

Р.В. РОЖКОВ

Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва,  
Національний центр генетичних ресурсів рослин України,  
м. Харків, Московський проспект, 142  
E-mail: ncpgru@kharkov.ukrtel.net

## УСПАДКУВАННЯ ДОВЖИНИ КОЛОСКОВОЇ ЛУСКИ ТА ДОВЖИНИ ЗЕРНІВКИ ПРИ ГІБРИДИЗАЦІЇ *T. POLONICUM* З ТВЕРДОЮ ПШЕНИЦЕЮ



*Вивчено характер успадкування ознак довжини колоскової луски і довжини зернівки у гібридів *Triticum polonicum* з сортом твердої пшениці Харківська 19. Отримані результати свідчать про моногенний неповністю рецесивний характер успадкування ознак полонікумності. Показано позитивний взаємозв'язок між довжиною колоскової луски і довжиною зернівки. Встановлено, що більш чіткий розподіл рослин по класах спостерігається за довжиною колоскової луски при другій квітці колоска, ніж при першій.*

© Р.В. РОЖКОВ, 2006

ISSN 0564–3783. Цитология и генетика. 2006. № 1

**Вступ.** Польська пшениця — тетраплоїдний вид пшениці ( $2n = 28$ ), що характеризується дуже довгими колосковими та квітковими лусками (найдовшими серед інших пшениць) пергаментно-трав'янистої консистенції та є одним з найбільш крупнозерних видів (маса 1000 зерен до 80 г). Інші радикальні ознаки цього виду: зовнішня квіткова луска значно більша за розмірами, ніж внутрішня, і глибоко охоплює усю квітку; на сегменті колосового стрижня нижче місця прикріплення колосків присутні два мозолевидних утовщення [1]. Цей комплекс ознак позначається як «полонікумність» [2]. Дослідженнями японського вченого Ватанабе [3] було встановлено, що основний ген полонікумності локалізований в довгому плечі 7А хромосоми.

Великі за розміром луски, особливо колоскова, є органами рослини, що довше за інші здійснюють фотосинтетичну діяльність, отже вони є потенційним резерватом пластичних речовин і розташовані до зернівки ближче за інші фотосинтезуючі органи. Всі ці умови сприяють формуванню великої зернівки високої якості, 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, і 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 [2, 4, 5].

Незважаючи на високий потенціал продуктивності та крупнозерності, комплекс полонікумності дуже мало використаний у селекції. Поясненням цьому може бути неадаптованість польської пшениці до конкретних умов вирощування, а також незбалансованість механізмів формування продуктивності. Підтвердженням неадаптованості *T. polonicum* до умов вирощування в Харківській області можуть слугувати зразки польської пшениці, отримані з генбанків Росії та Чехії: надіслані нам зернівки, вирощені в умовах, що відповідають біології цього виду, мали масу 1000 зерен 72 г, проте у зерна, репродукованого в зоні східно-

Таблиця 1

Довжина, мм, колоскової луски та зернівки у батьківських форм і гібридів F<sub>1</sub> реципрокних схрещувань *T. polonicum* × *T. durum* Харківська 19

Ознака	Кількість рослин	Середнє значення	Стандартна похибка
<i>T. polonicum</i>			
Довжина колоскової луски			
першої квітки	22	26,4	0,304
другої квітки	22	28,7	0,352
Довжина зернівки			
першої квітки	15	6,9	0,149
другої квітки	21	7,2	0,141
Харківська 19			
Довжина колоскової луски			
першої квітки	22	9,3	0,086
другої квітки	22	9,65	0,078
Довжина зернівки			
першої квітки	22	6,8	0,068
другої квітки	21	6,9	0,096
F <sub>1</sub> <i>T. polonicum</i> × Харківська 19			
Довжина колоскової луски			
першої квітки	22	15,3	0,337
другої квітки	21	16,9	0,351
Довжина зернівки			
першої квітки	22	7,5	0,102
другої квітки	21	7,5	0,091
F <sub>1</sub> Харківська 19 × <i>T. polonicum</i>			
Довжина колоскової луски			
першої квітки	20	16,4	0,304
другої квітки	20	17,5	0,254
Довжина зернівки			
першої квітки	20	7,5	0,079
другої квітки	20	7,4	0,097

го Лісостепу України, цей показник становить 36—42 г. Ми припускаємо, що інтрогресія генного комплексу *T. polonicum* у генотипи кращих сортів пшениці для даної зони дозволила б реалізувати їх очікуваний позитивний потенціал.

