

УДК 633.11:575.222.73

**УСПАДКУВАННЯ ОЗНАК КОЛОСА
У ГІБРИДІВ МІЖ АМФІДИПЛОЇДОМ *TRITICUM DURUM* DESF. –
AEGILOPS TAUSCHII COSS. ТА СОРТОМ ЯРОЇ М'ЯКОЇ ПШЕНИЦІ
ХАРКІВСЬКА 26**

© 2012 р. К. І. Докукіна

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

Охарактеризовано прояв та успадкування морфологічних ознак рослин гібридів між амфідиплоїдом *Triticum durum* desf. – *Aegilops tauschii* та пшеницею м'якою ярою (*Triticum aestivum* L.) Харківська 26. У гібридів F₁ домінували ознаки амфідиплоїда – опушення колоскових лусок, відсутність воскового нальоту, спельтоїдний комплекс: важкий вимолот зернівок, наявність широкого плеча на колоскових лусках, нещільний колос; лише одна ознака пшениці м'якої – відсутність остюків. За рештою фенотипових ознак гібридні рослини були проміжними між обома батьківськими формами. Розщеплення в F₂ та BC₁ відповідало незалежному успадкуванню трьох пар ознак, кожна з яких контролюється моногенно: остистість – безостистість; опушення колоскових лусок – відсутність опушення; наявність – відсутність воскового нальоту на колосі. Незалежність успадкування генів, що відповідають за ці три пари ознак, узгоджується з їх локалізацією у різних хромосом геному амфідиплоїда. Це зумовлює можливість їх використання як морфологічних маркерів для сортів пшениці. В F₂ розмах прояву показників продуктивності колоса не виходив за межі батьківських форм. Загальний рівень прояву кількості колосків у колосі вище у класах безостих колосів порівняно з остистими. У BC₁ середні показники всіх трьох ознак для усіх класів розщеплення наближались до рекурентного сорту Харківська 26.

Ключові слова: *Triticum*, амфідиплоїд, гібриди, морфологічні ознаки, успадкування, продуктивність

Визначення морфологічних ознак рослин, що можуть використовуватись як маркерні, і вивчення їх успадкування є актуальним з кількох точок зору. По-перше, це необхідний етап у генетичному картуванні. По-друге, маркерні ознаки полегшують ідентифікацію сортів рослин при тестуванні їх на охороноздатність, зокрема, стосовно відмітності при DUS-тестуванні. По-третє, вони можуть мати прямий чи непрямий зв'язок з господарсько-цінними ознаками та властивостями сортів рослин.

Для пшениці одним із джерел таких ознак, зокрема, остистості, опушення колоскових лусок та воскового нальоту, може служити дикорослий співродич – егілопс Тауша (*Aegilops*

tauschii Coss., 2n=14). Оскільки цей вид є одним з родоначальників гексаплоїдних (2n=42) видів пшениці підроду *Triticum*, до яких належить і головна хлібна культура людства м'яка пшениця (Kikara, 1963), його геном має високий ступінь гомології одному з субгеномів пшениці. Отже, ознаки цього виду егілопса досить легко можуть бути передані пшениці шляхом рекомбінації. Але проблемою є бар'єр важкої схрещуваності між цими видами, зумовлений різними рівнями плоїдності. Значно легше здійснюється перенос цінних генів, якщо замість егілопсу використовувати амфідиплоїд геномної структури *ABD*, гомологічної геному м'якої пшениці, у якому геном *D* поєднаний з геномом тетраплоїдної пшениці *AB*. При цьому можлива інтрогресія маркерних, а також інших цінних генів від обох компонентів амфідиплоїда, що

УСПАДКУВАННЯ ОЗНАК КОЛОСА

розширює можливості генетичного покращення сортів пшениці (Муїєєв-Казі, 1994).

У зв'язку з цим метою дослідження було встановити характер успадкування остистості, опушення колоскових лусок та воскового нальоту у гібридів між штучним амфідиплоїдом геномної структури *ABD* та сортом м'якої пшениці Харківська 26.

