

УСПАДКУВАННЯ ЕЛЕМЕНТІВ ПРОДУКТИВНОСТІ ТА ГЕТЕРОЗИС У ГІБРИДІВ ПШЕНИЦІ ТВЕРДОЇ ЯРОЇ (*TRITICUM DURUM* Desf.)

С.О. ХОМЕНКО¹, М.В. ФЕДОРЕНКО¹, Т.В. ЧУГУНКОВА^{1,2}

¹ Миронівський інститут пшениці імені В. М. Ремесла НААН України, вул. Центральна 68, с. Центральне, Миронівський район, Київська обл., 08853, Україна

² ДУ «Інститут харчової біотехнології та геноміки Національної академії наук України», вул. Осиповського 2а, Київ, 04123, Україна

E-mail: t.chugunko@gmail.com, homenko.mip@ukr.net

На ранніх етапах селекції пшениці для аналізу результатів гібридизації важливо обрати систему ознак, за якими добір елітних рослин дозволить досягти певного генетичного прогресу і призведе до підвищення урожайного потенціалу. Як правило, аналізуючи різні факторіальні ознаки у гібридів першого покоління, визначають кількісні параметри елементів продуктивності рослин, характер їх успадкування, гетерозис. Новий вихідний матеріал пшениці твердої ярої створювали шляхом внутрішньовидових і міжвидових схрещувань. Досліджено характер успадкування за основними ознаками продуктивності колоса у гібридів першого покоління пшениці твердої ярої. Успадкування за типами наддомінування і часткового позитивного домінування довжини колоса і кількості зерен з колоса було характерним для більшості (64,3 %) внутрішньовидових гібридів F_1 . Краща гібридна комбінація (Мелянопус 10–02 × Славута) характеризувалась наддомінуванням і позитивним домінуванням при успадкуванні всіх досліджуваних ознак, відзначено високий ступінь гетерозису (64,7 %) за масою зерна з колоса. Гетерозис і успадкування ознаки «маса 1000 зерен» за типом наддомінування виявлено у гібридів від схрещування Мелянопус 10–02 × Славута ($h_r = + 5,0$; $G, \% + 9,9$), Леукурум 06–07 × Саратовская золотистая ($h_r = + 13,0$; $G, \% + 7,4$) та Леукурум 06–07 × Харківська 29 ($h_r = + 17,0$; $G, \% + 10,0$). Серед досліджуваних батьківських компонентів схрещування виділено лінію Мелянопус 10–02, яка була передана до державної кваліфікаційної експертизи Українського інституту експертизи сортів рослин і зареєстрована як новий сорт пшениці твердої ярої МІП Райдужна. Відзначено перспективність міжвидової комбінації схрещування Лінія 08–17 × Саратовская золотистая, гібриди якої характеризувались гетерозисом за всіма проаналізованими ознаками і наддомінуванням при їх успадкуванні, що дозволило рекомендувати її для подальших генетичних досліджень. Таким чином, визначення параметрів продуктивності рослин, характеру їх успадкування, ступеня гетерозису у гібридів першого покоління є ак-

туальним завданням при створенні нових сортів, а також для прогнозування селекційно-генетичного ефекту схрещувань.

Ключові слова: *Triticum durum* Desf., внутрішньовидові гібриди, елементи продуктивності, ступінь фенотипового домінування, гетерозис.

Вступ. Пшениця тверда (*T. durum* Desf. – $2n = 4x = 28$) відрізняється від пшениці м'якої (*T. aestivum* L. – $2n = 6x = 42$) не лише кількістю хромосом, а й ареалом, вимогами до вирощування, потенціалом продуктивності. У світі спостерігається тенденція до збільшення виробництва продуктів із зерна пшениці твердої, які складають основну групу здорової, збалансованої і поживної продукції. Посівні площі під пшеницею твердою за останні 15 років розширилися з 15,5 до 18,3 млн га, що становить близько 5–7 % від загального світового пшеничного клину. Провідними виробниками пшениці твердої є країни ЄС (28–36 % світового виробництва) (Andriichenko and Muzafarov, 2007; Golik and Golik, 2008). Для України пшениця тверда яра становить інтерес насамперед як сировина для макаронних виробів, а також для хлібопечення як поліпшувач борошна м'якої пшениці. Слід зазначити, що в Україні пшениця тверда висівається недостатньо, щоб забезпечити потреби населення. Основною причиною є слабка адаптивність комерційних сортів до різких змін клімату, невисока їх урожайність (Sheleпов et al, 2007; Kalenska et al, 2014; Rozhkov et al, 2015; State Statistics Service of Ukraine. 2007–2017). Селекція на продуктивність є одним із найскладніших завдань, що зумовлено комплексністю цього показника. Основним методом поліпшення сортів пшениці є гібридизація. Гетерозис вважається важливою характеристикою гібридів. Дослідження гетерозису у пшениці твердої і характеру успадкування великої кількості важливих біологічних і господарсь-

ких ознак дозволяє визначити в F_1 генетичну складову для окремих факторів. Одержання високих економічних оцінок продуктивного гетерозису у першому гібридному поколінні дає можливість прогнозувати трансгресивні ефекти у нащадків (Ibrahim et al, 2020).

