

¹ Інститут захисту рослин НААН,

Україна, 03022, м. Київ, вул. Васильківська, 33, e-mail: sia1@i.com.ua

² ДУ «Інститут харчової біотехнології і геноміки НАН України»,

Україна, 04123, м. Київ, вул. Осиповського, 2а

✉ natalkozub@gmail.com, sia1@i.com.ua, (044) 257-22-58

ОЗЕРНЕНІСТЬ ТА ІНШІ ОЗНАКИ ПРОДУКТИВНОСТІ РОСЛИН F₁ ПШЕНИЦІ М'ЯКОЇ ВІД СХРЕЩЕННЯ ФОРМ З ТРАНСЛОКАЦІЯМИ 1BL/1RS І 1AL/1RS

Пшенично-житні транслокації за участю плеча 1RS (1BL/1RS, 1AL/1RS) є поширеними інтрогресіями в комерційних сортах пшениці [1]. Зокрема, біля 50% сортів Центрального Лісостепу України, створених в останні 20 років, мають одну з цих двох транслокацій [2]. Широке розповсюдження цих транслокацій може пояснюватися тим, що вони несуть ряд генів стійкості до хвороб і шкідників. Транслокація 1BL/1RS (типу Кавказ) несе гени стійкості до збудників хвороб борошнистої роси *Pm8*, стеблової іржі *Sr31*, брурої іржі *Lr26*, жовтої іржі *Yr9*, на ній також прокартовано ген стійкості до біотипу 2 ячмінної попелиці *Diuraphis noxia* (Kurdjumov) *Dn2414* [3]. Транслокація 1AL/1RS (типу Аміго) має ген стійкості до біотипів попелиці *Schizaphis graminum* (Rondani) В та С *Gb2*, до кліща *Aceria tosicheilla* (Keifer) *Cm3* [3], гени стійкості до борошнистої роси *Pm17* та стеблової іржі *Sr1RS^{Amigo}* [4]. Ген *Sr1RS^{Amigo}* є особливо важливим, оскільки є ефективним до всіх відомих біотипів небезпечної раси стеблової іржі *Ug99* [5].

У низці досліджень було показано позитивний вплив присутності 1BL/1RS транслокації на урожай зерна [6–10]. Позитивний ефект на урожайність також виявлено і для 1AL/1RS [11, 12]. Слід відзначити ще одну подібність в ефектах обох транслокацій – гетерозис за ознаками продуктивності у гетерозигот за транслокацією [12–15]. Прояв ефектів транслокацій на продуктивність залежить як від генетичного фону, так і від умов вирощування. Крім того, характерною особливістю житньої 1BL/1RS транслокації від сорту Кавказ є знижена частота передачі через чоловічі гамети у гібридів (біля 40%) [16–18], тоді як житня 1AL/1RS транслокація від сорту Аміго передається з нормальною частотою (50%) [12, 19].

Для дослідження можливостей використання гібридів між формами з двома житніми транс-

локаціями в гетерозисній селекції вивчали озерненість та інші ознаки продуктивності таких гібридів.

Матеріали і методи

Матеріалом дослідження слугували рослини F₁ від реципрокного схрещення Миронівська 67 × 7086 AR; реципрокного схрещення Б16 × Колумбія, сорти Миронівська 67, Колумбія, лінії Б16, 7086 AR. Сорт Миронівська 67 (М67) і лінія Б16 – носії 1BL/1RS транслокації; сорт Колумбія і лінія 7086 AR (AR) – носії 1AL/1RS транслокації. Лінію 7086 AR створено д.б.н. О.І. Рибалкою (СГІ НААН). Рослини вирощено в 2010–2011 рр. на дослідній ділянці с. Гатне широкорядним посівом блоками в трьох повтореннях. Блок включав по одному 1,2-метровому ряду кожного напрямку схрещення та вихідних сортів: М67, AR, М67 × AR, AR × М67, Б16, Колумбія, Б16 × Колумбія, Колумбія × Б16. Відстань між рядами – 30 см, між рослинами в ряду – 5 см. У рослин F₁ та батьківських форм відзначали такі ознаки: число продуктивних стебел з рослин, маса зерна з рослин, проводили аналіз 39–42 колосів за такими ознаками: число колосків у колосі, число квіток у колосі, число зерен з колоса, маса зерна з колоса. Озерненість визначали як відношення кількості зерен до кількості квіток, також визначали кількість зерен на колосок.

