

СТУПІНЬ ФЕНОТИПОВОГО ДОМІНУВАННЯ ТА УСПАДКОВУВАНІСТЬ ЗА ОЗНАКОЮ ВИСОТА РОСЛИНИ У ГІБРИДІВ ПШЕНИЦІ З РІЗНИМИ АЛЕЛЯМИ *Rht*-ГЕНІВ

І.І. МОЦНИЙ¹, А.І. ГОНЧАРОВА¹, Г.О. ЧЕБОТАР¹, С.В. ЧЕБОТАР^{1,2}

¹ Селекційно-генетичний інститут – Національний центр насіннезнавства та сортовивчення, Одеса

² Одеський національний університет імені І.І. Мечникова

E-mail: motsnyii@gmail.com

*Досліджено ступінь домінування і коефіцієнт успадкованості як показників аельної взаємодії в локусах *Rht8* та *Rht-B1*, що характеризується частковим, повним або наддомінуванням більшої висоти рослин та низькою або середньою успадкованістю. Аелі зі слабшим прямим негативним ефектом або без нього домінують над аелями, що сильніше скорочують висоту рослин. Обговорюється вплив погодних умов на зміну домінування. Лінія Кооператорка має додатковий аель (алелі), який спричиняє більшу висоту рослин, з частково рецесивним типом успадкування. У генотипі лінії Одеська 3 присутній неідентифікований напівдомінантний ген (гени) короткостебловості. Наявність гетерозису, спричиненого гетерозиготністю за генами, які не є критичними у нашому дослідженні, спотворює оцінку досліджених характеристик аельних взаємовідносин.*

Ключові слова: м'яка пшениця, гени короткостебловості, висота рослини, ступінь домінування, коефіцієнт успадкованості.

Вступ. Висота рослини (ВР) у пшениці *Triticum aestivum* L. – це кількісна ознака, що контролюється великою кількістю генів. Серед них є гени короткостебловості (*Rht*) з достатньо сильними ефектами, які можуть бути виявлені гібридологічним методом [1]. Хоча характер успадкування ВР, як і будь-якої іншої кількісної ознаки, підпорядковується менделівським закономірностям, він ускладнюється участю в контролі більшої кількості генів порівняно з якісними ознаками та взаємодією між ними. Зокрема, необхідно враховувати адитивну дію *Rht*-генів, комплементарність, полімерію, епістаз, мінорні ефекти генів-модифікаторів та ін. При цьому під дією чинників середовища внесок кожного з цих генів порівняно з внеском неспадкової компоненти в мінливість ознаки часто настільки малий, що межі фенотипової

мінливості для різних генотипів перекриваються і дискретні генотипові групи практично не розрізняються [2]. Тому застосування молекулярно-генетичного методу для виявлення *Rht*-генів набагато ефективніше, бо не залежить від негенетичних факторів [3].

В системі, прийнятій Фішером і Мазером [2], ступінь фенотипового домінування (домінантне співвідношення) відображає відношення між двома параметрами: відмінність фенотипу гетерозиготи від середнього арифметичного між батьківськими гомозиготами. Теоретично цей показник може мати будь-які значення; якщо домінування відсутнє, то вказане відношення дорівнює нулю і середнє значення F_1 точно збігається з середнім значенням батьківських форм. Якщо домінує аель, що збільшує значення ознаки (наприклад ВР), то домінантне співвідношення додатне, якщо домінує короткостебловість, то від'ємне. При неповному домінуванні жоден з аелів не проявляється повністю, їхня експресія в гетерозиготному стані виявляється проміжною. Тому у фенотипі ефект проявляється лиш частково з більшим чи меншим в залежності від генотипового середовища і зовнішніх умов ухиленням до домінантного або рецесивного стану.

При схрещуванні двох ліній (P_1 , P_2) фенотипова мінливість F_1 , як і кожної з вихідних форм, визначається лише неспадковими чинниками. В F_2 у результаті розщеплення генів, за якими розрізняються батьківські лінії, загальна фенотипова мінливість включає, окрім модифікаційної, ще й генотипову компоненту. Таким чином, успадкованість віддзеркалює частку генетичної варіації, що зумовлена дією того чи іншого аеля, в загальній варіації. Як правило, ступінь домінування та успадкованість застосовують для характеристики тієї чи іншої кількісної ознаки. Стосовно ВР

у м'якої пшениці відомо, що в залежності від *Rht*-генів ознака може мати будь-який характер домінування, а успадкованість її в цілому висока, хоча й коливається в досить широких межах [4]. Нас зацікавила можливість застосувати ці показники для порівняння взаємодії ідентифікованих алелів у визначених локусах *Rht*. Незважаючи на широке розповсюдження *Rht*-генів в сучасних сортах пшениці і велику кількість генетичних досліджень, інформація стосовно генетичних ефектів, ідентифікованих у відповідності до сучасної номенклатури алелів [5], застаріла або неповна, в усякому разі для сортів пшениці, що вирощуються в умовах Півдня України. Тому метою наших досліджень було встановити характер успадкування ВР гібридами пшениці м'якої озимої в умовах степу Північно-західного Причорномор'я, визначити ступінь домінування, ефекти гетерозису і коефіцієнти успадкованості та залучити їх як характеристики (генетичні ефекти) ідентифікованих алелів генів короткостебловості (*Rht8*, *Rht-B1* та *Rht-D1*) на популяціях F_1 і F_2 , отриманих від схрещування відомих в минулому високорослих сортів та їхніх короткостеблових аналогів.

