

## ГЕНЕТИКА, СЕЛЕКЦІЯ І БІОТЕХНОЛОГІЯ

УДК 633.11:575.127

### ФОРМООБРАЗОВАТЕЛЬНЫЙ ПРОЦЕСС У ГИБРИДОВ *TRITICUM*×*KIHARAE* DOROF. ET E. MIGUSCH. С *T. AESTIVUM* L.

© 2010 г. Е. В. Твердохлеб, Р. Л. Богуславский

Институт растениеводства им. В.Я. Юрьева  
Национальной академии аграрных наук Украины  
(Харьков, Украина)

Исследованы закономерности формообразовательного процесса при гибридизации *Triticum*×*kiharae* с мягкой пшеницей (*Triticum aestivum* L.). Реципрокные комбинации не различаются между собой по характеру наследования признаков в F<sub>1</sub>. В поколениях гибридов *T.*×*kiharae* наблюдается высокая частота наследования признака спельтоидности, обусловленного субгеномом *D* (от *Aegilops tauschii*), и низкая частота признаков опушения колоса и остистости, контролируемых субгеномами *AG* (от *T. timopheevii*). Наибольшее количество трансгрессивных растений по признакам колоса дала простая комбинация Харьковская 26×*T.*×*kiharae*. Наибольшая частота растений с превышением лучшего родителя, из которых отобраны трансгрессивные формы, получена в F<sub>2</sub> беккрасса: (Харьковская 26×*T.*×*kiharae*)×Харьковская 26. Высоким верхним пределом положительных трансгрессий по озерненности колоса характеризуются комбинации с направленным опылением.

**Ключевые слова:** *Triticum*×*kiharae*, *Triticum aestivum* L., гибридизация, признаки, наследование, формообразование, трансгрессии

*Triticum*×*kiharae* Dorof. et E. Migusch. (геномная формула A<sup>b</sup>A<sup>b</sup>GGDD, 2n=42) – это искусственный амфидиплоид, созданный в 60-х годах 20 ст. в Киотском университете (Япония) путём скрещивания *T. timopheevii* Zhuk. (A<sup>b</sup>A<sup>b</sup>GG, 2n=28) и *Aegilops tauschii* Coss. (DD, 2n=14) с последующим удвоением набора хромосом. В таксономическом отношении он возведен в ранг вида, входящего в подрод *Voceoticum* и являющегося гомологом *T. spelta* L. подрода *Triticum* (Дорофеев и др., 1979).

Данная форма объединяет в себе комплекс признаков обоих родительских видов, как положительных – устойчивость против большинства заболеваний и вредителей, высокое содержание белка и клейковины в зерне, наличие в муке веществ с антимикробными свой-

вами – дефензинов (Пухальский, 2007), так и отрицательных – низкая продуктивность, трудный вымолот зерновок, очень прочная клейковина (Дорофеев и др., 1979).

*T.*×*kiharae* представляет интерес с точки зрения генетики также тем, что его комплекс спельтоидности определяется фактором, локализованным в субгеноме *D*, в отличие от «классической» – европейской спельты, у которой этот комплекс контролируется Q-фактором хромосомы 5A.

Использование *T.*×*kiharae* для генетического улучшения выращиваемых в производстве видов пшеницы, в частности мягкой, усложняется тем, что, как у представителей разных подродов рода *Triticum*, хромосомы их геномов гомеологичны, степень их гомологии невысока. Следствием этого является несбалансированность наборов хромосом гамет гибридов F<sub>1</sub> и ряда последующих поколений, а значит низкая их фертильность. Это приводит к элиминации части генотипов в поколениях расщепления, что сужает диапазон наследственного разнообра-

Адрес для корреспонденции: Твердохлеб Елена Владимировна, Национальный центр генетических ресурсов растений Украины, Институт растениеводства им. В.Я. Юрьева НААН Украины, пр. Московский 142, Харьков, 61060, Украина;  
e-mail: etverd@meta.ua

разия и возможность отбора практически ценных форм с необходимыми комбинациями генов. Такие скрещивания Г.Д. Карпеченко (1937) определяет как «инконгруэнтные». Для них невозможно использовать менделевский генетический анализ.