Також аналізували рослини F₁ від реципрокного схрещення М67 × Колумбія і реципрокного схрещення Б16 × AR. Рослини вирощено в 2008–2009 рр. на дослідній ділянці с. Гатне широкорядним посівом 1,2-метровими рядами блоками в трьох повтореннях. Відстань між рядами – 30 см, між рослинами в ряду – 5 см. Відзначали число продуктивних стебел та масу зерна з рослини, проводили аналіз 43–54 колосів за такими ознаками: число квіток у колосі, число зерен з колоса, маса зерна з колоса, озерненість колоса.

Достовірність різниці між середніми значеннями ознак визначали за допомогою t-критерію. Гетерозис (у %) відносно кращої батьківської форми визначали за формулою $H = [(F_1 - P_1)/P_1] \times 100$, де F₁ – середнє значення ознаки у гібрида F₁, P₁ – середнє значення ознаки у кращої батьківської форми.

Результати та обговорення

Попередньо проводили аналіз озерненості гібридів від реципрокного схрещення М67 × Колумбія і реципрокного схрещення Б16 × АR. У межах комбінації схрещення ознаки продуктивності відрізнялись у відповідних гібридів від різних напрямків схрещення (табл. 1) за кількістю квіток з колоса в обох комбінаціях (P<0,01), числом зерен на квітку у комбінації схрещення М67 × Колумбія (P<0,05), числом зерен з колоса у комбінації Б16 × АR (P<0,05).

Гібриди F₁ від схрещення Колумбія × М67 характеризувались істотно меншою масою зер-

на з рослини і з колоса, кількістю зерен у колосі (P<0,001), ніж гібриди F₁ комбінації АR × Б16 при практично однаковій кількості продуктивних стебел з рослини (табл. 2). Виявилось, що озерненість гібридів F₁ (кількість зерен на квітку) була майже в два рази нижчою (P<0,001) у комбінації схрещення Колумбія × М67 – 0,353 (середнє для обох напрямків схрещення), ніж у комбінації АR × Б16 – 0,635 (табл. 1, 2).

Для того щоб визначити, який саме компонент з комбінації Колумбія × М67 відповідає за значне зниження озерненості, проведено аналіз ознак продуктивності гібридів за участю М67 і Колумбія в іншому поєднанні – від реципрокного схрещення М67 × АR і Б16 × Колумбія та їх батьківських форм. Ознаки продуктивності практично не відрізнялись у гібридів від різних напрямків схрещення в межах однієї комбінації (табл. 3).

У комбінації М67 × АR гібриди обох напрямків схрещення мали істотно вище значення числа продуктивних стебел і маси зерна з рослини та числа колосків у колосі, ніж обидві батьків-

Таблиця 1

Озерненість (число зерен/квітку) та інші ознаки продуктивності у гібридів F₁ від реципрокних схрещень М67 × Колумбія і Б16 × АR

Ознаки	Колумбія × М67		М67 × Колумбія		АR × Б16		Б16 × АR	
	х	SE	х	SE	х	SE	х	SE
Число продуктивних стебел	8,24	0,57	8,30	0,58	8,17	0,93	9,25	0,97
Маса зерна з рослини, г	5,47	0,41	5,68	0,52	13,52	1,97	16,01	2,01
Число квіток в колосі	72,28	1,85	86,11	2,14	79,16	2,58	88,79	2,43
Число зерен з колоса	26,87	0,92	27,79	1,20	50,79	2,05	56,56	1,87
Число зерен/квітку	0,376	0,012	0,327	0,015	0,638	0,010	0,632	0,007
Маса зерен окремого колоса, г	1,523	0,064	1,551	0,063	2,756	0,127	2,725	0,133

Примітки: х – середнє значення; SE – стандартна похибка.

