

УДК 631.523:631.527:633.1

## УСПАДКУВАННЯ МОРФОЛОГІЧНИХ ОЗНАК У ГІБРИДІВ $F_1$ — $F_2$ *TRITICUM SPELTA* × *T. AESTIVUM*

С.М. СІЧКАР, В.В. МОРГУН, О.В. ДУБРОВНА

*Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України  
03022 Київ, вул. Васильківська, 31/17  
e-mail: sichkar07@gmail.com*

Досліджено характер успадкування морфологічних ознак у простих і бекросних гібридів  $F_1$  та  $F_2$  спельти з м'якою пшеницею. Підтверджено, що в простих гібридів *T. spelta* × *T. aestivum* морфологічні ознаки рослин, зокрема форма колоса, голозерність, остистість колоса і висота рослини успадковуються моногенно. Виявлено адитивну взаємодію генів спельти та м'якої пшениці, які детермінують ознаку кількості колосків у колосі, що приводить до вірогідного збільшення їх числа. У бекросних гібридів, у яких переважав геном однієї з батьківських форм, зафіксовано відхилення від теоретично очікуваного розщеплення ознак. Встановлено, що зі збільшенням кількості генів спельти у бекросного гібрида зростають відмінності від м'якої пшениці і параметри колоса наближаються до ознак спельти.

*Ключові слова:* *Triticum spelta* L., *T. aestivum* L., морфологічні ознаки, генетичний аналіз.

Пшениця спельта (*Triticum spelta* L.) — вид півчастої пшениці, геном якої  $A^cA^cBBDD$  близько споріднений із гексаплоїдною м'якою пшеницею (*T. aestivum* L.), має форми ярого та озимого типу розвитку. Спельта привертає увагу селекціонерів цінними властивостями, які відсутні у м'якої пшениці [9]. До них належать: стійкість рослин до патогенів, ліпша адаптивність до несприятливих чинників середовища, підвищений вміст білка в зерні (до 21 %), харчова цінність зерна [11]. Крім того, борошно із зерна спельти має унікальні смакові якості і високий вміст вітамінів [1]. Вирізняють спельту такі біологічні переваги, як високий коефіцієнт куціння, невибагливість до умов вирощування, висока склоподібність зерна, яке не осипається й не пошкоджується птахами, комахами, стійкість до перезволоження, рослини порівняно скоростиглі, холодо- й зимостійкі [1, 3]. Перспективи застосування у селекції корисних властивостей, якими характеризується спельта, були предметом різнобічних досліджень цієї культури [4, 5, 12, 23].

Однак значному поширенню спельти заважає її низька врожайність і низка морфологічних характеристик, негативних у виробничому відношенні, а саме: складний обмолот зерна внаслідок щільного охоплення його міцними лусками (півчастість), ламкість колосового стрижня [11]. Головним методом поліпшення спельти вважають міжвидову гібридизацію з м'якою пшеницею. Добори серед гібридів ведуть за комплексом господарсько-корисних ознак, продуктивністю, відсутністю або оптимізацією негативних характеристик, притаманних *T. spelta*.

Генетику м'яких пшениць, і зокрема спельти, вивчають з XIX ст. [10]. Встановлено низку генів, які контролюють форму, плівчастість, остистість колоса, висоту рослин та інші ознаки [10, 13, 16, 22]. Згідно з результатами сучасних досліджень, морфологічні ознаки колоса у гексаплоїдних пшениць роду *Triticum* L. визначаються головними генами, які чинять сильний плейотропний ефект на фенотип рослини і тому мають велике практичне значення [22]. Разом з тим характер успадкування морфологічних ознак у гібридів спельти з м'якою пшеницею досліджено недостатньо.

У зв'язку з цим метою наших досліджень було вивчення характеру успадкування морфологічних ознак у простих і бекросних гібридів  $F_1$  та  $F_2$  спельти з м'якою пшеницею.

### Методика

Досліджували гібриди  $F_1$  і  $F_2$  (*T. spelta* × *T. aestivum*). Для гібридизації використовували сорти м'якої пшениці Наталка й Подолянка. Сорт Наталка має такі морфологічні ознаки: рослини заввишки 95–102 см, колос довгий, остистий, середньої щільності, пірамідальної форми, солом'яно-жовтого кольору, з помірним восковим нальотом. У сорту Подолянка рослини заввишки 95–99 см, колос середньої довжини, безостий, середньої щільності, білого кольору, конусоподібної форми. Обидва сорти створено в Інституті фізіології рослин і генетики НАН України. Для схрещування використано зразок спельти різновиду *T. spelta* var. *duhamelianum* походженням з Угорщини, селекційний номер УК 2С/15 (з колекції Інституту фізіології рослин і генетики), який характеризується такими морфологічними ознаками: рослини заввишки 140–150 см, колос довгий (до 20 см), безостий, пухкий, жовтого кольору, конусоподібної форми, зернівка щільно охоплена лусками, середньопізній. Рослини вирощували на полях дослідного господарства ІФРГ НАН України (сmt Глеваха Васильківського р-ну Київської обл.). Сівбу проводили в оптимальні строки. Зразки висівали на ділянках 20 м<sup>2</sup>, розріджений посів.

