

УДК: 633.11:575.222.73

Формотворчий процес у гібридів інконгруентних схрещувань ісфаганської полби з сортами м'якої пшениці

Р.В.Рожков

*Харківський національний аграрний університет імені В.В.Докучаєва (Харків, Україна)
rozhkov_r78@mail.ru*

Представлені результати вивчення формотворчого процесу у гібридів інконгруентних схрещувань ісфаганської полби з м'якою пшеницею. Показані закономірності схрещуваності і успадкування ознак колосу у гібридів першого покоління та характер формотворчого процесу в наступних поколіннях, підтверджено генетичну віддаленість ісфаганської полби від пшениць – носіїв спадкового комплексу *p*: *Triticum polonicum* і *T. petropavlovskiyi*. Підтверджено доцільність включення ісфаганської полби в селекційний процес як джерела цінних генів, здатних покращити характеристики продуктивності колосу і рослини в цілому.

Ключові слова: міжвидова гібридизація, інконгруентні схрещування, *Triticum ispahanicum*, морфологічні ознаки, елементи продуктивності, формотворчий процес.

Формообразовательный процесс у гибридов инконгруэнтных скрещиваний исфаганской полбы с сортами мягкой пшеницы

Р.В.Рожков

Представлены результаты изучения формообразовательного процесса у гибридов инконгруэнтных скрещиваний исфаганской полбы с мягкой пшеницей. Показаны закономерности скрещиваемости и наследования признаков колоса у гибридов первого поколения и характер формообразовательного процесса в последующих поколениях. Подтверждена генетическая отдаленность исфаганской полбы от пшениц – носителей наследственного комплекса *p*: *Triticum polonicum* и *T. petropavlovskiyi*. Подтверждена целесообразность включения исфаганской полбы в селекционный процесс как источника ценных генов, способных улучшить основные характеристики продуктивности колоса и растения в целом.

Ключевые слова: межвидовая гибридизация, инконгруэнтные скрещивания, *Triticum ispahanicum*, морфологические признаки, элементы продуктивности, формообразовательный процесс.

Form building process in hybrids of incongruent crosses of Ispahanian emmer with bread wheat cultivars

R.V.Rozhkov

Results of study of form building process in hybrids of incongruent crosses of Ispahanian emmer with bread wheat are presented. Crossability and inheritance of ear traits in F_1 hybrids and character of form building process in following generations are showed. Genetic distance of Ispahanian emmer from wheats carrying hereditary complex *p* – *Triticum polonicum* and *T. petropavlovskiyi* is confirmed. Advisability of including Ispahanian emmer in breeding programs as source of valuable genes able to improve main characters of ear and plant productivity is confirmed.

Key words: interspecific hybridization, incongruent crosses, *Triticum ispahanicum*, morphological traits, productivity elements, form building process.

Вступ

Віддалена гібридизація відіграє значну роль в еволюції органічного світу. За її допомогою вирішуються істотні і складні теоретичні і практичні проблеми експериментального формоутворення. Зокрема, використання міжвидової гібридизації у роді *Triticum* дозволяє розширити генетичний потенціал культурної пшениці і створити форми з новими рівнями прояву ознак при її генетичному покращенні. До того ж, віддалена гібридизація залишається важливим інструментом у вирішенні задач філогенії окремих видів (Канделаки, 1969).

T. ispahanicum – плівчастий тетраплоїдний вид пшениці. Він характеризується спадковим фактором P_i , аналогічним до генів полонікумності, що притаманні *T. polonicum* і *T. petropavlovskiyi*, та відрізняється від інших видів пшениці видовженими колосковими і квітковими лусками та видовженою

