

УДК: 633.11:575.222.73

**УСПАДКУВАННЯ ОЗНАК ПОЛОНІКУМНОСТІ У МІЖВИДОВИХ ГІБРИДІВ
T. PETROPAVLOVSKYI З СОРТОМ М'ЯКОЇ ПШЕНИЦІ ХАРКІВСЬКА 28
Р.В.Рожков**

*Інститут рослинництва імені В.Я.Юр'єва,
Національний центр генетичних ресурсів рослин України (Харків, Україна)
ncprgru@kharkov.ukrtel.net*

Вивчали успадкування основних видових ознак гексаплоїдного виду пшениці *T. petropavlovskiyi* Udacz. et E.Migusch. – довжини колоскової луски та довжини зернівки – у схрещуваннях з м'якою пшеницею. Встановили двогенний контроль довжини луски у гібридів і успадкування довжини зернівки за типом комплементарного епістазу. Підтверджений позитивний взаємозв'язок між довжиною колоскової луски та довжиною зернівки.

Ключові слова: *Triticum petropavlovskiyi*, м'яка пшениця, гібридизація, довжина колоскової луски, довжина зернівки, успадкування, полонікумність.

Вступ

Triticum petropavlovskiyi – гексаплоїдний вид пшениці ($2n=42$) знайдений в ході експедиції по Сінцзяну (Китай) А.М.Горським і описаний в 1970 році Р.А.Удачиним і Е.Ф.Мігушовою як самостійний вид (Дорофеев и др., 1987). Для нього характерні довгі колоскова і квіткова луски і наявність остьових відростків на колосковій лусці (подібно до *T. persicum*) (Пшеница, 1979). Видовженість колоскової та зовнішньої квіткової луски, а також пов'язану з ними крупність зернівки пов'язують з переходом гена Р, що характерний для тетраплоїдного виду *T. polonicum*, на гексаплоїдний рівень (Дорофеев и др., 1987; Watanabe, 2001).

Великі за розміром луски, особливо колоскова, є органами рослини, що довше за інші здійснюють фотосинтетичну діяльність, розташовані до зернівки ближче за інші фотосинтезуючі органи, тому вони є ефективним потенційним резерватом пластичних речовин для зернівки. Збільшені розміри колоскової та квіткової луски сприяють формуванню великої зернівки високої якості, і тому ознаки полонікумності є цікавими для рослинницької та селекційної практики. Серед спеціалістів з генетичних ресурсів і селекції рослин існує переконання, що довжина зернівки корелює з довжиною колоскової луски, тому використання цих видів повинно призвести до створення крупнозерних сортів. Беручи до уваги високу екологічну стабільність лінійних розмірів зерна порівняно з його масою (виповненістю), деякі селекціонери пропонують вести селекцію на крупність зернівки не за її масою, а доборою на найбільшу його довжину (Гончаров, 2002; Watanabe, 2000; Коваль и др., 2001).

Крім крупної скловидної зернівки, яка характеризується в рівній мірі добрими хлібопекарськими та макаронними якостями, пшениця Петропавлівського відзначається жаростійкістю. Проте систематичній селекції вид не піддавався (Дорофеев и др., 1987). Слід зазначити, що наявність видовжених лусок і зернівки можуть слугувати хорошими маркерними ознаками при оцінці сортів на охороноздатність.

Вивчення характеру успадкування ознак полонікумності *T. petropavlovskiyi* дозволяє більш широко пізнати генетичну природу цих цінних ознак для подальшого залучення їх до селекційної роботи. У зв'язку з зазначеним вище, ми поставили за мету встановити характер успадкування ознак *T. petropavlovskiyi* при її гібридизації з сортом м'якої пшениці Харківська 28.

Для досягнення цієї мети ми вперше для визначення характеру успадкування ознак полонікумності використали детальний аналіз елементів колосу (довжина і ширина колоскової луски; довжина зовнішньої та внутрішньої квіткових лусок; довжина, ширина та маса зернівки, маса зерна з колосу) та їх зв'язку між собою.

