеплення гібридів є поява у рослин популяції ознаки скверхедний колос, якої не було серед батьківських форм. Нормальна форма колоса вихідних сортів Смуглянка і Подолянка щодо спельтоїдної виявилась рецесивною, але в той же час виявляла домінантність щодо скверхедної форми. Можливо, тут має місце явище епістазу в такій послідовності: спельтоїд > еритроспермум/лютесценс > скверхеда. У дослідженнях інших авторів (Бурденюк-Тарасевич, 2013; Симонов и др., 2016) також виявлено, що спельтоїди за індивідуальних відборів, а також в різних поколіннях при схрещуванні вищеплюють скверхеда, а скверхеда, навпаки – спельтоїди. Дослідження показали, що мутанти із спельтої-

дними ознаками колоса і скверхеда генетично пов'язані між собою.

Результати низки інших досліджень з визначення успадкування ознаки спельтоїдності також вказують на її домінантний характер (Моргун, Логвиненко, 1995; Бурденюк-Тарасевич, 2013; Січкара та ін., 2016). Водночас на підставі результатів прямих і зворотних схрещувань спельтоїдного мутанта, одержаного від мутанта БЦ 47 скверхед в M₄, з сортом Миронівська 61, Бурденюк-Тарасевич (2001) зазначає, що характер успадкування не відповідає загальновідомим співвідношенням і залежно від партнера в схрещуванні ознака спельтоїдності виступає то як рецесивна, то як домінантна.

Незважаючи на різноманітну природу спельтоїдних мутантів, їх виникнення завжди пов'язане із зміною хромосоми 5A. За даними

Таблиця 3. Розщеплення гібридів F₂ за остистістю колоса в комбінації схрещування Смуглянка спельтоїд × Смуглянка

Розщеплення	Фенотип колоса			
	безостий	остистий	співвідношення	χ^2
Смуглянка спельтоїд × Смуглянка				
Фактичне	313	89	3 : 1	1,75
Очікуване	301,5	100,5		

Примітка: $\chi^2_{\text{теор.}} = 3,84$.

Таблиця 4. Розщеплення гібридів F₂ за остистістю колоса в комбінації схрещування Смуглянка спельтоїд × Смуглянка з урахуванням форми колоса

Розщеплення	Фенотип колоса								
	спельтоїд- ний безостий	спельтоїд- ний остис- тий	χ^2 3:1	скверхед- ний безос- тий	скверхед- ний остис- тий	χ^2 3:1	нормаль- ний безос- тий	нормаль- ний остис- тий	χ^2 3:1
Смуглянка спельтоїд × Смуглянка									
Фактичне	294	26	48,6	9	12	11,57	10	51	111,74
Очікуване	240	80		15,75	5,25		45,75	15,25	

Примітка: $\chi^2_{\text{теор.}} = 3,84$.

багатьох досліджень основну роль у формуванні спельтоїдні форми колоса відіграє ген *Q*, розміщений у її довгому плечі (Симонов и др., 2016). Він віднесений до родини транскрипційних факторів *APETALA-2*, що контролюють розвиток квітки у рослин (De Fariis et al., 2003). Зміна всього в одній парі нуклеотидів в алелях гена *Q* (Гончаров и др., 2014; Simons et al., 2006) мала велике значення в процесі доместикації пшениці. Замість довгого, ламкого, що важко обмолочується колоса (домінантний алель), з'явився колос із пружним стрижнем і колосками, які легко розлушуються (рецесивний алель). Крім того, цей ген впливає на висоту рослини і час колосіння (De Fariis et al., 2003). Низкою дослідників показана експресія даного гена не лише в тканинах органів квітки, а й у листках, стеблах і коренях (Gil-Humanes et al., 2009; Simons et al., 2006). В гомологічних хромосомах 5B і 5D пшениці знайдені аналогічні послідовності (Simons et al., 2006), але їх дія на фенотип до кінця не з'ясована. Вважають, що гени *q-5D* і *q-5B* беруть участь у пригніченні ознаки спельтоїдності (Гончаров и др., 2014). Не виключена у цьому також роль регуляторних генів, що контролюють експресію десятків і більше інших генів і лише поодинокі мутація в їх послідовності може призвести до значних змін фенотипу (Гончаров и др., 2014).