Таблиця 2

Відмінності між середніми значеннями ознак за t-критерієм у гібридів F₁ від реципрокних комбінацій схрещення М67 × Колумбія і Б16 × АR

Ознаки	М67 × Колумбія		АR × Б16		Різниця середніх
	х	SE	х	SE	
Число продуктивних стебел	8,22	0,41	8,94	0,71	0,71
Маса зерна з рослини, г	5,58	0,33	15,31	1,48	9,73**
Число квіток в колосі	78,00	1,70	84,28	1,86	6,28*
Число зерен з колоса	27,10	0,76	53,88	1,45	26,78**
Число зерен/квітку	0,353	0,010	0,635	0,006	0,282**
Маса зерен з окремого колоса, г	1,60	0,08	2,74	0,10	1,15**

Примітки: х – середнє значення; SE – стандартна похибка; достовірні відмінності при * P < 0,05, ** P < 0,001.

Озерненість (число зерен/квітку) та інші знаки продуктивності у гібридів F₁ від реципрокних схрещень М67 × АR і Б16 × Колумбія та батьківських форм

Сорт, лінія, гібрид F ₁	Число продуктивних стебел	Маса зерен з рослини, г	Число колосків у колосі	Число зерен з колоса	Число зерен/квітку
М67	8,38 ± 0,42	16,28 ± 1,07	18,53 ± 0,19	52,18 ± 1,56	0,760 ± 0,006
AR	8,19 ± 0,44	11,4 ± 0,79	17,26 ± 0,22	42,95 ± 1,32	0,746 ± 0,007
М67 × AR	10,51 ± 0,68	22,20 ± 1,81	19,25 ± 0,22	47,78 ± 1,22	0,674 ± 0,008
AR × М67	10,24 ± 0,42	22,99 ± 1,19	19,28 ± 0,22	46,18 ± 1,22	0,642 ± 0,009
Б16	6,57 ± 0,38	11,52 ± 0,78	19,02 ± 0,28	49,15 ± 1,27	0,798 ± 0,007
Колумбія	8,83 ± 0,49	13,78 ± 0,9	15,78 ± 0,18	48,43 ± 1,13	0,772 ± 0,008
Б16 × Колумбія	8,74 ± 0,44	17,6 ± 0,95	17,55 ± 0,28	49,48 ± 1,32	0,733 ± 0,009
Колумбія × Б16	8,09 ± 0,47	16,09 ± 1,11	17,83 ± 0,23	48,46 ± 1,12	0,707 ± 0,009

ські форми (табл. 3, 4). Відповідно, спостерігався гетерозис відносно кращої батьківської форми (М67) на рівні 25% (тут і далі – середнє значення гетерозису для гібридів від двох напрямків схрещення) за продуктивним кушенням, 40% за масою зерна з рослини і 4,4% за числом колосків у колосі. За числом зерен у колосі гібриди проявляли негативний гетерозис на рівні 10%. Гібриди обох напрямків схрещення мали істотно менше число зерен на колосок і на квітку (озерненість) ($P < 0,001$, табл. 4). Рівень озерненості становив 0,746 у AR і 0,760 у М67, тоді як у гібридів за їх участю – 0,642 і 0,674 (табл. 3). У гібридів М67 × AR проявився негативний гетерозис за озерненістю –13,8% у середньому для двох напрямків схрещення.