Методика

Дослідження проводили у 2001-2004 рр. на експериментальній базі Інституту рослинництва імені В.Я.Юр'єва "Елітне".

Матеріалом для дослідів послужили зразки з Національного банку генетичних ресурсів рослин України (в дужках вказані номери Національного каталогу України): *Triticum petropavlovskiyi* Udacz. et Migusch. (UA0300106), сорт м'якої пшениці Харківська 28 (UA0103074) та отримані від схрещування цих зразків гібриди F_1 , F_2 , F_3 та BC_1 .

Схрещування проводили загальноприйнятим методом з використанням при запиленні твел-методу та традиційного способу нанесення пилку на приймочку (Коновалов и др., 1990). При аналізі

колосів за допомогою штангенциркуля проводили заміри довжини та ширини колоскової луски, довжини зовнішньої та внутрішньої квіткових лусок і зернівки у двох перших квітках середнього колоска головного колосу кожної рослини. На торсійних терезах зважували проаналізовані зернівки. У батьківських форм і гібридів F_1 аналізували не менше 22 рослин, у гібридних популяціях F_2 – не менше 170 рослин, по BC_1 – не менше 20 рослин. Ступінь домінування (D) в F_1 визначали за формулою Біла-Еткінса (Beil, Atkins, 1965). Характер розподілу рослин в F_2 визначали за допомогою стандартних методів варіаційної статистики (Рокицкий, 1978; Лакин, 1978); відповідність характеру розщеплення гіпотетичному оцінювали за методом χ^2 ; взаємозв'язок між ознаками – за коефіцієнтом парної кореляції.

Аналіз елементів колоска показав суттєві відмінності між першою та другою квітками у батьківських форм та гібридів в усіх випадках, тому подальший аналіз цих ознак здійснювався окремо по першій і другій квітках колоску.

Протягом 2002–2003 рр. ми вивчали гібриди F_1 , отримані від реципрокних схрещувань *T. petropavlovskiy* / Харківська 28. Основними ознаками полонікумності є видовженість колоскових і квіткових лусок та видовженість зернівки. Після того, як одержані в попередньому досліді (Рожков, 2005) коефіцієнти парних кореляцій показали високий взаємозв'язок між довжиною колоскової та зовнішньої квіткової лусок: (у батьківських форм $r=0,68-0,79$, а у гібридних популяціях $0,78-0,87$), подальше вивчення успадкування ознак полонікумності проводили за довжиною колоскової луски та зернівки.

Умови проведення досліджень, включаючи агротехніку, температурний режим і забезпеченість вологою, помірний фон розвитку хвороб та шкідників, – були в цілому сприятливі і дозволили повною мірою проявитися ознакам, підданим аналізу.

Результати і їх обговорення

Проведені нами виміри свідчать про істотні відмінності між батьківськими формами за довжиною колоскової луски та зернівки: у *T. petropavlovskiy* вони значно довші, ніж у сорту м'якої пшениці Харківська 28 (табл. 1). За довжиною колоскової луски у гібридів першого покоління реципрокних комбінацій *T. petropavlovskiy* / Харківська 28 домінує м'яка пшениця, за довжиною зернівки – *T. petropavlovskiy*.

Таблиця 1.

Успадкування та ступінь домінування ознак довжина (мм) колоскової луски і зернівки у гібридів F_1 від схрещування *T. petropavlovskiy* / *T. aestivum* Харківська 28

квітка	колоскова луска, мм			D	зернівка, мм			D
	♀	F_1	♂		♀	F_1	♂	
	$\bar{x} \pm Sx$				$\bar{x} \pm Sx$			
F_1 <i>T. petropavlovskiy</i> / Хар.28								
Перша	14,2±0,22	11,0±0,18	8,3±0,11	-0,09	7,7±0,22	6,5±0,12	5,2±0,09	0,06
Друга	15,2±0,23	11,2±0,14	8,5±0,12	-0,20	7,8±0,23	7,0±0,12	5,7±0,08	0,26
F_1 Хар.28 / <i>T. petropavlovskiy</i>								
Перша	8,3±0,11	11,0±0,17	14,2±0,22	-0,09	5,2±0,09	6,8±0,10	7,7±0,22	0,31
Друга	8,5±0,12	11,3±0,21	15,2±0,23	-0,16	5,7±0,08	7,0±0,13	7,8±0,23	0,26

