

УДК 633.11:631.523:575.24

ХАРАКТЕР УСПАДКУВАННЯ ДОВЖИНИ СТЕБЛА КАРЛИКОВИМИ МУТАНТАМИ ПШЕНИЦІ М'ЯКОЇ ОЗИМОЇ, ОТРИМАНИМИ В ЗОНІ ЧОРНОБИЛЬСЬКОЇ АЕС

Р.А. ЯКИМЧУК

*Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України
03022 Київ, вул. Васильківська, 31/17
e-mail: peoplenature16@gmail.com*

У чорнобильській зоні відчуження відбувається інтенсивний мутаційний процес, що підтверджують індуковані радіонуклідним забрудненням численні мутантні форми озимої пшениці. Виділені серед них карликові мутанти характеризуються відсутністю депресивних процесів за основними елементами продуктивності. В комбінаціях схрещування середньорослого сорту з карликовими мутантними лініями УК 1145/10, УК 1147/10, УК 1148/10, отриманими в зоні ЧАЕС, у гібридів F_1 ознака довжина стебла успадковується за проміжним типом і частковим позитивним домінуванням. Для більшості елементів продуктивності виявлено значну відмінність показників гібридів F_1 від батьківських форм. У популяціях рослин F_2 усіх комбінацій схрещування частка карликових форм становила 2,9–3,9 %. Поява високорослих рослин із частотою 2,2–3,6 %, що не характерно як для батьківського покоління, так і гібридів F_1 , може свідчити про адитивний ефект взаємодії неалельних генів. З урахуванням проміжного типу успадкування довжини стебла і збереження у гібридів F_1 основних показників елементів продуктивності на рівні кращих батьківських форм комбінації схрещування за участю карликового мутанта УК 1147/10 можуть бути особливо цінними в селекції озимої м'якої пшениці на короткостебловість.

Ключові слова: *Triticum aestivum* L., карликові мутанти, успадкування, довжина стебла, ступінь домінування, комбінації схрещування.

М'яка пшениця (*Triticum aestivum* L.) є однією з основних сільськогосподарських культур, що широко культивується і споживається на всіх континентах земної кулі. Площі, які щорічно засівають цією хлібною культурою в світі, становлять близько 240 млн га, а валові збори зерна — понад 700 млн т, із них 25,5 млн т збирають в Україні [22, 29]. Ця зернова культура забезпечує до 20 % потреб людини в калоріях і є важливим джерелом білків та вітамінів [36], тому проблема підвищення врожайності пшениці, якості зерна, екологічної пластичності та стійкості до абіотичних і біотичних стресових чинників навколишнього середовища набуває неабиякої актуальності. Успіх у вирішенні цих питань в основному залежить від ефективності генетичного поліпшення сортів пшениці [18, 19].

Для інтенсифікації аграрного виробництва потрібні нові високопродуктивні сорти і гібриди, здатні в різних ґрунтово-кліматичних умовах давати високі й стабільні врожаї [22]. У зв'язку з цим особливого зна-

чення набувають пошук і створення нових джерел різноманітного вихідного матеріалу, який би об'єднував у собі високу продуктивність та оптимальну адаптованість до місцевих природно-кліматичних умов, а також вивчення його генетичного потенціалу й використання нових підходів, що уможливають виявлення перспективних для селекції форм [1].

Лімітувальним чинником реалізації генетичного потенціалу врожайності як найважливішої властивості сорту є вилягання рослин [14, 26]. За даними А.А. Жученка, вилягання зернових культур призводить до значних втрат урожаю (30—50 % і більше), погіршення його насінневих і господарських показників, ускладнює збирання [9]. Створення короткостеблових сортів — ефективний спосіб підвищення продуктивності озимої пшениці при вирощуванні її за інтенсивною технологією. Важливий показник стабільного врожаю низькорослих сортів зумовлений їх більшою стійкістю до вилягання завдяки короткому і міцному стеблу, ліпшим перерозподілом біомаси на користь зерна, збільшенням кількості зернин з одиниці площі за рахунок озерненості колоса і продуктивної кущистості [5, 15, 18].

Залучення форм із генетично детермінованою редукцією висоти рослин до програм селекційних робіт започаткувало так звану зелену революцію — одне з вагомих досягнень ХХ ст., унаслідок чого вдалося різко збільшити збір зерна пшениці в міжнародному масштабі [18, 24, 27, 31]. Однак у більшості світових донорів карликовості у пшениці ця властивість генетично зчеплена зі зниженими посухо- й морозостійкістю, що обмежує їх використання у створенні короткостеблових сортів в Україні. На сьогодні в генетичній плазмі роду *Triticum* L. виявлено більш як 20 специфічних генів (*Rht1-Rht20*), які забезпечують значне різноманіття пшениці м'якої за цією ознакою. З них 14 мають мутантне походження [12, 18, 33], що є яскравим підтвердженням ефективності індукованого мутагенезу в створенні короткостеблових форм.

За загального керівництва академіка НАН України В.В. Моргуна за допомогою хімічного мутагенезу отримано перший мутантний напівкарликовий сорт пшениці Киянка, в якому поєднано морозостійкість із високими показниками продуктивності та якості зерна [18]. Цим сортом, що був районований у 1981 р., започатковано новий напрям досліджень — мутаційна селекція озимої пшениці на короткостебловість і якість зерна. За результатами досліджень генетичних наслідків аварії на Чорнобильській АЕС, які протягом 30 років проводять учені відділу генетичного поліпшення рослин Інституту фізіології рослин і генетики НАН України, встановлено, що за умов хронічної дії низьких доз радіації в радіонуклідно забрудненій зоні відчуження в озимої пшениці з високою частотою індукуються карликові й напівкарликові мутантні рослини [20]. Виділені форми зберігають продуктивний потенціал вихідного сорту і можуть становити селекційну цінність як донори карликовості при створенні сортів озимої пшениці інтенсивного типу.