зернівою (Дорофеев и др., 1976). Ця пшениця відкрита французькою експедицією Віннот-Буржена в 1957 р. в горах Ірану, і походження її залишається не з'ясованим (Al-Hakimi et al., 1994). На відміну від інших видів-полоноїдів, в ісфаганської полби ген, який контролює ознаку «довга луска», локалізований не в хромосомі 7 А, як у *T. polonicum* чи *T. petropavlovskiyi*, а в хромосомі 7 В (Watanabe, 1999). До того ж, в *T. ispahanicum* немає зчеплення між ознаками «видовжена зовнішня квіткова луска» і «пергаментна консистенція колоскової луски», як це відмічено в інших видів-полоноїдів (Культурная флора ..., 1979). Вищеплення у поколіннях гібридів ісфаганської пшениці з іншими видами пшениці форм, що морфологічно схожі за ознаками з *T. dicocum*, є підставою припустити походження виду від *T. dicocum* або *T. dicocoides* внаслідок генетичних рекомбінацій з наступним відбором (Челак, 1978). Очевидно, що дослідження філогенії даного виду залишається актуальним.

Разом з тим, наявність у даного виду спадково обумовлених господарсько-цінних (ранньостиглість за рахунок скороченого періоду наливу та досягання зернівки, продуктивна кущистість, стійкість проти вилягання та деяких хвороб, вміст білку в зерні до 25%, великі лінійні розміри зернівки та ін.) та маркерних (видовжені луски) ознак обумовлює його цінність як джерела для генетичного покращення пшениці.

Зважаючи на викладене вище, ми поставили за мету дослідити характер формотворчого процесу у гібридів ісфаганської полби з м'якою пшеницею – як черговий крок для з'ясування філогенетичних зв'язків в роді *Triticum* та створення генетично покращених форм пшениці для селекції цієї культури.

Методика

Батьківськими формами в інконгруентних схрещуваннях слугували зразки ярого типу розвитку з Національного генбанку рослин України: *T. ispahanicum* (UA0300070, 2n=28), 4 сорти *T. aestivum* 2n=42: Харківська 93 (UA0101494), Харківська 18 (UA0101498), Ленінградка (UA0100053), Саратовська 29 (UA0100968). В подальшому досліджувалось гібридне потомство (F₁, F₂, F₃, F₄, BC₁, BC₂), отримане від схрещувань сортів м'якої пшениці з *T. ispahanicum*.

Дослідження виконані в продовж 2001–2007 рр. на експериментальній базі Інституту рослинництва ім. В.Я.Юр'єва «Елітне». Схрещування проведені за реципрокною схемою між сортами м'якої пшениці з одного боку та ісфаганською полбою з другого. Досліди закладались у відповідності до вимог польового експерименту (Доспехов, 1972; Коваль, Шаманин, 1999). Схрещування проведені загальноприйнятим методом (Дорофеев и др., 1990) з кастрацією і запиленням квіток вручну з використанням при запиленні твел-методу та традиційного способу нанесення пилку на приймочку. Успадкування вивчалось за ознаками колосу: довжина і ширина колоскової луски, довжина зовнішніх та внутрішніх квіткових лусок, кількість зерен в колосі, довжина, ширина, висота та маса зернівки – по середньому колоску колосу; маса зерна з колосу. Для замірів цих ознак використовували штангенциркуль та торсіонні ваги. У батьківських форм та гібридів F₁ аналізували не менше 20 рослин, у гібридних популяціях F₂ та BC₁ аналізували всі рослини. Ступінь домінування в гібридів F₁ визначали за формулою Біла-Еткінса (Beil, Atkins, 1965). Обрахунки проводили за стандартними методами статистичного аналізу в програмі Statistica 6.0.

Результати і обговорення

За показниками зав'язуваності гібридних зерен в інконгруентних схрещуваннях *T. ispahanicum* × *T. aestivum* (табл. 1) видно, що більш високою вона була в прямих комбінаціях, де як материнська форма виступає ісфаганська пшениця. Цей факт знаходиться у відповідності до теорії, за якою більш високий рівень зав'язуваності гібридних зернівок спостерігається у схрещуваннях, де батьківська форма має більший набір хромосом, ніж материнська, і навпаки (Карпеченко, 1935).