Матеріал і методика. Дослідження проводили в 2010–2011 рр. на дослідному полі відділу загальної та молекулярної генетики СГП – НЦНС (м. Одеса). Кожну лінію висівали в трьох реплікаціях у рандомізованому порядку за схемою – мати, гібрид, батько. У 2010 р. вивчали F_1 гібридів і батьківські форми, у 2011 р. – F_1 , F_2 гібридів і батьківські форми. Дослід закладався по чорному пару єдиним блоком в широкорядному посіві за типом селекційного розсадника. Агротехніка типова для Півдня України. Ранньовесняне підживлення рослин здійснювали аміачною селітрою (N_{30} кг/га д.р.) по мерзлоталому ґрунту. Насіння висівали в оптимальні строки ручною напівавтоматичною саджалкою на дворядкових однометрових ділянках з розрахунку по 12 схожих зерен на 1 м (10 см між рослинами всередині рядка та 30 см між рядками). Після дозрівання матеріалу відбирали всі рослини (крім крайніх) для визначення ВР.

Погодні умови протягом років досліджень в цілому були сприятливими для росту та розвитку рослин пшениці, хоча й дещо різнилися за

гідротермічними показниками періоду вегетації. Так, умови осені 2009 р. склалися сприятливо для розвитку озимої пшениці. Зниження температури повітря взимку 2010 р. сягало $-21,5^\circ\text{C}$ (мінімум впродовж трьох днів), але наявність глибокого снігового покриву (337,8 мм опадів, переважно у вигляді снігу в зимовий період) сприяло непоганій перезимівлі рослин. Посушливим був лише період формування та наливу зернівки, що майже не позначилось на ВР. Однак зимовий період 2010–2011 р. вирізнявся стійкими тривалими морозами та відсутністю снігового покриву, а весняно-літній період 2011 р. був посушливим з температурними показниками в межах норми, що не сприяло максимальному розвитку органів рослини, зокрема росту стебла.

Вивчали варіювання ВР на 12 батьківських формах та 18 гібридах F_1 і F_2 від їх схрещування. Батьківські форми представлені чистими лініями, створеними методом індивідуального добору з відомих в минулому високорослих сортів різних періодів селекції, їхніми вихідними формами, а також короткостебловими аналогами та донорами генів короткостебловості. Короткостеблові аналоги високорослих сортів створено у 90-х роках минулого століття В.В. Хангільдіним (СГП – НЦНС, м. Одеса) шляхом схрещування з донорами генів короткостебловості Одеська напівкарликова (ОНК) чи Краснодарський карлик 1 та шестикратного насичування рекурентними формами [1, 6]. Ідентифікацію алелів найбільш розповсюджених генів карликовості (*Rht8*, *Rht-B1* та *Rht-D1*) виконували за допомогою молекулярних маркерів [3]. При цьому лінії Кооператорка, Гостіанум 237 та Одеська 3 характеризувалися алелями *Rht8a Rht-B1a Rht-D1a*; Одеська 16 – *Rht8x Rht-B1a Rht-D1a* (алель *Rht8x* маркується фрагментом ампліфікації розміром 214 п.н. за мікросателітним локусом Xgwm261); Кооператорка К-90, Безоста 1 та Одеська 51 – *Rht8c Rht-B1a Rht-D1a*; Кооператорка К-70, Одеська напівкарликова та Одеська 51 К-73 – *Rht8c Rht-B1e Rht-D1a*; Одеська 3 К-75, Карлик 1 – *Rht8c Rht-B1b Rht-D1a*.

Математичну обробку даних проводили методом одно- і двофакторного дисперсійного аналізу. Вірогідність відмінностей для відповідного фактора визначали за НІР 95 % рівня

Ступінь фенотипового домінування та успадкованість за ознакою

значимості [7]. З даних дисперсійного аналізу розраховували коефіцієнти варіації генотипової (CV_G), середовищної (CV_E) і взаємодії генотип/середовище (CV_{GE}).

Ступінь домінування (hp) розраховували за модифікованою нами відповідно до висновків Мазера та ін. [2] відомою формулою Veil et al. [8]

$$hp = 2^{n-1}(F_n - MP)/(HP - MP),$$

де F_n – середня арифметична ознаки у рослин гібрида n -го покоління, одержаного самозапиленням з F_1 ; MP – середня арифметична ознаки у обох батьківських форм; HP – значення ознаки у батька з максимальним її проявом (більш високорослої лінії). Інтерпретацію оцінок ступеня домінування проводили за шкалою Veil et al. [8]: $hp = 0$ – домінування відсутнє; $0 < hp < 1$ – часткове, а при $hp = 1$ – пов-

не домінування більш високорослої форми; $hp > 1$ – гетерозис (наддомінування); $hp < -1$ – негативний гетерозис (депресія); $-1 < hp < 0$ – часткове та $hp = -1$ – повне домінування короткостеблової форми.

Відсоток перевищення гібридів F_1 над більш високорослою батьківською формою виражали як ефекти гетерозису (Ht) і розраховували за формулою [9]

$$Ht(\%) = 100 \cdot (F_1 - HP)/HP.$$

Коефіцієнт успадкованості (H^2) визначали за формулою [8]

$$H^2 = (\sigma_{F_2}^2 - \sigma_e^2)/\sigma_{F_2}^2,$$

де $\sigma_{F_2}^2$ – загальна фенотипова дисперсія F_2 ; σ_e^2 – середньозважена із внутрішньогрупових дисперсій для популяцій, що не розщеплюються – P_1 , P_2 і F_1 . Якщо $0,66 < H^2 < 1$ – успад-

Таблиця 1. Ступінь фенотипового домінування (hp) за ознакою висота рослини алелів генів короткостебловості у гібридів озимої пшениці F_1 , СГІ – НЦСС, Одеса, 2010 р.