Безумовно цікавими для селекційної практики є дані про внесок окремих генів короткостебловості в детермінацію висоти рослин і характер їх неалельної взаємодії. Знання закономірностей успадкування висоти стебла карликовими рослинами пшениці під час гібридизації дає можливість ефективніше добирати пари для схрещування й отримувати попередню інформацію про можливий кінцевий результат уже з ранніх гібридних поколінь.

Метою досліджень було вивчення характеру успадкування ознаки короткостебловості гібридами F_1 та виявлення особливостей розщеплення за ознакою довжина стебла в потомстві F_2 пшениці м'якої озимої, отриманому від схрещування карликових мутантів із середньорослим сортом.

Методика

Матеріалом дослідження слугували прості гібриди F_1 і F_2 озимої м'якої пшениці (*Triticum aestivum* L.), отримані в результаті схрещувань середньорослого сорту Сонечко з карликовими мутантними лініями УК 1145/10, УК 1147/10, УК 1148/10, індукованими внаслідок впливу на вегетуючі рослини сорту Альбатрос одеський радіонуклідних забруднень зони відчуження Чорнобильської АЕС у 2005—2006 рр. Гібридні рослини вирощували на полях дослідного господарства ІФРГ НАН України (сmt Глеваха Васильківського р-ну Київської обл.). Ґрунти дослідного поля світло-сірі й сірі опідзолені супіщані. Система основного й передпосівного обробітку ґрунту загальноприйнята для Лісостепової зони України. Клімат помірно континентальний, м'який, із достатнім зволоженням. Зразки висівали в оптимальні строки згідно із загальноприйнятою агротехнікою для зони Лісостепу. В результаті дослідження зазначеного сорту і мутантних ліній в розсадниках первинного насінництва виявлено їх стабільність за основними морфологічними ознаками. Гібриди F_1 висівали однорядковими ділянками завдовжки 1,5 м вручну широкорядним способом (міжряддя 30 см) на глибину 3 см. Схема сівби: материнська форма— F_1 —батьківська форма з використанням батьківських форм як стандартів.

Усі рослини у фазу повної стиглості збирали з корінням. Для структурного аналізу брали по 25 рослин гібридів і батьківських форм у триразовій повторності, які досліджували за такими морфологічними показниками, як висота рослин (ВР), загальна кущистість (ЗК), продуктивна кущистість (ПК), довжина головного колоса (ДГК). Аналізували елементи продуктивності: кількість колосків у головному колосі (ККГК), кількість зернин із головного колоса (КЗГК), маса зерна з головного колоса (МЗГК), маса зерна з рослини (МЗР), маса 1000 зернин (МТЗ). У процесі вегетації спостерігали за рослинами, зазначали початок основних фаз розвитку.

Для встановлення характеру успадкування ознаки довжина стебла та елементів продуктивності рослин у F_1 обчислювали ступінь фенотипного домінування (hr) за Гриффінгом [30]:

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

де hr — ступінь домінування; F_1 — значення ознаки у гібрида; M_p — середнє значення ознаки в обох батьків; P_{max} — найбільше значення ознаки в одного з батьків.

Отримані дані групували за класифікацією Бейла та Аткінса [28]: число значення $hr > +1$ — гетерозис (наддомінування); $+0,5 < hr \leq +1$ — часткове позитивне домінування; $-0,5 \leq hr \leq +0,5$ — проміжнє успадкування; $-1 \leq hr < -0,5$ — часткове негативне домінування; $hr < -1$ — депресія. Коефіцієнт гетерозису (Hbt — гетерозис істинний, Ht — гетерозис гіпотетичний) розраховували за формулами Омарова [22]:

$Ht (\%) = (F_1 - MP) / MP \cdot 100$ — гетерозис гіпотетичний;

$Hbt (\%) = (F_1 - BP) / BP \cdot 100$ — гетерозис істинний,

де F_1 — середньоарифметичне значення ознаки у гібрида; MP — середньоарифметичне значення показника в обох батьківських форм; BP — найвищий вияв ознаки в одного з батьків. Модифікаційну мінливість ознаки висота рослини визначали за коефіцієнтом варіації ($C_v, \%$), скориставшись групами розподілу за Лакінім: $<10 \%$ — слабка; $11-25 \%$ — середня; $>25 \%$ — сильна [14]. Батьківські форми і гібриди розподіляли за висотою рослин відповідно до класифікації Дорофєєва [7].

Гібриди F_2 висівали популяцією в селекційному розсаднику на ділянках площею 10 м^2 , розріджений посів. Після завершення вегетації у популяціях гібридів F_2 обліковували карликові, низько- й середньорослі та високорослі форми.

Отримані дані оброблено статистично методом дисперсійного аналізу, визначено середнє значення вибірки, середньоквадратичне відхилення, коефіцієнт варіації, похибку середнього [8].