Слід зазначити, що гетерозисна, або гібридна селекція вважається перспективним методом підвищення продуктивності у пшениці. Однак, не дивлячись на певні успіхи у цьому напрямку, зокрема ідентифікацію відповідних родин QTL, гібридна селекція у пшениці твердої не має визначних проривів, головним чином, через недостатню високу кількість одержуваного гібридного насіння (Wessam et al, 2019). На теперішній час проблеми гетерозису за кількісними ознаками, пов'язаними з продуктивністю колоса, активно досліджуються. Аналізуються сорти і різновиди пшениці твердої, які виявляють найвищий гетерозис за масою зерна з колоса, масою 1000 зерен, кількістю колосків у колосі та іншими ознаками продуктивності (Patel et al, 2016; Dragov, 2019). Експериментальна робота, пов'язана з оцінкою в F_1 успадкування довжини колоса пшениці при використанні різноманітних батьківських форм як донорів генів цієї ознаки, дозволила виявити гетерозис і найкращі комбінації схрещування. Однак, одержані результати, як і у багатьох інших роботах, були неоднозначними, характеризувались широкою варіабельністю і високо достовірними відмінностями між батьківськими і гібридними генотипами (Fetanu et al, 2019). Об'єднання корисних у господарському відношенні ознак у результаті схрещування і рекомбінації генів потребує подальшої ідентифікації гібридних генотипів і визначення характеру успадкування ознак. Для отримання інформації про особливості добору батьківських пар, ефекти комбінування генів, які обумовлюють продуктивність колоса, необхідно проводити діалельні схрещування. Такі дослідження дозволяють розробляти програми селекції твердої пшениці на продуктивність (Bousalhih et al, 2016). Завдяки аналізу комбінаційної мінливості у гібридів F_1 можна знайти свідчення про участь в успадкуванні більшості ознак як адитивної, так і неадитивної дії генів (Tiwari et al, 2017) У роботі Kaur P (Kaur P and Mondal, 2016) підкреслюється важливість

адитивних ефектів генів при аналізі гібридів, одержаних від діалельних схрещувань в умовах різних строків посівів. Визначення статистичних показників при характеристиці загальної і специфічної комбінаційної здатності за компонентами структури врожайності рослин твердої пшениці дозволили виявляти кращі батьківські форми для схрещувань.

На рівень урожайності сорту значно впливає генетична детермінація елементів структури врожаю, яка контролюється полімерними генами. А визначення алелей, асоційованих з підвищеною продуктивністю колоса, є важливим для моніторингу врожайності (Quarrie et al, 2006).

Дослідженнями останніх років показано, що ідентифікація нових локусів кількісних ознак може підвищити ефективність селекції пшениці, реєстрація нових QTL, які детермінують довжину колоса, розширює наші уявлення про генетичну основу продуктивності (Li et al, 2020). Зокрема характеристика QTL, пов'язаних з плейотропними ефектами на висоту рослин і довжину колоса може бути корисною для діагностики відповідних генів та маркерної селекції в цілому (Chai et al, 2019).

Разом з тим, слід зазначити, що враховуючи і спираючись на сучасні досягнення в галузі молекулярної генетики і маркерної селекції, створення нових сортів пшениці неможливе без проведення доборів та аналізу результатів гібридизації на основі статистичних параметрів ознак продуктивності рослин, визначення характеру їх успадкування та ступеня гетерозису в гібридів першого покоління. Такі дослідження є актуальними при створенні сучасних адаптованих, продуктивних сортів, а також для прогнозування селекційно-генетичного ефекту схрещувань.

Метою наших досліджень було вивчення ступеня домінування та гетерозису за ознаками продуктивності колоса у гібридів F_1 пшениці твердої ярої, одержаних від внутрішньовидових і міжвидових схрещувань та виділення перспективних гібридних форм для подальших генетичних та селекційних досліджень.

Матеріали і методи. Новий вихідний матеріал пшениці твердої ярої створювали шляхом внутрішньовидових схрещувань, в яких батьківськими формами були 10 сортів та сім

константних ліній. Використані в роботі лінії є результатом багаторічної селекції ряду різновидностей твердої пшениці, які були відібрані і включені до робочої колекції МІП за окремими чи комплексом цінних господарських ознак. Для міжвидової гібридизації слугували три сорти (Елегія миронівська, Рання 93, Струна миронівська) і шість ліній (Лінії 04–13, 06–15, 07–16, 08–17, 10–02, 14–23) пшениці м'якої ярої, два сорти пшениці м'якої озимої (Миронівська золотOVERХА, Ювіляр миронівський) та вісім сортів і дві лінії пшениці твердої ярої вітчизняної та зарубіжної селекції.

Гібридні рослини F_1 вирощували у 2013–2014 рр. в стандартних умовах у первинних ланках селекційного розсадника лабораторії селекції пшениці ярої Миронівського інституту пшениці імені В.М. Ремесла, що розміщені в північно-східній частині Київської області на водорозділі річок Рось і Росава в правобережній частині Лісостепової зони України.

Гібриди висівали вручну 2–3-рядковими ділянками довжиною 1 м, ширина міжряддя – 30 см. Сівбу проводили за схемою: материнська форма – гібриди F_1 – батьківська форма. Структурний аналіз проводили, аналізуючи вибірку із 25 рослин батьківських компонентів схрещування і гібридів. Визначали ступінь домінування і гетерозис за довжиною колоса, кількістю зерен з колоса, масою зерна з колоса і масою 1000 зерен. Показники кількісної мінливості, такі як середня арифметична, стандартна похибка середньої арифметичної, достовірність різниці між середніми значеннями ознак у гібридів F_1 та батьківських форм або критерій t Стьюдента оцінювали за Б.О. Доспеховим (Dosphehov, 1985). Гетерозисний ефект (у %) визначали порівняно з кращим батьківським компонентом (істинний гетерозис) (Silenko and Silenko, 2013). Ступінь фенотипового домінування ознак (hp) вираховували за формулою В. Griffing (Griffing, 1950):

$$hp = (F_1 - M_p) / (P_{\max} - M_p),$$

де hp – ступінь фенотипового домінування; F_1 – значення ознаки у гібрида; M_p – середнє значення обох батьків; P_{\max} – найбільше значення одного з батьків.