Аналіз успадкування ознак полонікумності у гібридів F₁, отриманих від інконгруентних схрещувань, свідчить про неповне домінування ознак м'якої пшениці або гібридну депресію за більшістю ознак (кількість зерен з колосу, довжина колоскової луски, довжина внутрішньої квіткової луски, маса зернівки). В більшості випадків домінування ісфаганської полби відмічено за ознаками: довжина зовнішньої квіткової луски, ширина та висота зернівки; переважно проміжний характер успадкування спостерігався за ознакою довжина зернівки, а наддомінування відмічено в більшості комбінацій за ознакою ширина колоскової луски (табл. 2) (Рожков, 2005; 2006). Отримані нащадки F₂ від цих схрещувань характеризувались значним різноманіттям форм, що вищепились (табл. 3, рис. 1).

Таблиця 1.
Зав'язуваність гібридних зернівок в інконгруентних схрещуваннях *T. ispahanicum* з сортами м'якої пшениці, 2001–2002 рр.

♀	♂	% зав'язуваності (реципрокні)	
		2001	2002
<i>T. ispahanicum</i>	Харківська 93	53,4 (18,3)	56,6 (27,6)
<i>T. ispahanicum</i>	Харківська 18	62,1 (43,8)	63,2 (56,5)
<i>T. ispahanicum</i>	Саратовська 29	60,3 (34,1)	56,2 (33,6)
<i>T. ispahanicum</i>	Ленінградка	46,8 (43,8)	42,3 (43,5)
<i>T. ispahanicum</i>	<i>T. aestivum</i>	55,7 (35,0)	54,6 (40,3)

Таблиця 2.
Ступінь домінування ознак колосу у гібридів F₁ при схрещуванні ісфаганської полби з сортами м'якої пшениці за 2-ю квіткою

Комбінація схрещування	Ступінь домінування за ознаками								
	кількість зерен	довж. колоск. луски	шир колоск. луски	довж. зовн. квіт. луски	довж. внутр. квіт. луски	зернівка			
						довжина	ширина	висота	маса
<i>T. ispahanicum</i> × Харківська 93	-2,2	-0,6	1,7	-1,8	-1,5	-0,8	-1,0	-0,3	-4,5
Харківська 93 × <i>T. ispahanicum</i>	-2,0	-0,5	1,3	0,2	-0,3	-0,1	-0,3	-0,3	-4,2
<i>T. ispahanicum</i> × Харківська 18	-2,5	-0,3	0	0,1	0	-0,1	-0,6	-0,3	-2,5
Харківська 18 × <i>T. ispahanicum</i>	-2,8	-0,4	0	0	-0,5	-0,1	-1,0	0,1	-2,4
<i>T. ispahanicum</i> × Саратовська 29	-3,4	-0,2	5,0	0,8	-12,0	-1,2	-1,2	-0,5	-4,5
Саратовська 29 × <i>T. ispahanicum</i>	-1,6	-0,3	7,0	1,8	-3,0	0,2	-0,3	0,7	-2,3
Ленінградка × <i>T. ispahanicum</i>	-1,7	-0,4	3,0	0,3	0	0,2	-0,6	0,3	-4,0

Таблиця 3.
Співвідношення основних класів розщеплення *T. ispahanicum* × *T. aestivum*

Комбінація	Класи розщеплення за фенотипом		
	ісфаганіоди	проміжні форми та інші типи рослин	типу <i>T. aestivum</i>
F ₂ <i>T. ispahanicum</i> × Харківська 93	9	11	1
F ₂ Харківська 93 × <i>T. ispahanicum</i>	22	30	5
BC ₁ Харківська 93 × <i>T. ispahanicum</i>	-	4	1
F ₂ <i>T. ispahanicum</i> × Харківська 18	6	12	2
F ₂ Харківська 18 × <i>T. ispahanicum</i>	32	49	8
BC ₁ Харківська 18 × <i>T. ispahanicum</i>	-	-	5
F ₂ Саратовська 29 × <i>T. ispahanicum</i>	63	60	6
BC ₁ Саратовська 29 × <i>T. ispahanicum</i>	-	4	3
F ₂ Ленінградка × <i>T. ispahanicum</i>	46	116	16
BC ₁ Ленінградка × <i>T. ispahanicum</i>	-	1	1
сумарне BC ₁	-	9	10