Результати та обговорення

Багаторічні фенологічні спостереження та вивчення даних структурного аналізу включених у схему гібридизації карликів показали, що індуковані радіонуклідним забрудненням зони відчуження ЧАЕС мутантні форми пшениці уже впродовж 12 поколінь (M_{12}) стабільно успадковують ознаку короткостебловості. Батьківські форми пшениці, що були включені у схему гібридизації, за висотою рослин належать до різних груп: середньоросла — сорт Сонечко заввишки 79 см і карлики — мутантні лінії УК 1145/10, УК 1147/10, УК 1148/10 заввишки відповідно 51,2; 55,0 і 52,7 см, що істотно менше від висоти рослин вихідного сорту Альбатрос одеський — 82,3 см (рис. 1). Рослини F_1 за довжиною головного стебла переважували залучені до гібридизації генотипи або наближалися до

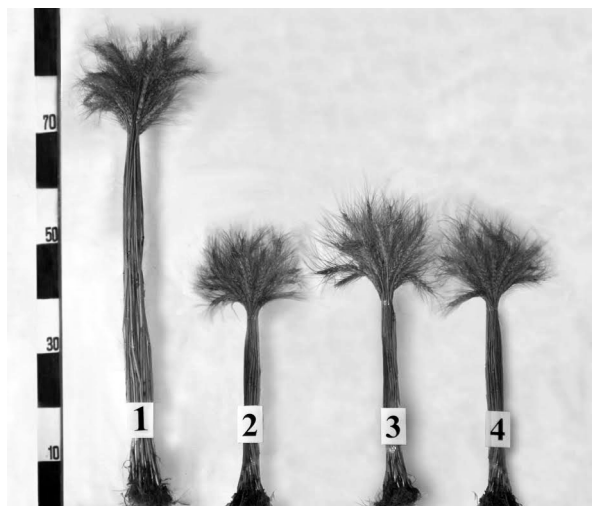


Рис. 1. Карликові мутанти озимої пшениці сорту Альбатрос одеський, отримані в зоні відчуження ЧАЕС:

1 — вихідна форма; 2 — УК 1145/10; 3 — УК 1147/10; 4 — УК 1148/10

ТАБЛИЦЯ 1. Успадкування довжини стебла гібридами F_1 в комбінаціях схрещування карликових мутантних ліній із середньорослим сортом

| Комбінація схрещування | Висота рослини, см | | | C_v в F_1 , % | Hbt, % | Ht, % | hr |
|---------------------------|--------------------|----------|------------|-------------------|--------|-------|-----|
| | ♀ | ♂ | F_1 | | | | |
| Сонечко × × УК 1145/10 | | 51,2±0,9 | 78,7±0,9** | 5,6 | -0,4 | 20,9 | 0,5 |
| Сонечко × × УК 1147/10 | 79,0±1,0 | 55,0±1,1 | 75,6±1,2** | 7,5 | -4,3 | 12,8 | 0,4 |
| Сонечко × × УК 1148/10 | | 52,7±1,0 | 79,2±1,1** | 6,8 | 0,3 | 20,3 | 1,0 |

*Різниця з материнською формою статистично вірогідна за $p \leq 0,05$.

**Різниця з батьківською формою статистично вірогідна за $p \leq 0,05$.

батьківської форми з більшим виявом ознаки. Лише у комбінації Сонечко × УК 1147/10 довжина стебла гібридів була істотно меншою, ніж у материнської форми і становила 75,6 см. Згідно з даними табл. 1, у гібридів F_1 комбінацій схрещування Сонечко × УК 1145/10 і Сонечко × УК 1147/10 довжини стебел успадковувались за проміжним типом (hr відповідно 0,5 і 0,4). У разі схрещування Сонечко × УК 1148/10 спостерігалось часткове позитивне домінування (hr = 1,0) (рис. 2). Довжини стебел у досліджуваних потомствах F_1 варіювали незначно (коефіцієнти варіації 5,6–7,5 %). Отримані нами результати підтверджені даними інших дослідників [17, 18, 22], які за умов схрещування короткостеблових зразків із високорослими отримали гібриди, що мали проміжну висоту з частковим домінуванням вищої батьківської форми. Однак чимало авторів зазначають, що в окремих гібридів пшениці домінує короткостебловість [5, 14, 16], яка залежно від умов навколишнього середовища може змінюватись на рецесивний тип успадкування.

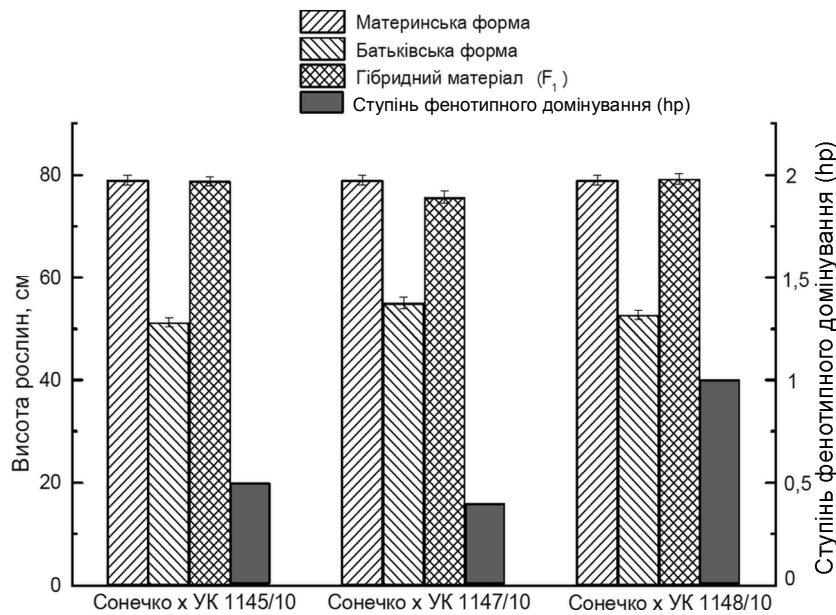


Рис. 2. Ступінь фенотипного домінування ознаки довжина стебла в гібридів F_1 у комбінаціях схрещування карликових мутантних ліній із середньорослим сортом

Для обґрунтування і розробки генетичних принципів і методів добору вихідного матеріалу при створенні низькорослих гібридів пшениці необхідно вивчати закономірності вияву гетерозису за ознакою висота рослини [3, 22]. За рівнями істинного і гіпотетичного гетерозису в F_1 ціннішою для селекції є комбінація Сонечко \times УК 1147/10, оскільки за довжиною стебла спостерігається гетерозис у бік зменшення висоти стебла гібридів порівняно з батьківською формою з інтенсивнішим виявом ознаки ($Hbt = -4,3 \%$), а коефіцієнт гіпотетичного гетерозису серед досліджуваних комбінацій схрещування найменший ($Ht = 12,8 \%$).