Групування отриманих даних проводили відповідно класифікації G. M. Veil, R. E. Atkins

(Veil and Atkins, 1965):

Клас домінування	Числове значення hp
Гетерозис (наддомінування)	hp > +1
Часткове позитивне наддомінування	+0,5 < hp ≤ +1
Проміжне успадкування	-0,5 ≤ hp ≤ +0,5
Часткове від'ємне успадкування	-1 ≤ hp < -0,5
Депресія	hp < -1

Результати та обговорення. На ранніх етапах селекції пшениці для аналізу результатів гібридизації важливо обрати систему ознак, за якими добір елітних рослин дозволить досягти певного генетичного прогресу і призведе до підвищення урожайного потенціалу. Як правило, у гібридів першого покоління, аналізуючи різні факторіальні ознаки, визначають кількісні параметри елементів продуктивності рослин, характер їх успадкування, гетерозис (Haridy, 2017).

Довжина колоса характеризується чітким фенотипічним проявом, є відносно сталою, генетично обумовленою сортовою ознакою, яка добре успадковується (Shelepov et al, 2004). Спираючись на класичні роботи Ю.А. Філіпченка (Filipchenko, 1979) виникнення довгоколосих форм можна пояснити функціонуванням домінантних генів-подовжувачів колосу, які у результаті гібридизації взаємодіють за принципом комплементарності й створюють специфічну генетичну систему, що зумовлює збільшення довжини колоса. Відповідно, взаємодія рецесивних алелів генів-подовжувачів спричинює зменшення довжини колоса. Дослідження останніх років, що присвячені аналізу генетичних факторів, пов'язаних з морфологічними ознаками колоса та висотою рослин, дозволили виявити екологічно стабільні QTL, побудувати карту генетичного зв'язку з відповідними маркерами та визначити їх розташування на хромосомах пшениці м'якої озимої (Zhai et al, 2016).

У нашій роботі вивчення ступеня домінування і гетерозису за довжиною колоса і кількістю зерен з колоса базувалось на аналізі відповідних показників у батьківських форм і гібридів (табл. 1 і 2).

Надомінування і часткове позитивне домінування за ознаками «довжина колоса» і «кількість зерен з колоса» виявили у семи гібридних комбінаціях (табл. 3). Найбільший ступінь ге-

терозису за довжиною колоса складав + 8,9 % у гібридів від схрещування Леукурум 06–07 × Саратовская золотистая та + 9,3 % у Леукурум 05–20 × Славута, за кількістю зерен з колоса виділялись Мелянопус 10–02 × Славута (+ 9,2 %), Саратовская золотистая × Neodur (+ 15,6 %). Разом з тим, слід враховувати існування компенсаторного ефекту між кількістю зерен з колоса та їхнім розміром. Цей негативний зв'язок між кількістю та розміром зерен

Таблиця 1. Довжина колоса у батьківських форм і гібридів F₁ пшениці твердої ярої

Гібридна комбінація	Довжина колоса, см		
	♀	F ₁	♂
Леукурум 06–07 × Саратовская золотистая	6,7 ± 0,26 *	7,3 ± 0,14	6,6 ± 0,20 **
Леукурум 05–20 × Славута	5,4 ± 0,20	5,9 ± 0,16	4,9 ± 0,17 **
Харківська 27 × Леукурум 99–6	5,6 ± 0,19	5,7 ± 0,17	5,5 ± 0,18
Саратовская золотистая × Neodur	6,7 ± 0,18 *	7,3 ± 0,18	7,1 ± 0,17
Лінія 10–04 × Ammar 9	5,7 ± 0,20	6,1 ± 0,23	6,0 ± 0,14
Харківська 37 × Лінія 10–01	8,2 ± 0,19	8,5 ± 0,17	7,1 ± 0,13 **
Мелянопус 10–02 × Славута	7,4 ± 0,23	7,1 ± 0,20	4,9 ± 0,14 **
Ізольда × Леукурум 99–6	7,4 ± 0,19	7,3 ± 0,16	4,7 ± 0,21 **
Чадо × Мелянопус 10–02	7,3 ± 0,24	7,7 ± 0,18	7,4 ± 0,16
Мелянопус 10–02 × Леукурум 99–6	7,4 ± 0,19 *	6,5 ± 0,17	5,5 ± 0,19 **
Спадщина × Лінія 10–01	7,7 ± 0,21	7,4 ± 0,22	7,1 ± 0,18
Леукурум 06–07 × Харківська 29	6,7 ± 0,18	6,9 ± 0,18	7,1 ± 0,14
Харківська 27 × Neodur	5,6 ± 0,27	6,1 ± 0,18	7,1 ± 0,20 **
Лінія 10–03 × Ammar 9	8,8 ± 0,18 *	6,3 ± 0,17	6,0 ± 0,16

Примітка. * Різниця з материнською формою статистично достовірна за P < 0,05; ** різниця з батьківською формою статистично достовірна за P < 0,05.