Крім того, *T. polonicum* несе ряд інших корисних спадкових ознак, які доцільно використати у селекції. Зокрема, цей вид відносно стійкий до бурі іржі (середземноморська еко-

логічна група) та сажкових хвороб; ряд форм має високий вміст білка у зерні — до 26,9 %; велике скловидне зерно дає хороший хліб при додаванні цукру, фізичні властивості клейковини хороші [1].

У зв'язку із зазначеним ми поставили за мету вивчити характер успадкування ознак *T. polonicum* при її гібридизації з сортами твердої пшениці.

Для визначення характеру успадкування ознак полоноїдності вперше аналізували довжину колоскової луски і довжину зернівки першої і другої квіток колоска та їх зв'язок між собою із застосуванням стандартних біометричних методів [6, 7].

Дослідження проводили у 2001—2004 рр. на експериментальній базі Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва «Елітне».

**Матеріал і методика.** Матеріалом для дослідів послужили зразки з Національного банку генетичних ресурсів рослин України (в дужках вказані номери Національного каталогу України): *T. polonicum* (Сірія, UA0300219) та сорт ярої твердої пшениці Харківська 19 (U0200764).

Схрещування проведені за загальноприйнятою методикою з використанням при запиленні твел-методу та традиційного способу нанесення пилку на приймочку [8]. Довжину колоскових лусок та зернівки визначали за допомогою штангенциркуля у двох перших квітках середнього колоска головного колоса кожної рослини. На торсіонних терезах зважували проаналізовані зернівки. По батьківських формах і гібридах F<sub>1</sub> аналізували не менше 22 рослин, по гібридних популяціях F<sub>2</sub> в конгруентних схрещуваннях — не менше 180 рослин, по ВС1 — не менше 20 рослин. Вираженість кількісних ознак в F<sub>1</sub> порівняно з батьківськими формами оцінювали ступенем домінування за формулою Біла-Еткінса [9]. З метою вивчення характеру успадкування в F<sub>2</sub> ми визначали середні значення основних ознак полонікумності (довжина колоскової луски і довжина зернівки по першій та другій квітці), межі їх варіювання і показники асиметрії та ексцесу з їх похибками. Відповідність характеру розщеплення гіпотетичному визначали за  $\chi^2$  [6, 7].

Умови проведення досліджень, включаючи належний рівень агротехніки, близькі до оп-

тимальних температурний режим і забезпеченість вологою, помірну враженість хворобами та шкідниками, були в цілому сприятливі і дозволили у повній мірі проявитися ознакам, підданим аналізу.

**Результати досліджень та їх обговорення.** Аналіз довжини колоскової луски і зернівки окремо у першій та другій квітках колоска показав істотні розбіжності між ними (табл. 1), тому ми вперше використали аналіз по кожній з квіток колоска окремо. Практично в усіх випадках елементи колоса у батьківських форм та їх гібридів достовірно більші у другій квітці колоска, ніж у першій. Ми вважаємо, це пов'язано з періодом зростання ярої пшениці. Якщо на початку літа вологи вистачає, то вже на кінець рослина підпадає під посуху. А налив зерна проходить спочатку у верхніх квітках колоска, де асиміляція протікає швидше, а потім спускається донизу. Тому друга квітка отримує більше поживних речовин і стає крупнішою за першу, яка знаходиться нижче і через несприятливі умови другої половини літа не реалізує свій потенціал.

Отримані нами у попередніх дослідках коефіцієнти парної кореляції [10] між основними ознаками полонікумності — довжинами колоскової, зовнішньої квіткової та внутрішньої квіткової луски — показали високий (до 0,98)

вірогідний взаємозв'язок між усіма типами лусок. Тому в подальшому успадкування ознак полонікумності вивчали за довжиною колоскової луски.