Вивчали простий і бекросні гібриди першого та другого покоління таких гібридних комбінацій: УК 2С/15 × Подолянка; (Наталка × УК 2С/15) × Наталка; УК 2С/15 × (Наталка × УК 2С/15). Всього було вивчено в популяціях  $F_1$  по 20 рослин, у популяціях  $F_2$  — по 250 рослин. В отриманих рослин гібридів  $F_1$  та  $F_2$ , а також у батьківських форм досліджували такі морфологічні ознаки: довжину колоса, число колосків у колосі, індекс щільності колоса (розраховували як число колосків на 10 см довжини колоса), ознаки форми колоса (спельтоїд, неспельтоїд), плівчастість колоса (плівчастий, голозерний), остистість колоса (безостий, остистий), висоту рослин (високорослі, середньорослі).

Кількісну різницю між батьківськими формами та гібридами  $F_1$  визначали за допомогою однофакторного дисперсійного аналізу популяції з оцінюванням вірогідності за критерієм Фішера (F) та найменшою істотною різницею (НІР) [2]. Відповідність фактичного співвідношення фенотипних класів теоретичному співвідношенню в  $F_2$  встановлювали за критерієм  $\chi^2$  [6].

### Результати та обговорення

Ми проаналізували морфологічні ознаки колоса, зокрема його довжину, число колосків у колосі, його щільність у батьківських форм і простого

гібрида  $F_1$ . Порівнянням рослин гібрида  $F_1$  (УК 2С/15 × Подолянка) з рослинами батьківських форм встановлено, що окремі досліджувані ознаки колоса виявляються неоднаково (табл. 1). Так, довжина колоса у рослин гібрида  $F_1$  перевищувала довжину колоса батьківського середнього і наближалась до довжини колоса спельти, що свідчить про домінування гена (генів) спельти, який контролює цю ознаку.

Індекс щільності колоса як параметр, залежний від довжини колоса, у гібрида  $F_1$  (13,8) не відрізнявся від середнього показника батьківських форм (14,3), проте був достовірно меншим, ніж у м'якої пшениці. Середнє число колосків у колосі рослин простого гібрида (20,6) вірогідно переважало батьківський середній параметр (16,5), що свідчить про адитивну дію генів спельти і м'якої пшениці, які детермінують цю ознаку. Отже, аналізом значень параметрів колоса батьківських форм і простого гібрида  $F_1$  доведено, що гени, які контролюють кількісні параметри ознак колоса спельти, зокрема його довжину та щільність, сильніше впливають на ці ознаки, ніж аналогічні гени м'якої пшениці.

Порівнянням ознак бекросного гібрида  $F_1$  ((Наталка × УК 2С/15) × Наталка) з ознаками батьківських форм встановлено, що гібрид за довжиною колоса й числом колосків у колосі вірогідно не відрізнявся від вихідних форм, хоча середні значення параметрів цих ознак у гібрида були дещо вищими порівняно з батьківськими (табл. 2).

ТАБЛИЦЯ 1. Усереднені значення параметрів колоса батьківських форм і гібрида  $F_1$  (УК 2С/15 × Подолянка)

Генотип	Довжина колоса, см	Число колосків у колосі, шт.	Індекс щільності колоса
Подолянка	9,5	17,4	18,4
УК 2С/15	15,4	15,6	10,1
Батьківський середній	12,5	16,5	14,3
$F_1$ (УК 2С/15 × Подолянка)	14,5	20,6*	13,8**
$F_{0,5}$		5,14	
F фактичний	5,3	1,4	27,6
$НІР_{0,5}$	5,0	2,9	3,6

\*Параметри гібрида й батьківських форм вірогідно відрізняються за  $p \leq 0,05$ .

\*\*Параметри гібрида й м'якої пшениці вірогідно відрізняються за  $p \leq 0,05$ .

ТАБЛИЦЯ 2. Усереднені значення параметрів колоса батьківських форм і гібрида  $F_1$  ((Наталка × УК 2С/15) × Наталка)

Генотип	Довжина колоса, см	Число колосків у колосі, шт.	Індекс щільності колоса
Наталка	8,2	18,0	22,0
УК 2С/15	15,4	15,6	10,1
Батьківський середній	11,8	16,8	16,1
$F_1$ ((Наталка × УК 2С/15) × Наталка)	13,2	18,7	14,2*
$F_{0,5}$		5,14	
F фактичний	7,0	0,3	37,2
$НІР_{0,5}$	5,2	6,7	4,2

\*Параметри гібрида й м'якої пшениці вірогідно відрізняються за  $p \leq 0,05$ .

За показниками середнього значення індексу щільності колоса бекросний гібрид  $F_1$  (14,2) істотно не відрізнявся від батьківського середнього (16,1), проте, як і в разі простого гібрида, був вірогідно меншим за цей показник м'якої пшениці. Оскільки довжина і щільність колоса знаходяться в межах батьківських форм, це свідчить, що зазначені ознаки успадковуються за проміжним типом. Середнє число колосків у колосі гібрида (18,7 шт.) дещо перевищувало число колосків у батьківських форм, що також підтверджує адитивну взаємодію генів різних видів пшениці, які контролюють цю ознаку. Отже, збільшення частки генів м'якої пшениці у бекросного гібрида істотно не вплинуло на значення параметрів колоса.

У бекросного гібрида  $F_1$  (УК 2С/15 × (Наталка × УК 2С/15)) (табл. 3) довжина головного колоса (14,8 см) була більшою, ніж у батьківського середнього (11,8 см) й вірогідно відрізнялась від цього параметра в м'якої пшениці.