В F_2 за довжиною колоскової луски отримані високі вірогідні показники асиметрії і ексцесу кривої розподілу рослин з їх похибками (табл. 2), які переконливо свідчать про відхилення отриманих даних від нормального розподілу. Показник достовірності вибіркового коефіцієнту асиметрії за довжиною колоскової луски по першій та другій квітках знаходився в межах від 4,9 до 6,6. Отже, отримані значні показники позитивної асиметрії свідчать про невідповідність отриманих даних нульовим гіпотезам про нормальний розподіл і про зсув максимуму варіаційної кривої в бік м'якої пшениці. Значні показники достовірності ексцесу отримані в комбінації F_2 *T. petropavlovskiy* / Харківська 28 по першій (3,6) та другій (3,0) квітках.

Гістограми довжини колоскової луски першої та другої квіток колоска в реципрокних комбінаціях (рис. 1) загалом мають подібний характер, однак, більш чітко вираженим є розподіл рослин за довжиною колоскової луски другої квітки. З цих гістограм видно, що розщеплення рослин F_2 в реципрокних комбінаціях має подібний характер і за основною ознакою полонікумності – довжиною колоскової луски – не відповідає моногенному успадкуванню. Всі класи рослин характеризуються безперервним варіюванням з плавними переходами з одного в інший. Поряд з тим, на фоні безперервного варіювання проглядається зосереджене накопичення рослин в трьох точках гістограми,

які відповідають за цією ознакою фенотипам батьківських форм та середньому показнику гібриду F₁. Слід також відмітити, що рослини проміжного типу знаходяться ближче до рослин типу м'якої пшениці, це також може служити підтвердженням домінування за основною ознакою полонікумності – довжиною колоскової луски сорту м'якої пшениці Харківська 28.

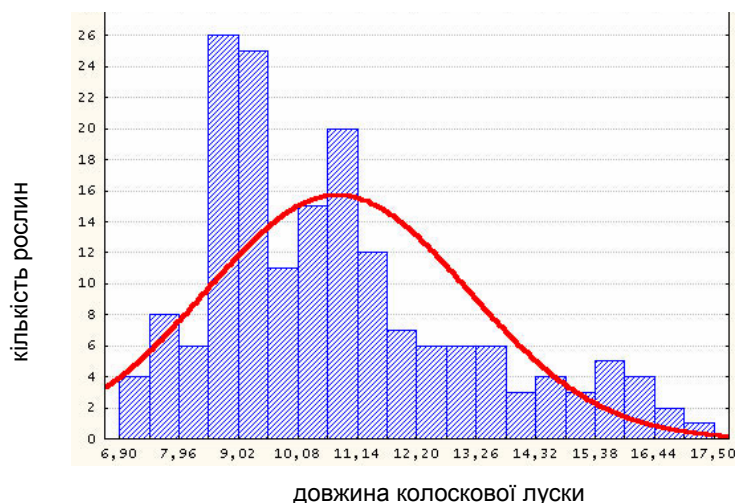


Рис. 1. Розподіл рослин F₂ Харківська 28 / *T. petropavlovskiyi* за довжиною колоскової луски

Таблиця 2. Характеристика гібридів F₂ в реципрокних схрещуваннях *T. petropavlovskiyi* / Харківська 28