МЕТОДИКА

Джерелом досліджуваних морфологічних ознак – остистості, опушення колоскових лусок та відсутності воскового нальоту – послужив амфідиплоїд (АД) *Triticum durum* DESF. – *Aegilops tauschii* ($2n=42$), люб'язно наданий Національному центру генетичних ресурсів рослин України Міжнародним інститутом покращення кукурудзи і пшениці (СІММУТ, Мексика), з номером надходження у Національний генбанк рослин України IU013954, родовід: DOY 1/*Ae. tauschii* 515. Цей амфідиплоїд описаний авторами у числі кращих серед 521-ї синтезованої форми (Муїєєв-Казі, 1994; Муїєєв-Казі, 2000). Разом з цим, він був створений в умовах тропічного клімату (Мексика) з орієнтацією на використання в цих умовах. Материнською формою (отже джерелом цитоплазми) цього амфідиплоїда служила тверда пшениця мексиканського інтенсивного еко типу. Рекурентною батьківською формою був один з кращих сортів пшениці м'якої ярої України – Харківська 26, що характеризується білим безостим не опушеним колосом (*var. lutescens* Кцп.); рослини у період вегетації вкриті восковим нальотом.

Польова оцінка та опис батьківських форм, гібридів та гібридних сімей проводилася згідно з Методичними вказівками Всесоюзного (нині Всеросійського) науково-дослідного інституту рослинництва ім. М.І. Вавилова (ВІР) (Методические ..., 1977). Посів батьківських форм та гібридів здійснювався за загальноприйнятою схемою, у рядки, розташовані упоперек смуг шириною 1 м за відстані між смугами 50 см; ширина міжрядь 15 см. Розмір ділянок батьківських форм 1 м², гібридів – у залежності від наявності насіння, від 1 рядка до 1 м². При посіві сімей F₂, F₃ та бекросних поколінь ВС₁-ВС₃ стандарт розміщували через кожні 20 ділянок. Гібридизацію проводили загальноприйнятим способом з запиленням твел-методом. В F₂ вивчали за морфологічними ознаками не менше 350 рослин. Для бекросування в F₁ брали не менше 30 колосів, в подальших поколіннях намагались бекросу-

вати колоси всіх морфологічних типів, за кожним з яких запилювали по 190-215 квіток. Математичну обробку здійснювали загальноприйнятими методами варіаційної статистики (Доспехов, 1972) та гібридологічного аналізу (Рокитський, 1978).

Досліди проводили у 2002-2005 рр. на експериментальній базі Інституту рослинництва ім. В.Я.Юр'єва «Елітне». Умови років вивчення були в цілому сприятливими для прояву рослинами батьківських форм та гібридів морфологічних ознак.

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ОБГОВОРЕННЯ

У схрещуваннях між амфідиплоїдом та м'якою пшеницею зав'язуваність гібридних зернівок дорівнювала 75-88%, тобто була досить високою. Гібридні рослини F₁ були добре розвинені, озерненість колосів складала 94-99%, пиляки були фертильними. Таким чином, враховуючи гомологію геномів батьківських форм, схрещування можна вважати конгруентними, отже можливо застосувати менделівський аналіз успадкування ознак.

У гібридів F₁ (табл. 1) домінує відсутність остюків – з боку м'якої пшениці; опушення колоскових лусок, відсутність воскового нальоту, а також спельтоїдний комплекс: важкий вимолот зернівок, наявність широкого плеча на колоскових лусках, нещільний колос – з боку амфідиплоїда. За рештою фенотипових ознак гібридні рослини є проміжними між обома батьківськими формами.

В F₂ одержано вісім класів розщеплення за фенотипом (табл. 2) зі співвідношенням частот 27:9:9:9:3:3:3:1, що є статистично вірогідним: $\chi^2_{\phi} = 4,48 < \chi^2_{\tau} = 6,35$.