У комбінації схрещення Б16 × Колумбія гібриди істотно не відрізнялися за числом продуктивних стебел від кращої батьківської форми – сорту Колумбія. За масою зерна з рослини лише рослини напрямку схрещення Б16 × Колумбія мали істотно більше значення маси зерна з рослини, ніж у сорту Колумбія ($P < 0,01$) (табл. 4). Відповідно, гетерозис за масою зерна з рослини відносно кращої батьківської форми на рівні 27,7% виявлено лише у гібридів з цитоплазмою від Б16 (Б16 × Колумбія).

У гібридів від зворотного схрещення (Колумбія × Б16) число продуктивних стебел і маса зерна з рослини були на рівні кращої батьківської форми – Колумбія. Рівень озерненості у гібридів обох напрямків схрещення (0,707 і 0,733) був значно ($P < 0,01$) нижчим, ніж у обох батьківських форм – Б16 і Колумбія (0,772 і 0,798). Негативний гетерозис (відносно кращої за озерненістю форми – Б16) складав 8,7 і 11,3%, відповідно, для двох напрямків схрещення.

Порівнювали озерненість у гібридів від двох комбінацій схрещення. Озерненість у гібридів від реципрокного схрещення Б16 × Колумбія була істотно вищою, ніж озерненість у гібридів від реципрокного схрещення М67 × AR ($P < 0,01$, табл. 4). Тому можна припустити, що саме сорт Миронівська 67 несе генетичні фактори, що підсилюють зниження озерненості.

Таким чином, у цьому дослідженні показано можливість гетерозису у гібридів з двома житніми транслокаціями 1AL/1RS і 1BL/1RS (на прикладі комбінації М67 × AR), однак прояв гетерозису залежить від генетичного фону. Ці дані узгоджуються з результатами Ovuoche et al. [14], де гетерозис (на рівні 23,5%) за урожаєм зерна у гібридів з двома транслокаціями спостерігався лише в одній комбінації схрещення з трьох досліджених. Однак у всіх цих трьох комбінаціях зменшувалося число колосків у колосі та зерен у колосі [14], на відміну від комбінації М67 × AR, де гібриди мали також істотно більше значення числа колосків у колосі.

Отже, одночасна присутність двох житніх транслокацій у гібридів пшениці 1AL/1RS і 1BL/1RS призводить до зниження озерненості порівняно з величинами у батьківських форм, величина зниження залежить від комбінації схрещення. Причиною цього зниження може бути формування незбалансованих гамет та аномалії мейозу через кон'югацію плеч 1RS різних транслокацій. Відмінності між озерненістю у різних гібридів свідчать про наявність генетичних систем у пшениці, що регулюють мейоз таких гібридів. Можна припустити, що фактори, які підсилюють зниження озерненості, несе сорт Миронівська 67, оскільки ступінь зниження озерненості є нижчим у гібридах за його участю. У пев-

Відмінності між групами рослин за числом продуктивних стебел і озерненістю за t -критерієм

Ознаки	Класи, що порівнюються		Різниця	t
Число продуктивних стебел	M67	M67 × AR	-2,13	2,64**
	M67	AR × M67	-1,86	3,16**
	AR	M67 × AR	-2,41	2,85**
	AR	AR × M67	-2,33	3,40***
	B16	B16 × Колумбія	-2,17	3,73***
	B16	Колумбія × B16	-1,52	2,53*
	B16	Колумбія	-2,26	3,65***
Число зерен/квітку (озерненість)	M67	M67 × AR	0,087	8,48***
	M67	AR × M67	0,119	10,9***
	AR	M67 × AR	0,072	6,74***
	AR	AR × M67	0,104	9,20***
	B16	B16 × Колумбія	0,065	5,69***
	B16	Колумбія × B16	0,091	7,72***
	Колумбія	B16 × Колумбія	0,039	3,34***
	Колумбія	Колумбія × B16	0,066	5,44***
	Колумбія × B16	M67 × AR	0,033	2,65**
	B16 × Колумбія	AR × M67	0,092	7,37***
Маса зерна з рослини, г	M67	M67 × AR	-5,91	2,82**
	M67	AR × M67	-6,70	4,21***
	AR	M67 × AR	-10,80	5,47***
	AR	AR × M67	-11,59	8,15***
	M67	AR	4,89	3,67***
	B16	B16 × Колумбія	-6,08	4,97***
	B16	Колумбія × B16	-4,57	3,39***
	B16	Колумбія	-2,26	1,91
	Колумбія	B16 × Колумбія	-3,82	2,92**

Примітки: * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$.