В отечественной литературе отдалённые скрещивания с участием амфидиплоида *T. ×kiharae* освещены мало (Селекция ..., 2007). Отмечается низкая завязываемость гибридных зерновок, доминирование в первом поколении признаков, присущих *T. ×kiharae*, и высокая интенсивность формообразовательного процесса в 3-4-м гибридных поколениях. Однако сам этот процесс не описан.

Целью нашего исследования было установить наследование признаков и вероятность появления форм с ценными хозяйственно-биологическими признаками при гибридизации *T. ×kiharae* с мягкой пшеницей.

## МЕТОДИКА

Использованный в скрещиваниях образец *T. ×kiharae* (UA0500014) коллекции Национального банка генетических ресурсов растений Украины был любезно предоставлен отделом пшениц Всесоюзного научно-исследовательского института растениеводства им. Н.И. Вавилова, Россия. Сорта мягкой пшеницы Харьковская 26 (UA0101499) и Героиня (UA0105703) получены от оригинатора – лаборатории селекции яровой пшеницы Института растениеводства им. В.Я. Юрьева НААНУ, Украина. Появление трансгрессивных форм анализировали также на потомстве обнаруженного нами естественного гибрида *T. ×kiharae* × *T. aestivum*.

Изучение проводили в комбинациях скрещиваний: простых (парных) реципрокных, ступенчатых и беккроссах. В простых скрещиваниях прямыми называем комбинации, где в качестве материнской формы используем амфидиплоид *T. ×kiharae*.

Одной из поставленных задач было выявить сравнительную частоту интрогрессии генов, контролируемых маркерные признаки, от *T. ×kiharae* в генотип мягкой пшеницы в зависимости от комбинации скрещивания. В качестве маркерных признаков были выбраны свойственные этому амфидиплоиду опушение колосковых чешуй; остистость; удлиненные более 0,5 см интернодии колосового стержня – признак условно обозначен нами как «спельто-

идность». Размер интернодий рассчитывали по формуле:

$$И = D_c / У, \text{ где:}$$

И – размер интернодиев, см;  $D_c$  – длина колосового стержня, см;

У – количество узлов, шт.

В поколениях расщепления определяли частоту растений – носителей каждого из этих признаков в отдельности и в сочетании.

Учитывали также количественные признаки – высоту растений, продуктивную кустистость, длину колоса и количество колосков в нем. Степень доминирования (D) рассчитывали по формуле:

$$D = (F_1 - X_p) / (H_p - X_p), \text{ где:}$$

$F_1$  – величина признака у гибридного растения  $F_1$ ;

$X_p$  – средняя величина признака у родителей;

$H_p$  – средняя величина признака у лучшего родителя.

Анализировали в поколениях гибридов  $F_1$ - $F_2$  все растения, в  $F_3$  и  $F_4$  все семьи; в  $F_5$  – потомства трансгрессивных растений, отобранных в  $F_4$ . Индивидуальный анализ растений проводили по общепринятой методике. Измерения производили по достижении растениями фазы полной спелости.

В каждом поколении выявляли растения, превышавшие лучшего родителя по количественным признакам – длине колоса, числу колосков в нем и озерненности колоса. При этом определяли частоту таких растений в данном поколении и степень превышения лучшего родителя, применяя формулы Г.С. Воскресенской и В.И. Шпота (1967) для оценки трансгрессий.

Частоту превышения рассчитывали по формуле:

$$Ч = 100\% \cdot А / Б, \text{ где:}$$

Ч – частота превышения лучшего родителя, %;

А – количество гибридных растений данного поколения, превышающих лучший по данному признаку родитель;

Б – общее количество проанализированных по данному признаку гибридных растений в данном поколении.

## ФОРМООБРАЗОВАТЕЛЬНЫЙ ПРОЦЕСС

**Таблица 1. Наследование признаков у растений F<sub>1</sub> гибридов между *T. ×kiharae* и сортом пшеницы мягкой Харьковская 26**

Комбинация	Высота растения		Продуктивная кустистость		Длина колоса		Количество колосков,		Длина интернодия	
	см	D	шт.	D	см	D	шт.	D	см	D
<i>T. ×kiharae</i>	53,5	-	1,7	-	5,8	-	9,2	-	0,6	-
<i>T. ×kiharae</i> × Харьковская 26	72,0	0,8	4,0	16,3	8,6	1,0	14,0	0,8	0,6	0,6
Харьковская 26 × <i>T. ×kiharae</i>	70,3	0,7	3,0	9,7	8,4	1,2	14,3	0,9	0,6	0,5
Харьковская 26	73,6	-	1,4	-	8,2	-	14,7	-	0,5	-

Степень превышения рассчитывали по формуле:

$$C = 100\% \cdot (P_r - P_p) / P_p, \text{ где:}$$

C – степень превышения лучшего родителя по данному признаку, %;

P<sub>r</sub> – значение признака у выделенных растений данного поколения;

P<sub>p</sub> – значение признака у лучшего из родительских компонентов данной комбинации скрещивания (среднее из десяти лучших растений).