Індекс щільності колоса гібрида також вірогідно відрізнявся від такого для м'якої пшениці й наближався до показників спельти. Середнє число колосків у колосі рослин цього гібрида, як і в попередніх комбінаціях, перевищувало число колосків у батьківських форм, що також підтверджує адитивну взаємодію генів різних видів пшениці, що детермінують цю ознаку. Отже, зі збільшенням частки генів спельти у бекросного гібрида його відмінність від м'якої пшениці зростає, а параметри колоса наближаються до ознак спельти.

У табл. 4 наведено параметри колоса в поколінні  $F_2$  простого гібрида (УК 2С/15 × Подолянка) та вихідних генотипів, з яких випливає,

ТАБЛИЦЯ 3. Усереднені значення параметрів колоса батьківських форм і гібридів  $F_1$  (УК 2С/15 × (Наталка × УК 2С/15))

Генотип	Довжина колоса, см	Число колосків у колосі, шт.	Індекс щільності колоса
Наталка	8,2	18,0	22,0
УК 2С/15	15,4	15,6	10,1
Батьківський середній	11,8	16,8	16,1
$F_1$ (УК 2С/15 × (Наталка × УК 2С/15))	14,8*	19,3	13,0*
$F_{0,5}$		5,14	
F фактичний	7,9	0,7	92,2
$НІР_{0,5}$	4,3	6,1	2,7

\*Параметри гібрида й м'якої пшениці вірогідно відрізняються за  $p \leq 0,05$ .

ТАБЛИЦЯ 4. Усереднені значення параметрів колоса батьківських форм і гібрида  $F_2$  (УК 2С/15 × Подолянка)

Генотип	Довжина колоса, см	Число колосків у колосі, шт.	Індекс щільності колоса
Подолянка	9,4	16,8	17,9
УК 2С/15	15,6	17,2	11,0
Батьківський середній	12,5	17,0	14,5
$F_2$ (УК 2С/15 × Подолянка)	13,7	20,8*	15,2
$F_{0,5}$		3,89	
F фактичний	10,0	20,2	11,8
$НІР_{0,5}$	4,9	2,4	5,0

\*Параметри гібрида й батьківської форми вірогідно відрізняються за  $p \leq 0,05$ .

ТАБЛИЦЯ 5. Усереднені значення параметрів колоса батьківських форм і бекросних гібридів  $F_2$ 

Генотип	Довжина колоса, см	Число колосків у колосі, шт.	Індекс щільності колоса
Наталка	8,8	18,7	21,3
УК 2С/15	15,6	17,2	11,0
Батьківський середній	12,2	18,0	16,2
$F_2$ ((Наталка $\times$ УК 2С/15) $\times$ Наталка)	13,4*	18,0	15,3
$F_2$ (УК 2С/15 $\times$ (Наталка $\times$ УК 2С/15))	13,4*	20,5	13,4
$F_{0,5}$		3,24	
F фактичний	11,2	3,1	11,2
$НІР_{0,5}$	3,4	3,4	5,1

\*Параметри гібрида й м'якої пшениці вірогідно відрізняються за  $p \leq 0,05$ .

що гібрид за всіма показниками дещо перевищує параметри батьківського середнього, однак лише за числом колосків у колосі вірогідно переважає їх. Це ще раз підтвердило адитивну взаємодію генів різних видів пшениці, що детермінують цю ознаку.

Рослини бекросних гібридів  $F_2$  ((Наталка  $\times$  УК 2С/15)  $\times$  Наталка) та (УК 2С/15  $\times$  (Наталка  $\times$  УК 2С/15)) мали однакову довжину колоса (13,4 см), дещо більшу за довжину батьківського середнього (12,2 см), й вірогідно відрізнялися за цим показником від рослин м'якої пшениці, що також підтвердило певне домінування гена (генів) спельти, які контролюють цю ознаку (табл. 5).

Індекс щільності колоса гібридів  $F_2$  (відповідно 13,4 та 15,3), навпаки, дещо поступався середнім параметрам батьківських форм (16,2) (див. табл. 5) і успадковувався за проміжним типом. Морфологічні ознаки колоса батьківських форм і гібридів  $F_2$  ілюструє рис. 1.



Рис. 1. Морфологічні ознаки колоса батьківських форм і гібридів  $F_2$ :

1 – Подолянка; 2 – Наталка; 3 – УК 2С/15; 4 –  $F_2$  (УК 2С/15  $\times$  Подолянка); 5 –  $F_2$  (Наталка  $\times$  (УК 2С/15  $\times$  Наталка)); 6 –  $F_2$  (УК 2С/15  $\times$  (Наталка  $\times$  УК 2С/15)); 7 –  $F_2$  ((Наталка  $\times$  УК 2С/15)  $\times$  Наталка)