Таблиця 2. Кількість зерен з колоса у батьківських форм і гібридів F₁

Гібридна комбінація	Кількість зерен з колоса, шт.		
	♀	F ₁	♂
Леукурум 06–07 × Саратовская золотистая	37,4 ± 1,04	38,0 ± 1,00	34,6 ± 0,91**
Леукурум 05–20 × Славута	31,1 ± 1,03	32,2 ± 0,93	31,0 ± 0,89
Харківська 27 × Леукурум 99–6	35,4 ± 1,07*	40,5 ± 0,80	39,1 ± 0,73
Саратовская золотистая × Neodur	34,6 ± 1,05*	40,0 ± 0,85	32,7 ± 0,85**
Лінія 10–04 × Ammar 9	34,5 ± 1,02	34,7 ± 0,82	32,4 ± 0,79**
Харківська 37 × Лінія 10–01	42,0 ± 1,09	44,7 ± 0,98	47,3 ± 0,78**
Мелянопус 10–02 × Славута	45,4 ± 0,98*	49,6 ± 0,87	31,0 ± 0,79**
Ізольда × Леукурум 99–6	32,8 ± 1,17*	40,5 ± 0,93	38,9 ± 0,83
Чадо × Мелянопус 10–02	47,9 ± 1,17*	41,3 ± 0,83	45,4 ± 0,85**
Мелянопус 10–02 × Леукурум 99–6	45,4 ± 1,07*	33,3 ± 0,89	33,1 ± 0,79
Спадщина × Лінія 10–01	38,4 ± 1,06*	45,3 ± 0,80	47,3 ± 0,87
Леукурум 06–07 × Харківська 29	37,4 ± 1,04	37,2 ± 0,94	40,2 ± 0,72**
Харківська 27 × Neodur	35,8 ± 1,11*	40,2 ± 0,95	34,7 ± 0,89**
Лінія 10–03 × Ammar 9	53,2 ± 1,07*	38,6 ± 0,94	32,4 ± 0,79**

Примітка. * Різниця з материнською формою статистично достовірна за P < 0,05; ** різниця з батьківською формою статистично достовірна за P < 0,05.

значною мірою залежить від надходження асимілятів до зерна. Одержані результати свідчать про достатньо високий ступінь успадкування досліджуваних ознак, отже, прямиий добір за до-

вжиною колоса і кількістю зерен з колоса може бути ефективним.

Маса зерна з колоса залежить від щільності і довжини колоса, кількості зерен у ньому

Таблиця 3. Успадкування ознак продуктивності колоса у внутрішньовидових гібридів F₁

Гібридна комбінація	Довжина колоса			Кількість зерен з колоса		
	hp	*	Г, %	hp	*	Г, %
Леукурум 06–07 × Саратовская золотистая	+13,0	НД	+8,9	+1,4	НД	+1,6
Леукурум 05–20 × Славута	+3,0	НД	+9,3	+23,0	НД	+3,5
Харківська 27 × Леукурум 99–6	+3,0	НД	+1,7	+1,7	НД	+3,6
Саратовская золотистая × Neodur	+2,0	НД	+2,8	+6,7	НД	+15,6
Лінія 10–04 × Ammar 9	+1,7	НД	+1,7	+1,2	НД	+0,6
Харківська 37 × Лінія 10–01	+1,5	НД	+3,7	+0,1	П	–5,5
Месянопус 10–02 × Славута	+0,8	ПД	– 4,1	+1,6	НД	+9,2
Ізольда × Леукурум 99–6	+1,0	ПД	–1,4	+1,5	НД	+4,1
Чадо × Месянопус 10–02	+7,0	НД	+4,1	–4,3	Д	–13,8
Месянопус 10–02 × Леукурум 99–6	+0,1	П	–12,2	–0,9	Ч	–26,6
Спадщина × Лінія 10–01	0	П	–3,9	+0,6	ПД	–4,2
Леукурум 06–07 × Харківська 29	0	П	–2,8	–1,1	Д	–7,5
Харківська 27 × Neodur	–0,2	П	–14,1	+9,0	НД	+12,3
Лінія 10–03 × Ammar 9	–0,8	Ч	–28,4	–0,4	П	–27,4

Примітка: hp – ступінь домінування, * – тип успадкування, Г,% – ступінь гетерозису, НД – наддомінування, ПД – часткове позитивне домінування, П – проміжне успадкування, Ч – часткове від’ємне успадкування, Д – депресія.

Таблиця 4. Маса зерна з колоса у батьківських форм і гібридів F₁

Гібридна комбінація	Маса зерна з колоса, г		
	♀	F ₁	♂
Леукурум 06–07 × Саратовская золотистая	1,3 ± 0,07 *	1,9 ± 0,11	1,3 ± 0,08 **
Леукурум 05–20 × Славута	1,0 ± 0,05	1,1 ± 0,12	1,3 ± 0,07
Харківська 27 × Леукурум 99–6	1,3 ± 0,07	1,6 ± 0,14	1,2 ± 0,07 **
Саратовская золотистая × Neodur	1,3 ± 0,10	1,5 ± 0,19	1,0 ± 0,09 **
Лінія 10–04 × Ammar 9	1,3 ± 0,05	1,4 ± 0,14	1,2 ± 0,12
Харківська 37 × Лінія 10–01	2,0 ± 0,12	1,7 ± 0,10	2,3 ± 0,07 **
Месянопус 10–02 × Славута	1,7 ± 0,08 *	2,8 ± 0,11	1,0 ± 0,13 **
Ізольда × Леукурум 99–6	1,0 ± 0,11 *	1,5 ± 0,09	1,2 ± 0,12
Чадо × Месянопус 10–02	2,0 ± 0,13 *	1,5 ± 0,15	1,7 ± 0,15
Месянопус 10–02 × Леукурум 99–6	1,7 ± 0,09 *	1,1 ± 0,19	1,2 ± 0,07
Спадщина × Лінія 10–01	1,6 ± 0,06 *	2,2 ± 0,10	2,3 ± 0,11
Леукурум 06–07 × Харківська 29	1,3 ± 0,07	1,5 ± 0,10	1,3 ± 0,09
Харківська 27 × Neodur	1,3 ± 0,06	1,7 ± 0,19	1,0 ± 0,08 **
Лінія 10–03 × Ammar 9	2,0 ± 0,15 *	1,5 ± 0,16	1,2 ± 0,12