Ознаки	квітка	$\bar{x} \pm S \bar{x}$, мм	Межі варіювання, мм	Асиметрія		Екссес	
				значення	похибка	значення	похибка
F₂ <i>T. petropavlovskiyi</i> / Харківська 28							
Довжина колоскової луски	перша	10,0±0,16	6,9–18,5	1,199	0,186	1,331	0,369
	друга	10,35±0,18	7,6–19,1	1,220	0,186	1,109	0,370
Довжина зернівки	перша	6,2±0,05	4,2–7,5	-0,394	0,198	0,485	0,394
	друга	6,35±0,06	4,2–7,5	0,232	0,202	2,458	0,401
F₂ Харківська 28 / <i>T. petropavlovskiyi</i>							
Довжина колоскової луски	перша	9,9±0,16	6,4–16,8	0,950	0,184	0,272	0,366
	друга	10,25±0,18	6,9–17,5	0,893	0,184	0,132	0,366
Довжина зернівки	перша	6,0±0,06	4,2–7,9	-0,249	0,215	0,103	0,427
	друга	6,3±0,06	4,5–7,8	-0,241	0,226	0,411	0,449

Отримане в комбінації F₂ *T. petropavlovskiyi* / Харківська 28 розщеплення 70:80:20, а в реципрокній комбінації F₂ Харківська 28 / *T. petropavlovskiyi* 69:83:22 наближаються до співвідношення, характерного для дигібридного розщеплення 6:7:3 (табл. 3). Можна припустити, що в генотипі *T. petropavlovskiyi* на видовження колоскової луски, крім основного гену **p**, впливає щонайменше ще один ген **d**. Виходячи з гіпотези про дигібридний характер успадкування з розщепленням 6:7:3, до рослин типу *T. petropavlovskiyi* слід віднести рослини, що матимуть генотипи: **ppdd** (1 частина з 16 можливих генотипів) і **ppDd** (2 частини), до рослин проміжного типу – рослини з генотипами: **ppDD** (1 частина), **Ppdd** (2 частини) та **PpDd** (4 частини), до типу *T. aestivum* – всі рослини з генотипами **PP--** (4 частини) та рослини з генотипом **PpDD** (2 частини).

Таблиця 3.

Співвідношення класів розщеплення за довжиною колоскової луски

Комбінація	Кількість рослин за класами розщеплення			Співвідношення класів	χ^2	
	тип <i>T. petropavlovskyi</i>	проміжний тип	тип м'якої пшениці		фактичне	табличне
F ₂ <i>T. petropavlovskyi</i> / Харківська 28	20	80	80	70	6:7:3	1,24
BC1 <i>T. petropavlovskyi</i> / Хар. 28) / Хар. 28	-	9	9	15	3:1	0,75
BC1 <i>T. petropavlovskyi</i> / Хар. 28) / <i>T. petropavlovskyi</i>	12	56	56	-	3:1	0,74
F ₂ Хар. 28 / <i>T. petropavlovskyi</i>	22	83	83	69	6:7:3	1,00

Щоб переконатись в правомірності висуненої гіпотези, ми обчислили середнє і похибку середнього за довжиною колоскової луски другої квітки в межах виділених класів (табл. 4). Як видно, середні значення в рослин типу *T. petropavlovskyi* і проміжного типу, хоч і не набагато, але все ж нижчі за відповідні показники батьківської форми *T. petropavlovskyi* та гібридів F₁, натомість показники виділеного типу м'якої пшениці дещо перевищують показники батьківського сорту м'якої пшениці. Певні розбіжності з теоретично очікуваними результатами та отримані трансгресії дають підстави стверджувати, що контроль за довжиною колоскової луски не обмежується лише двома основними генами **p** і **d**. Ми припускаємо, що в генотипах батьківських форм, поряд з генами **p** і **d**, присутня деяка кількість генів-модифікаторів, які вносять свої корективи в характер успадкування довжини лусок. Зауважимо також, що отримані середні показники в прямій і реципрокній комбінаціях майже однакові, що свідчить про відсутність ефекту цитоплазми; це підтверджуються і потрійними похибками даних показників, які не дозволяють відкинути нульову гіпотезу.

Таблиця 4.