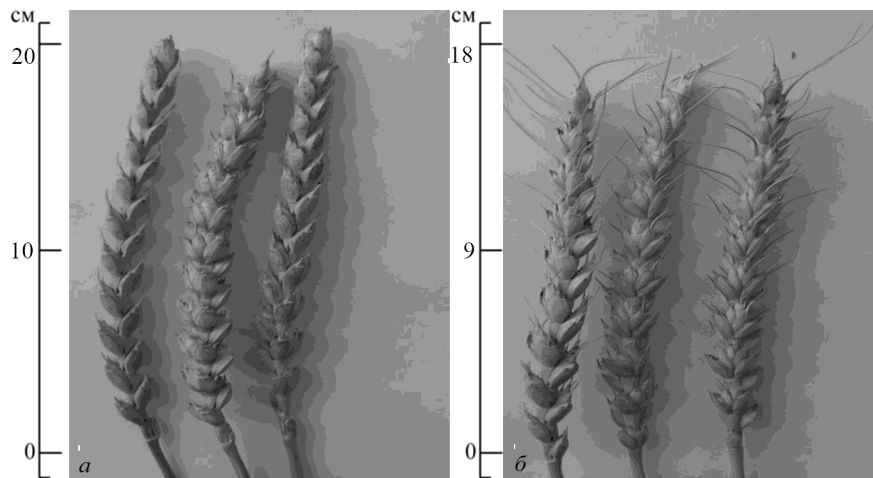


Рис. 2. Спельтоїдна форма колоса в гібридів  $F_1$ :  
 а – УК 2С/15 × Подолянка; б – (Наталка × УК 2С/15) × Наталка

Гібриди  $F_1$  спельти і м'якої пшениці УК 2С/15 × Подолянка, УК 2С/15 × (Наталка × УК 2С/15) та (Наталка × УК 2С/15) × Наталка мали спельтоїдну форму колоса (рис. 2), яка, за літературними даними, успадковується моногенно [10].

У табл. 6 наведено результати розщеплення за формою колоса в популяціях рослин  $F_2$  комбінацій УК 2С/15 × Подолянка, УК 2С/15 × (Наталка × УК 2С/15) та (Наталка × УК 2С/15) × Наталка, які підтвердили, що спельтоїдна форма колоса визначається одним домінантним геном ( $\chi^2 < 3,84$ ).

У безкросного гібрида  $F_2$  ((Наталка × УК 2С/15) × Наталка) розщеплення за ознакою форми колоса не відповідало теоретично очікуваному 3 : 1 і становило 168 спельтоїдних рослин до 102 неспельтоїдних (1,7 : 1). Наявність значної кількості рослин з неспельтоїдною формою колоса може бути пов'язана зі збільшенням кількості рецесивних генів м'якої пшениці в гібриді і складною взаємодією між генами різних видів. На рис. 3 наведено фенотипний вияв форми колоса в гібридів  $F_2$  у комбінації (Наталка × УК 2С/15) × Наталка.

У досліді з іншим маркерним геном — інгібітором остистості *В1*, що знаходиться в теломерному районі на довгому плечі хромосоми 5А пшениці, підтверджено домінування безостості над остистістю (табл. 7)

ТАБЛИЦЯ 6. Розщеплення потомства  $F_2$  за ознакою спельтоїдності в різних комбінаціях схрещування спельти та м'якої пшениці

Гібридна комбінація	Фенотип колоса				$\chi^2$ (3 : 1)
	Очікувана чисельність		Фактична чисельність		
	Спельтоїд	Неспельтоїд	Спельтоїд	Неспельтоїд	
УК 2С/15 × Подолянка	176,25	58,75	178	57	0,09
УК 2С/15 × (Наталка × × УК 2С/15)	184,5	61,5	196	50	3,10
(Наталка × УК 2С/15) × × Наталка	202,5	67,5	168	102	22,72

П р и м і т к а. Тут і в табл. 7–10:  $\chi^2_{0,5} = 3,841$ .

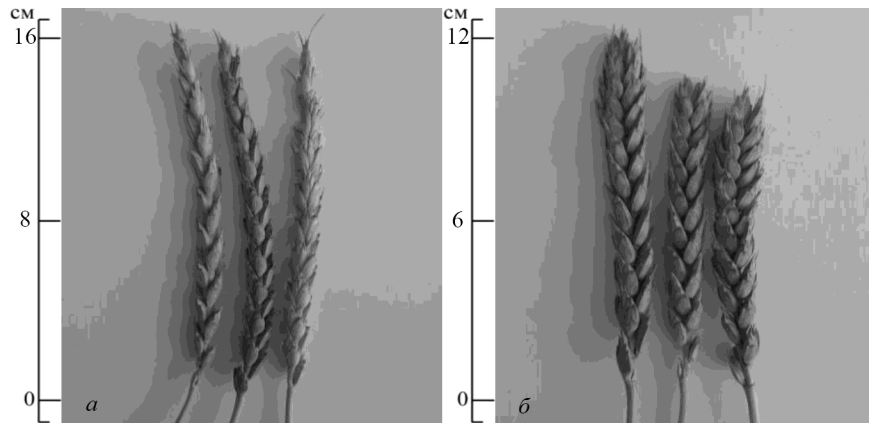


Рис. 3. Фенотипний вияв форми колоса в гібридів  $F_2$  спельти та м'якої пшениці в комбінації (Наталка  $\times$  УК 2С/15)  $\times$  Наталка:

*a* — колоси типу спельти; *b* — колоси типу пшениці

ТАБЛИЦЯ 7. Розщеплення потомства  $F_2$  за ознакою остистості в різних комбінаціях схрещування спельти та м'якої пшениці

Гібридна комбінація	Фенотип колоса				$\chi^2$ (3 : 1)
	Очікувана чисельність		Фактична чисельність		
	Безостий	Остистий	Безостий	Остистий	
(Наталка $\times$ УК 2С/15) $\times$ $\times$ Наталка	200,25	66,75	190	77	1,99
УК 2С/15 $\times$ (Наталка $\times$ $\times$ УК 2С/15)	184,5	61,5	220	26	27,94

та моногенний характер успадкування у комбінації (Наталка  $\times$  УК 2С/15)  $\times$  Наталка ( $\chi^2 < 3,84$ ).