Локус, алелі	Комбінація схрещування ліній	Висота рослин, см			HIP _{0,05}	hp	Гетерозис, %
		♀	F ₁	♂			
<i>Rht8a/x</i>	К/Од.16	125,5	140,0	116,5	6,5	3,64	11,6
	Од.16/Од.3	116,5	128,2	111,9	4,3	5,43	10,0
	Од.16/Г237	116,5	134,1	127,7	5,8	2,50	5,0
<i>Rht8a/c</i>	К/Од.51	125,5	121,1	88,6	9,6	0,76	
	К/Б1	125,5	125,7	87,8	10,1	1,00	
<i>Rht-B1a/b</i>	Од.51/Од.3К75	88,6	85,4	76,1	8,9	0,54	
<i>Rht8a/c + Rht-B1a/e</i>	Од.3/КК70	111,9	101,8	66,0	6,5	0,58	
<i>Rht-B1a/e</i>	Од.51/ОНК	88,6	81,6	60,1	7,9	0,43	
	КК90/КК70	88,9	89,2	66,0	5,5	0,97	
	ОНК/Б1	60,1	79,9	87,8	4,2	0,41	
<i>Rht-B1b/e</i>	ОНК/К1	60,1	67,1	68,8	6,3	0,91	
<i>Rht8a/a</i>	Од.3/Г237	111,9	127,5	127,7	3,8	1,00	
	К/Од.3	125,5	131,3	111,9	9,6	1,68	4,6
	К/Г237	125,5	137,6	127,7	6,1	58,0	7,8
<i>Rht8c/c</i>	КК90/Б1	88,9	94,4	87,8	5,6	9,18	6,2
	Од.51/Б1	88,6	95,5	87,8	5,6	28,2	7,8
	Од.51/КК90	88,6	93,8	88,9	7,1	13,2	5,5
<i>Rht-B1e/e</i>	ОНК/КК70	60,1	62,5	66,0	2,9	-0,29	
HIP _{0,05}		5,9	6,9	4,4			

Примітка. Тут і в табл. 2 алель *Rht8x* маркується ампліконом 214 п.н. за ДНК-локусом *Xgwm261*. К – Кооператорка; КК90 – Кооператорка К-90; КК70 – Кооператорка К-70; Од.3 – Одеська 3; Од.3К75 – Одеська 3 К-75; Од.51 – Одеська 51; Од.16 – Одеська 16; ОНК – Одеська напівкарликова; Б1 – Безоста 1; К1 – Карлик 1; Г237 – Гостіанум 237; при цьому комбінації алелів у певних комбінаціях схрещування можуть бути представлені в прямому і зворотному порядку.

ковуваність висока, якщо $0,33 < H^2 < 0,66$ – середня, $0 < H^2 < 0,33$ – низька.

Результати досліджень та їх обговорення. Нами досліджено алельну взаємодію в двох мультиалельних локусах – *Rht8* (алелі *a*, *x* та *c*) і *Rht-B1* (*a*, *b*, *e*). Третій локус, *Rht-D1*, серед досліджуваного матеріалу був мономорфний,

і через це його було вилучено з подальшого дослідження [3].

Оскільки ВР належить до полігенних ознак, які мають значне варіювання за величиною фенотипового прояву, значення ознаки істотно залежить як від генотипу, так і від факторів довкілля, зокрема погодно-кліматичних умов

Таблиця 2. Ступінь фенотипового домінування (*hp*) за ознакою висота рослини алелів генів короткостебловості у гібридів озимої пшениці F₁ і F₂, 2011 р.