Существенным считали превышение лучшего родителя на величину более 5%.

Исследования проводили в 2005-2009 гг. на экспериментальной базе Института растениеводства им. В.Я. Юрьева «Элитное». Погодные условия лет изучения в целом были благоприятными для роста и развития растений исследуемых форм и проявления количественных и качественных признаков.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

#### *Наследование признаков у растений F<sub>1</sub>*

Растения F<sub>1</sub> наследуют от *T. ×kiharae* тёмно-зелёный цвет вегетативных органов, щетинистое опушение листовых влагалищ и пластинок, ослабленный восковой налет, прочную соломину, удлиненные интернодии. От мягкой пшеницы наследуются отсутствие остей и опушения колосковых чешуй, широкие листья. Промежуточный характер наследования имеют длина интернодиев, определяющая плотность колоса, а также трудность вымолота.

Колосья F<sub>1</sub> имеют пониженную плодовитость, что характерно для инконгруентных скрещиваний. Подробно плодовитость гибри-

дов *T. ×kiharae* с мягкой пшеницей описана нами ранее (Твердохліб, 2009).

Реципрокные комбинации практически не различаются между собой по характеру наследования признаков в F<sub>1</sub> (табл. 1). В частности, по высоте растения имеет место неполное доминирование, а по длине колоса полное доминирование большей величины признака (сорта Харьковская 26), по продуктивной кустистости – сверхдоминирование; по длине интернодиев колосового стержня наследование близкое к промежуточному.

Если учесть, что цитоплазма *T. ×kiharae* происходит от *T. timopheevii*, то подтверждается установленный ранее факт, что эта цитоплазма не оказывает отрицательного влияния на морфологические признаки гибридов. По этой причине именно она была в свое время использована в селекции гетерозисных гибридов пшеницы на основе цитоплазматической мужской стерильности.

#### *Наследование признаков в потомстве простых и сложных гибридов*

При рассмотрении наследования в F<sub>2</sub>-F<sub>4</sub> простых гибридов каждого из трех маркерных признаков *T. ×kiharae* – остистости, опушения колосковых чешуй и спельтоидности в отдельности наблюдается следующее (табл. 2). Признак спельтоидности проявляется у 53,7-61,7% потомков в прямой комбинации и у 33,5-48,2% в обратной. Остистость и опушение проявляются значительно реже.

По сочетанию этих признаков наиболее часты безостые неопушенные формы, т.е. формы типа мягкой пшеницы: от 28,2% до 48,4% (табл. 3). Причем в прямой комбинации выше частота спельтоидов, а в обратной – неспельтоидных форм. Со значительно меньшей частотой появляются безостые опушенные и остистые

**ТВЕРДОХЛЕБ, БОГУСЛАВСКИЙ**

**Таблица 2. Частота (%) проявления признаков у растений F<sub>2</sub>-F<sub>4</sub> гибридов между *T.×kiharae* и сортом пшеницы мягкой Харьковская 26**

Признак	Комбинация					
	Прямая <i>T.×kiharae</i> ×Харьковская 26			Обратная Харьковская 26× <i>T.×kiharae</i>		
	F <sub>2</sub>	F <sub>3</sub>	F <sub>4</sub>	F <sub>2</sub>	F <sub>3</sub>	F <sub>4</sub>
Остистость	14,8	24,7	20,1	4,8	7,2	5,2
Опушение	13	13,7	0	22	30,4	8
Спельтоидность	53,7	61,7	59,3	33,5	48,2	42,8

**Таблица 3. Частота (%) проявления сочетаний признаков у растений F<sub>2</sub>-F<sub>4</sub> гибридов между *T.×kiharae* и сортом пшеницы мягкой Харьковская 26**