Рис. 1. Морфотипи рослин, що вищепились в комбінації F_2 *T. ispahanicum* × *T. aestivum* сорту Ленінградка

Зокрема, поряд з рослинами типів батьківських форм, вищеплювались різного роду проміжні типи рослин та рослини, які за фенотипом нагадували інші види пшениці або представляли новоутворені форми з різним поєднанням ознак і різною щільністю колосу. Серед нащадків, що нагадували інші види пшениці, вищепились рослини типу твердої пшениці, пшениці Петропавловського, полби, спельти і навіть рослини типів *compactum* і *persicum*, проте, серед чотирьох реципрокних комбінацій, що нараховують 494 рослини, жодної рослини типу *T. polonicum* знайти не вдалось.

Появу рослин типу твердої пшениці можна пояснити редукцією числа хромосом, зокрема втратою субгеному D, і відсутністю у цих рослин домінантного гену *I*. Поява рослин інших типів також може бути пояснена відхиленням у наборах хромосом нащадків з редукцією певних генетичних систем.

До новоутворень віднесені рослини, що мають видовжені квіткові луски, подібні до *T. ispahanicum*, але відрізняються за розмірами («мікро- і макроісфаганікум») та щільністю колосу (рихлий, щільний, компактоїдний).

Зазначимо також, що аналіз морфології вищеплених рослин з видовженими лусками і рихлим видовженим колосом, як у *T. petropavlovskiyi*, показав, що в більшості випадків ці рослини мали грубі колоскові луски і утруднений, порівняно з *T. petropavlovskiyi*, вимолот зерна, що зближує їх з *T. spelta*. З філогенетичної точки зору, ісфаганська полба має ряд морфологічних і генетичних ознак, які зближують її з такими видами, як культурна двозернянка *T. dicocum* та дика двозернянка *T. dicoccoides* (Челак, 1978). Тому можна припустити, що походження *T. ispahanicum* пов'язане з одним з цих видів полб. Це припущення підтверджується наявністю в *T. dicoccoides* var. *kotschyi* видових ознак довжини колоскової луски та довжини зернівки майже на рівні *T. ispahanicum* (Культурная флора ..., 1979; Филатенко и др., 1991). За результатами замірів довжин колоскових лусок, проведених нами на 20 рослинах зразку *T. dicoccoides* var. *kotschyi*, отриманого з НЦГРПУ, виявилось, що середня довжина колоскової луски цього виду становить 12,75 мм, а в окремих

представників сягає 14 мм, що в певній мірі дозволяє припустити походження ісфаганської полби (довжина луски якої складає $15,0 \pm 0,21$) від цього різновиду *T. dicoccoides*.

Серед гібридних нащадків F_2 нами проведені добори рослин за показниками колосу, які вирізнялись за рівнем прояву окремих ознак або їх поєднань. Ці рослини висівались протягом 2003–2007 рр. з повторними багаторазовими доборами та насичуючими схрещуваннями з батьківськими сортами. Серед сімей і ліній, що створюються, основна увага приділялась господарсько-цінним ознакам і новоутворенням для розширення генетичного різноманіття пшениці.

Зокрема, серед ліній, що виділились протягом 2006–2007 рр. за рівнем урожайності, можна виділити комбінації за участі м'якої пшениці сорту Харківська 18. Так, дві безості лінії типу м'якої пшениці походженням $F_1BC_1F_3$ Харківська 18 \times *T. ispahanicum* перевищили в 2007 році сорт-стандарт Харківська 28 (на 2 і 12% відповідно) з урожайністю 126 і 135 г/м². Як свідчать результати структурного аналізу, ці лінії виділились і за деякими елементами продуктивності: маса зерен з колосу в обох лініях понад 1,5 г; маса 1000 зерен 4,35 і 4,85 г. Також за роки вивчення вони виявились стійкими до вилягання – 7–8 балів.

Інша безоста лінія типу *T. aestivum*, походженням F_3 Харківська 18 \times *T. ispahanicum*, разом з підвищеною масою 100 зерен – 4,14 г відзначалась підвищеною продуктивною кущистістю – 1,47, що для ярої пшениці в умовах Східного Лісостепу є істотним.