При схрещуванні м'якої остистої пшениці з безостою спельтою, яка є носієм гена інгібітора остистості *BI*, у популяції рослин  $F_2$  (УК 2С/15  $\times$  (Наталка  $\times$  УК 2С/15)) спостерігали істотне відхилення від теоретично очікуваного моногенного розщеплення й нестачу остистих форм. Згідно з літературними даними, рекомбінація на ділянці між генами, які визначають наявність остюків, між хромосомою 5А м'якої пшениці та хромосомою 5А спельти може бути ускладнена [7]. Хромосома з маркерним геном *b1* може елімінуватися, тоді як хромосома з геном *BI* — передаватися потомству, чим, ймовірно, пояснюється брак фенотипного класу остистих рослин. Проте це явище потребує детальнішого вивчення. Рис. 4 ілюструє фенотипний вияв остистості колоса у гібридів  $F_2$  спельти та м'якої пшениці.

Проаналізувавши ознаку висоти рослин у популяції  $F_2$  простого гібрида УК 2С/15  $\times$  Подолянка та бекросного гібрида УК 2С/15  $\times$  (Наталка  $\times$  УК 2С/15), ми виявили розщеплення у співвідношенні високорослих і середньорослих рослин 3 : 1, що свідчить про домінування високорослості над середньою висотою рослин та її моногенне успадкування (табл. 8). У бекросного гібрида (Наталка  $\times$  УК 2С/15)  $\times$  Наталка спостерігали відхилення від теоретично очікуваного моногенного розщеплення, що може бути пов'язано з наявністю більшої кількості рецесивних генів м'якої пшениці та складною взаємодією генів різних видів пшениці.

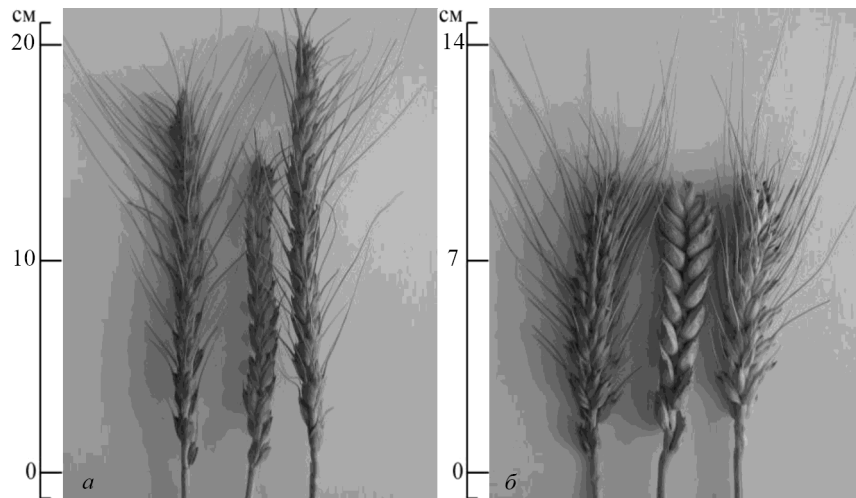


Рис. 4. Фенотипний вияв остистості колоса в гібридів  $F_2$  спельти та м'якої пшениці:  
*a* — колоси типу спельти; *б* — колоси типу пшениці

ТАБЛИЦЯ 8. Розщеплення потомства  $F_2$  за ознакою висоти рослин у різних комбінаціях схрещування спельти та м'якої пшениці

Гібридна комбінація	Фенотип рослини				$\chi^2$ (3 : 1)
	Очікувана чисельність		Фактична чисельність		
	Високо-росла	Середньо-росла	Високо-росла	Середньо-росла	
УК 2С/15 × Подолянка	172,25	57,75	170	60	0,09
(Наталка × УК 2С/15) × × Наталка	184,5	61,5	160	107	31,88
УК 2С/15 × (Наталка × × УК 2С/15)	180	60	186	54	0,80

Дослідженням розщеплення ознаки голозерності (рис. 5) у рослин популяції  $F_2$  простого гібрида УК 2С/15 × Подолянка та бекросного гібрида УК 2С/15 × (Наталка × УК 2С/15) встановлено, що плівчастість зерна є домінантною ознакою, а голозерність — рецесивною та контролюється моногенно (табл. 9) ( $\chi^2 < 3,84$ ).

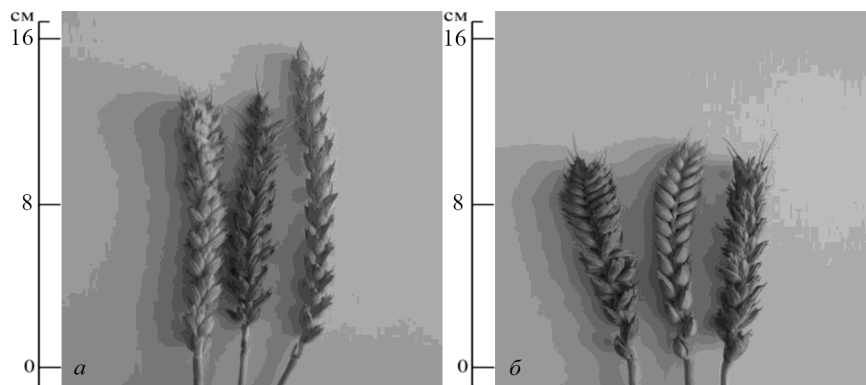


Рис. 5. Фенотипний вияв голозерності колоса в гібридів  $F_2$  спельти та м'якої пшениці:  
*a* — колоси типу спельти; *б* — колоси типу пшениці