При одноразовому бекросі одержано чотири класи розщеплення з співвідношенням 1:1:1:1, також вірогідним: $\chi^2_{\phi} = 1,75 < \chi^2_{\tau} = 2,37$.

Обидві схеми розщеплення як в F₂, так і в ВС₁ відповідають незалежному успадкуванню трьох пар ознак, кожна з котрих контролюється моногенно: остистість – безостистість; опушення колоскових лусок – відсутність опушення; наявність – відсутність воскового нальоту на колосі.

Щодо локалізації і характеру дії генів, що контролюють ці ознаки у межах природних видів пшениці – м'якої та твердої, існують різні дані.

ДОКУКІНА

Таблиця 1. Класи розщеплення за поєднанням ознак у гібридів F₂
АД *Triticum durum* Desf. – *Aegilops. tauschii* x Харківська 26

Класи розщеплення за ознаками колоса			Кількість рослин у класі розщеплення		Частота класу за фенотипом	Показники продуктивності колоса, $\bar{x} \pm s_x$		
наявність остяків	опушення	восковий наліт	фактична	очікувана		кількість колосків у колосі, шт.	маса зерна з колоса, г	маса 1000 зерен, г
АД <i>Triticum durum</i> Desf. – <i>Ae. tauschii</i>								
+	+	-	-	-	-	11,6±0,62	0,7±0,08	31,0±0,54
<i>T. aestivum</i> сорт Харківська 26								
-	-	+	-	-	-	17,0±0,46	1,2±0,11	36,1±0,40
Гібридна популяція F ₂								
.*	+*	-	155	164	27	16,1±0,32	1,0±0,06	36,0±0,27
-	+	+	50	54	9	16,3±0,18	1,0±0,11	34,6±0,64
-	-	-	57	54	9	16,2±0,40	1,0±0,08	35,4±0,27
+	+	-	58	54	9	13,7±0,71	0,8±0,06	35,3±0,71
-	-	+	21	18	3	15,5±0,29	1,1±0,11	35,7±0,70
+	+	+	17	18	3	14,1±0,94	0,9±0,14	34,1±1,05
+	-	-	24	18	3	13,9±0,36	0,8±0,05	33,1±1,38
+	-	+	4	6	1	13,0±1,02	0,8±0,24	33,6±1,02
			$\Sigma_{\Phi}=386$	$\Sigma_{\Gamma}=386$	n=8			
			$\chi^2_{\Phi} = 4,48; \chi^2_{\Gamma} = 6,35;$ P > 0,05					

Примітка: * + ознака наявна; - ознака відсутня

У більшості вивчених зразків м'якої пшениці безостість контролюється одним домінантним геном *Bl*, (у 5AL), який характеризується більш сильним фенотиповим ефектом, ніж інші описані гени. Є також дані про ген *B3*, локалізований у 1D (Tsunewaki., Jenkins, 1961), домінантний алель якого є інгібітором остистості. Разом з цим, Н.П. Гончаров (Гончаров, 2002) зазначає, що у джерела субгену *D Ae. tauschii* ознака безостості контролюється швидше за все рецесивним геном.

У наших дослідженнях однією з батьківських форм гібрида була безоста м'яка пшениця Харківська 26, другою – остистий амфіплоїд, похідний від остистої твердої пшениці. Отже, безостість батьківської форми Харківська 26 і гібридів зумовлена, ймовірно, геном *Bl*.