Примітка. * Різниця з материнською формою статистично достовірна за P < 0,05; ** різниця з батьківською формою статистично достовірна за P < 0,05.

та їх виповненості (Mikheyev, 1992). Показник маси 1000 зерен широко використовується як у виробничій практиці, так і в наукових дослідженнях, є важливим елементом структури

врожаю і має велике значення для характеристики якості насіння сорту. Ряд авторів (Craven and Carter, 1990) вважають, що маса 1000 зерен істотно впливає на врожайність сортів

Таблиця 5. Маса 1000 зерен у батьківських форм і гібридів F₁

Гібридна комбінація	Маса 1000 зерен, г		
	♀	F ₁	♂
Леукурум 06–07 × Саратовская золотистая	40,0 ± 0,16 *	43,5 ± 0,31	40,5 ± 0,29 **
Леукурум 05–20 × Славута	38,5 ± 0,37 *	40,0 ± 0,19	38,5 ± 0,32 **
Харківська 27 × Леукурум 99–6	40,5 ± 0,23 *	41,5 ± 0,23	43,5 ± 0,31 **
Саратовская золотистая × Neodur	40,5 ± 0,29	40,5 ± 0,20	39,0 ± 0,30 **
Лінія 10–04 × Ammar 9	40,0 ± 0,34	40,5 ± 0,20	41,5 ± 0,31 **
Харківська 37 × Лінія 10–01	40,0 ± 0,35 *	43,0 ± 0,41	44,5 ± 0,36 **
Мелянопус 10–02 × Славута	40,5 ± 0,42 *	44,5 ± 0,23	38,5 ± 0,30 **
Ізольда × Леукурум 99–6	38,5 ± 0,22	39,0 ± 0,24	43,5 ± 0,33 **
Чадо × Мелянопус 10–02	41,5 ± 0,22 *	39,0 ± 0,33	40,5 ± 0,31 **
Мелянопус 10–02 × Леукурум 99–6	40,5 ± 0,28 *	39,5 ± 0,30	43,5 ± 0,33 **
Спадщина × Лінія 10–01	44,5 ± 0,27 *	43,5 ± 0,36	44,5 ± 0,27 **
Леукурум 06–07 × Харківська 29	40,0 ± 0,37 *	44,0 ± 0,25	39,5 ± 0,34 **
Харківська 27 × Neodur	40,5 ± 0,32	40,0 ± 0,25	39,0 ± 0,29 **
Лінія 10–03 × Ammar 9	43,5 ± 0,23 *	39,5 ± 0,33	41,5 ± 0,29 **

Примітка. * Різниця з материнською формою статистично достовірна за P < 0,05; ** різниця з батьківською формою статистично достовірна за P < 0,05.

Таблиця 6. Ступінь домінування і гетерозис за масою зерна з колоса і масою 1000 зерен у внутрішньовидових гібридів F₁

Гібридна комбінація	Маса зерна з колоса			Маса 1000 зерен		
	hp	*	Г, %	hp	*	Г, %
Леукурум 06–07 × Саратовская золотистая	0	П	+46,2	+13,0	НД	+7,4
Леукурум 05–20 × Славута	-0,3	П	-15,4	0	П	+3,9
Харківська 27 × Леукурум 99–6	+7,0	НД	+23,1	-0,3	П	-4,6
Саратовская золотистая × Neodur	+2,3	НД	+15,4	0	ПД	+1,0
Лінія 10–04 × Ammar 9	+3,0	НД	+7,7	-0,3	П	-2,4
Харківська 37 × Лінія 10–01	-3,0	Д	-26,1	+0,3	П	-3,4
Мелянопус 10–02 × Славута	+4,1	НД	+64,7	+5,0	НД	+9,9
Ізольда × Леукурум 99–6	+4,0	НД	+25,0	-0,8	Ч	-10,3
Чадо × Мелянопус 10–02	-2,3	Д	-25,0	-4,0	Д	-6,0
Мелянопус 10–02 × Леукурум 99–6	-1,4	Д	-35,3	-1,7	Д	-9,2
Спадщина × Лінія 10–01	+0,7	ПД	-4,3	0	П	-2,2
Леукурум 06–07 × Харківська 29	0	П	+15,4	+17,0	НД	+10,0
Харківська 27 × Neodur	+3,7	НД	+30,8	+0,3	П	-1,2
Лінія 10–03 × Ammar 9	-0,3	П	-25,0	-3,0	Д	-9,2

Примітка: hp – ступінь домінування, * – тип успадкування, Г, % – ступінь гетерозису, НД – наддомінування, ПД – часткове позитивне домінування, П – проміжне успадкування, Ч – часткове від'ємне успадкування, Д – депресія.