Класс	Комбинация					
	Прямая <i>T.×kiharae</i> ×Харьковская 26			Обратная Харьковская 26× <i>T.×kiharae</i>		
	F <sub>2</sub>	F <sub>3</sub>	F <sub>4</sub>	F <sub>2</sub>	F <sub>3</sub>	F <sub>4</sub>
Остист-опуш-спельт	0	8,2	0	0	3,6	0
Остист-опуш-неспельт	0	1,4	0	0	0	0
Остист-неопуш-спельт	7,4	15,1	15,9	2,1	1,8	3,6
Остист-неопуш-неспельт	7,4	0	4,2	2,7	1,8	1,6
Безост-опуш-спельт	3,7	1,4	0	13,2	10,7	0,8
Безост-опуш-неспельт	9,3	2,7	0	8,8	16,1	7,2
Безост-неопуш-спельт	42,6	37,0	43,4	28,2	32,1	38,4
Безост-неопуш-неспельт	29,6	34,2	36,5	45,0	33,9	48,4

**Таблица 4. Частота (%) проявления сочетаний признаков у растений F<sub>2</sub>-F<sub>4</sub> в потомстве беккроссов гибридов *T.×kiharae* с сортом пшеницы мягкой Харьковская 26**

Класс	Комбинация		
	<i>T.×kiharae</i> × Харьковская 262	(Харьковская 26× <i>T.×kiharae</i> )× Харьковская 26	(Харьковская 26× <i>T.×kiharae</i> )× Героиня
Безост-неопуш-спельт	78,6	36	55,6
Безост-неопуш-неспельт	21,4	64	44,4

неопушенные формы, как спельтоидные, так и неспельтоидные. Классы остистых опушенных спельтоидных и неспельтоидных растений редки и отмечены только в F<sub>3</sub>.

Растения, полученные от беккросса гибридов F<sub>1</sub>, а также от их ступенчатого скрещивания с сортом мягкой пшеницы Героиня, все являются безостыми неопушенными (табл. 4). Причем, как и при простых скрещиваниях, среди потомков беккросса гибридов на цитоплазме *T.×kiharae* частота спельтоидных растений почти вчетверо больше, чем неспельтоидных. При беккроссе гибридов обратной комбинации

(на цитоплазме мягкой пшеницы), напротив, число спельтоидов почти вдвое меньше, чем неспельтоидов. При ступенчатом скрещивании с сортом Героиня частота спельтоидов несколько больше, чем неспельтоидов, но это различие невелико.

Следует учесть, что *T.×kiharae* унаследовал признаки опушения колосковых чешуй и остистости от *T. timopheevii*, а спельтоидность – от *Ae. tauschii*. Следовательно, в потомстве гибридов *T.×kiharae* с мягкой пшеницей частота растений с признаком *Ae. tauschii* – спельтоидностью значительно превышает частоту рас-

## ФОРМООБРАЗОВАТЕЛЬНЫЙ ПРОЦЕСС

тений, несущих признаки *T. timopheevii* – опушение и остистость, даже при наличии цитоплазмы этого вида.

Объяснить наследование спельтоидности у гибридов рассматриваемых комбинаций можно следующим образом. Субгеном *D* (от *Ae. tauschii*), несущий фактор спельтоидности, наследуется гибридами от обоих родителей. Однако, у мягкой пшеницы проявление спельтоидности подавляется эпистатическим действием фактора *Q*, локализованного в субгеноме *A* (хромосоме 5 *A*) (Mac Key, 1954; Sears, 1954). При расщеплении гибридов *Q*-фактор и фактор спельтоидности у части гамет оказываются разъединенными. К тому же, поскольку первые два субгена родительских видов, соответственно  $A^uB$  и  $A^bG$ , гомеологичны, а не гомологичны, а также в результате стерилизующего действия цитоплазмы в отсутствие генов восстановления фертильности, при расщеплении гибридов часть гамет элиминирует, в том числе и несущие *Q*-фактор. Таким образом, «снимается» эпистатическое подавление спельтоидности у растений, унаследовавших ее как от одного, так и от второго родителя, и в сумме доля таких растений оказывается достаточно большой.