Серед гібридного матеріалу, одержаного за участі інших сортів м'якої пшениці, виділяється лінія походженням $F_1BC_1F_1$ Ленінградка \times *T. ispahanicum*, яка в 2006 році виявилась найбільш крупнозерною серед інших сортів і форм пшениці і мала масу 100 зерен 4,08 г.

Серед новоутворень інтерес викликає лінія типу *T. petropavlovskiyi* з утрудненим вимолотом, масою 100 зерен 3,84 г та продуктивною кущистістю 1,37, походженням F_4 *T. ispahanicum* \times Харківська 18, та лінія типу *T. durum* з довгими лусками і видовженими зернівками, походженням F_3 Харківська 18 \times *T. ispahanicum*.

Висновки

Таким чином, характер розщеплення в комбінаціях *T. ispahanicum* \times *T. aestivum* свідчить про високий формотворчий потенціал в інконгруентних схрещуваннях за участі ісфаганської полби, що створює широкі можливості для селекційного процесу, а також про значну генетичну відмінність останньої від пшениць з генетичним комплексом *p*: *T. petropavlovskiyi* та *T. polonicum*. Поява серед гібридних нащадків форм типу *T. dicoccum* і наявність серед *T. dicoccoides* var. *kotschyi* форм з довгими лусками свідчить на користь гіпотези про походження ісфаганської полби від одного з цих близьких видів. Отримані результати свідчать про доцільність включення ісфаганської полби в селекційний процес як джерела цінних генів, які здатні впливати на покращення основних характеристик продуктивності колосу

Список літератури

- Дорофеев В.Ф., Лаптев Ю.П., Чекалин Н.М. Цветение, опыление и гибридизация растений: Учебн. пособ. – М.: Агропромиздат, 1990. – С. 17–18. /Dorofeyev V.F., Laptev Yu.P., Chekalin N.M. Tsveteniye, opyleniye i gibrizatsiya rasteniy: Uchebn. posob. – M.: Agropromizdat, 1990. – S. 17–18./
- Дорофеев В.Ф., Якубцинер М.М., Руденко М.И. и др. Пшеницы мира. – Л.: Колос, 1976. – 487с. /Dorofeyev V.F., Yakubtsiner M.M., Rudenko M.I. i dr. Pshenitsy mira. – L.: Kolos, 1976. – 487s./
- Доспехов Б.А. Планирование полевого опыта и статистическая обработка его данных: Учебн. пособ. – М.: Колос, 1972. – 207с. /Dospikhov B.A. Planirovaniye polevogo opyta i statisticheskaya obrabotka yego dannykh: Uchebn. posob. – M.: Kolos, 1972. – 207s./
- Канделаки Г.В. Отдалённая гибридизация и её закономерности. – Тбилиси: Мецниереба, 1969. – 159с. /Kandelaki G.V. Otdalennaya gibrizatsiya i yeye zakonmernosti. – Tbilisi: Metsniyereba, 1969. – 159s./
- Карпеченко Г.Д. Теория отдалённой гибридизации. – М.-Л.: Гос. изд-во совхозной и колхозной литературы, 1935. – 65с. /Karpechenko G.D. Teoriya otdalennoy gibrizatsii. – M.-L.: Gos. izd-vo sovhoznoy i kolkhoznoy literatury, 1935. – 65s./
- Коваль С.Ф., Шаманин В.П. Растение в опыте. – Омск: ИЦИГ СО РАН, ОмГАУ, 1999. – 204с. /Koval' S.F., Shamanin V.P. Rasteniyе v opyte. – Omsk: ICiG SO RAN, OmGAU, 1999. – 204s./
- Культурная флора СССР: Пшеница. Т.1 / В.Ф.Дорофеев, А.А.Филатенко, Э.Ф.Мигушова и др. – Л.: Колос, 1979. – 346с. /Kul'turnaya flora SSSR: Pshenitsa. T.1 / V.F.Dorofeyev, A.A.Filatenko, E.F.Migushova i dr. – L.: Kolos, 1979. – 346s./
- Рожков Р.В. Успадкування ознак полоноїдності у схрещуваннях ісфаганської полби з сортами м'якої та твердої пшениць // Генетичні ресурси для адаптивного рослинництва: мобілізація, інвентаризація, збереження, використання: Тези доповідей міжнародної науково-практичної конференції. – Оброшино: Інститут землеробства і тваринництва західного регіону, 2005. – С. 229–230. /Rozhkov R.V. Uspadkuvannya oznak polonoidnosti u skhreshchuvannyakh isfagans'koi polby z sortamy m'yakoi ta tverdoi pshenyts' // Genetychni resursy dlya