саме твердої пшениці. Результати успадкування маси зерна з колоса і маси 1000 зерен у гібридів від внутрішньовидових схрещувань представлені у табл. 4, 5, 6.

За ступенем гетерозису ($G, \% + 64,7$) і позитивного наддомінування ($h_r = + 5,0$) елементів структури врожаю серед всіх комбінацій були виділені гібриди від схрещування лінії Мелянопус 10–02 × Славута.

У гібридів F_1 від цього схрещування була найвища середня маса зерна з колоса – 2,8 г. Слід зазначити, що однією із батьківських форм цієї гібридної комбінації була лінія Мелянопус 10–02 (Валенціале 99–10 × Ізольда), яка характеризувалась високим потенціалом продуктивності, низькорослістю, стійкістю до вилягання, стійкістю проти ураження комплексом хвороб. Після випробувань лінія Мелянопус 10–02 була передана до державної кваліфікаційної експертизи Українського інституту експертизи сортів рослин і зареєстрована як новий сорт пшениці твердої ярої МІП Райдужна. Разом з тим, в наших дослідженнях у гібридів за участю лінії Мелянопус 10–02 у більшості випадків не виявлено позитивного гетерозису за ознаками продуктивності, що може свідчити про її низьку загальну комбінаційну здатність.

Слід зазначити, що внутрішньовидовий гібрид, в якого однією з батьківських форм був сорт Ізольда (Ізольда × Леукурум 99–6) також виявив високий ступінь домінування ($h_r = + 4,0$) і гетерозис за масою зерна з колоса на рівні 25,0 %, що опосередковано може вказувати на наявність у сорту Ізольда комплексу домінантних генів, який передається нащадкам і має позитивний вплив на ряд ознак продуктивності колоса. Достатньо високий ступінь гетерозису за масою зерна з колоса зазначили у гібридів Леукурум 06–07 × Саратовская золотистая (+46,2 %), Харківська 27 × Леукурум 99–6 (+ 23,1 %), Саратовская золотистая × Neodur (+15,4 %), Леукурум 06–07 × Харківська 29 (+15,4 %), Харківська 27 × Neodur (+30,8 %). Успадкування ознаки за типом наддомінування дозволяє прогнозувати у наступних поколіннях появу трансгресивних форм.

Надомінування і гетерозис за масою 1000 зерен спостерігали у трьох внутрішньовидових гібридів від схрещування Мелянопус 10–02 × Славута ($h_r = + 5,0$; $G, \% + 9,9$), Леукурум

06–07 × Саратовская золотистая ($h_r = + 13,0$; $G, \% + 7,4$) та Леукурум 06–07 × Харківська 29 ($h_r = + 17,0$; $G, \% + 10,0$). У більшості гібридних комбінацій успадкування маси 1000 зерен відбувалось за типом проміжного успадкування і депресії. Найбільш невдалими виявились сполучення батьківських форм у гібридах Чадо × Мелянопус 10–02, Мелянопус 10–02 × Леукурум 99–06 та Лінія 10–03 × Ammar 9. Успадкування ознак у цих комбінаціях схрещування характеризувалось як депресія або часткове від'ємне успадкування, а ступінь гетерозису мав негативні значення.

Добір батьківських компонентів для схрещування значною мірою визначає успіх гібридизації. Вважається, що генетичний потенціал цінних господарських ознак при внутрішньовидових схрещуваннях обмежений і необхідні пошуки методів збагачення генотипу пшениці новими генними сполученнями (Yakutshuk et al, 2020). Одним із способів введення у геном нових генних кластерів є використання інтрогресії генофонду озимої пшениці у яру. Однак результати не завжди бувають задовільними. Так, аналіз 30 комбінацій схрещувань озимої пшениці з трьома тестерами ярої не виявив жодної комбінації із значимим гетерозисом за всіма досліджуваними ознаками врожайності, лише за окремими показниками спостерігали значний гетерозис (Shah et al, 2018).

Віддалена гібридизація, зокрема міжвидові схрещування, на теперішній час вважаються достатньо стандартним методом отримання генетично збагаченої гібридної популяції, з якої можна виділити лінії з новими трансгресивними ознаками, що відсутні у вихідних форм. Доцільність використання міжвидової гібридизації в селекції пшениці доведено створенням сортів і перспективних форм цієї культури (Merezhko, 2002).

Міжвидові гібриди першого покоління пшениці твердої ярої, одержані від 12 комбінацій схрещування оцінювали за ступенем домінування і гетерозису у порівнянні з батьківськими формами. Серед проаналізованих матеріалів лише один гібрид від схрещування пшениці м'якої ярої (Лінія 08–17) з сортом пшениці твердої ярої Саратовская золотистая в якості запилювача характеризувався наддомінуванням за всіма проаналізованими ознаками, по-

зитивний гетерозис складав, відповідно, +7,1, +24,4, +10,5, +1,4 %. Дослідження нащадків від схрещування «Лінія 08-17 × Саратовская золотистая» впродовж кількох років та випробування у вищих ланках селекції дозволило отримати перспективну лінію твердої пшениці Леукурум 18-02, яка характеризується урожайністю на рівні або вище стандарту та підвищеною стійкістю до вилягання і ряду хвороб. До цього слід зазначити, що міжвидові гібридні популяції потребують тривалого селекційного вивчення. Якщо за внутрішньовидової гібридизації індивідуальні добори варто розпочинати у третьому поколінні, то за міжвидової гібридизації такі добори проводять на більш пізніх етапах селекції.