Локус, алелі	Комбінація схрещування	F _n	Висота рослин, см			HIP _{0,05}	<i>hp</i>	Гетерозис, %	
			♀	F _n	♂				
<i>Rht8a/x</i>	К/Од.16	F ₁	123,7	113,8	112,6	11,7	-0,60	3,9	
		F ₂	123,7	115,6	112,6	10,6	-0,91		
	Од.16/Од.3	F ₁	112,6	117,0	102,6	10,5	2,20		
		F ₂	112,6	112,5	102,6	6,6	1,97		
<i>Rht8a/c</i>	Од.16/Г237	F ₁	112,6	114,1	116,5	11,0	-0,56	2,2	
		F ₂	112,6	114,1	116,5	11,0	-0,56		
	К/Од.51	F ₁	123,7	104,4	80,5	14,9	0,11		
		F ₂	123,7	110,5	80,5	13,3	0,70		
<i>Rht-B1a/b</i>	К/Б1	F ₁	123,7	116,4	83,6	8,7	0,77	2,2	
		F ₂	123,7	113,8	83,6	9,6	1,01		
	Од.51/Од.3К75	F ₁	80,5	82,3	77,6	10,3	2,20		
		F ₂	80,5	82,3	77,6	9,5	2,20		
<i>Rht8a/c + Rht-B1a/e</i> <i>Rht-B1a/e</i>	Од.3/КК70	F ₁	102,6	92,9	63,6	6,9	0,45	0,3	
		F ₂	102,6	92,9	63,6	6,9	0,45		
	Од.51/ОНК	F ₁	80,5	76,0	61,7	8,7	0,56		
		F ₂	80,5	76,6	61,7	8,7	1,24		
	Од.3/КК70	F ₁	102,6	85,0	63,6	5,8	0,10		
		F ₂	102,6	85,0	63,6	5,8	0,10		
	КК90/КК70	F ₁	89,5	71,0	63,6	11,8	-0,42		
		F ₂	89,5	78,6	63,6	6,2	0,32		
	ОНК/Б1	F ₁	61,7	74,5	83,6	8,7	0,23		
		F ₂	61,7	68,5	83,6	7,4	-0,56		
	<i>Rht-B1b/e</i>	ОНК/К1	F ₂	60,4	65,2	69,2	3,4		0,26
		Од.3/Г237	F ₁	102,6	106,7	116,5	11,9		-0,44
F ₂	102,6		115,9	116,5	9,4	3,60			
<i>Rht8c/c</i>	К/Од.3	F ₁	123,7	109,0	102,6	10,9	-0,50	2,7	
		F ₂	123,7	112,2	102,6	10,6	-0,35		
	К/Г237	F ₁	123,7	122,6	116,5	10,1	1,60		
		F ₂	123,7	122,6	116,5	10,1	1,60		
	КК90/Б1	F ₁	89,5	91,9	83,6	10,9	1,86		
		F ₂	89,5	91,2	83,6	10,7	3,17		
<i>Rht-B1e/e</i>	Од.51/Б1	F ₁	80,5	89,4	83,6	11,2	4,60	6,9	
		F ₂	80,5	88,7	83,6	11,4	8,40		
	Од.51/КК90	F ₁	80,5	77,8	89,5	12,9	-0,98		
		F ₂	80,5	87,9	89,5	12,1	1,30		
HIP _{0,05}	ОНК/КК70	F ₁	60,4	64,0	63,8	3,2	1,20	0,3	
		F ₂	60,4	63,7	63,8	4,1	2,10		

року. В нашому дослідженні дисперсійний аналіз даних оцінки ВР показав, що між вихідними лініями, а також одержаними від їх схрещування гібридами існують істотні відмінності ($CV_G = 23,3-24,0 \%$), обумовлені, перш за все, генотипами за визначеними *Rht*-генами (табл. 1). Взагалі вплив середовища не мав особливо великого значення ($CV_E = 2,6 \%$ для P_1 ; $CV_E = 1,4 \%$ для P_2 ; $CV_E = 9,1 \%$ для F_1), оскільки роки дослідження характеризувались схожими погодними умовами. Однак мала місце взаємодія генотип/середовище ($CV_{GE} = 22,9-23,6 \%$), тобто генотипи диференційовано зменшили ВР в більш жорстких умовах посушливого 2011 р.

За два роки досліджень істотно вищими серед батьківських форм були лінії з генотипами *Rht8a Rht-B1a* або *Rht8x Rht-B1a*, між якими, однак, спостерігалась диференціація (табл. 1 і 2). Зауважимо, що виділена В.В. Хангільдіним лінія Одеська 3, незважаючи на однаковий за результатами ПЛР аналізу генотип (*Rht8a Rht-B1a*), суттєво поступалась лініям Кооператорка і Гостіанум 237, а також Одеській 16 (*Rht8x Rht-B1a*), що збігається з результатами попередніх досліджень [1]. Очевидно, багатолінійний сорт Одеська 3, отриманий традиційним методом трансгресивної селекції від схрещування Земка/Гостіанум 237 [10], має лінії з неідентифікованим *Rht*-геном (генами) з ефектом, в залежності від року дослідження, $-11,0...-21,1$ см. Виділена В.В. Хангільдіним з сорту Одеська 16 лінія також була дещо нижча за обидві свої батьківські форми Кооператорка і Гостіанум 237 [10], що може бути результатом дії алеля *Rht8x* (маркується фрагментом ампліфікації розміром 214 п.н. за мікросателітним локусом Xgwm261) [3] або наслідком тієї ж трансгресивної селекції, що і у випадку лінії Одеська 3 з нашої колекції. Проте наразі практичне значення мають форми з вірогідно низькими значеннями ВР. До них належать лінії з генотипами *Rht8c Rht-B1a*, *Rht8c Rht-B1b* та *Rht8c Rht-B1e*, значення ознаки яких істотно варіює в залежності від генотипу як за дослідженими генами, так і за іншими, що беруть участь в контролі ВР, на чому неодноразово наголошувалось в наших попередніх публікаціях [1, 11–14]. Серед гібридів F_1-F_2 в основному зберігається тенденція, визначена

для батьківських форм (табл. 1 і 2). При цьому гібриди F_1 за висотою рослин займали переважно проміжне положення між батьками з відхиленням в бік вищого з них (у 2010 р.) або в бік як вищого, так і нижчого (у 2011 р.), а також в окремих комбінаціях перевершували більш високорослу батьківську форму.