Наш дослід показав (табл. 1 і 2), що за довжиною колоскової луски, як до речі і за іншими кількісними ознаками полонікумності, за виключенням довжини зернівки, гібриди F<sub>1</sub> твердої пшениці з *T. polonicum* виявились не повністю рецесивними (D = -0,2 ÷ -0,3, табл. 2). За довжиною зернівки спостерігався гетерозис (D > 1).

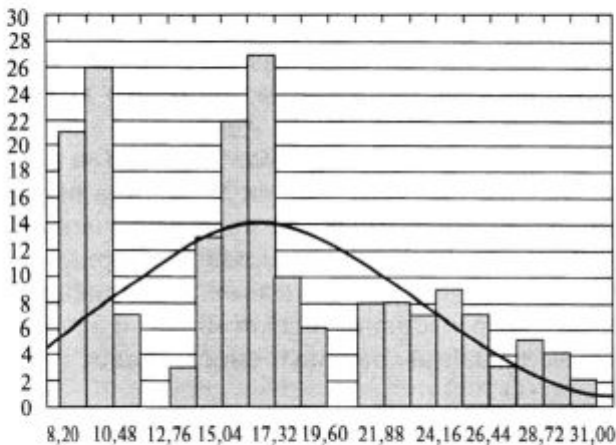
В F<sub>2</sub> за основною ознакою полонікумності — довжиною колоскової луски — спостерігалось

Таблиця 2  
Ступінь домінування довжини колоскової луски та зернівки (перша і друга квітка) у гібридів F<sub>1</sub> реципрокних комбінацій *T. polonicum* × *T. durum* Харківська 19

Комбінація схрещування	Перша квітка		Друга квітка	
	Колоскова луска	Зернівка	Колоскова луска	Зернівка
<i>T. polonicum</i> × Харківська 19	-0,3	13	-0,3	3
Харківська 19 × <i>T. polonicum</i>	-0,2	13	-0,2	2,3

Таблиця 3  
Характеристика гібридів F<sub>2</sub> в реципрокних схрещуваннях *T. polonicum* × Харківська 19

Ознаки	Вибірка	Середнє значення	Межі варіювання	Стандартна похибка	Асиметрія (As)		Експес (Ex)	
					значення	похибка	значення	похибка
F <sub>2</sub> <i>T. polonicum</i> × Харківська 19								
Довжина колоскової луски								
першої квітки	188	15,0	7,8—30,2	0,397	0,482	0,177	-0,644	0,353
другої квітки	188	16,2	8,2—31,0	0,447	0,447	0,177	-0,741	0,353
Довжина зернівки								
першої квітки	143	6,6	5,2—8,1	0,047	0,06	0,203	0,04	0,403
другої квітки	157	6,9	5,2—8,8	0,046	-0,02	0,194	0,777	0,385
F <sub>2</sub> Харківська 19 × <i>T. polonicum</i>								
Довжина колоскової луски								
першої квітки	209	14,6	7,3—27,9	0,336	0,529	0,168	-0,431	0,335
другої квітки	209	16,1	8,0—29,3	0,374	0,485	0,168	-0,500	0,335
Довжина зернівки								
першої квітки	186	6,45	4,2—8,0	0,045	-0,204	0,178	0,508	0,355
другої квітки	195	6,8	4,9—8,6	0,047	-0,092	0,174	0,289	0,346



Розподіл рослин  $F_2$  *T. polonicum* × Харківська 19 на класи за довжиною колоскової луски другої квітки: по вертикалі — кількість рослин, шт., по горизонталі — довжина колоскової луски, мм

безперервне варіювання, яке характерне для кількісних ознак. Отримані значні показники асиметрії і ексцесу, а також їх похибки (табл. 3) свідчать про відхилення одержаних даних від нормального розподілу. Так, оцінивши за довжиною колоскової луски достовірність вибіркового коефіцієнта асиметрії, в усіх випадках ми отримали цей показник не нижче 2,5. В комбінації  $F_2$  Харківська 19 × *T. polonicum* за довжиною колоскової луски першої квітки достовірність вибіркового коефіцієнта асиметрії становила 3,14, що свідчить про невідповідність отриманих даних нульовій гіпотезі і наявність позитивної асиметрії або про зсув варіаційної кривої в бік фенотипу твердої пшениці. Дещо нижчою видається достовірність вибіркового коефіцієнта ексцесу, яка знаходиться в межах від -1,2 до -2,1. Проте, як видно, від'ємні показники ексцесу в усіх

випадках свідчать про наявність декількох вершин на одній варіаційній кривій.