У гібридів, отриманих у результаті комбінацій схрещувань Сонечко \times УК 1145/10 і Сонечко \times УК 1148/10, коефіцієнт істинного гетерозису дещо зростає як у бік зменшення ($Hbt = -0,4 \%$), так і збільшення ($Hbt = 0,3 \%$) вияву ознаки висота стебла, а коефіцієнт гіпотетичного гетерозису був високим — відповідно 20,9 і 20,3 %.

Вивчення питання формування продуктивності та її елементів у ранніх поколіннях гібридів уможливорює прогнозування господарської цінності гібридних комбінацій та оцінювання селекційного матеріалу на ранніх етапах селекції [17]. За даними Морріса [34], гени, які контролюють довжину стебла м'якої пшениці, локалізовані в 17 хромосомах, тому ця ознака через взаємодію генів доволі тісно пов'язана з іншими господарсько-цінними ознаками і властивостями рослин [6]. Результати численних досліджень підтвердили, що генетично детерміноване зменшення довжини стебла поряд із позитивними ознаками, наприклад, високою стійкістю до вилягання, часто несуть низку негативних ознак і властивостей (щуплість зерна, ламкість колоса, низькі маса 1000 зернин і продуктивність) [18]. Мутагенні впливи можуть змінювати характер і напрям кореляційних зв'язків, руйнувати небажані й створювати сприятливіші зв'язки між селекційно-цінними ознаками.

Продуктивність рослин озимої пшениці визначається кількістю продуктивних стебел, озерненістю колоса та масою зерна [21], тому порівняння елементів продуктивності карликових мутантів із вихідним сортом Альбатрос одеський дасть змогу встановити селекційну цінність виділених мутантних зразків при створенні сортів озимої пшениці високоінтенсивного та інтенсивного типів. Потенційно високу продуктивність карликових мутантів підтверджують показники загальної і продуктивної кущистості, які перевищують на 0,6—1,6 та 0,8—1,0 шт. відповідно показники вихідного сорту (табл. 2). За меншої кількості зернин із головного колоса їх маса (1,7—1,8 г) та маса зерна з рослини (6,3—6,8 г) зберігаються на рівні сорту Альбатрос одеський. Серед вивчених карликових мутантів лінії УК 1145/10 і 1148/10 зберігають масу 1000 зернин як один із найвагоміших показників формування врожайності пшениці на рівні вихідного сорту (відповідно 40,7 і 39,3 г).

Отже, характерне для карликових мутантів УК 1145/10 і 1148/10 зменшення висоти рослин не супроводжується депресивними процесами щодо прояву ознак маса зерна з головного колоса, маса зерна з рослини і маса 1000 зернин. Зменшення маси 1000 зернин у карлика УК 1147/10 на фоні високих показників основних елементів структури врожаю потребує подальшого вивчення його продуктивності та встановлення характеру генетичного контролю селекційно-цінних ознак.

У результаті аналізу експериментального матеріалу виявлено значну відмінність за елементами структури продуктивності гібридів першого

ТАБЛИЦЯ 2. Структурний аналіз гібридів F₁ і ступінь домінування елементів продуктивності

| Біометричний показник | Сонечко | УК 1145/10 | УК 1147/10 | УК 1148/10 | Альбатрос одеський | Комбінація схрещування | | |
|-----------------------|----------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|--------------------|--------------------------------|-------------------------------|--------------------------------|
| | | | | | | × УК 1145/10 | × УК 1147/10 | × УК 1148/10 |
| ДГК, см | 9,2±0,1 | 10,1±0,2 | 10,6±0,3 | 10,3±0,2 | 10,2±0,1 | $\frac{9,3\pm0,2^{**}}{-0,8}$ | $\frac{9,2\pm0,2^{**}}{-1,0}$ | $\frac{9,7\pm0,3}{-0,1}$ |
| ЗК, шт. | 4,9±0,2 | 5,6±0,3 [^] | 5,4±0,3 [^] | 5,1±0,2 [^] | 4,5±0,2 | $\frac{5,0\pm0,3}{-0,7}$ | $\frac{5,0\pm0,4}{-0,6}$ | $\frac{4,7\pm0,2}{-3,0}$ |
| ПК, шт. | 4,3±0,2 | 4,9±0,2 [^] | 4,9±0,3 [^] | 4,7±0,2 [^] | 3,9±0,2 | $\frac{4,5\pm0,3}{-0,33}$ | $\frac{4,8\pm0,2}{-0,7}$ | $\frac{4,4\pm0,2}{-0,5}$ |
| ККГК, шт. | 19,0±0,3 | 17,2±0,1 [^] | 17,4±0,3 [^] | 17,7±0,2 [^] | 20,3±0,3 | $\frac{18,8\pm0,2^{**}}{0,8}$ | $\frac{18,9\pm0,2^{**}}{0,9}$ | $\frac{18,3\pm0,1^{**}}{-0,1}$ |
| КЗГК, шт. | 34,6±1,5 | 39,4±1,4 [^] | 36,2±1,3 [^] | 38,6±1,3 [^] | 44,2±1,5 | $\frac{37,7\pm1,6}{0,3}$ | $\frac{36,4\pm1,3}{1,3}$ | $\frac{39,1\pm1,5^*}{1,3}$ |
| МЗГК, г | 2,0±0,1 | 1,8±0,3 | 1,7±0,2 | 1,8±0,2 | 2,0±0,1 | $\frac{2,3\pm0,1}{4,0}$ | $\frac{2,1\pm0,3}{1,7}$ | $\frac{2,0\pm0,2}{1,0}$ |
| МЗР, г | 8,2±0,3 | 6,7±0,2 | 6,3±0,3 | 6,8±0,2 | 6,6±0,4 | $\frac{9,1\pm0,4^{**}}{2,2}$ | $\frac{8,4\pm0,3^{**}}{1,2}$ | $\frac{8,8\pm0,3^{**}}{1,9}$ |
| МТЗ, г | 44,5±0,9 | 40,7±1,2 | 35,6±0,8 [^] | 39,3±1,4 | 40,9±0,6 | $\frac{37,6\pm0,8^{**}}{-2,6}$ | $\frac{42,1\pm1,3^{**}}{0,5}$ | $\frac{40,3\pm1,1^*}{-0,6}$ |