adaptivnogo roslynnystva: mobilizatsiya, inventarizatsiya, zberezheniya, vykorystannya: Tezy dopovidey mizhnarodnoi naukovo-praktychnoi konferentsii. – Obroshyno: Instytut zemlerobstva i tvarynnystva zakhidnogo regionu, 2005. – S. 229–230/

Рожков Р.В. Формотворчий процес при інконгруентних схрещуваннях видів-полоноїдів з сортами м'якої та твердої пшениць // Інноваційні напрямки діяльності молодих вчених в галузі рослинництва: Збірник тез III-ої Міжнародної конференції молодих вчених. – Харків: Інститут рослинництва ім. В.Я.Юр'єва УААН, 2006. – С. 119–120. /Rozhkov R.V. Formotvorchyy protses pry inkongruentnykh skhreshchuvannyakh vydiv-polonoidiv z sortami m'yakoi ta tverdoi pshenyts' // Innovatsiyni napryamky diyal'nosti molodykh vchenykh v galuzi roslynnystva: Zbirnyk tez III-oi Mizhnarodnoi konferentsii molodykh vchenykh. – Kharkiv: Instytut roslynnystva im. V.Ya.Yuryeva UAAH, 2006. – S. 119–120/

Филатенко А.А., Анфилова Н.А., Гашимов М.Э., Богуславский Р.Л. Внутривидовая структура дикорастущей палестинской полбы *Triticum dicoccoides* (Koern. ex Aschers. et Graebn.) Schweinf. // Исходный материал и проблемы селекции пшеницы и тритикале: Сб. науч. тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. – Л., 1991. – Т.142. – С. 99–105. /Filatenko A.A., Anfilova N.A., Gashimov M.E., Boguslavskiy R.L. Vnutrividovaya struktura dikorastushchey palestinskoy polby *Triticum dicoccoides* (Koern. ex Aschers. et Graebn.) Schweinf. // Ishodnyy material i problemy seleksii pshenitsy i tritikale: Sb. nauch. tr. po prikladnoy botanike, genetike i seleksii. – L., 1991. – Т.142. – С. 99–105/

Челак В.Р. Филогенетика исфаганской полбы – *T. ispanicum* Heslot // Цитология и генетика. – 1978. – Т.ХІІ. – С. 322–330. /Chelak V.R. Filogenetika isfaganskoy polby – *T. ispanicum* Heslot // Tsitologiya i genetika. – 1978. – Т.ХІІ. – С. 322–330/

Al-Nakimi A., Monneveux P., Nachit M., Balfourier F. The use of alien tetraploid wheat species to improve drought tolerance in durum wheat // Evaluation and exploitation of genetic resources: pre-breeding. Proceedings Clermont-Ferrand. – France, 1994. – P. 171–186.

Beil G.M., Atkins R.E. Inheritance of quantitative characters in grain sorghum // Jowa J. Sci. – 1965. – Vol.39, №3. – P. 345–358.

Watanabe N. Genetic control of the long glume phenotype in tetraploid wheat by homoelogenous chromosomes // Euphytica. – 1999. – Vol.106, №1. – P. 39–43.

Представлено: Р.Л.Богуславським / Presented by: R.L.Boguslavsky

Рекомендовано до друку: В.Ю.Страшнюком/ Recommended for publishing by: V.Yu.Strashnyuk

Подано до редакції / Received: 20.04.2010.