Знання ВР у батьківських форм та гібридів дозволило у 18 комбінаціях схрещувань, досліджених у 2010 р., в 15 комбінаціях F_1 і в 18 комбінаціях F_2 , досліджених у 2011 р., кількісно встановити значення ступеня домінування *hp* (табл. 1 і 2). В цілому при схрещуванні ліній з різними генами короткостебловості спостерігали переважно позитивне наддомінування, повне або часткове домінування більш високорослого батька ($hp = 0,41-1,00$ для F_1 в умовах 2010 р.; $hp = 0,11-0,77$ і $hp = 0,10-1,24$ для F_1 і F_2 в умовах 2011 р. відповідно). Виняток становлять окремі комбінації за участі алелів *Rht8x* та *Rht-B1e*, де в більш посушливому 2011 р. виявлено зміну домінування (табл. 2). В літературі постулюються різні варіанти домінантного співвідношення в залежності від конкретної пари алелів та чинників середовища. Так, для посушливих умов Нижнього Поволжя характерно переважно проміжне успадковування або неповне домінування низькорослості (від $hp = -0,63$ до $hp = 0,10$) [4]. Проте в більш сприятливих умовах Краснодарського краю [15] майже у всіх досліджених комбінаціях в цілому спостерігалось різної сили домінування високорослого батька ($hp = 0,02-1,23$), лише у 5,2 % комбінацій домінувала короткостебловість ($hp = -0,42...-0,10$).

При схрещуванні високорослих ліній з генотипами *Rht8a Rht-B1a* та *Rht8x Rht-B1a* в умовах більш вологозабезпеченого 2010 р. виявлено гетерозис ($Ht = 5,0-11,6 \%$) в усіх трьох досліджених комбінаціях F_1 (Одеська 16/Одеська 3, Одеська 16/Гостіанум 237, Кооператорка/Одеська 16), а в умовах посухи 2011 р. – лише в одній (Одеська 16/Одеська 3; $Ht = 3,9 \%$). Інші дві комбінації змінили гетерозис на часткове домінування меншої ВР. Алель *Rht8a* частково або повністю домінував над алелем *Rht8c* в обох поколіннях і в обидва роки дослідження (від $hp = 0,11$ до $hp = 1,01$ в комбінаціях Кооператорка/Одеська 51 та Кооператорка/Безоста 1 відповідно). Найвищий ефект гетерози-

су ($Ht = 11,6\%$) зафіксовано 2010 р. у комбінації Кооператорка/Одеська 16, де як материнська форма виступав найвищий сорт одеської селекції. Найнижчий показник гетерозису ($Ht = 0,3\%$) визначено 2011 р. в комбінації Одеська напівкарликова/Кооператорка К-70, де відмінності між всіма трьома середніми невірогідні.

Взагалі слід зазначити, що на відміну від позитивного гетерозису (який спостерігався досить часто у 44,4% комбінацій у 2010 р. і в 24,2% комбінацій у 2011 р.) в нашому дослідженні не спостерігалось жодного випадку негативного гетерозису (депресії), коли $hp < -1,00$. В літературі є свідчення про наявність як позитивного, так і негативного гетерозису за ВР. Так, в Краснодарському краї в 20 комбінаціях із 115 вивчених гібриди F_1 вірогідно перевершували батьківські форми, що може бути проявом гетерозису (Ht до 27,7%). При цьому не зареєстровано жодного випадку депресії [15]. В умовах Тюменської області три (із 10 досліджених) комбінації F_1 ярої пшениці перевищували батьківські форми на 1,3–21,9% [16], що знаходиться у відповідності з нашими даними. В умовах Північного Лісостепу України в шести комбінаціях F_1 пшениці м'якої озимої з 12 досліджених спостерігався досить значний негативний гетерозис (Ht до $-24,3\%$) [17]. В усіх описаних у літературі випадках були невідомі алельні відношення в *Rht*-локусах.

При схрещуванні ліній, що різняться лише алелями *Rht-B1a* та *Rht-B1b* або *Rht-B1a* та *Rht-B1e*, в F_1 спостерігали незначне зниження прояву ознаки у порівнянні з ВР більш високорослого батька – гомозиготи за *Rht-B1a*. При цьому ступінь домінування *Rht-B1a* був вищий відносно алеля *Rht-B1e* ($hp = 0,41–0,97$), ніж відносно алеля *Rht-B1b* ($hp = 0,54$), і в деяких комбінаціях наближався до повного домінування. В літературі, навпаки, є свідчення про напівдомінантний характер ($hp = -0,14$) алеля *Rht-B1b* по відношенню до високорослої форми (Саратовская 29) в умовах посухи [4] і рецесивний або частково рецесивний в умовах достатнього вологозабезпечення [18]. Стосовно алеля *Rht-B1e* в сприятливих умовах Краснодарського краю в 55 комбінаціях (із 62 досліджених) за його участі зафіксовано повне або часткове домінування високорослості, в

інших семи – позитивний гетерозис ($hp = 0,02–1,20$) [15]. У даному дослідженні алель *Rht-B1b* домінував над *Rht-B1e* ($hp = 0,91$), при цьому останній сильніше знижував ВР. Так, в сприятливих для ВР умовах 2010 р. на фоні генотипу *Rht8c* гомозигота за *Rht-B1b* зменшувала ВР на 15,6 см (17,7%), гомозигота за *Rht-B1e* – на 24,7 см (28%), а гетерозигота *Rht-B1b/e* – на 20,4 см (23,6%). Таким чином, в усіх без винятку випадках алелі, що спричиняють більшу ВР або знижують ВР в меншій мірі, домінували над алелями, які знижують ВР в більшій мірі ($Rht8a = Rht8x > Rht8c$; $Rht-B1a > Rht-B1b > Rht-B1e$).

Негативне домінування ($hp < 0$) спостерігали лише в одній комбінації F_1 (Одеська напівкарликова/Кооператорка К-70) в кращих умовах 2010 р. і в п'яти комбінаціях у більш посушливому 2011 р. В другому поколінні негативне домінування зазначено у чотирьох гібридних комбінаціях. І тільки в двох з них (Кооператорка/Одеська 16 і Кооператорка/Одеська 3) $hp < 0$ виявлено в обох генераціях, що свідчить про часткову рецесивність алеля (алелів), який спричиняє більшу ВР у сорту Кооператорка, принаймні, в жорсткіших умовах 2011 р. Іншими словами, у генотипі Одеської 3 присутній неідентифікований напівдомінантний ген (гени) короткостебловості.