Ознака скверхедності може мати різну генетичну природу. Причиною її виникнення можуть бути полісомія, аберації або генні мутації. Останні можуть нести моногенний рецесивний характер, моногенний доміантний та доміантний з проявом рецесивного епістазу (Моргун, Логвиненко, 1995). Поява рослин з булавоподібним колосом серед гібридних рослин можлива за дії поряд з геном *C* інших генів, що зумовлюють булавоподібність. Це рецесивні гени, які виявлялися в присутності гена *Q*. Щільність колоса регулюється також генами подовжувачами *L₁*, *L₂*. За наявності рецесивних алелів усіх цих генів (генотип *CCl₁l₁l₂l₂*) у гексаплоїдних пшениць розвивається відносно короткий, щільний булавоподібний колос типу «*squarhead*» (Юрченко, 2016). У отриманих незалежно кількох мутантів м'якої пшениці в хромосомі 5A виявлено також доміантні мутації з аналогічним гену *C* фенотиповим проявом – короткий щільний колос (Kosuge et al., 2012). За відсутності генів подовжувачів колосу, пшениці звичайного типу утворюють короткий і щільний колос і стають квадратноголовіми, або булавоподібними. Спираючись на дані інших дослідників, В.В. Моргун і В.Ф. Логвиненко зазначають, що скверхедність контролюється одним напівдомінантним геном, тісно пов'язаним з фактором *Q*, який проявляє

ХАРАКТЕР УСПАДКУВАННЯ МОРФОЛОГІЧНИХ ОЗНАК

Таблиця 5. Розщеплення гібридів F₂ за забарвленням колоса в комбінаціях схрещування Смуглянка спельтоїд × Смуглянка та Смуглянка спельтоїд × Подолянка

Розщеплення	Фенотип колоса			
	червоний	білий	співвідношення	χ^2
Смуглянка спельтоїд × Смуглянка				
Фактичне	318	84	3 : 1	3,61
Очікуване	301,5	100,5		
Смуглянка спельтоїд × Подолянка				
Фактичне	350	100	3 : 1	1,85
Очікуване	337,5	112,5		

Примітка: $\chi^2_{\text{теор.}} = 3,84$.

свою дію за відсутності генів подовжувачів колоса *L* (Моргун, Логвиненко, 1995).

Популяція гібридів F₂ (Смуглянка спельтоїд × Смуглянка) досліджена на наявність та відсутність остей у рослин. Остистість у м'яких пшениць є рецесивною ознакою. Ця ознака зникає у гібридів F₁ та вищеплюється в другому поколінні, незалежно від ознак морфології колоса та забарвлення колоскових лусок. Розщеплення на безості й остисті рослини склало 313 : 89 ($\chi^2 = 1,75$), що достовірно відповідає моногенному розщепленню 3 : 1 (табл. 3). Багаторічними дослідженнями, проведеними на різних сортах, показано, що на прояв ознаки остистості можуть впливати гени майже всіх хромосом пшениці. Крім того, впливають гени модифікатори, генотипове середовище та регуляторні гени (Моргун, Логвиненко, 1995). Однак, у більшості вивчених зразків м'якої пшениці безостість контролюється одним домінантним геном *B₁* хромосоми 5AL (Tsunewaki et al., 1961; Доукина, 2012). Відсутність ознаки остистості у гібридів F₁, яка успадкована від спельтоїдного мутанта, та вищеплення остистих форм серед гібридів F₂ доводить домінування безостості над остистістю.

Домінантний ген *B₁* міститься в теломерному районі довгого плеча хромосоми 5A (Симонов и др., 2016), де локалізовано також і ген *Q*, що визначає форму колоса. Тому можна припустити, що гени, які визначають форму колоса та безостість досліджуваного в роботі спельтоїдного мутанта, зчеплені між собою. З метою доведення такого припущення додатково проаналізовано розщеплення за остистістю/безостістю всередині фенотипових класів спельтоїдних, скверхедних і з нормальною формою колоса рослин F₂, одержаних в результаті схрещування (Смуглянка спельтоїд × Смуглянка) (табл. 4). У популяції серед спельтоїдних