Интересным представляется наследование опушения колосковых чешуй. Известно, что у мягкой и твердой пшениц признак опушения доминирует и контролируется одним геном *Hg*, локализованным в хромосоме 1 субгена *A* (Tsunewaki 1968). Показана аллельность гена, определяющего опушение чешуй *T. timopheevii*, гену *Hg* мягкой пшеницы (Гончаров 2002). В нашем же случае этот признак, свойственный *T. timopheevii*, но отсутствующий у *Ae. tauschii*, подавлен у их амфидиплоида *T. ×kiharae* (имеется лишь небольшая зазубренность по жилкам колосковой чешуи и слабое опушение в верхней части колосковых и цветковых чешуй). В  $F_1$  гибридов с мягкой пшеницей он не проявляется, а в поколениях расщепления проявляется со сравнительно невысокой частотой. Таким образом, признак опушения у *T. timopheevii* ведет себя как рецессивный. Очевидно, это связано с супрессией гена *Hg* фактором, локализованным в субгеноме *D* *T. ×kiharae*. Вероятно, у опушенных форм мягкой пшеницы этот супрессор элиминировал в ходе эволюции, что дает возможность проявиться в полной мере доминированию гена *Hg* у гибридов. В то же время у «молодого» амфидиплоида, каким является *T. ×kiharae*, этот ген-супрессор присутствует в неизменном со-

стоянии. Несколько большая частота опушенных форм в  $F_2$ - $F_4$  обратной комбинации по сравнению с прямой говорит о влиянии цитоплазмы, которая у мягкой пшеницы также действует в направлении «снятия» супрессии.

Остистость у мягкой пшеницы, в отличие от опушения чешуй, является рецессивным признаком. Также унаследованная от *T. timopheevii*, она хорошо проявляется у *T. ×kiharae*, исчезает в  $F_1$  гибридов с безостой мягкой пшеницей, а в  $F_2$ - $F_4$  прямой комбинации по частоте превышает опушенные формы. В обратной комбинации частота остистых форм низка – не превышает 7,2%. В потомстве бек-кросса гибридов мягкой пшеницей остистые формы отсутствуют (см. табл. 4). Таким образом, в данном случае не обнаруживается, по крайней мере, существенного модифицирующего влияния субгена *D* на экспрессию признака. Наблюдается влияние цитоплазмы на частоту появления остистых форм в  $F_2$ - $F_4$ , а именно, плазмагены *T. ×kiharae* (от *T. timopheevii*) способствуют отбору гамет, несущих «свой» фактор остистости.

### Наследование признаков колоса, связанных с продуктивностью

Для целей практической селекции интерес представляют формы с наследственно закрепленным превышением лучшего родителя – мягкой пшеницы по признакам, связанным с продуктивностью (табл. 5). Мы анализировали наследование гибридами длины колоса, количества колосков в нем и озерненности колоса. При этом превышение в  $F_1$  и  $F_2$  следует объяснять в большей мере эффектом гетерозиса, а в  $F_3$  и последующих поколениях, где увеличивается доля гомозигот, – трансгрессией.

В комбинации Харьковская 26×*T. ×kiharae* частота растений с превышением лучшего родителя по длине колоса от  $F_2$  к  $F_4$  уменьшается с 36,4% до 5,6%. При пересеве семян этих 5,6% отобранных растений в следующем поколении ( $F_5$ ) 45,6% подтвердили превышение, т.е. оказались истинно трансгрессивными со степенью трансгрессии до 41%.

По количеству колосков в колосе от  $F_2$  к  $F_4$  частота выделившихся растений несколько увеличилась, а отбор в  $F_4$  оказался более эффективным, чем по длине колоса: трансгрессивными были 64,4%, хотя степень трансгрессии была ниже.

Озерненность колоса в  $F_2$  была низкой вследствие стерильности ранних поколений.