Таким чином, випробування ліній і гібридів в різні роки показало, що як рівень прояву, так і характер успадкування ВР може змінюватись в залежності від погодних умов. В значній мірі досліджуваний показник залежав також від конкретної комбінації схрещування та, зокрема, генотипу вихідної лінії. При цьому характер успадкування в одних комбінаціях був подібним в обидва роки дослідження, а у інших істотно змінювався. Так, при схрещуванні високорослої лінії Кооператорка з двома середньорослими лініями Одеська 51 та Безоста 1 в F_1 спостерігався ступінь домінування $hp = 0,76$ і $hp = 1,00$ (2010 р.) та $hp = 0,11$ і $hp = 0,77$ (2011 р.) відповідно. У гібридів F_1 від схрещування високорослої Одеської 3 з короткостебловою Кооператорка К-70 домінувала ознака більшої ВР зі значеннями $hp = 0,58$ і $hp = 0,45$ відповідно. У середньорослої Одеської 51 при схрещуванні з карликами (Одеська 3 К-75 та ОНК) також показане часткове домінування високорослості

Ступінь фенотипового домінування та успадкованість за ознакою

в F_1 з hp , що дорівнює відповідно 0,54 і 0,43 в умовах 2010 р. та $hp = 2,20$ і $hp = 0,56$ у 2011 р. З восьми комбінацій F_2 від схрещування високорослих ліній з середньорослими або середньорослих з короткостебловими варіація hp між комбінаціями перевищувала цей показник між генотипами і складала $hp = 0,70-1,01$ для $Rht8a/c$, $hp = 2,20$ для $Rht-B1a/b$ і $hp = -0,56 \div 1,24$ для $Rht-B1a/e$ чи $Rht-B1b/e$ (табл. 2).

Виходячи з міркувань Мазера і Джинкса [2], популяція F_2 (50 % гетерозигот) повинна бути нижча за F_1 (100 % гетерозигот) у випадку наддомінування, повного (лише 75 % гібридів F_2 на рівні HP) або часткового домінування більшої ВР ($hp > 0$). При відсутності домінування ($hp = 0$) – $F_1 = F_2$, а при домінуванні короткостебловості ($hp < 0$) повинна спостерігатись зворотна картина – $F_1 < F_2$ з тих же причин. Загалом в умовах 2011 р. гібриди F_1 перевищували за абсолютними значеннями ВР аналогічні гібриди F_2 в семи комбінаціях, в двох – $F_1 = F_2$ і в шести – $F_1 < F_2$ (табл. 2). І хоча ці відмінності були невірні через обмеженість вибірки, тенденція відповідності емпіричних даних очікуванім проглядається досить чітко. Якщо порівняти отримані співвідношення з показниками hp в F_1 і знехтувати двома комбінаціями, де відмінності між усіма

середніми відсутні, то можна бачити, що лише одна комбінація (Кооператорка/Одеська 51) із 15 досліджених суперечить визначеній тенденції, що може бути обумовлено випадковістю.

При схрещуванні сортів, які не різнилися за алелями гена $Rht8$, в більшості комбінацій F_1 спостерігався позитивний гетерозис. Для гібридів – носіїв алеля a за геном $Rht8$ гетерозис становив $hp = 1,68-57,95$, а для алеля c варіював від $hp = 9,18$ до $hp = 28,21$ (табл. 1). Взагалі в F_1 , отриманому від схрещування ліній з однаковими генотипами, наприклад, з одним геном карликовості ($Rht8c Rht-B1a$): Кооператорка К-90/Безоста 1, Одеська 51/Безоста 1, Одеська 51/Кооператорка К-90 або високорослих ліній ($Rht8a Rht-B1a$) Одеська 3/Гостіанум 237, Кооператорка/Одеська 3, Кооператорка/Гостіанум 237 спостерігали ефект гетерозису ($hp > 1,0$). Причина гетерозису – гетерозиготний стан в локусах, що не мають прямого відношення до Rht . Виключенням є комбінація ОНК/Кооператорка К-70 ($Rht8c Rht-B1e$), де відзначено слабке напівдомінування меншої ВР.

Найвищий коефіцієнт успадкованості ($H^2 = 0,9$) закономірно спостерігався в одній з комбінацій, що характеризують найбільш альтернативну пару алелів $Rht-B1a/e$, проте в ін-

Таблиця 3. Коефіцієнт успадкованості (H^2) за ознакою висота рослини алелів генів короткостебловості у гібридів озимої пшениці, 2011 р.

Алелі	Комбінація схрещування		
$Rht8a/x^*$	Кооператорка/Одеська 16	Одеська 16/Одеська 3	
	0,4	0,0	
$Rht8a/c$	Кооператорка/Одеська 51	Кооператорка/Безоста 1	
	0,2	0,6	
$Rht-B1a/b$	Одеська 51/Одеська 3 К-75		
	0,4		
$Rht-B1a/e$	Одеська 51/ОНК	ОНК/Безоста 1	КК-90/Кооператорка К-70
	0,0	0,2	0,9
$Rht8a/a$	Одеська 3/Гостіанум 237	Кооператорка/Одеська 3	
	0,0	0,5	
$Rht8c/c$	Кооператорка К-90/Безоста	Одеська 51/Безоста 1	Одеська 51/Кооператорка К-90
	1	0,1	0,4
$Rht-B1e/e$	ОНК/Кооператорка К-70		
	0,1		

* Алель $Rht8x$ маркується ампліконом 214 п.н. за ДНК-локусом $Xgwm261$.