Примітка. Над рискою – абсолютні значення, під рискою – ступінь фенотипного домінування (пр).

[^]Різниця з сортом Альбатрос одеський статистично вірогідна за $p \leq 0,05$.

*Різниця з материнською формою статистично вірогідна за $p \leq 0,05$.

**Різниця з батьківською формою статистично вірогідна за $p \leq 0,05$.

покоління від батьківських форм (див. табл. 2). Ознака довжина колоса детермінується багатьма генами, що локалізовані майже в усіх хромосомах пшениці. За літературними даними, основні локуси, які визначають прояв ознаки довжина колоса м'якої пшениці, розміщені в хромосомах 1В, 4А, 5А і 5D [25, 32, 35]. Довжина головного колоса рослин F_1 у комбінаціях схрещувань Сонечко \times УК 1145/10 і Сонечко \times УК 1147/10 виявилась істотно меншою порівняно з аналогічним показником батьківської форми і виявляла часткове негативне домінування (h_p становило відповідно $-0,8$ і $-1,0$). У комбінації Сонечко \times УК 1148/10 ознака довжина головного колоса поступалась за величиною вияву батьківській формі, перевищувала цю ознаку в материнській формі і характеризувалась проміжним успадкуванням. Деякі дослідники зазначали, що характер успадкування ознаки довжина колоса в одних і тих самих гібридів залежно від року вивчення варіював від депресії до наддомінування [11].

За показниками загальної і продуктивної кущистості істотних відмінностей між гібридами й батьківськими формами не виявлено. Ступінь фенотипного домінування знаходився в межах $-3,0 \dots +0,67$, що відповідає успадкуванню ознак від часткового позитивного домінування (Сонечко \times УК 1147/10) до депресії (Сонечко \times УК 1148/10). Негативне наддомінування ознаки кількість продуктивних стебел зазначено і в інших працях [15].

Кількісні параметри показників елементів продуктивності рослин знаходяться під генетичним контролем багатьох генів різних груп зчеплення. В системі генотипу функціональна дія і взаємодія цих генів створюють широкий спектр типів успадкування ознак продуктивності, які можуть змінюватись за різних умов вирощування рослин озимої пшениці [2, 4]. Продуктивність колоса — це результат інтегральної взаємодії генів, які контролюють кількість зернин та їх масу. Ці структурні елементи продуктивності в певних межах можуть успадковуватись незалежно один від одного, тому типи успадкування такої комплексної ознаки, як маса зерна з колоса, можуть бути різними [4].

За літературними даними, майже всі хромосоми однаковою мірою впливають на кількість колосків у колосі. Так, Морріс [34] методом моносомного аналізу довів, що гени, які детермінують кількість колосків у колосі, локалізовані в хромосомах 5А, 6А, 1В, 4В, 6В, 7В і 7D [25, 35]. Гібридний матеріал першого покоління за ознакою кількість колосків у головному колосі, що становить $18,3-18,8$ шт., статистично вірогідно переважає батьківську форму на $1,6$ шт. — Сонечко \times УК 1145/10 ($h_p = 0,8$), $1,5$ шт. — Сонечко \times УК 1147/10 ($h_p = 0,9$), що успадковується за типом часткового позитивного домінування. Потомство гібридної комбінації Сонечко \times УК 1148/10 порівняно з материнською формою характеризується істотно меншим виявом ознаки кількість колосків у головному колосі, яка успадковується за проміжним типом ($h_p = -0,1$) та на $0,6$ шт. перевищує їх кількість у батьківської форми.

За показником кількість зернин у головному колосі гібриди F_1 перевищують материнську форму — сорт Сонечко. Статистично вірогідне збільшення показника цієї ознаки ($39,1$ шт.) порівняно як з материнською, так і з батьківською формами, виявлено в рослин, отриманих у результаті схрещування Сонечко \times УК 1148/10. Ступінь фенотипного

домінування становить 0,3 та 1,3, що відповідає проміжному успадкуванню та наддомінуванню (гетерозису).

У гібридів першого покоління від схрещування середньорослого сорту з карликовими чорнобильськими мутантами пшениці ознака маса зерна з колоса відповідає кращій батьківській формі і становить 2,3; 2,1 і 2,0 г за участі в комбінації схрещувань мутантних ліній відповідно УК 1145/10, УК 1147/10 і УК 1148/10. Ступінь фенотипного домінування досягає 1,0–4,0, що характерно для наддомінування. Наддомінування (гетерозис) у рослин F_1 виявлено також і за ознакою маса зерна з рослини ($hr = 1,2-2,2$), яка змінюється в межах 8,4–9,1 г, що значно перевищує показники обох батьківських форм. Явище наддомінування за масою зерна з колоса у гібридів озимої пшениці, в яких елементи структури не мають істотних переваг порівняно з ліпшими батьківськими сортами, деякі вчені пояснюють полігенним характером детермінації ознак продуктивності, зокрема комплементарною взаємодією генів [2, 4]. Однак за результатами досліджень інших авторів [10] тип успадкування ознаки маса зерна з головного колоса був в основному проміжним і практично не залежав від умов вирощування.