рослин зустрічалися остисті рослини, хоча їх не вистачало для достовірного співвідношення 3 : 1. Серед скверхедних рослин і рослин з нормальним колосом остистих форм, навпаки, було більше, ніж безостих. У результаті рекомбінації між хромосомами 5A мутанта Смуглянка спельтоїд та сорту Смуглянка в районі можливої локалізації генів *B₁* і *Q* з'явилися форми з перекomboнованими ознаками, частка яких менша від очікуваної за умов їх незалежного комбiнування. Таким чином, в межах окремо взятих фенотипових класів не спостерігалось незалежного успадкування ознак форми колоса і наявності остистості. Відповідно гени, які визначають ці ознаки, входять до однієї групи зчеплення, що і спричиняє обмеження їх вільного комбiнування.

При проведенні генетичного аналізу розщеплення гібридів, одержаних від схрещування рослин з червоним і білим колосом, низкою вчених було встановлено моногенний контроль даної ознаки (Філіпченко, 1979). Разом з тим, Нільсон-Еле (Nilsson-Ehle, 1909) поряд з розщепленням 3 : 1 виявив за схрещування деяких червоноколосих сортів з білоколосими розщеплення 15 : 1 з різними градаціями червоного забарвлення. На сьогодні ідентифіковано три гени, які визначають червоне забарвлення колоса: *Rg1* локалізований в хромосомі 1BS (Khlestkina et al., 2009a), *Rg2* – в хромосомі 1DS (Khlestkina et al., 2009b), *Rg3* – в хромосомі 1AS (Khlestkina et al., 2006).

При аналізі характеру успадкування ознаки забарвлення колоскових лусок було встановлено, що червоне забарвлення колоса в гібридів F₂ за різних комбінацій схрещування зберігало сталу тенденцію незмінного домінування над його білим забарвленням (табл. 5). За комбінації схрещування (Смуглянка спельтоїд × Смуглянка) розщеплення за ознакою забарв-

лення колоса складало 318 червоноколосих і 84 білоколосих форми, що достовірно відповідало співвідношенню 3 : 1 ($\chi^2 = 3,61$) моногенного успадкування. Таке ж співвідношення виявлено при розщепленні ознаки в популяції гібридів F_2 за комбінації схрещування (Смуглянка спельтоїд х Подолянка): 350 з червоним колосом і 100 з білим колосом ($\chi^2 = 1,85$). Отже, незалежно від генотипів сортів м'якої пшениці, включених у комбінації схрещування з спельтоїдним мутантом, ознака червоне забарвлення колоскових лусок проявляла домінантний моногенний характер успадкування.

Таким чином, в результаті дослідження особливостей успадкування морфологічних ознак колоса у гібридів F_1 і F_2 , одержаних за умов схрещування спельтоїдного хемомутанту з пшеницею м'якою озимою, встановлено, що ознаки спельтоїдність, червоне забарвлення колоскових лусок і безостість виявляли домінантний характер. Кількісні параметри елементів продуктивності у гібридів F_1 , такі як довжина стебла, довжина колоса, кількість колосків з головного колоса, перевершували показники батьківських середніх значень та були близькі до показників спельтоїдного мутанта. Високі показники ступеня фенотипового домінування вказують на успадкування цих ознак за проміжним, частково домінантним та наддомінантним типами.

У гібридів F_2 спостерігалось дигібридне розщеплення на форми з спельтоїдним, скверхедним та різновидностей лютеценс/еритроспермум колосом, з кількісною перевагою спельтоїдних рослин, що свідчить про контролювання ознаки форма колоса двома неалельними генами. Форма колоса вихідних сортів щодо спельтоїдної виявилась рецесивною, але водночас виявляла домінантність щодо скверхедної форми, що може бути наслідком ефекту епістазу. Відсутність незалежного успадкування форми колоса і остистості в межах окремо взятих фенотипових класів свідчить про зчеплення генів, що детермінують вказані ознаки та локалізацію їх в одній хромосомі. Незалежно від генотипів сортів м'якої пшениці, включених у комбінації схрещування з спельтоїдним мутантом, ознака червоне забарвлення колоскових лусок виявляла домінантний моногенний характер успадкування.