Ознака опушення колоскової луски певною мірою пов'язана з адаптивністю до умов посушливого спекотного клімату і зумовлює

кондиціонування поверхні колосу. У тетраплоїдних видів пшениці показаний моногенний контроль цієї ознаки домінантним алелем гена *Hg* і його локалізація у хромосомі 1A як у м'якої пшениці, так і у синтетика *Triticum durum* DESF. – *Aegilops tauschii* (Tsunewaki, 1966). Оскільки ця ознака легко ідентифікується, її зручно використовувати як маркерну. Слід зазначити, що у внутрішньовидовому різноманітті *Ae. tauschii* відсутні форми з опушеними колосковими лусками. Зважаючи на те, що у синтетиків за участю цього виду і опушених форм твердої пшениці опушення колосу виявляється повною мірою, ген *Hg* є домінантним і епістатичним щодо відповідного гена *D*-гену. Саме цей ген зумовлює опушеність колоскових лусок батьківського синтетика і гібридних рослин відповідних класів.

Рецесивний ген *wl*, що контролює відсутність воскового нальоту на рослинах, локалізо-

УСПАДКУВАННЯ ОЗНАК КОЛОСА

Таблиця 2. Класи розщеплення за поєднанням ознак у ВС₁ гібридів АД *Triticum durum* Desf. – *Aegilops tauschii* × Харківська 26²

Класи розщеплення за ознаками колосу			Кількість рослин у класі розщеплення			Частота класу	Показники продуктивності колосу, min-max		
наявність остюків	опущення	восковий наліт	фактична	очікувана	кількість колосків у колосі, min-max, шт.		маса зерна з колоса, min-max, г	маса 1000 зерен, min-max, г	
<i>АД Triticum durum</i> Desf. – <i>Ae. tauschii</i>									
+	+	-	-	-	-	11,6±0,62	0,7±0,08	31,0±0,54	
<i>T. aestivum</i> сорт Харківська 26									
-	-	+	-	-	-	17,0±0,46	1,2±0,11	36,1±0,40	
Гібридна популяція ВС ₁ (Харківська 26)									
-	+	-	68	72	1	16,7±0,32	1,0±0,05	35,5±0,36	
-	+	+	71	72	1	16,7±0,36	1,1±0,11	33,7±0,85	
-	-	-	75	72	1	16,7±0,24	1,0±0,09	35,2±0,54	
-	-	+	74	72	1	15,5±0,20	1,1±0,09	36,1±0,68	
			$\Sigma_{\phi}=288$	$\Sigma_{\Gamma}=288$					
			$\chi^2_{\phi} = 1,75; \chi^2_{\Gamma} = 2,37;$						
			$P > 0,05$						

вано у хромосомі 2В м'якої пшениці; домінантний ген-інгібітор воску *Iw* – у довгому плечі цієї ж хромосоми на відстані 42% від центромери (Driscoll, 1966). У м'якої пшениці відсутність воскового нальоту на вегетативних органах зустрічається рідко. Гени, що її зумовлюють, були інтрогресовані у геном м'якої пшениці з споріднених видів: *W2^l* з *Ae. tauschii* (Rowland, Kerber, 1974); ще один інгібітор *W1^l* описаний у *Triticum durum* (Jensen, Driscoll, 1962).

Сорт твердої пшениці – родоначальник синтетика, використаного у нашому досліді, має восковий наліт на рослині; синтетик та гібрид F₁ від його схрещування з м'якою пшеницею позбавлені воскового нальоту. Таким чином, у нашому досліді виявляється дія домінантного гена – інгібітору воскового нальоту, успадкованого від *Ae. tauschii*, що дає підстави ідентифікувати його з *W2^l*.

Незалежність успадкування генів, що відповідають за три пари ознак, узгоджується з їх локалізацією у різних хромосомах геному амфідиплоїда. Це сприяє їх використанню як морфологічних маркерів для сортів пшениці.

Кінцевою метою гібридизації пшениці зі спорідненими формами є одержання вихідного матеріалу для селекції, зокрема, за елементами продуктивності. В умовах східного Лісостепу України вирішальною є продуктивність колосу, оскільки яра пшениця, як правило, дає один продуктивний пагін на рослину. У табл. 1 та 2 наведені межі варіювання (min-max) показників колоса: кількості колосків у колосі, маси зерна з колоса та маси 1000 зерен у класах розщеплення за поєднанням морфологічних ознак відповідно в F₂ та ВС₁.