них комбінацій схрещення виявлено гетерозис за масою зерна з рослини, незважаючи на знижену озерненість колоса, в основному, за рахунок підвищеного рівня продуктивного кущення та, меншою мірою, збільшення числа колосків на колос.

Висновки

Одночасна присутність двох пшенично-житніх транслокацій 1AL/1RS і 1BL/1RS у рослин F_1 пшениці м'якої призводить до статистично іс-

тотного зниження озерненості. Рівень зниження озерненості у таких гібридів залежить від генетичного фону. Сорт Миронівська 67, імовірно, несе генетичні фактори, що підсилюють зниження рівня озерненості гібридів з двома транслокаціями. Незважаючи на зниження озерненості, у певних комбінаціях схрещення в F_1 може спостерігатися гетерозис за масою зерна (Миронівська 67 × 7086 AR).

ЛІТЕРАТУРА

1. Rabinovich S.V. Importance of wheat-rye translocations for breeding modern cultivars of *Triticum aestivum* L. // *Euphytica*. – 1998. – 100. – P. 323–340.
2. Kozub N.A., Sozinov I.A., Sobko T.A., Kolyuchii V.T., Kuptsov S.V., Sozinov A.A. Variation at storage protein loci in winter common wheat cultivars of the Central Forest-Steppe of Ukraine // *Цитология и генетика*. – 2009. – 43, № 1. – С. 69–77.
3. Catalogue of Gene Symbols. Gene Catalogue [Електронний ресурс], 2013. – Режим доступу: <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/download.jspMacGene>.
4. Olson E.L., Brown-Guedira G., Marshal D.S., Jin Y., Mergoum M., Dubcovsky J. Genotyping of U.S. Wheat germplasm for presence of stem rust resistance genes Sr24, Sr36, and Sr1RSAmigo // *Crop Science*. – 2010. – 50. – P. 668–675.
5. Sharma S., Bhat P.R., Ehdai B., Close T.J., Lukashewski A.J., Waynes J.G. Integrated genetic map and genetic analysis of a region associated with root traits on the short arm of rye chromosome 1 in bread wheat // *Theor. Appl. Genet.* – 2009. – 119. – P. 783–793.
6. Moreno-Sevilla B., Baenzinger P.S., Peterson C.J., Graybosch R.A., McVey D.V. The 1BL/1RS translocation: agronomic performance of F3-derived line from a winter wheat cross // *Crop. Sci.* – 1995. – 35, № 4. – P. 1051–1055.
7. Villareal R.L., Rajaram S., Mujeeb-Kazi A., Del-Toro E. The effect of chromosome 1B/1R translocation on the yield potential of certain spring wheats (*Triticum aestivum* L.) // *Plant Breed.* – 1991. – 106. – P. 77–81.
8. Howell T., Hale I., Jankuloski L., Bonafede M., Gilbert M., Dubcovsky J. Mapping a region within the 1RS.1BL translocation in common wheat affecting grain yield and canopy water status // *Theor. Appl. Genet.* – 2014. – 127. – P. 2695–2709.
9. Viiallereal R.L., del Toro E., Rajaram S., Mujeeb-Kazi A. The effect of chromosome 1AL/1RS translocation on agronomic performance of 85 F2-derived F6 lines from three *Triticum aestivum* L. crosses // *Euphytica*. – 1996. – 89. – P. 363–369.
10. Козуб Н.А., Созінов І.А., Созінов А.А. Эффекты присутствия ржаной 1AL/1RS транслокации в геноме мягкой пшеницы // Биологизация адаптивно-ландшафтной системы земледелия – основа повышения плодородия почвы, роста продуктивности сельскохозяйственных культур и сохранения окружающей среды. Материалы Всероссийской научно-практической конференции БелНИИСХ Россельхозакадемии, Белгород, 12–13 июля. – Белгород: Отчий край, 2012. – С. 283–288.
11. Созінов І.А., Козуб Н.А., Хохлов А.Н., Терновская Т.К. Сопряженность количественных признаков с аллельными состояниями локусов запасных белков у озимой пшеницы // *Цитология и генетика*. – 1993. – 27, № 5. – С. 40–48.
12. Owuochi J.O., Sears R.G., Brown-Guedira G.L., Gill B.S., Fritz A.K. Heterotic effects of wheat-rye chromosomal translocations on agronomic traits of hybrid wheat (*Triticum aestivum* L.) under an adequate moisture regime // *Euphytica*. – 2003. – 132. – P. 67–77.
13. Козуб Н.А., Созінов І.А., Созінов А.А. Влияние присутствия ржаной 1BL/1RS транслокации на признаки продуктивности у растений F₂ мягкой пшеницы от скрещивания почти изогенных линий по глиадиновым локусам // Фактори експериментальної еволюції організмів: зб. наук. пр. / Під ред. В.А. Кунаха [та ін.]. – К.: Логос, 2010. – 8. – С. 141–145.
14. Rauburn A.L., Mornhinweg D.W. Inheritance of a 1BL/1RS wheat-rye translocated chromosome in wheat // *Crop Sci.* – 1988. – 28, N 4. – P. 709–711.
15. Созінов І.А., Козуб Н.А., Хохлов А.Н. Реципрокные различия предзиготических процессов по локусам запасных белков у растений F₁ пшеницы // *Цитология и генетика*. – 1994. – 28, № 2. – С. 30–35.
16. Козуб Н.А., Созінов І.А., Созінов А.А. Особенности передачи ржаных транслокаций 1AL/1RS и 1BL/1RS через гаметы у гибридов мягкой пшеницы // Фактори експериментальної еволюції організмів: зб. наук. пр. / Під ред. В.А. Кунаха [та ін.]. – К.: Логос, 2008. – 4. – С. 163–168.