ЛІТЕРАТУРА

Бурденюк-Тарасевич Л.А. Методи селекції сортів озимої м'якої пшениці з підвищеною адаптивністю до умов Лісостепу і Полісся України: Автореф. дис. ... докт. біол. наук. – К., 2001. – 38 с.

Бурденюк-Тарасевич Л.А. Характер успадкування ознак *T. spelta* L. чорнобильськими мутантами пшениці м'якої озимої // Фактори експериментальної еволюції організмів. – 2013. – Т. 13. – С. 135-139.

Валежанин В.С., Коробейников Н.И. Изменчивость и характер наследования массы 1000 зерен у сортов и гибридов мягкой яровой пшеницы в диалельных скрещиваниях // Вестн. Алтай. гос. аграрн. ун-та. – 2016. – № 7. – С. 5-9.

Гончаров Н.П., Сорочаева И.Д. Доместикация пшеницы // Природа. – 2014. – № 2. – С. 45-53.

Докукіна К.І. Успадкування ознак колоса у гібридів між амфідиплоїдом *Triticum durum* Desf. – *Aegilops tauschii* coss. та сортом ярої м'якої пшениці Харківська 26 // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2012. – Вип. 3 (27). – С. 98-103.

Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследования) – М.: Колос, 1985. – 351 с.

Моргун В.В. Спонтанна та індукована мутаційна мінливість та її використання в селекції рослин // Генетика і селекція в Україні на межі тисячоліть. – К., 2001. – Т. 2. – С. 144-174.

Моргун В.В. Хлібний достаток і продовольча безпека // Світ. – 2014. – № 36. – С. 2-3.

Моргун В.В., Катеринчук А.М., Чугункова Т.В. Использование новых стереоизомеров нитороалкилмочевины в селекции озимой пшеницы // Изв. Саратов. научн. центра Российской АН. – 2013. – Т. 15, № 3. – С. 1666-1669.

Моргун В.В., Логвиненко В.Ф. Мутационная селекция пшеницы. – Киев: Наук. думка, 1995. – 624 с.

Моргун В.В., Оксьом В.П. Створення генетично-поліпшених ліній пшениці озимої за допомогою індукування мікромутацій // Наук. доповіді НУБіП України. – 2011. – Т. 24, № 2. – С. 95-104.

Моргун В.В., Якимчук Р.А. Генетичні наслідки аварії на Чорнобильській АЕС. – К.: Логос, 2010. – 396 с.

Мухордова М.Е. Наследуемость хозяйственно-ценных признаков гибридов озимой мягкой пшеницы // Вестн. Алтай. гос. аграрн. ун-та. – 2015. – № 7. – С. 20-24.

Рибалка О.І. Геноміка, транскриптоміка, протеоміка і біоінформатика на службі сучасної селекції пшениці // Зб. наук. праць Сел.-ген. ін-ту. – 2013. – Т. 61, № 21. – С. 18-38.

Рокицкий П.Ф. Введение в статистическую генетику. – Минск: Вышэйш. шк, 1974. – 448 с.

Симонов А.В., Пшеничникова Т.А., Лапочкина И.Ф., Ватанабе Н. Взаимодействие генов, определяющих форму колоса мягкой пшеницы и расположенных в хромосоме 5AL // Вавилов. журн. генетики и селекции. – 2016. – Т. 20, № 1. – С. 57-64.