Всі гістограми довжини колоскових лусок рослин  $F_2$  мали подібний характер, однак найбільш чітко вираженим виявився розподіл за довжиною колоскової луски другої квітки в комбінації  $F_2$  Харківська 19 × *T. polonicum* (рисунок). З цієї гістограми видно, що за характером розподілу всі рослини розподілились на три класи. До класу твердої пшениці відійшло 54 рослини, до класу пшениць типу *T. polonicum* — 53 рослини і до проміжного типу — 81 рослина. Подібний характер розщеплення спостерігався і за довжиною колоскової луски першої квітки (53 рослини типу твердої пшениці, 81 рослина проміжного класу і 54 типу *T. polonicum*). Таке розщеплення відповідає моногенній схемі 1 : 2 : 1, що підтверджується перевіркою достовірності за критерієм  $\chi^2$ : отримане значення 1,351 при двох ступенях свободи істотно менше за теоретично допустиме 5,99. Подібні результати з більш високим рівнем достовірності 0,148 проти 5,99 ми маємо і в реципрокній комбінації  $F_2$  Харківська 19 × *T. polonicum*. У  $BC_1$  обох реципрокних комбінацій (табл. 4) розщеплення було близьким до 1 : 1, що підтверджує проміжний характер успадкування довжини колоскової луски.

Таким чином, у нашому досліді характер успадкування відповідав моногенній схемі: в  $F_2$  — 1 : 2 : 1, а в  $BC_1$  — 1 : 1, що збігається з даними Лепіна [11, 12]. Проте, на противагу їм, наш дослід показав, що спадковий фактор *p* в конгруентних схрещуваннях з твердою пшеницею успадковується за моногенним типом з неповністю рецесивним характером успадкування. І в цьому досліді, і в інших проведених на-

Таблиця 4

Характер розщеплення за довжиною колоскової луски

Комбінація	Кількість рослин по класах розщеплення			Співвідношення класів	$\chi^2$	
	Полонодний тип	Проміжний тип	Тип твердої пшениці		фактичне	табличне
$F_2$ <i>T. polonicum</i> × Харківська 19	53	81	54	1 : 2 : 1	1,351	5,99
$BC_1$ ( <i>T. polonicum</i> × Харківська 19) × Харківська 19	—	27	30	1 : 1	0,08	3,84
$BC_1$ ( <i>T. polonicum</i> × Харківська 19) × <i>T. polonicum</i>	41	35	—	1 : 1	0,237	3,84
$F_2$ Харківська 19 × <i>T. polonicum</i>	48	108	53	1 : 2 : 1	0,148	5,99

ми шести комбінаціях схрещування тверда пшениця  $\times$  *T. polonicum* ступінь домінування довжини колоскової луски в  $F_1$  коливався від 0 до  $-0,4$ . До того ж серед рослин  $F_2$ , що за фенотипом були подібні до *T. polonicum*, після пересіву в  $F_3$  були отримані лише рослини вихідного фенотипу, в той час як серед сімей, що за фенотипом належали до типу твердої пшениці, в  $F_3$  поряд з вихідним морфотипом вищеплювались рослини проміжного класу і навіть полоноїди. Отримані дані суперечать твердженню, що довжини лусок *T. polonicum* успадковуються за проміжним домінантним типом і підтверджують нашу гіпотезу про успадкування їх за неповністю рецесивним типом.