Середні показники довжини колоскової луски та їх похибки за класами розщеплення в реципрокній комбінації F₂ *T. petropavlovskyi* / Харківська 28

Комбінація	Класи розщеплення F ₂ – типи рослин:		
	<i>T. petropavlovskyi</i>	проміжний	м'якої пшениці
	$\bar{x} \pm Sx$, мм		
F ₂ <i>T. petropavlovskyi</i> / Харківська 28	15,05±0,297	10,8±0,093	9,1±0,069
F ₂ Харківська 28 / <i>T. petropavlovskyi</i>	14,75±0,224	10,8±0,100	8,9±0,077

Підтвердженням характеру розщеплення слугував склад сімей F₃, отриманих від посіву потомства рослин, відібраних з різних класів F₂. Так, серед потомств рослин F₂, що за фенотипом були подібні до *T. petropavlovskyi*, у F₃ були отримані лише рослини вихідного фенотипу і незначна кількість рослин проміжного типу, в той час, як серед сімей, що за фенотипом нагадували м'яку пшеницю, в F₃, поряд з вихідним морфотипом, вищеплювались рослини проміжного класу і навіть рослини типу *T. petropavlovskyi*.

Характер розщеплення за довжиною зернівки – по результатах наших досліджень також описується дигібридною моделлю, однак співвідношення інше – 9:7 (табл. 5). Воно властиве для комплементарної взаємодії генів, при якій збільшується середня величина ознаки у гібридів F₁, що і спостерігалось у нашому досліді.

Щоб з'ясувати взаємозв'язок довжини колоскової луски з довжиною зернівки, ми проаналізували довжину зернівки окремо у кожному з 3 класів F₂, виділених за довжиною колоскової луски: тип *T. petropavlovskyi*, проміжний тип та тип м'якої пшениці (табл. 6). Результати цього розподілу свідчать, що середнє значення довжини зернівки найбільш високе і вірогідне в класі *T. petropavlovskyi*, а

найнижче в класі м'якої пшениці. Це є доказом взаємозв'язку довжини колоскової луски та довжини зернівки. Цей факт, а також отримані в попередньому досліді (Рожков, 2005) коефіцієнт парної кореляції в F_2 Харківська 28 / *T. petropavlovskiyi*, в якому спостерігалась позитивна вірогідна кореляція між довжиною колоскової луски та зернівки (перша квітка (0,37), друга квітка (0,25)) – доводять, що між довжиною колоскової луски і зернівки спостерігається позитивний взаємозв'язок.

Таблиця 5.
Співвідношення класів розщеплення за довжиною зернівки у гібридів реципрокних схрещувань *T. petropavlovskiyi* / Харківська 28

Комбінація	Кількість рослин за класами розщеплення		Співвідношення класів	χ^2	
	тип <i>T. petropavlovskiyi</i>	тип м'якої пшениці		фактичне	табличне
F_2 <i>T. petropavlovskiyi</i> / Харківська 28	64	70	7:9	0,431	3,84
F_2 Харківська 28 / <i>T. petropavlovskiyi</i>	38	59	7:9	0,406	3,84

Таблиця 6.
Довжина зернівок у рослин різних класів F_2 *T. petropavlovskiyi* / Харківська 28, виділених за довжиною колоскової луски

Характеристика рослин за ознакою зернівки	Тип рослин за довжиною колоскової луски		
	Тип м'якої пшениці	Проміжний тип	Тип <i>T. petropavlovskiyi</i>
Кількість рослин	40	54	20
$\bar{x} \pm Sx$, мм	6,0 \pm 0,096	6,45 \pm 0,071	6,5 \pm 0,169
Межі варіювання	4,5–7,1	5,0–7,3	5,3–7,8
Асиметрія (As)	-0,579	-0,547	0,124
Похибка As	0,374	0,325	0,512
Екссес (Ex)	0,563	0,037	-0,789
Похибка Ex	0,733	0,639	0,992

Висновки

За результатами досліджень встановлено, що основна ознака полонікумності – довжина колоскової луски при схрещуванні *T. petropavlovskiyi* / Харківська 28 успадковуються за дигібридним типом зі співвідношенням 7:6:3. Крім основних генів *p* і *d* на довжину колоскової луски також впливають гени-модифікатори. Інша ознака полонікумності – довжина зернівки також контролюється двома генами і успадковується за типом комплементатії. Доведено також, що *T. petropavlovskiyi* є генетичним джерелом для збільшення розміру зернівки гексаплоїдної пшениці.