ХАРАКТЕР УСПАДКУВАННЯ МОРФОЛОГІЧНИХ ОЗНАК

- Січкач С.М., Моргунов В.В., Дубровна О.В. Характер успадкування морфологічних ознак колоса у гібридів *Triticum spelta* × *Triticum aestivum* // Фактори експериментальної еволюції організмів. – 2016. – Т. 18. – С. 149-153.
- Филипенко Ю.А. Генетика мягких пшениц. – М.: Наука. – 1979. – 311 с.
- Чеботарь Г.А., Чеботарь С.В., Моцный И.И., Лобанова Е.И., Сиволап Ю.М. Молекулярно-генетический анализ линейных аналогов мягкой пшеницы, различающихся по высоте растений // Вісн. Одеськ. нац. ун-ту. Сер. Біологія. – 2009. – Т. 14, Вип. 8. – С. 61-71.
- Эйгес Н.С., Бекузарова С.А., Манукян И.Р., Вайсфельд Л.И., Волченко Г.А., Абиев В.Б. Улучшение ценных мутантов и сортов озимой пшеницы, созданных методом химического мутагенеза, по селекционно-важным признакам // Вісн. Укр. тов-ва генетиків і селекціонерів. – 2007. – Т. 5, № 1-2. – С. 126-132.
- Эйгес Н.С., Кузнецова Н.Л., Волченко Г.А., Артамонов В.Д., Вайсфельд Л.И., Долгова С.П., Кахриманова Н.Н., Волченко С.Г. Множественные мутации на озимой пшенице, определяющие хозяйственно ценные признаки // Вісн. Укр. тов-ва генетиків і селекціонерів. – 2009. – Т. 7, № 2. – С. 269-275.
- Юрченко Т.В. Мінливість господарсько цінних ознак у гібридних поколіннях пшениці м'якої озимої за дії мутагенів: Автореф. дис. ... канд. с.-г. наук. – К., 2016. – 24 с.
- Якимчук Р.А. Мутаційна мінливість озимої пшениці за умов впливу радіаційних забруднень уранодобувної промисловості // Физиология растений и генетика. – 2014. – Т. 46, № 4. – С. 310-318.
- Якимчук Р.А. Мутаційна мінливість *Triticum aestivum* L. за умов забруднення ґрунту пестицидами й токсичними відходами // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2016. – Вип. 3 (39). – С. 72-80.
- Beil G.M., Atkins R.E. Inheritance of quantitative characters in grain sorghum // Iowa State J. Sci. – 1965. – V. 39, № 3. – P. 345-348.
- de Faris J., Fellers J.P., Brooks S.A., Gill B.S. Bacterial artificial chromosome contig spanning the major domestication locus *Q* in wheat and identification of a candidate gene // Genetics. – 2003. – V. 164. – P. 311-321.
- Gil-Humanes J., Pistón F., Martín A., Barro F. Comparative genomic analysis and expression of the APETALA2-like genes from barley, wheat, and barley-wheat amphiploids // BMC Plant Biology. – 2009. – V. 9:66.
- Griffing B. Analysis of quantitative gene-action by constant parent regression and related techniques // Genetics. – 1950. – V. 35. – P. 303-321.
- Khlestkina E.K., Pshenichnikova T.A., Röder M.S., Salina E.A., Arbusova V.S., Börner A. Comparative mapping of genes for glume colouration and pubescence in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) // Theor. Appl. Genet. – 2006. – V. 113. – P. 801-807.
- Khlestkina E.K., Pshenichnikova T.A., Röder M.S., Börner A. Clustering anthocyanin pigmentation genes in wheat group 7 chromosomes // Cereal Res. Commun. – 2009a. – V. 37. – P. 391-398.
- Khlestkina E. K., Röder M.S., Börner A. Identification of glume coloration genes in synthetic hexaploid and common wheats // Wheat Inf. Serv. (e WIS) – 2009b – V. 108. – P. 1-3.
- Kosuge K., Watanabe N., Melnik V.M., Laikova L.I., Goncharov N.P. New sources of compact spike morphology determined by the genes on chromosome 5A in hexaploid wheat // Genet. Resour. Crop Evol. – 2012. – V. 59. – P. 1115-1124.
- McIntosh R.A., Yamazaki Y., Dubovsky J., Rogers J., Morris C., Appels R., Xia X.C. Catalogue of gene symbols for wheat // 12th International Wheat Genetics Symposium (8-13 September 2013). – Yokohama: Japan, 2013. – 31 p.
- Morgunov A.I., Adbullayev K., Abugalieva A.I., Baytassov A., Bekenova L.V., Bekes F., Belan I., Cakmak I., Chudinov V., Ganeev V., Gergely S., Gomez H.F., Koyshibayev M.K., Rsaliev S., Sereda G.A., Shpigun S., Tomoskozi S., Trethowan R., Tsygankov V., Zelenskiy Y.I., Zykina V.A. Breeding strategies to improve grain yield and quality of shortseason spring wheat FOR STEPPE OF Kazakhstan and Siberia // 11th Int. Wheat Genetics Symposium (24-29 August 2008). Brisbane, 2008: <http://www.sup.usyd.edu.au>.
- Nilsson-Ehle H. Kreuzungsversuchungen an Hafer und Weizen // Lands. Univ. Aersskrift N.F. Afd. – 1909. – V. 2, № 2. – 122 p.
- Simons K.J., Fellers J.P., Trick H.N., Zhang Z., Tai Y.S., Gill B.S., Faris J.D. Molecular characterization of the major wheat domestication gene *Q* // Genetics. – 2006. – V. 172. – P. 547-555.
- Tsunewaki K., Jenkins B.C. Monosomic and conventional gene analysis in common wheat. II. Growth habit and awnedless // Japan. J. Genet. – 1961. – V. 46, № 11-12 – P. 428-443.
- Tyagi B.S. Grain yield improvement through increased assimilates and efficient partitioning of photosynthesis in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) // 11th International Wheat Genetics Symposium (24-29 August 2008). Brisbane, 2008: <http://www.sup.usyd.edu.au>.