ТАБЛИЦЯ 9. Розщеплення потомства  $F_2$  за ознакою голозерності в різних комбінаціях схрещування спельти та м'якої пшениці

Гібридна комбінація	Фенотип колоса				$\chi^2$ (3 : 1)
	Очікувана чисельність		Фактична чисельність		
	Плівчастий	Голозерний	Плівчастий	Голозерний	
УК 2С/15 × Подолянка	176,25	58,75	182	53	0,81
(Наталка × УК 2С/15) × × Наталка	209,25	69,75	164	115	35,62
УК 2С/15 × (Наталка × × УК 2С/15)	184,5	61,5	191	55	1,06

У безкросного гібрида (Наталка × УК 2С/15) × Наталка спостерігали відхилення від теоретично очікуваного моногенного розщеплення і збільшення кількості голозерних форм, що також може бути пов'язано з наявністю більшого числа рецесивних генів м'якої пшениці та складною взаємодією генів різних видів пшениці.

Щоб оцінити належність ознак плівчастості й форми колоса до однієї групи зчеплення, аналізували розщеплення за двома фенотипними класами в простій комбінації схрещування спельти та м'якої пшениці (УК 2С/15 × Подолянка) (табл. 10). Визначено, що ці ознаки розщеплювалися за дигібридною схемою (9 : 3 : 3 : 1,  $\chi^2 = 0,96$ ), що свідчить про їх незалежне успадкування й знаходження генів, які їх кодують, у різних хромосомах.

Як встановлено сучасними генетичними дослідженнями, морфологічні ознаки рослин спельти, як і м'якої пшениці, детермінуються невеликою кількістю генів [13]. Успадкування вивчених морфологічних ознак контролюють гени, які належать до генів «великої морфології» [22], оскільки вони чинять великий вплив на фенотип рослини. Їх алельний стан визначає форму колоса й використовується разом з іншими ознаками для розділення на види гексаплоїдних пшениць. Ще у 1920-х роках Філіпченко [10], вивчаючи успадкування форми колоса пшениці (*Triticum aestivum*), детально дослідив гібридні комбінації різних сортів, а також зразків *T. spelta* і *T. compactum*. Зокрема він установив, що в гібридів *Triticum aestivum* × *T. spelta* домінує спельтоїдна форма колоса.

Через легкий обмолот колоса м'яка пшениця значно поширилась, тобто ген, що визначає легкий обмолот, набув доместикаційного значення. Цю важливу роль багато дослідників [14] приписує гену *Q*, який крім характеру обмолоту плеїотропно контролює низку інших ознак: щільність і довжину колоса, час колосіння і цвітіння, висоту рослини [13]. Вплив цього гена на довжину колоса починає позначатися на 34-ту

ТАБЛИЦЯ 10. Розщеплення потомства  $F_2$  за ознаками спельтоїдності та голозерності колоса в комбінації схрещування спельти та м'якої пшениці УК 2С/15 × Подолянка

Розщеплення	Фенотип колоса				$\chi^2$ (9 : 3 : 3 : 1)
	Спельтоїд, плівчастий колос	Спельтоїд, голозерний колос	Неспельтоїд, плівчастий колос	Неспельтоїд, голозерний колос	
Очікувана чисельність	132,19	44,06	44,06	14,69	
Фактична чисельність	139	39	43	14	0,96

й особливо на 37-му і 40-ву доби від посіву [10]. Власне, через ген *Q* нині *T. spelta* і *Triticum aestivum* належать до різних видів. На сьогодні відомо, що гену *Q* властивий множинний алелізм. Це доведено виявленням гена *Q<sup>S</sup>*, який визначає спельтоїдну форму колоса та був інтрогресований від *Ae. speltoides* у м'яку пшеницю. Гени *Q* від *T. spelta* і *Q<sup>S</sup>* від *Ae. speltoides* взаємодіють за типом наддомінування, що виявляється у формуванні в гетерозиготних рослин суперспельтоїдних класів зі збільшеними довжиною колоса і числом колосків [7].

Молекулярними методами ген *Q* вже нанесено на карти хромосом пшениці, зокрема хромосому 5AL [15]. У гомеологічних хромосомах 5B і 5D пшениці знайдено аналогічні послідовності [24], проте їх дія на фенотип не виявлена. Ген *Q* належить до родини транскрипційних факторів APETALA-2, що контролюють розвиток квітки у рослини [7, 13]. Заміна лише в одній парі нуклеотидів в алелях гена *Q* [24] мала велике значення для окультурення пшениці. Замість довгого ламкого колоса з важким обмолотом зерна (домінантний алель) сформувався колос з легким обмолотом зерна й міцним колосовим стрижнем (рецесивний алель) — важлива властивість для господарської пшениці. Чимало дослідників довели експресію цього гена не тільки в тканинах квітки, а й в інших органах рослини — листках, стеблах, коренях [16, 24]. Результати наших досліджень також підтвердили, що ген *Q* спельти домінує над геном *q* м'якої пшениці, визначає спельтоїдну форму колоса й успадковується моногенно.