Виявляється, що в F₂ розмах прояву всіх трьох показників продуктивності колосу практично не виходить за межі батьківських форм. Загальний рівень прояву кількості колосків у колосі вище у класах безостих колосів порівняно з остистими. За масою зерна з колосу та масою 1000 зерен простежується така ж тенденція.

У ВС₁ середні показники всіх трьох ознак для усіх класів розщеплення наближалися до рекурентного сорту Харківська 26.

ДОКУКІНА

Таким чином, у даному схрещуванні в F_2 і BC_1 не спостерігається форм з перевищенням кращої батьківської форми, які в разі успадкування цього перевищення у наступних поколіннях могли б розглядатись як трансгресивні.

Отже, у гібридів F_1 між амфідиплоїдом *T. durum* – *Ae. tauschii* та пшеницею м'якою ярою Харківська 26 за більшістю ознак домінував амфідиплоїд: опушення колоскових лусок, відсутність воскового нальоту, а також спельтоїдний комплекс: важкий вимолот зернівок, наявність широкого плеча на колоскових лусках, нещільний колос; лише за відсутністю остюків домінувала м'яка пшениця. За рештою фенотипових ознак гібридні рослини були проміжними між обома батьківськими формами.

Розщеплення в F_2 та BC_1 відповідало незалежному успадкуванню трьох пар ознак, кожна з котрих контролюється моногенно: остистість – безостистість; опушення колоскових лусок – відсутність опушення; наявність – відсутність воскового нальоту на колосі. Незалежність успадкування генів, що відповідають ці три пари ознак, узгоджується з їх локалізацією у різних хромосом геному амфідиплоїда. Це сприяє їх використанню як морфологічних маркерів для сортів пшениці.

В F_2 розмах прояву показників продуктивності колосу не виходив за межі батьківських форм. Загальний рівень прояву кількості колосків у колосі був вищим у класах безостих колосів порівняно з остистими.

У BC_1 середні показники всіх трьох ознак для усіх класів розщеплення наближалися до рекурентного сорту Харківська 26.

ЛІТЕРАТУРА

Гончаров Н.П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей – Новосибирск: Сиб. унив. изд-во. – 2002. – 252 с.

Доспехов Б.А. Планирование полевого опыта и статистическая обработка его данных. – М.: Колос. – 1972. – 206 с.

Методические указания по изучению мировой коллекции пшеницы. Под ред. В.Ф.Дорофеева. – Л.: ВИР – 1977. – 28 с.

Рокицкий П.Ф. Введение в статистическую генетику. – Минск: Вышэйшая школа, 1978. – 448 с.

Driscoll C.J. Gene-centromere distances in wheat by aneuploid F2 observations // Genetics. – 1966. – V. 54. – P. 131-135.

Jensen N.F., Driscoll C.J. Inheritance of the waxless character in wheat // Crop. Sci. – 1962. – V. 2. – P. 504-505.

Kihara H. Interspecific relationship in *Triticum* and *Aegilops* // Seiken Ziho. – 1963. – № 15. – P. 1-12.

Mujeeb-Kazi A. Interspecific Crosses: Hybrid Production and Utilization. Chapter 3 // Utilizing Wild Grass Biodiversity in Wheat Improvement: 15 Years of Wide Cross Research at CIMMYT / CIMMYT Research. Report No 2. – Mexico, CIMMYT, 1994. – P. 114-125.

Mujeeb-Kazi A., Fuentes-Davila G., Delgado R., Rosas V., Cano S., Corres A., Juarez L., Sanchez J. Current status of D-genome based, synthetic, hexaploid wheats and the characterization of an elite subset // Ann. Wheat Newsletter. – 2000. – V. 46. – P. 76-79.