SOZINOV I.A.¹, KOZUB N.A.^{1,2}, BIDNYK H.YA.^{1,2}, DEMIANOVA N.A.^{1,2}, BLUME YA.B.², SOZINOV A.A.²

¹ Institute of Plant Protection, NAAS,

Ukraine, 03022, Kyiv, Vasylkivska str., 33, e-mail: sial@i.com.ua

² Institute of Food Biotechnology and Genomics, NAS of Ukraine,

Ukraine, 04123, Kyiv, Osypovskogo str., 2a

SEED SET AND OTHER PRODUCTIVITY TRAITS IN COMMON WHEAT F₁ PLANTS WITH THE 1BL/1RS AND 1AL/1RS TRANSLOCATIONS

Aim. Seed set and other productivity traits were studied for looking into the possibility of using hybrids between forms with two wheat-rye translocations in heterotic breeding. **Methods.** A number of productivity traits of a plant and a spike were analyzed in F₁ plants from four crosses between forms with 1AL/1RS and 1BL/1RS. **Results.** F₁ hybrids with the simultaneous presence of 1AL/1RS and 1BL/1RS translocations had reduced seed set in comparison with the parental forms. The magnitude of reduction in seed set depended on the genotype. F₁ plants from the cross 7086 AR × Myronivska 67 showed heterosis for grain yield number of productive tillers and spikelets per spike. **Conclusions.** The simultaneous presence of two translocations 1AL/1RS and 1BL/1RS in F₁ plants results in the reduction of seed set, whose magnitude depends on the genotype. However highly heterotic hybrids may be produced with certain crosses.

Keywords: *Triticum aestivum* L., 1BL/1RS, 1AL/1RS translocation, yield, heterosis, seed set.