Про ген *C* відомо значно менше. У пшениці *T. compactum* він був картований у хромосомі 2DL [17]. Дія гена *C* протилежна дії гена *Q* — він зменшує довжину колоса і стебла, в результаті розвивається низкоросла рослина зі щільним колосом [17]. Ознака домінантна відносно звичайного колоса м'якої пшениці. В отриманих незалежно кількох мутантів м'якої та твердої пшениці в хромосомі 5A виявлено також домінантні мутації з аналогічним гену *C* фенотипним проявом [19, 20]. Проте вони не алельні гену *C* [8].

Довжина колоса у досліджених нами простих та бекросних гібридів  $F_1$  перевершувала показники батьківських середніх значень і наближалася до довжини колоса спельти. У бекросних гібридів  $F_2$  ця ознака була вірогідно більшою від показника у м'якої пшениці й перевершувала батьківський середній на 1 см. Це може свідчити як про плейотропний вплив гена *Q*, так і про те, що довжину колоса детермінують множинні неалельні гени при кумулятивній полімерії. Встановлено, що середнє число колосків у колосі простого гібрида в поколіннях  $F_1$ — $F_2$  вірогідно перевищувало число колосків у батьківських форм, що свідчить про адитивну взаємодію генів різних видів пшениці, які контролюють цю ознаку. Індекс щільності колоса у простого й бекросних гібридів  $F_1$  був вірогідно меншим, ніж у м'якої пшениці, що може підтверджувати домінантний плейотропний вплив гена *Q* на цю ознаку.

Ознаки форма колоса, остистість та озимий тип розвитку контролюють гени, які знаходяться на хромосомі 5A. Вони картовані на довгому плечі у такому порядку від центромери: ген яровості *Vrn-A1*, ген форма колоса *Q* та інгібітор остистості *B1* [18]. Заміщення цієї хромосоми може привести до зміни фенотипу рослини. Наприклад, заміна хромосоми 5A сорту *Chinese Spring* на гомологічну хромосому *T. spelta* Grey [21] стала причиною формування ранньостиглої рослини [7].

Отже, ми дослідили характер успадкування морфологічних ознак у простих і бекросних гібридів  $F_1$  та  $F_2$  спельти з м'якою пшеницею. Підтвердили, що в простих гібридах різних видів пшениці морфологічні ознаки рослин, такі як форма, плівчастість, остистість колоса та висота рослини успадковуються моногенно. Виявили адитивну дію генів спельти й м'якої пшениці, які детермінують ознаку кількості колосків у колосі, що приводить до вірогідного збільшення їх числа в простих гібридах  $F_1$ – $F_2$ . У бекросних гібридах, в яких переважав геном іншого виду пшениці, спостерігали відхилення від теоретично очікуваного моногенного розщеплення ознак. Встановили, що зі збільшенням кількості генів спельти у бекросного гібрида зростають відмінності від м'якої пшениці і параметри колоса наближаються до ознак колоса спельти.

1. Дорощев В.Ф., Удачин Р.А., Семенова Л.В. и др. Пшеницы мира. — Л.: ВО Агропромиздат. Ленингр. отд-ние, 1987. — 560 с.
2. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. — М.: Агропромиздат, 1985. — 351 с.
3. Жуковский П.М. Культурные растения и их сородичи. — Л.: Колос, 1971. — 752 с.
4. Нінієва А.К., Козуб Н.О., Созінов І.О. та ін. Характеристика зразків *Triticum spelta* L. за показниками якості зерна та електрофоретичними спектрами запасних білків // Вісн. Укр. т-ва генетиків і селекціонерів. — 2013. — **11**, № 1. — С. 96–105.
5. Новак Ж.М., Жекова О.І. Характеристика пшениці озимої *Triticum spelta* L. // Зб. наук. праць Уман. нац. ун-ту садівництва. — 2011. — № 75. — С. 128–132.
6. Рокицкий П.Ф. Введение в статистическую генетику. — Минск: Высшая шк., 1974. — 448 с.
7. Симонов А.В. Генетическое изучение признаков, определяющих морфологию колоса и структуру эндосперма зерновки пшеницы (*Triticum aestivum* L.), интрогрессированных от *Aegilops speltoides* Tausch: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Новосибирск, 2010. — 19 с.
8. Симонов А.В., Пшеничникова Т.А., Лапочкина И.Ф., Ватанабе Н. Взаимодействие генов, определяющих форму колоса мягкой пшеницы и расположенных в хромосоме 5AL // Вавиловский журн. генетики и селекции. — 2015. — **20**, № 1. — С. 70–80.
9. Твердохліб О.В., Голік О.В., Нінієва А.К., Богуславський Р.Л. Спельта і полба в органічному землеробстві // Посібник українського хлібороба. — 2013. — С. 154–155.
10. Филиченко А.Ю. Генетика мягких пшениц. 2-е изд. / Под ред. В.Ф. Любимовой. — М.: Наука, 1979. — 312 с.
11. Шелепов В.В., Гаврилюк Н.Н., Вергунов В.А. Пшеница: биология, морфология, селекция, семеноводство. — Киев: Логос, 2013. — 498 с.
12. Blatter R.H.E., Jacomet S., Schlumbaum A. About the origin of European spelt (*Triticum spelta* L.): allelic differentiation of the HMW Glutenin B1-1 and A1-2 subunit genes // Theor. Appl. Genet. — 2004. — **108**. — P. 360–367.
13. De Faris J., Fellers J.P., Brooks S.A., Gill B.S. Bacterial artificial chromosome contig spanning the major domestication locus Q in wheat and identification of a candidate gene // Genetics. — 2003. — **164**. — P. 311–321.
14. De Faris J., Simons K.J., Zhang Z., Gill B.S. The wheat super domestication gene Q // II Wheat Information Service. — 2006. — **100**. — P. 129–148.
15. Gale M.D., Atkinson M.D., Chinoy C.N. et al. Genetic maps of hexaploid wheat // Proceedings 8<sup>th</sup> Int. Wheat Genet. Symp. — Beijing: China Agricult. Sci. Press., 1995. — P. 29–40.
16. Gil-Humanes J., Piston F., Martin A., Barro F. Comparative genomic analysis and expression of the APETALA2-like genes from barley, wheat, and barley-wheat amphiploids // BMC Plant Biol. — 2009. — **9**. — P. 66. doi:10.1186/1471-2229-9-66.
17. Johnson E.R., Nalam V.J., Zemetra R.S., Riera-Lizarazu O. Mapping the compactum locus in wheat (*Triticum aestivum* L.) and its relationship to other spike morphology genes of the Triticeae // Euphytica. — 2008. — **163**. — P. 193–201. DOI 10.1007/s10681-007-9628-7.
18. Kato K., Miura H., Akiyama M. et al. RFLP mapping of three major genes, Vrn1, Q and B1 on the long arm of chromosomes 5A of wheat // Euphytica. — 1998. — **101**. — P. 91–95.
19. Kosuge K., Watanabe N., Kuboyama T. et al. Cytological and microsatellite mapping of mutant genes for spherical grain and compact spike in durum wheat // Euphytica. — 2008. — **159**. — P. 289–296. DOI 10.1007/s10681-007-9488-1.
20. Kosuge K., Watanabe N., Melnik V.M. et al. New sources of compact spike morphology determined by the genes on chromosome 5A in hexaploid wheat // Genet Res. Crop Evol. — 2012. — **59**. — P. 1115–1124. DOI 10.1007/s10722-011-9747-9.

## НАСЛЕДОВАНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У ГИБРИДОВ

21. Law C.N., Worland A.J., Giorgi B. The genetic control of ear-emergence time by chromosomes 5A and 5D of wheat // *Heredity*. — 1979. — 36, N 1. — P. 49–58.
22. McIntosh R.A., Yamazaki Y., Dubovsky J. et al. Catalogue of Gene Symbols for Wheat // 12<sup>th</sup> Int. Wheat Genet. Symp.; Yokohama, Japan 8–13 Sept. 2013. — Yokohama, 2013.
23. Ruibal-Mendieta N.L., Delacroix D.L., Mignolet E. et al. Spelt (*Triticum aestivum* spp. *Spelta*) as a source of bread making flours and bran naturally enriched in oleic acid and minerals but not phytic acid // *J. Agr. Food Chem.* — 2005. — 53. — P. 2751–2759.
24. Simons K.J., Fellers J.P., Trick H.N. et al. Molecular characterization of the major wheat domestication gene Q // *Genetics*. — 2006. — 172. — P. 547–555.

Отримано 31.03.2016

## НАСЛЕДОВАНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У ГИБРИДОВ F<sub>1</sub>–F<sub>2</sub> TRITICUM SPELTA × T. AESTIVUM

С.Н. Сичкарь, В.В. Моргун, О.В. Дубровная

Институт физиологии растений и генетики Национальной академии наук Украины, Киев

Исследован характер наследования морфологических признаков у простых и беккросных гибридов F<sub>1</sub> и F<sub>2</sub> спельты с мягкой пшеницей. Подтверждено, что у простых гибридов *T. spelta* × *T. aestivum* морфологические признаки растений, в частности форма колоса, голозерность, остистость колоса и высота растения наследуются моногенно. Выявлено аддитивное взаимодействие генов спельты и мягкой пшеницы, детерминирующих признак количества колосков в колосе, что приводит к достоверному увеличению их числа. У беккросных гибридов, в которых преобладал геном одной из отцовских форм, зафиксировано отклонение от теоретически ожидаемого расщепления признаков. Установлено, что с увеличением количества генов спельты у беккросного гибрида возрастают отличия от мягкой пшеницы и параметры колоса приближаются к признакам спельты.

## INHERITANCE OF MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS IN HYBRIDS F<sub>1</sub>–F<sub>2</sub> TRITICUM SPELTA × T. AESTIVUM

S.M. Sichkar, V.V. Morgun, O.V. Dubrovna

Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine  
31/17 Vasylykivska St., Kyiv, 03022, Ukraine

The nature of inheritance of morphological traits in simple and backcross hybrids F<sub>1</sub> and F<sub>2</sub> of spelt with bread wheat was investigated. It was confirmed that for simple hybrids of different wheat species, the morphological characteristics of plants, including spike shape, hull, spinous and plant height inherited monogenic. Additive effect of spelt and wheat genes, which determine the spikelet number, leading to its significant increase in ear was discovered. In backcross hybrids, with domination of the genome of other wheat species, the deviation from the theoretically expected traits splitting was observed. It was established that the increase in the number of spelt genes in the backcross hybrid increases the differences with wheat and make values of spike characteristics closer to the spelt.

*Key words:* *Triticum spelta* L., *T. aestivum* L., morphological characteristics, genetic analysis.