Rowland G.G., Kerber E.R. Telocentric mapping in hexaploid wheat of genes for rust resistance and other characters derived from *Aegilops squarrosa* // Canad. J. Genet. Cytol. – 1974. – V. 16. – P. 137-144.

Tsunewaki K. Comparative gene analysis of common wheat and its ancestral species. III. Glume hairiness // Genetics. – 1966. – V. 53, № 2. – P. 303-311.

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.

Надійшла до редакції
17.07.2012 р.

УСПАДКУВАННЯ ОЗНАК КОЛОСА

INHERITANCE OF EAR TRAITS IN HYBRIDS BETWEEN AMPHIDIPOID *TRITICUM DURUM* DESF. – *AEGILOPS TAUSCHII* COSS. AND SPRING BREAD WHEAT CULTIVAR KHARKIVS'KA 26

K. I. Dokukina

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

The expression and inheritance of morphological traits of plants of hybrids between amphidiploid *Triticum durum* Desf. – *Aegilops tauschii* and bread spring wheat Kharkivs'ka 26 are characterized in the article. In F₁ hybrids dominated traits of amphidiploids - pubescence of glumes, lack of a waxy plaque, speltoid complex: difficult grain threshing, a wide shoulder on glumes, loose spike; only one sign of a bread wheat - the absence of awns. By the other phenotypic traits, the hybrid plants were intermediate between the two parental forms. The segregation in the F₂ and BC₁ corresponds to the independent inheritance of the three pairs of characters, each of which is controlled monogenic: presence – absence of awns, pubescence - lack of pubescence of glumes, presence - lack of a waxy plaque on ear. The independence of inheritance of the genes responsible for these three pairs of traits corresponds with their localization in different chromosomes of the amphidiploid genome. This makes it possible to use them as morphological markers for wheat cultivars. In the F₂, scale of manifestation of ear productivity traits not go beyond the limits of parental forms. The overall level of manifestation of spikelets number per ear is higher in the classes with awnless ears as compared with the awned ones. In BC₁ average indicators of all three features for all segregation classes approximated to the recurrent cultivar Kharkivs'ka 26.

Key words: *Triticum aestivum* L., amphidiploid, hybrids, morphological traits, inheritance, productivity

НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ КОЛОСА У ГИБРИДОВ МЕЖДУ АМФИДИПЛОИДОМ *TRITICUM DURUM* DESF. – *AEGILOPS TAUSCHII* COSS. И СОРТОМ ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ ХАРЬКОВСКАЯ 26

К. И. Докукина

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

Охарактеризованы проявление и наследование морфологических признаков растений гибридов между амфидиплоидом *Triticum durum* Desf. – *Aegilops tauschii* и пшеницей мягкой яровой Харьковская 26. У гибридов F₁ доминировали признаки амфидиплоида – опушение колосковых чешуй, отсутствие воскового налета, спельтоидный комплекс: трудный вымолот зерновок, наличие широкого плеча на колосковых чешуях, рыхлый колос; лишь один признак пшеницы мягкой – отсутствие остей. По остальным фенотипическим признакам гибридные растения были промежуточными между обеими родительскими формами. Расщепление в F₂ и BC₁ соответствовало независимому наследованию трех пар признаков, каждый из которых контролируется моногенно: остистость – безостость; опушение колосковых чешуй – отсутствие опушения, наличие – отсутствие воскового налета на колосе. Независимость наследования генов, отвечающих за эти три пары признаков, согласуется с их локализацией в разных хромосомах генома амфидиплоида. Это обуславливает возможность их использования как морфологических маркеров для сортов пшеницы. В F₂ размах проявления показателей продуктивности колоса не выходил за пределы родительских форм. Общий уровень проявления количества колосков в колосе выше в классах с безостым колосом по сравнению с остистыми. В BC₁ средние показатели всех трех признаков для всех классов расщепления приближались к рекуррентному сорту Харьковская 26.

Ключевые слова: *Triticum*, амфидиплоид, гибриды, морфологические признаки, наследование, продуктивность