На підставі отриманого розщеплення за довжиною колоскової луски рослин  $F_2$  та  $F_3$  Лепін [11, 12] зробив припущення про існування декількох (в його випадку 4) генів-модифікаторів, які здатні змінювати дію головного гена довжини колоскової луски. В нашому досліді в  $F_2$  серед класу твердої пшениці були знайдені рослини, що мали істотно коротшу чи довшу колоскову луску, ніж батьківський сорт Харківська 19, проте серед рослин  $F_2$  класу *T. polonicum* нам не зустрілись трансгресії за довжиною колоскової луски. Якщо порівняти середні значення цього класу ( $F_2$  Харківська 19  $\times$  *T. polonicum*) та батьківської форми *T. polonicum* (26,4 та 28,7 відповідно), то видно значну перевагу за довжиною колоскової луски з боку польської пшениці над класом рослин  $F_2$ , віднесеним до типу польської пшениці. Очевидно, цей факт підтверджує наявність в генотипах батьківських форм генів-модифікаторів, що здатні змінювати довжину колоскової луски, однак відсутність серед рослин  $F_2$  типу *T. polonicum* позитивної трансгресії за цією ознакою може свідчити про відсутність в генотипі сорту твердої пшениці Харківська 19 генів-модифікаторів, що здатні підсилювати дію основного гена *p*.

Іншою видовою ознакою польської пшениці є видовжена крупна зернівка. Як показано на табл. 1, в першому поколінні спостерігається гетерозис за ознакою видовженості зернівки. Слід зауважити, що різниця довжин зерновок між батьківськими формами порівняно невелика, для першої квітці в межах по-

Таблиця 5

Довжина зерновок у різних класах рослин  $F_2$  *T. polonicum*  $\times$  Харківська 19, розподілених за довжиною колоскової луски другої квітці

Характеристика рослин за ознакою зернівки	Тип рослин за довжиною колоскової луски		
	Тип твердої пшениці	Проміжний тип	Тип пшениці полоноікум
Кількість рослин	48	72	37
Середнє і його похибка	$6,7 \pm 0,057$	$6,9 \pm 0,057$	$7,5 \pm 0,117$
Межі варіювання	5,8–7,5	5,3–7,8	5,2–8,8
Асиметрія (As)	-0,373	-0,741	-0,987
Похибка As	0,343	0,283	0,388
Екцес (Ex)	-0,417	0,779	1,958
Похибка Ex	0,674	0,559	0,759

милки досліді, чим може бути пояснений розрахований високий ступінь гетерозису у гібридів  $F_1$  (табл. 1 і 2).

В  $F_2$  за довжиною зернівки отримано безперервне варіювання. Перевірка розподілу на відповідність нормальному показала, що в усіх випадках коефіцієнт достовірності асиметрії не є значущим. Дещо вищим видався коефіцієнт достовірності ексцесу, але і він не перевищував 2,0. Таким чином, отримані дані свідчать про нормальний розподіл рослин в  $F_2$  за довжиною зернівки.

З метою встановлення зв'язку довжини колоскової луски з довжиною зернівки ми проаналізували довжину зернівки окремо у кожному з трьох класів  $F_2$ , виділених за довжиною колоскової луски: тип полоноїдних рослин, рослини проміжного класу та рослини типу твердої пшениці (табл. 5). За результатами цього розподілу видно, що середнє значення довжини зернівки найбільш високе і вірогідне в класі польської пшениці. Це є доказом взаємозв'язку довжини колоскової луски та довжини зернівки. Зауважимо, що за коефіцієнтами парних кореляцій в  $F_2$  Харківська 19  $\times$  *T. polonicum* спостерігалась додатна вірогідна кореляція між довжиною колоскової луски та зернівки: низька по першій квітці (0,19), середня — по другій квітці (0,47) [9]. Слід також відзначити, що за цією ознакою спостерігається більша подібність між середніми показниками рослин типу твердої пшениці та рослин

проміжного типу і істотна відмінність від групи рослин типу польської пшениці. Однак для розподілу у рослин в проміжному класі та класі польської пшениці характерним є високий коефіцієнт достовірності асиметрії, який в обох випадках сягає  $-2,5$ . Ми вважаємо, що це можна пояснити або наявністю від'ємних трансгресій, які зміщують варіаційну криву вліво, або наявністю в цих класах невеликої кількості зерновок з нераслізованим потенціалом довжини зернівки. Високий рівень в кожному з цих класів позитивного ексцесу, характерного для одновершинних кривих, доводить те, що у кожному класі основна маса рослин за ознакою довжини зернівки зосереджена в невеликому проміжку і має чітке вираження.