Висновок. Встановлено високий рівень успадкування ознак довжини колоса, кількості зерен з колоса і маси зерна з колоса у внутрішньовидових гібридів пшениці твердої ярої, прямий добір за цими ознаками може бути ефективним. Успадкування маси 1000 зерен у більшості відбувається за типом проміжного успадкування і депресії. Виділено кращу гібридну комбінацію (Мелянопус 10-02 × Славу́та), яка характеризувалась успадкуванням проаналізованих ознак за типом наддомінування і позитивного домінування. Гібриди F_1 цієї комбінації схрещування відзначались високим ступенем гетерозису (G , % +64,7) за масою зерна з колоса. Лінія Мелянопус 10-02 передана до державної кваліфікаційної експертизи Українського інституту експертизи сортів. Виявлено і рекомендовано для подальших досліджень гібриди між лінією пшениці м'якої ярої і сортом пшениці твердої ярої (Лінія 08-17 × Саратовская золотистая), що дозволило отримати перспективну лінію твердої пшениці Леукурум 18-02, яка характеризувалась цінними господарськими ознаками.

Дотримання етичних стандартів. Ця робота виконана з дотриманням етичних вимог кожним із авторів та не передбачає досліджень, у які залучено тварин або людей.

Конфлікт інтересів. Автори декларують відсутність конфлікту інтересів.

Фінансування. Дана робота фінансувалася Національною академією аграрних наук України (ПНД № 11 «Зернові культури» за завданням

11.01.01.16.Ф «Удосконалити схему селекційного процесу і селекційних технологій добору вихідного матеріалу в селекції на адаптивність ярої пшениці в умовах зміни клімату. Створити високопродуктивні сорти пшениці ярої твердої і м'якої, які у Центральному Лісостепу України за адаптивністю перевищуватимуть зарубіжні аналоги та національні стандарти» № ДР 0111U002738).

INHERITANCE OF YIELD COMPONENTS AND HETEROSIS IN SPRING DURUM WHEAT HYBRIDS (*TRITICUM DURUM* Desf.)

S. Khomenko, M. Fedorenko, T. Chugunkova

The V.M. Remeslo Myronivka Institute of Wheat, NAAS of Ukraine, 68, Tsentralna Str., Tsentralne vil., Myronivka district, Kyiv region, 08853, Ukraine
SI «Institute of Food Biotechnology and Genomics», NAS of Ukraine, 2a, Osypovskoho Str., Kyiv, 04123, Ukraine

E-mail: t.chugunko@gmail.com, homenko.mip@ukr.net

To analyze the results of hybridization on early stages of wheat breeding, it is important to choose a system of traits by which the selection of elite plants will achieve some genetic progress and lead to improved yield potential. As a rule, when analyzing various factorial traits in the first-generation hybrids, quantitative parameters of plant yield components, their inheritance pattern, and heterosis are determined. A new source material of spring durum wheat was created by means of intraspecific and interspecific crossings. The inheritance pattern of the main components of spike productivity in the first-generation hybrids of durum wheat has been studied. The inheritance by types of overdominance and partial positive dominance of spike length and grain number per spike was characteristic for the majority (64.3 %) of intraspecific F_1 hybrids. The best hybrid combination (Melanopus 10-02 × Slavuta) was characterized by overdominance and positive dominance in the inheritance of all the traits studied; high degree of heterosis (DH) (64.7 %) by grain weight per spike was noted. Heterosis and inheritance pattern of the attribute «1,000 kernel weight» by type of overdominance was found in hybrids from crossing Melanopus 10-02 × Slavuta ($hp = +5.0$; DH, % +9.9), Leucurum 06-07 × Saratovskaya zolotistaya ($hp = +13.0$; DH, % +7.4), and Leucurum 06-07 × Kharkivska 29 ($hp = +17.0$; DH, % +10.0). Among the parental components under study, the line Melanopus 10-02 has been selected and submitted to the State Qualifying Examination of the Ukrainian Institute for Plant Variety Examination. It was registered as the novel durum wheat