**ТВЕРДОХЛЕБ, БОГУСЛАВСКИЙ**

**Таблица 5. Превышение лучшего родителя по показателям колоса у гибридов *T. ×kiharae* с *T. aestivum* L.**

Комбинация	Покое-ление	Всего про-анализи-ровано растений, шт.	Длина колоса		Количество ко-лосков в колосе		Количество зёрен в колосе	
			ЧР*, %	СП**, %	ЧР, %	СП, %	ЧР, %	СП, %
Харьковская 26× <i>T. ×kiharae</i>	F <sub>2</sub>	48	36,4	14,0÷64,0	27,3	10,9÷16,8	-	-
	F <sub>3</sub>	112	10,7	11,5÷35,2	-	-	1,8	6,8÷30,3
	F <sub>4</sub>	68	5,6	5,9÷59,2	36,0	5,59÷35,2	25,0	5,54÷78,9
	F <sub>5</sub>	180	45,6	7,6÷46,2	64,4	6,8÷36,7	56,7	7,0÷94,5
(Харьковская 26× <i>T. ×kiharae</i> )×	F <sub>1</sub>	50	8,0	17,4÷23,3	4,0	16,1÷33,0	8,0	22,3÷33,0
	F <sub>2</sub>	80	7,5	7,8÷28,5	57,5	5,59÷29,3	30,0	19,1÷73,5
Харьковская 26	F <sub>3</sub>	120	30,0	12,7÷33,2	50,0	9,2÷30,7	50,0	9,5÷83,5
(Харьковская 26× <i>T. ×kiharae</i> )×	F <sub>1</sub>	80	90,0	7,4÷46,0	70,0	12,8÷30,4	80,0	9,8÷106,0
Харьковская 26× Харьковская 26								
( <i>T. ×kiharae</i> × Харьковская 26)×	F <sub>1</sub>	28	64,3	11,5÷70,7	21,4	16,1÷22,3	-	-
Харьковская 26	F <sub>2</sub>	80	5,0	7,8÷17,1	20,0	11,5÷29,3	2,5	8,1÷13,7
Естественный гиб- рид <i>T. ×kiharae</i> × <i>T. aestivum</i>	F <sub>2</sub>	126	11,1	11,5÷29,3	1,6	6,2÷16,1	-	-
	F <sub>3</sub>	156	19,2	11,5÷47,0	1,3	5,8÷16,5	1,3	6,0÷9,0
	F <sub>4</sub>	920	6,5	5,9÷35,8	26,5	5,59÷29,3	10,0	5,54÷97,9
	F <sub>5</sub>	120	16,7	7,6÷20,4	21,7	6,8÷30,7	11,7	7,0÷60,8

**Примечания.** ЧР\* – частота растений с превышением лучшего родителя;  
СП\*\* – степень превышения лучшего родителя.

Однако уже в F<sub>3</sub> выявлены высокоозерненные растения, частота которых возросла к F<sub>4</sub> до 25%, причем большая часть из них (56,7%) оказались трансгрессивными с довольно высокой степенью трансгрессии – до 94,5%. Соответственно, трансгрессия по массе зерна с колоса достигала 72,6%. Повышение плодовитости можно объяснить стабилизацией мейоза вследствие формирования гамет сбалансированных по хромосомному набору и элиминации несбалансированных.

В потомстве беккрасса мягкой пшеницей гибридов обратной комбинации – (Харьковская 26×*T. ×kiharae*)×Харьковская 26 – по длине колоса частота растений, превышающих лучший родитель (а в F<sub>3</sub> трансгрессивных), как и степень максимального превышения в целом были ниже, чем в исходной простой комбинации. Амплитуда степени превышения лучшего родителя по озерненности колоса увеличивалась от 10,7% (22,3÷33,0%) в F<sub>1</sub> до 74% (9,5÷83,5%) в F<sub>3</sub>. По количеству колосков в колосе и озерненности растений в ряду поколений однократный беккросс не оказался более эффективным, чем исходная простая комбинация. Степень трансгрессии по массе зерна с колоса также была меньшей – до 26,5%.

По всем трем рассматриваемым показателям в F<sub>2</sub> беккрасса прямой комбинации частота растений, превышающих лучший родитель, и степень превышения меньше, чем в F<sub>2</sub> беккрасса обратной комбинации. При однократном беккроссе прямой комбинации лишь в F<sub>2</sub> удалось выделить небольшое количество (2,5%) высокоозерненных растений. Это, очевидно, связано со стерилизующим действием на пыльцу цитоплазмы *T. ×kiharae*, унаследованной от *T. timopheevii*.

Более эффективным в отношении превышения лучшего родителя по показателям колоса был двукратный беккросс обратной комбинации (Харьковская 26×*T. ×kiharae*)×Харьковская 26×Харьковская 26. Полученная гибридная популяция характеризовалась значительно большей частотой растений, превышающих рекуррентный сорт Харьковская 26 по всем трем показателям, значительно большей амплитудой и верхним значением степени превышения. В частности, превышение мягкой пшеницы по озерненности колоса показали 80% растений, и лучшие из них превысили ее вдвое (Г=106%) Превышение по массе зерна с колоса достигало 11,1%.