**Висновки.** Таким чином, у схрещуваннях *T. polonicum* × *T. durum* Харківська 19 основна ознака полонікумності — довжина колоскової луски — успадковується за неповністю рецесивним типом і за моногенною схемою. Довжина колоскової луски *T. polonicum* позитивно впливає на довжину зернівки. Встановлено істотні відмінності між елементами першої та другої квіток колоска: більш розвиненою у батьківських форм та гібридів всіх поколінь виявилась друга квітка.

**SUMMARY.** Inheritance of glume length and grain length in the hybrids *Triticum polonicum* with *T. durum* cv. Kharkiv's'ka 19 has been studied. The results show that the «polonicumity» complex inherits as unfully recessive and monogene trait. Positive correlation between glume length and grain length has been shown. It has been revealed that more exact plant distribution to segregation classes is observed for the glume at the second floret than at the first one.

**РЕЗЮМЕ.** Изучен характер наследования признаков длины колосковой чешуи и длины зерновки у гибридов *Triticum polonicum* с сортом твердой пшеницы Харьковская 19. Полученные результаты свидетельствуют о моногенном неполностью рецессивном ха-

рактере наследования признаков полонікумності. Показано положительное взаимодействие между длиной колосковой чешуи и длиной зерновки. Установлено, что более четкое распределение растений по классам наблюдается по длине колосковой чешуи второго цветка.

## СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Дорощев В.Ф., Удачин Р.А., Семенова Л.В. и др. Пшеницы мира. 2-е изд., перераб. и доп. — Л.: ВО Агропромиздат. Ленингр. отд., 1987. — 560 с.
2. Гончаров Н.П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей. — Новосибирск, 2002. — 252 с.
3. Watanabe N. Genetic control of glume formation in tetraploid wheat // Annual wheat newsletter. Vol. 45. — USA, Kansas State University, 1997.
4. Watanabe N. Development and use of near-isogenic lines of durum wheat cultivar «LD222» // 11 th EWAC Conf. dedicated to the memory of O.I. Maystrenko. — Novosybirsk, 2000. — P. 65—66
5. Коваль С.Ф., Коваль В.С., Шаманин В.П. Изогенные линии пшеницы. — Омск, 2001. — 152 с.
6. Рокицкий П.Ф. Введение в статистическую генетику. — Минск: Вышэйш. шк., 1978. — 448 с.
7. Лакин Г.Ф. Биометрия: Учеб. пособие для ун-тов и пед. ин-тов. — М.: Высш. шк., 1978. — 343 с.
8. Коновалов Ю.Б., Долгодворова Л.И., Степанова Л.В. и др. Частная селекция полевых культур. — М.: Агропромиздат, 1990. — 543 с.
9. Beil G. M., Atkins R.E. Inheritance of quantitative characters in grain sorghum // Jowa J. Sci. — 1965. — 39, № 3. — P. 345—358
10. Рожков Р.В. Взаємозв'язок між елементами колоса у полоніодних видів пшениці та їх гібридів з м'якою та твердою пшеницями // Вісн. Харк. нац. аграр. ун-ту. — 2005. — Вип. 1. — С. 96—101.
11. Лепин Т.К. Наследование количественных признаков у твердых пшениц. 2. Наследование длины чешуи в скрещиваниях *T. polonicum* × *T. durum* Desf. // Изв. Бюро по генетике. — 1929. — № 7. — С. 41—62.
12. Лепин Т.К. Наследование количественных признаков у твердых пшениц. 3. Множественное влияние основного гена длины чешуи польской пшеницы // Тр. лаборатории генетики АН СССР. — Л., 1932. — № 9. — С. 29—42.

Надійшла 16.03.05