Продуктивність рослин озимої пшениці визначається крупністю зерна, озерненістю колоса і кількістю продуктивних стебел. Поєднання цих ознак визначає врожай кожної окремої комбінації озимої пшениці. Звідси зрозуміла необхідність вивчення успадкування маси 1000 зернин і генетичного контролю цієї ознаки. Ознака контролюється складною генетичною системою. Розуміння концепції генетичних детермінант маси 1000 зернин м'якої озимої пшениці вкрай важливе для селекціонерів і генетиків, які займаються створенням нових сортів і ліній [21]. За масою 1000 зернин гібриди істотно поступаються материнській формі. Характер фенотипного успадкування ознаки підпорядкований проміжному типу ($hr = 0,5$) (Сонечко \times УК 1147/10), частковому негативному домінуванню ($hr = -0,5$) (Сонечко \times УК 1148/10) і депресії ($hr = 2,6$) (Сонечко \times УК 1145/10). Широкий спектр типів успадкувань за ознакою маса 1000 зернин — гетерозис, повне домінування, проміжне успадкування і депресія — виявили й інші автори, які встановили залежність успадкування цієї ознаки від погодних умов вирощування [10].

У популяціях рослин F_2 відбувається розщеплення за ознакою висота рослин зі зміною фенотипів від карликових до високорослих, що відображає значний формотворчий процес (табл. 3).

ТАБЛИЦЯ 3. Розподіл рослин гібридів F_2 за висотою в комбінаціях схрещування карликових мутантних ліній із середньорослим сортом

| Комбінація схрещування | Кількість вивчених рослин F_2 | Внутрішньородинна мінливість рослин F_2 за висотою | | | | | |
|---|---------------------------------|--|-----|--------------------------|------|-------------|-----|
| | | карлики | | низько- та середньорослі | | високорослі | |
| | | шт. | % | шт. | % | шт. | % |
| Сонечко \times \times УК 1145/10 | 828 | 24 | 2,9 | 786 | 94,9 | 18 | 2,2 |
| Сонечко \times \times УК 1147/10 | 640 | 25 | 3,9 | 592 | 92,5 | 23 | 3,6 |
| Сонечко \times \times УК 1148/10 | 780 | 28 | 3,6 | 729 | 93,5 | 23 | 2,9 |

Найчастіше (92,5–94,9 %) траплялись низькорослі та середньорослі форми. Для всіх комбінацій схрещування характерна поява у популяціях рослин F_2 карликових форм, частка яких становила 2,9–3,9 %. Найчастіше їх виявляли серед гібридів F_2 , що були результатом схрещування сорту Сонечко з мутантом УК 1147/10. Поява високорослих рослин із частотою 2,2–3,6 %, які не характерні ні для батьківського покоління, ні для гібридів F_1 , може свідчити про адитивний ефект взаємодії неалельних генів і підтверджує численні дані про полігенний характер контролю ознаки довжина стебла озимої м'якої пшениці. Найвищу частоту їх вищеплення в другому гібридному поколінні теж виявлено в результаті схрещування Сонечко \times УК 1147/10.

Отже, в чорнобильській зоні триває інтенсивний мутаційний процес, що засвідчують індуковані радіонуклідним забрудненням численні мутантні форми пшениці. Серед них виділено карликові мутанти, в яких відсутній депресивний процес прояву ознак за основними елементами продуктивності рослин.

У результаті гібридологічного аналізу рослин F_1 при схрещуванні середньорослого сорту з карликовими мутантами озимої м'якої пшениці, отриманими в зоні ЧАЕС, встановлено, що довжина стебла успадковується за проміжним типом та частковим позитивним домінуванням. Оцінка гібридної популяції першого покоління з використанням коефіцієнта варіації вказує на незначне варіювання ознаки довжина стебла. У гібридів першого покоління Сонечко \times УК 1147/10 спостерігався істинний гетерозис у бік зменшення висоти стебла рослин порівняно з батьківською формою з інтенсивнішим виявом ознаки ($Hbt = -4,3 \%$), а коефіцієнт гіпотетичного гетерозису серед досліджених комбінацій схрещування був найменшим ($Ht = 12,8 \%$).

Для більшості елементів продуктивності виявлено значну відмінність показників першого покоління гібридів від батьківських форм. Успадкування ознак довжина головного колоса, кількість і маса зерна головного колоса, маса зерна з рослини переважно відбувається за типом часткового позитивного домінування й наддомінування. Рослинам першого гібридного покоління за участі у схрещуванні карликової мутантної лінії УК 1147/10 властиві найбільша маса 1000 зернин і збереження комплексного прояву озерненості колоса й рослини на рівні кращої батьківської форми.

Для всіх комбінацій схрещування характерна поява в популяціях рослин F_2 карликових форм, частка яких становила 2,9–3,9 %. Поява високорослих рослин із частотою 2,2–3,6 %, які не характерні ні для батьківського покоління, ні для гібридів F_1 , може свідчити про адитивний ефект взаємодії неалельних генів. З урахуванням характеру успадкування ознаки довжина стебла, негативного гетерозису за виявом цієї ознаки, збереження показників елементів продуктивності колоса і рослини на рівні кращих батьківських форм у комплексі з високою масою 1000 зернин, підвищеної частки карликових форм у популяції гібридів F_2 комбінації схрещування за участю карликового мутанта УК 1147/10 можуть бути цінними в селекції озимої м'якої пшениці на короткостебловість. Значне варіювання показника ступеня фенотипного домінування за усіма вивченими ознаками свідчить про складний характер генетичної детермінації висоти рослини та елементів продук-

тивності озимої пшениці, у формуванні яких беруть участь різні типи взаємодії генів.