ших комбінаціях ця особливість не підтвердилась (табл. 3). В умовах Краснодарського краю встановлено такий же показник ($H^2 = 0,9$) для пари *Rht-B1a/e* (комбінація Безоста 1 × Краснодарський карлик 1) і значно нижчий ($H^2 = 0,56$) для пари *Rht8a/c* (комбінація Миронівська 808 × Безоста 1). В цілому ознака характеризувалась низькою або середньою успадкованістю і відповідно високою складовою дисперсії модифікаційної мінливості, що збігається з літературними даними [4], згідно з якими H^2 за ВР варіює в досить широких межах – від 0,20 до 0,98. При схрещуванні ліній з різними генотипами H^2 був дещо вищим, ніж в комбінаціях, де батьківські форми мали однакові генотипи за ідентифікованими алелями *Rht*, хоча в останньому випадку значення H^2 в переважній більшості комбінацій ($H^2 = 0,1-0,5$) перевищували очікуване 0,0. Це може бути пов'язано з розщепленням за іншими генами *Rht*, окрім ідентифікованих, або проявом гетерозису у частини гібридів F_2 .

Слід зазначити, що визначені таким чином коефіцієнти характеризують взаємодію генів лише частково, тому що коригуються рамками комбінацій та умов середовища, за яких було вирощено рослини. При цьому наявність гетерозису, спричиненого гетерозиготністю за іншими генами, які не є критичними у нашому дослідженні, вочевидь, спотворює оцінку ступеня домінування і коефіцієнта успадкованості як характеристик алельних взаємовідносин в досліджуваних локусах у міжсортових схрещеннях. У зв'язку з цим коректну оцінку h_p і H^2 можна одержати при схрещуванні квазі-ізогенних ліній, створених на однорідному генетичному фоні. А більш детальну і об'єктивну інформацію стосовно генетичних ефектів надає діалельний аналіз [2].

Висновки. Алельна взаємодія в локусах *Rht8(a, x, c)* та *Rht-B1(a, b, e)* характеризується частковим та повним домінуванням або наддомінуванням більшої висоти рослин. При схрещуванні ліній з однаковими генотипами виникає позитивний гетерозис, а у випадку *Rht8c Rht-B1e* – слабке часткове домінування низькорослої форми. Алелі зі слабшим прямим негативним ефектом або без нього домінують над алелями, що сильніше скорочують висоту рослин ($Rht8a = Rht8x > Rht8c$; $Rht-B1a >$

$Rht-B1b > Rht-B1e$). Ця закономірність істотно залежить від комбінації схрещування і модифікується умовами року. В парі *Rht-B1a/e* ступінь домінування вищий, ніж в парі *Rht-B1a/b*. Сорт Кооператорка має додатковий алель (алелі), який спричиняє більшу висоту рослин з частково рецесивним типом успадкування, в той час як у генотипі лінії Одеська 3 присутній неідентифікований напівдомінантний ген (гени) короткостебловості. Найвищий коефіцієнт успадкованості спостерігався в комбінації з парою алелів *Rht-B1a/e*, найальтернативнішою за впливом на ознаку. Ознака характеризувалась низькою або середньою успадкованістю і відповідно високою складовою середовищної дисперсії.

Наявність гетерозису, спричиненого гетерозиготністю за іншими генами, які можуть і не мати безпосередніх ефектів на досліджувану ознаку, спотворює оцінку ступеня домінування і коефіцієнта успадкованості як характеристик алельних взаємовідносин в досліджених локусах, тому коректну оцінку h_p і H^2 можна одержати при схрещуванні майже ізогенних ліній, створених на однорідному генетичному фоні.

DEGREE OF PHENOTYPIC DOMINANCE AND HERITABILITY ON THE PLANT HEIGHT CHARACTER IN WHEAT HYBRIDS WITH DIFFERENT *Rht*-GENE ALLELES

I.I. Motsnyy, A.I. Goncharova,
G.O. Chebotar, S.V. Chebotar

Plant Breeding and Genetics Institute – National Center of Seed and Cultivar Investigations, Odesa
Odesa National I.I. Mechnikov University
E-mail: motsnyyii@gmail.com

The degree of dominance and the coefficient of heritability have been investigated as indicators of the allelic interaction at loci *Rht8* and *Rht-B1*, which is characterized by the partial, complete or over dominance of greater plant height and by the low or medium heritability. Alleles with a weaker or without direct negative effect dominate under alleles reducing the plant height stronger. The impact of weather conditions on a change of the dominance is discussed. The line Kooperatorka has an additional allele (alleles), causing the greater heights of plants, with partially recessive mode of inheritance. An unidentified half-dominant dwarfing gene (genes) is present in a genotype of the line Odeska 3. The presence of a heterosis, caused by heterozygosity for genes, which are not critical in our research, distorts

the evaluation of the allelic relationship characteristics studied.