## ФОРМООБРАЗОВАТЕЛЬНЫЙ ПРОЦЕСС

В итоге из всех вариантов скрещиваний наибольшее количество трансгрессивных растений по трем проанализированным признакам получено в простой комбинации Харьковская 26×*T. ×kiharae* – 72 шт.

Наибольшая частота растений с превышением лучшего родителя – мягкой пшеницы, из которых отобраны трансгрессивные растения, получена в F<sub>2</sub> беккрасса: (Харьковская 26×*T. ×kiharae*)×Харьковская 26 – на цитоплазме мягкой пшеницы. Высоким верхним пределом положительных трансгрессий по озерненности колоса характеризуются и две другие комбинации с направленным опылением.

Прямую простую комбинацию скрещивания – *T. ×kiharae*×Харьковская 26 – проанализировать не удалось из-за высокой стерильности растений F<sub>1</sub>, вследствие чего получить потомство оказалось возможным только при беккроссе. В определенной мере в качестве аналога прямой простой комбинации можно рассматривать естественный гибрид *T. ×kiharae*×*T. aestivum*. С учетом того, что генотип отцовской формы – мягкой пшеницы не известен, все же можно заключить, что как по частоте, так и по степени трансгрессий прямая комбинация уступает обратной, хотя и имеет определенную ценность.

Следует отметить, что ни в одной комбинации скрещиваний не обнаружено превышения лучшего родителя – мягкой пшеницы по массе 1000 зерен.

В целом же полученные константные формы типов мягкой пшеницы и спельты представляют интерес как исходный материал для использования в селекции.

Таким образом, реципрокные гибриды *T. ×kiharae* с мягкой пшеницей практически не различаются между собой по характеру наследования признаков в F<sub>1</sub>. Подтверждается установленный ранее факт, что цитоплазма *T. timopheevii*, унаследованная *T. ×kiharae*, не оказывает отрицательного влияния на морфологические признаки гибридов с мягкой пшеницей, созданных на ее основе.

В поколениях гибридов *T. ×kiharae* с мягкой пшеницей наблюдается высокая частота наследования признака, обусловленного субгеномом *D* (от *Ae. tauschii*) – спельтоидности и сравнительно низкая – признаков, контролируемых субгеномами *AG* (от *T. timopheevii*), что связано с различным характером элиминации генотипов в гибридных популяциях.

Проявление признака «опушение колосковых чешуй» контролируется геном-супрессором, локализованным в геноме *D*.

Наиболее продуктивной по количеству трансгрессивных растений по признакам колоса является простая комбинация Харьковская 26×*T. ×kiharae*.

Наибольшая частота растений с превышением лучшего родителя – мягкой пшеницы, из которых отобраны трансгрессивные растения, получена в F<sub>2</sub> беккрасса: (Харьковская 26×*T. ×kiharae*)×Харьковская 26. Высоким верхним пределом положительных трансгрессий по озерненности колоса характеризуются и две другие комбинации с направленным опылением. Естественный гибрид *T. ×kiharae*×*T. aestivum* как по частоте, так и по степени трансгрессий уступает другим изученным комбинациям, хотя и имеет определенную практическую ценность.

## ЛИТЕРАТУРА

- Воскресенская Г.С., Шнопа В.И. Трансгрессия признаков у гибридов BRASSIKA и методика количественного учета этого явления // Селекция и семеноводство. – 1967. – № 6. – С. 18-20.
- Гончаров Н.П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей. – Новосибирск: Сибирское университетское изд-во, 2002. – 252 с.
- Карпеченко Г.Д. Увеличение скрещиваемости вида путём увеличения числа хромосом // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. – 1937. – Т. 2, вып. 6. – С. 73-79.
- Дорофеев В.Ф., Филатенко А.А., Мигушова Э.Ф. и др. Культурная флора СССР / Ред. В.Ф. Дорофеев. – Л.: Колос, 1979. – Т. 1. – 347 с.
- Пухальский В.А., Одицова Т.И. Проблемы естественного и приобретённого иммунитета растений. К развитию идей Н.И. Вавилова // Информационный вестн. Всероссийск. о-ва генетиков и селекционеров. – 2007. – Т. 11, №3/4. – С 631-649.
- Селекція, насінництво і технології вирощування зернових колосових культур у Лісостепу України / За ред. В.Т. Колючого, В.А. Власенка, Г.Ю. Борсука. –К.: Аграрна наука, 2007. – 800 с.
- Твердохліб О.В. Схрещуваність та фертильність гібридів між формами пшениці носіями субгеному G та сортами м'якої та твердої пшениць // Вісн. Харків. націон. ун-ту ім. В.Н. Каразіна. Серія: біологія. – 2009. – Вип. 9, № 856. – С. 89-96.
- Mac Key J. Neutron and x-ray experiments in wheat and revision of the speltoid problem // Hereditas. – 1954. – V. 40, № 1. – P. 65-180.