1. Арбузов В.С., Ефремова Т.Т., Мартинек П. и др. Изменчивость признаков продуктивности колоса у гибридов F_2 , полученных от скрещивания сортов мягкой пшеницы Новосибирская 67, Саратовская 29, Пуза-4 с многоцветковой линией Skle 123—09 // Вавиловский журн. генетики и селекции. — 2014. — **18**, № 4/1. — С. 704—712.
2. Базалій В.В. Принципи адаптивної селекції озимої пшениці в Південному Степу. — Херсон: Айлант, 2004. — 243 с.
3. Бакуменко О.М., Власенко В.А. Гетерозис та успадкування маси 1000 насінин в F_1 пшениці м'якої озимої // Автохтонні та інтродуковані рослини. — 2015. — Вип. 11. — С. 67—73.
4. Бойчук І.В., Базалій В.В. Характер прояву елементів продуктивності колоса і їх вплив на формування врожайності пшениці м'якої озимої // Таврій. наук. вісник. — 2015. — Вип. 94. — С. 3—8.
5. Волощук С.І., Юрченко Т.В. Мінливість ознаки довжина стебла у гібридно-мутантних популяціях пшениці м'якої озимої // Вісн. аграрної науки. — 2015. — № 5. — С. 36—40.
6. Грабовець А.И., Фоменко М.А. Озимая пшеница. — Ростов-на-Дону: ООО «Издательство «Юг»», 2007. — 600 с.
7. Дорощев В.Ф., Пушкина Г.А. Наследование высоты растений при гибридизации короткостебельных сортов пшеницы // Вестн. с.-х. науки. — 1974. — № 10. — С. 55—60.
8. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследования). — М.: Колос, 1985. — 351 с.
9. Жученко А.А. Ресурсный потенциал производства зерна в России (теория и практика). М.: Агрорус, 2004. — 112 с.
10. Змиевская Е.А., Егоров Д.К. Наследование ценных признаков у простых гибридов F_1 ржи озимой // Селекція і насінництво. — Вип. 108. — С. 92—98.
11. Капко Т.Н., Пискарев В.В., Бойко Н.И. Изучение изменчивости и наследования длины колоса мягкой яровой пшеницы в топкроссных скрещиваниях в условиях лесостепи Приобья // Достижения науки и техники. АПК. — 2016. — **30**, № 5. — С. 43—46.
12. Коршунова А.Д., Дивашук М.Г., Деабль И.А.М.А. и др. Изучение влияния генов короткостебельности на хозяйственно-ценные признаки яровой тритикале // Материалы XIV молодежной науч. конф. «Биотехнология в животноводстве, растениеводстве и ветеринарии» (Москва, 16 апреля 2014). — М., 2014. — С. 53—54.
13. Лакін Г.Ф. Биометрия: Учеб. пособие для биол. спец. вузов. — М.: Высш. шк., 1980. — 293 с.
14. Лозінський М.В. Успадкування довжини стебла і міжвузлів пшениці м'якої озимої в F_1 та розщеплення в F_2 за гібридизації різних екотипів // Вісн. Сумськ. Нац. аграр. ун-ту. — 2016. — **32**, № 9. — С. 186—191.
15. Лучна І.С. Успадкування основних елементів продуктивності у гібридів F_1 пшениці озимої в процесі створення стійкого до хвороб вихідного матеріалу // Селекція і насінництво. — 2013. — Вип. 103. — С. 153—159.
16. Макаренко Н.М. Характер успадкування висоти рослин гібридами F_1 пшениці м'якої озимої від генотипу та умов вегетації // Зб. наук. праць Ін-ту цукрових буряків УААН. — 2008. — Вип. 10. — С. 143—147.
17. Марченко Д.М., Костылев П.И., Гричаникова Т.А. Типы наследования высоты растений, длины колоса, числа и массы зерна с колоса у гибридов F_2 озимой пшеницы // Зерновое хозяйство России. — 2013. — № 1. — С. 17—26.
18. Моргун В.В., Логвиненко В.Ф. Мутационная селекция пшеницы. — Киев: Наук. думка, 1995. — 624 с.
19. Моргун В.В., Швартау В.В., Кірізій Д.А. Фізіологічні основи отримання високих урожаїв пшениці // Физиология и биохимия культ. растений. — 2008. — **40**, № 6. — С. 463—479.
20. Моргун В.В., Якимчук Р.А. Генетичні наслідки аварії на Чорнобильській АЕС. — К.: Логос, 2010. — 400 с.
21. Мухордова М.Е. Концепция генетических детерминант массы 1000 зерен мягкой озимой пшеницы // Вестн. Новосибир. гос. аграр. ун-та. — 2015. — **37**, № 4. — С. 35—39.
22. Некрасова О.А. Типы наследования высоты растений у гибридов F_1 мягкой озимой пшеницы // Аграр. вестн. Урала. — 2014. — **129**, № 11. — С. 12—15.