СТЕПЕНЬ ФЕНОТИПИЧЕСКОГО
ДОМИНИРОВАНИЯ И НАСЛЕДУЕМОСТЬ
ПО ПРИЗНАКУ ВЫСОТА РАСТЕНИЯ
У ГИБРИДОВ ПШЕНИЦЫ
С РАЗНЫМИ АЛЛЕЛЯМИ *Rht*-ГЕНОВ

И.И. Моцный, А.И. Гончарова,
Г.А. Чеботарь, С.В. Чеботарь

Исследованы степень доминирования и коэффициент наследуемости в качестве показателей аллельного взаимодействия в локусах *Rht8* и *Rht-B1*, которое характеризуется частичным, полным или сверхдоминированием большей высоты растений и низкой или средней наследуемостью. Аллели с более слабым прямым негативным эффектом или без него доминируют над аллелями, сильнее снижающими высоту растений. Обсуждается влияние погодных условий на изменение доминирования. Линия Кооператорка имеет дополнительный аллель (аллели), обуславливающий большую высоту растений, с частично рецессивным типом наследования. В генотипе линии Одесская 3 присутствует неидентифицированный полудоминантный ген (гены) короткостебельности. Наличие гетерозиса, вызванного гетерозиготностью по генам, которые не являются критическими в нашем исследовании, искажает оценку исследованных характеристик аллельных взаимоотношений.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Chebotar, G.O., Motsnyy, I.I., Chebotar, S.V., and Sivolap, Yu.M., Definition of the level of recurrent forms genophone recovery of dwarfing analogues of old winter wheat varieties, *Synthetic evolution theory: condition, problems, prospects, Proc. Int. conf.*, Lugansk, 2009, pp. 85–87.
- Mather K., and Jinks J.L., *Biometrical genetics*, Moscow, 1985, 463 p.
- Chebotar, G.A., Chebotar, S.V., Motsnyy, I.I., Lobanova, E.I., and Sivolap, Yu.M., Molecular genetic analysis of wheat analog lines that differ by plant height, *Bull. Odessa Nat. Univ.*, 2009, vol. 14, no. 8, pp. 61–71.
- Lobachev, Yu.V., *The appearance of dwarfing genes in spring wheats in the lower Volga region*, Saratov, 2000, 264 p.
- McIntosh, R.A., Yamazaki, Y., Dubcovsky, J., Rogers, J., Morris, C., Appels, R., Xia, X.C., Catalogue of gene symbols for wheat, *Proc. 12th Int. Wheat Genet. Symp.*, Yokohama, 2013, <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/download.jsp>
- Khangil'din, V.V., Creation of analogues of old breeding varieties as a method of conservation of adap-

- tability genes for their use in breeding, *Proc. II Meeting «Isogenic Lines and Genetic Collections»*, Novosibirsk, 1993, pp. 107–108.
- Dospikhov, B.A., *Field Experiment Methods*, Moscow, Kolos, 1973, 336 p.
- Beil, G.M., and Atkins, R.E., Inheritance of quantitative characters in grain sorghum, *Iowa State J. Sci.*, 1965, vol. 39, no. 3, pp. 345–358.
- Rasul, I., Khan, A.S., and Ali, Z., Estimation of heterosis for yield and some yield components in bread wheat, *Int. J. Agri. Biol.*, 2002, vol. 4, no. 2, pp. 214–216.
- Lyphenko, S.P., Directions and major research results of prominent breeders of the last century in Odessa, *Collection of PBGI*, Odessa, 2014, vol. 23(63), pp. 150–166.
- Chebotar, G.A., Motsnyy, I.I., Chebotar, S.V., and Sivolap, Y.M., Effects of alleles of dwarfing genes and *Ppd-D1* gene on wheat agronomical traits, *Collection of PBGI*, Odessa, 2010, vol. 16(56), pp. 148–160.
- Chebotar, G.A., Motsnyy, I.I., Chebotar, S.V., and Sivolap, Yu.M., Effects of dwarfing genes on the genetic background of wheat varieties in Southern Ukraine, *Cytol. Genet.*, 2012, vol. 46, no. 6, pp. 366–372.
- Chebotar, G.O., *Alleles of dwarfing genes Rht8, Rht-B1, Rht-D1, photoperiod insensitivity Ppd-D1 of bread wheat and their effects on the agronomic traits: A manuscript*, PhD thesis, Odessa, 2012, 21 p.
- Chebotar, G.A., Chebotar, S.V., Motsnyy, I.I., Fayt, V.I., and Sivolap, Y.M., Effects of *Rht*-genes on biological and agronomical traits of wheat in wide rows and plots, *Collection of PBGI*, Odessa, 2013, vol. 22(62), pp. 74–88.
- Bespalova, L.A., About inheritance of plant height in hybrids of winter bread wheat, *Breeding and Genetics of wheat. Collection of articles 80 anniversary ak. P.P. Lukyanenko*, Krasnodar, 1982, pp. 103–120.
- Rypberher, E.I., and Baume, N.A., Effect of heterosis in hybrid F₁ forms of spring bread wheat (*Triticum aestivum* L.), *Heterosis: achievements and problems*, Int. Sci. Conf. 110 anniversary ... J.P. Miryuty, Uman, 2015, pp. 103–104.
- Zaika, E.V., The effect of heterosis and degree of phenotypic dominance in F₁ hybrids bread winter wheat in the conditions of northern forest steppe, *Heterosis: achievements and problems*, Int. Sci. Conf. 110 anniversary ... J.P. Miryuty, Uman, 2015, pp. 30–31.
- Fick, A.N., and Qualset, C.O., Seedling emergence, coleoptile length, and plant height relationships in crosses of dwarf and standard-height wheats, *Euphytica*, 1976, vol. 25, no. 3, pp. 679–684.

Надійшла 03.02.16