Надійшла до редакції
24.09.2017 р.

NATURE OF INHERITANCE OF MORPHOLOGICAL FEATURES AND PRODUCTIVITY ELEMENTS OF HYBRIDS SPELTOID HEMOMUTANT × SOFT WINTER WHEAT

R. A. Yakymchuk

*Pavlo Tychyna Uman State Pedagogical University
(Uman, Cherkasy region, Ukraine)
E-mail: peoplenature16@gmail.com*

The inheritance nature of ear morphological features and productivity elements of hybrids F₁ and F₂, resulted from crossing of speltoid hemomutant with soft winter wheat, was studied. Signs of speltoidity, red color of glumes and awnlessness were dominant. Such quantitative parameters of productivity elements of hybrids F₁ as stalk and ear length, number of ears per main spike were close to the indicators of speltoid mutant and showed intermediate, partially dominant and super dominant types of inheritance. Dihybrid cleavage into the forms with speltoid, square headed and variations of lutescens/erythrospermum, with a higher number of speltoid plants, which confirms that an ear form is controlled by two non-allele genes, was seen in hybrids F₂. The lack of independent inheritance of an ear form and the availability of awnness within individual phenotype classes prove the linkage of genes controlling these features. Red coloration of glumes showed a dominant monogenic nature of inheritance.

Key words: *Triticum aestivum, speltoid mutant, ear form, phenotypic dominance, genetic analysis*

ХАРАКТЕР НАСЛЕДОВАНИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ И ЭЛЕМЕНТОВ ПРОДУКТИВНОСТИ У ГИБРИДОВ СПЕЛЬТОИДНЫЙ ХЕМОМУТАНТ × ПШЕНИЦА МЯГКАЯ ОЗИМАЯ

Р. А. Якимчук

*Уманский государственный педагогический университет им. Павла Тычины
(Умань, Черкасская обл., Украина)
E-mail: peoplenature16@gmail.com*

Исследован характер наследования морфологических признаков колоса и элементов продуктивности гибридов F₁ и F₂, полученных при скрещивании спельтоидного хемомутанта с пшеницей мягкой озимой. Признаки спельтоидность, красная окраска колосковой чешуи и безостость были доминантными. Такие количественные параметры элементов продуктивности гибридов F₁, как длина стебля и колоса, количество колосков в главном колосе были близки к показателям спельтоидного мутанта и проявляли промежуточный, частично доминантный и сверхдоминантный тип наследования. У гибридов F₂ наблюдалось дигибридное расщепление на формы со спельтоидным, скверхедным и разновидностей лютесценс/эритроспермум колосом с количественным преимуществом спельтоидных растений, что свидетельствует о контроле признака форма колоса двумя неаллельными генами. Отсутствие независимого наследования формы колоса и остистости в пределах отдельно взятых фенотипических классов свидетельствует о сцеплении контролирующих эти признаки генов. Признак красная окраска колосковых чешуй проявлял доминантный моногенный характер наследования.

Ключевые слова: *Triticum aestivum, спельтоидный мутант, форма колоса, фенотипическое доминирование, генетический анализ*