ХАРАКТЕР НАСЛЕДОВАНИЯ ДЛИНЫ СТЕБЛЯ КАРЛИКОВЫМИ МУТАНТАМИ

23. Омаров Д.С. К методике учета и оценки гетерозиса у растений // С.-х. биология. — 1975. — **10**, № 1. — С. 123—127.
24. Чеботарь Г.А., Чеботарь С.В., Моцный И.И. и др. Молекулярно-генетический анализ линий-аналогов мягкой пшеницы, различающихся по высоте растений // Вісн. Одес. нац. ун-ту. Сер. Біологія. — 2009. — **14**, вип. 8. — С. 61—71.
25. Чесноков Ю.В., Почення Н.В., Козленко Л.В. и др. Картирование QTL, определяющих проявление агрономически и хозяйственно ценных признаков у яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) в различных экологических регионах России // Вавиловский журн. генетики и селекции. — 2012. — **16**, № 4/2. — С. 970—986.
26. Шелепов В.В., Гаврилюк Н.Н., Вергунов В.А. Пшеница: биология, морфология, селекция, семеноводство. — Киев: Логос, 2013. — 498 с.
27. Al-ali T.C., Rands N.P., Harberd N.P. Flexible control of plant architecture and yield via switchable expression of *Arabidopsis* gai // Plant Biotechnol. J. — 2003. — **1**. — P. 337—343.
28. Beil G.M., Atkins R.E. Inheritance of quantitative characters in grain sorghum // Iowa State J. Sci. — 1965. — **39**, N 3. — P. 345—348.
29. FAO. 2016. Food Outlook. Biannual report on global food markets. — 2016. — Suppl. <http://www.fao.org/3/a-15703E.pdf>
30. Griffing B. Analysis of quantitative gene-action by constant parent regression and related techniques // Genetics. — 1950. — **35**. — P. 303—321.
31. Maluszynski M., Szarejko I. Induced mutations in the green and gene revolution to the gene revolutions // Proceedings Intern. Cong. «In the wake of the double helix: from the green revolution to the gene revolution» (27—31 May 2005, Bologna, Italy). — Bologna: Avenue media, 2005. — P. 403—425.
32. Marza F., Bai G.-H., Carver B.F., Zhou W.-C. Quantitative trait loci for yield and related traits in the wheat population Ning7840 × Clark // Theor. Appl. Genet. — 2006. — **112**. — P. 688—698.
33. McIntosh R.A., Yamasaki Y., Devos K.M. et al. 2008. — Suppl. <http://www.grs.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/>
34. Morris R. Chromosomal locations of genes for wheat characters // Wheat Newslett. — 1974. — **20**. — P. 20—44.
35. Pestsova E.G., Borner A., Roder M.S. Development and QTL assessment of *Triticum aestivum*-*Aegilops tauschii* introgression lines // Theor. Appl. Genet. — 2006. — **112**. — P. 634—647.
36. Shewry P.R. Wheat // J. Exp. Bot. — 2009. — **60**, N 6. — P. 1537—1553.

Отримано 03.01.2018

ХАРАКТЕР НАСЛЕДОВАНИЯ ДЛИНЫ СТЕБЛЯ КАРЛИКОВЫМИ МУТАНТАМИ ПШЕНИЦЫ МЯГКОЙ ОЗИМОЙ, ПОЛУЧЕННЫМИ В ЗОНЕ ЧЕРНОБЫЛЬСКОЙ АЭС

Р.А. Якимчук

Институт физиологии растений и генетики Национальной академии наук Украины, Киев

В черновильской зоне отчуждения происходит интенсивный мутационный процесс, что подтверждают индуцированные радионуклидным загрязнением множественные мутантные формы озимой пшеницы. Выделенные среди них карликовые мутанты характеризуются отсутствием депрессивных процессов по основным элементам продуктивности. В комбинациях скрещивания среднерослого сорта с карликовыми мутантными линиями УК 1145/10, УК 1147/10, УК 1148/10, полученными в зоне ЧАЭС, у гибридов F₁ признак длина стебля наследуется по промежуточному типу и частичному положительному доминированию. Для большинства элементов продуктивности выявлено значительное отличие показателей гибридов F₁ от родительских форм. В популяциях растений F₂ всех комбинаций скрещивания доля карликовых форм составляла 2,9—3,9 %. Появление высокорослых растений с частотой 2,2—3,6 %, что не характерно как для родительского поколения, так и гибридов F₁, может свидетельствовать об аддитивном эффекте взаимодействия неаллельных генов. Учитывая промежуточный тип наследования длины стебля и сохранение у гибридов F₁ основных показателей элементов продуктивности на уровне лучших родительских форм, комбинации скрещивания при участии карликового мутанта УК 1147/10 могут быть особенно ценными в селекции озимой мягкой пшеницы на короткостебельность.

THE NATURE OF STALK LENGTH INHERITANCE BY DWARF MUTANTS OF SOFT WINTER WHEAT, RECEIVED IN THE ZONE OF CHORNOBYL NPP

R.A. Yakymchuk

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

An intensive mutative process, confirmed by numerous mutants of winter wheat, which were induced with radionuclide contamination, takes place in the Chernobyl exclusion zone. Singled out dwarf mutants are characterized by the lack of depressive processes as to major productivity elements. In crossing combinations of medium-height variety with dwarf mutant lines УК 1145/10, УК 1147/10 and УК 1148/10, received in the zone of Chernobyl NPP, in F_1 hybrids such feature as stalk length is inherited by an intermediate type and partial positive domination. A significant distinction of F_1 hybrid indices from parent forms was recorded for the majority of productivity elements. Dwarf forms were found in the populations of F_2 plants of all crossing combinations, their part being 2.9–3.9 %. The appearance of high plants with frequency 2.2–3.6 %, which is neither typical for parent generation nor for F_1 hybrids, can prove additive effect of the interaction of non-allele genes. Taking into account an intermediate nature of stalk length inheritance and the conservation of main indices of plant productivity elements in F_1 hybrids at a level of better parent forms, crossing combinations with dwarf mutant УК 1147/10 may appear to be valuable in the breeding of soft winter wheat with short stalk.

Key words: *Triticum aestivum* L., dwarf mutants, inheritance, stalk length, domination degree, crossing combinations.