## **ТВЕРДОХЛІБ, БОГУСЛАВСКИЙ**

Sears E.R. The aneuploids of common wheat // Mo Agr. Exp. Station Res. Bull. – 1954. – № 572. – P. 1-59.

Tsunewaki K. Origin and phylogenetic differentiation of common wheat revealed by comparative gene analy-

sis // Proc. 3<sup>rd</sup> Intern. Wheat Genet. Symp. / Eds. K.W. Finley, K.W. Shepherd. – Canberra, Australia, 1968. – P. 71-85.

Поступила в редакцію  
01.04.2010 з.

### **FORM-BUILDING PROCESS IN THE HYBRIDS *TRITICUM*×*KIHARAE* DOROF. ET E. MIGUSCH. AND *T. AESTIVUM* L.**

O. V. Tverdokhleba, R. L. Boguslavsky

*V.Ya. Yurjev Institute of Plant Production  
of National Academy of Agrarian Sciences of Ukraine  
(Kharkiv, Ukraine)*

The regularities of forming processes in hybridization *Triticum*×*kiharae*×bread wheat (*Triticum aestivum* L.). Reciprocal combinations do not differ on the nature of inheritance of characters in F<sub>1</sub>. In the generations of hybrids there is a high frequency of inheritance of the trait «speltoidy» due the subgenom D (from *Aegilops tauschii*), and low frequency of the traits «pubescence of glumes» and «presence of awns» controlled by the subgenomes AG (from *T. timopheevii*). The highest number of transgressive plants on the elements of spike productivity gave a simple combination of Kharkovskaya 26×*T. kiharae*. The highest frequency of plants by excess of a better parent, from which are selected transgressive forms, obtained by backcrossing F<sub>2</sub>: (Kharkovskaya 26×*T. kiharae*)×Kharkovskaya 26. Combination with directed pollination are characterized by high upper limit of positive transgressions on the grain number in spike.

**Key words:** *Triticum*×*kiharae*, *Triticum aestivum* L., hybridization, traits, inheritance, form building, transgression

### **ФОРМОТВІРНИЙ ПРОЦЕС У ГІБРИДІВ *TRITICUM*×*KIHARAE* DOROF. ET E. MIGUSCH. З *T. AESTIVUM* L.**

О. В. Твердохліб, Р. Л. Богуславський

*Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва  
Національної академії аграрних наук України  
(Харків, Україна)*

Досліджена закономірність формотвірного процесу при гібридизації *Triticum*×*kiharae* з м'якою пшеницею (*Triticum aestivum* L.). Реципрокні комбінації не відрізняються між собою за характером успадкування ознак в F<sub>1</sub>. В поколіннях гібридів спостерігається висока частота успадкування спельтоїдності – ознаки, зумовленої субгеномом D (від *Aegilops tauschii*), та нижча частота ознак опушення колоса та остистості, які контролюються субгеномом AG (від *T. timopheevii*). Найбільшу кількість трансгресивних рослин за показниками продуктивності колосу дала проста комбінація Харківська 26×*T. kiharae*. Найбільша частота рослин з перевищенням кращої батьківської форми, з яких відібрані трансгресивні форми, отримані в F<sub>2</sub> бекросу: (Харківська 26×*T. kiharae*)×Харківська 26. Високою верхньою межею позитивних трансгресій за кількістю зерен з колоса характеризуються комбінації з направленим запиленням.

**Ключові слова:** *Triticum*×*kiharae*, *Triticum aestivum* L., гібридизація, ознаки, успадкування, формотворення, трансгресії