Список літератури

- Гончаров Н.П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей. – Новосибирск: Сиб. унив. изд-во, 2002. – 252с.
- Дорофеев В.Ф., Удачин Р.А., Семенова Л.В. и др. Пшеницы мира. 2-е изд., перераб. и доп. – Л.: ВО Агропромиздат. Ленингр. отд., 1987. – 560с.
- Коваль С.Ф., Коваль В.С., Шаманин В.П. Изогенные линии пшеницы. – Омск, Омскбланкиздат, 2001. – 152с.
- Коновалов Ю.Б., Долгодворова Л.И., Степанова Л.В. и др. Частная селекция полевых культур. – М.: Агропромиздат, 1990. – 543с.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. Учебное пособие для университетов и педагогических институтов. – М.: Высшая школа, 1978. – 343с.
- Пшеница // Культурная флора СССР. Т.1: Монография / В.Ф.Дорофеев, А.А.Филатенко, Э.Ф.Мигушова и др. – Л.: Колос, 1979. – 346с.

Рожков Р.В. Взаємозв'язок між елементами колосу у полоноїдних видів пшениці та їх гібридів з м'якою та твердою пшеницями // Вісник Харківського національного аграрного університету. – 2005. – Вип.1. – С. 96–101.

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

Beil G.M., Atkins R.E. Inheritance of quantitative characters in grain sorgum // Jowa J. Sci. – 1965. – Vol.39, №3. – P. 345–358.

Watanabe N. Development and use of near-isogenic lines of durum wheat cultivar "LD222" // Abstracts of the 11th EWAC Conference dedicated to the memory of O.I.Maystrenko. – Novosybirsk, 2000. – P. 65–66.

Watanabe N. Origin of *Triticum petropavlovskyi* // Annual Wheat Newsletter. – 2001. – Vol.47. – P. 89–90.

НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ ПОЛОНИКУМНОСТИ У МЕЖВИДОВЫХ ГИБРИДОВ *T. PETROPAVLOVSKYI* С СОРТОМ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ ХАРЬКОВСКАЯ 28
Р.В.Рожков

Изучали наследование основных видовых признаков гексаплоидного вида пшеницы *T. petropavlovskyi* Udacz. et E.Migusch. – длины колосковой чешуи и длины зерновки – в скрещиваниях с мягкой пшеницей. Установлен двугенный контроль длины чешуи у этих гибридов и наследование длины зерновки по типу комплементации. Подтверждена положительная взаимосвязь между длиной колосковой чешуи и длиной зерновки.

Ключевые слова: *Triticum petropavlovskyi*, мягкая пшеница, гибридизация, длина колосковой чешуи, длина зерновки, наследование, полоникумность.

INHERITANCE OF "POLONICUMITY" TRAITS IN INTERSPECIAL HYBRIDS *T. PETROPAVLOVSKYI* WITH BREAD WHEAT CULTIVAR KHARKIVS'KA 28
R.V.Rozhkov

Inheritance of main species traits of hexaploid wheat species *T. petropavlovskyi* Udacz. et E.Migusch. – glume length and kernel length – in reciprocal crosses with bread wheat were studied. Two-gene control of glume length in these hybrids and inheritance of kernel length by the type of complementation are revealed. Positive connection between glume length and kernel length is confirmed.

Key words: *Triticum petropavlovskyi*, bread wheat, hybridization, glume length, kernel length, inheritance, "polonicumity".

Представлено В.М.Поповим

Рекомендовано до друку В.В.Жмурком