cultivar MIP Raiduzhna. The promising perspective of the intraspecific cross combination Line 08–17 × Saratovskaya zolotistaya) was noted; these hybrids were characterized with heterosis for all the traits analyzed and with overdominance in their inheritance, it allowed recommending this cross for further genetic studies. Therefore, defining the parameters of plant productivity, the inheritance pattern, the degree of heterosis in the first-generation hybrids is an urgent task in creating new varieties, as well as in predicting breeding and genetic effect of crossing.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Andriichenko LV, Muzafarov IM. (2007) Ways of realization of spring wheat varieties productive potential. Bulletin of Agrarian Science of Black Sea Region 4(43):216–221 (in Ukrainian)
- Beil GM, Atkins RE. (1965) Inheritance of quantitative characters in grain sorghum. Iowa State J Sci 39(3):345–348
- Bousalhih B, Mekliche L, Aissat A et al. (2016) Study of genetic determinism of harvest index in durum wheat (*Triticum durum* Desf.) under semi-arid conditions. Afr J Biotechnol 15(47):2671–2677. doi: 10.5897/AJB2016.15539
- Chai L, Chen Z, Bian R et al. (2019) Dissection of two quantitative trait loci with pleiotropic effects on plant height and spike length linked in coupling phase on the short arm of chromosome 2D of common wheat (*Triticum aestivum* L.). Theor Appl Genet 132(6):1815–1831. doi: 10.1007/s00122-019-03318-z
- Craven LM, Carter PR. (1990) Seed size/shape and tillage system effect on corn growth and grain yield. J Prod Agric 3(4):445–452. doi: 10.2134/jpa1990.0445
- Dospekhov BA. (1985) Field experiment methodology (with the basics of statistical processing of research results). Agropromizdat, Moscow (in Russian)
- Dragov R. (2019) Heterosis manifestations for spike productivity trains in durum wheat. Agric Sci Technol 11(4):300–306. doi: 10.15547/ast.2019.04.050
- Fetanu S, Aliu S, Rusinovci I et al. (2019) Inheritance of spike traits in F₁ generation in wheat depending on parents' genetic diversity. Albanian J Agric Sci, Spec edn.:75–81
- Filipchenko YuA. (1979) Genetics of common wheats. Science, Moscow (in Russian)
- Golik VS, Golik OV. (2008) *Triticum durum* Desf. breeding. Magda LTD, Kharkov (in Russian)
- Griffing B. (1950) Analysis of quantitative gene-action by constant parent regression and related techniques. Genetics 35:303–321
- Haridy MH. (2017) Combining ability in F₁ generation for diallel crosses for yield and yield components in wheat (*Triticum aestivum* L.). J Plant Production 8(12):1417–1420. doi: 10.21608/jpp.2017.42021
- Ibrahim AU, Yadav B, Raj A et al. (2020) Heterosis studies in durum wheat (*Triticum durum* L.). J Genetics, Genomics and Plant Breeding 4(1):2–8
- Kalenska SM, Dmytryshak MYa, Demydas HI et al. (2014) Crop production with the basics of fodder production. Nilan, Vinnytsia (in Ukrainian)
- Kaur P, Mondal SK. (2016) Combining ability for yield and its components in durum wheat (*Triticum durum* Desf.) over different sowing times. The Bioscan 11(3):1937–1940
- Li C, Tang H, Luo W et al. (2020) A novel, validated, and plant height-independent QTL for spike extension length is associated with yield-related traits in wheat. Theor Appl Genet 133(12):3381–3393. doi: 10.1007/s00122-020-03675-0
- Merezhko AF. (2001) The role of genetic resources in modern plant breeding. In: Abstract of the international conference on the genetic resources of cultivated plants, Vavilov Institute of Plant Industry St. Petersburg, 13–16 November 2001, pp 353–355 (in Russian)
- Mikheyev LA. (1992) On correlation of grain mass per spike with elements of its structure in wheat hybrids. Breeding and seed production 2–3:17–21 (in Russian)
- Patel NA, Bhatt JP, Dave PB et al. (2016) Genetic analysis of grain yield, its components and quality characters in durum wheat (*Triticum durum* Desf.) over environments. Int J Agric Sci 8(32):1681–1686. doi: 10.18782/2320-7051.6196
- Quarrie SA, Quarrie PS, Radosevic R et al. (2006) Dissecting a wheat QTL for yield present in a range of environments: from the QTL to candidate genes. J Exp Bot 57(11): 2627–2637. doi: 10.1093/jxb/erl026
- Rozhkov AO, Puzik VK, Kalenska SM et al. (2015) Productivity management of durum wheat crops in the Left Bank and Northern Forest-Steppe of Ukraine. Maidan, Kharkiv (in Ukrainian)
- Shah AA, Mondal SK, Khurshid H et al. (2018) Heterosis for yield and yield component traits in F₁ and F₂ generation of winter and spring wheat derivatives (line x tester). J Pharmacogn Phytochem 7(5):644–648
- Shelepov VV, Havryliuk MM, Chebakov MP et al. (2007) Wheat breeding, seed production and cultivar investigation. Myronivka (in Ukrainian)
- Shelepov VV, Malasay VM, Penzev AF et al. (2004) Wheat morphology, biology, economic value. Myronovka (in Russian)
- Sylenko SI, Sylenko ES. (2013) Inheritance of agronomic

- characters of F₁ *Phaseolus vulgaris* hybrids in the left-bank of the Forest-Steppe part of Ukraine. News of Poltava State Agrarian Academy 1:33–36 (in Ukrainian)
- State Statistics Service of Ukraine. Agriculture of Ukraine. Statistical collection (2007–2017). Kyiv. www.ukrstat.gov.ua (in Ukrainian)
- Tiwari R, Marker S, Meghawal DR. (2017) Combining ability estimates for spike characters in F₁ hybrids developed through diallel crosses among macaroni wheat (*Triticum durum* Desf.) genotypes. J Pharmacogn Phytochem 6(2):237–241
- Wessam A, Matthias R, Patrick T et al. (2019) Hybrid durum wheat: heterosis of grain yield and quality traits and genetic architecture of anther extrusion. Theor Appl Genet 132(4):921–932. doi: 10.1007/s00122-018-3248-6
- Yakymchuk RA, Sobolenko LY, Sorokina SI. (2020) Genetic analysis of morphological traits of the spike and reproductivity elements of speltoid chemomutant *Triticum aestivum*. Regul Mech Biosyst 11(3):469–474. doi: 10.15421/022072
- Zhai H, Feng Z, Li J et al. (2016) QTL analysis of spike morphological traits and plant height in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) using a high-density SNP and SSR-based linkage map. Front Plant Sci 7:Art 1617. doi: 10.3389/fpls.2016.01617

Надійшла в редакцію 24.02.21
Після доопрацювання 16.03.21
Прийнята до друку 18.07.21