

ГЕНЕТИКА

УДК: 581:633

**УСПАДКУВАННЯ ОЗНАК У ГІБРИДІВ ВИДІВ І ФОРМ ПІДРОДУ
BOEOTICUM З ТВЕРДОЮ ПШЕНИЦЕЮ ТА В ЇХНЬОМУ ПОТОМСТВІ
ВІД СТУПІНЧАСТИХ СХРЕЩУВАНЬ**

О. Твердохліб

*Національний центр генетичних ресурсів рослин України
Інститут рослинництва імені В.Я. Юр'єва НААН України
Московський просп., 142, Харків 61060, Україна
e-mail: ncpgru@gmail.com*

Схрещували види і форми пшениці – носії субгеному *G* з твердою пшеницею сорту Спадщина. Реципрокні гібриди вдається одержати лише з тетраплоїдними ($2n=28$) видами *T. timopheevii* та *T. militinae*, а з гексаплоїдних – з *T. miguschovae*. *T. timococcum* і *T. kiharae* ($2n=42$) дають гібриди лише у прямих комбінаціях. У гібридів F_1 за морфологічними ознаками проявляється інгібіторна дія субгеномів, успадкованих від егілопсів – *D* та *U*. У простих і ступінчастих схрещуваннях за участі *T. timopheevii* та *T. miguschovae* опушення колоскових лусок успадковується як рецесивна ознака. У F_3 *T. timopheevii* × Спадщина і F_2 бекросів та ступінчастих гібридів виділені трансгресивні форми за показниками продуктивності колоса.

Ключові слова: пшениця, віддалена гібридизація, морфологічні ознаки, успадкування, реципрокний ефект, трансгресії.

Складні віддалені схрещування є ефективним шляхом розширення генетичної основи пшениці з метою генетичного покращення представників вирощуваних у виробництві її видів, а також одержання якісно нових форм, які можуть бути потенційно корисними [4]. У цьому плані цікавим є залучення до гібридизації поліплоїдних видів і форм підроду *Boeoticum*. Використання з цією метою базового виду *Triticum timopheevii* Zhuk. не дало значних успіхів. Одна з головних причин полягає у генетичній віддаленості цього виду від твердої пшениці, яка належить до підроду *Triticum*. Це обмежує можливість генетичної рекомбінації, отже, включення цінних генів споріднених видів у геном твердої пшениці. Є дані, що підвищення рівня плоїдності, принаймні однієї з батьківських форм, підвищує схрещуваність [5]. У зв'язку з цим можна очікувати, що використання створених на базі *T. timopheevii* ряду синтетичних форм із більш високим рівнем плоїдності буде більш успішним. Цінним компонентом гібридів є тверда пшениця як джерело комплексу ознак, що визначають високу якість макаронних і круп'яних виробів. У схрещуваннях із залученням плівчастих видів пшениці суттєвим недоліком створюваних гібридних форм є важкий вимолот зернівок і ламкість колосового стрижня. Перспективним, хоча й мало вивченим джерелом альтернативних генів, що зумовлюють «культурний» тип пшениці, є *T. persicum* Vav. Видом, який стоїть на верхівці еволюційного шляху роду *Triticum* і характеризується найвищою адаптивністю, потенціальною продуктивністю, хлібопекарськими властивостями зерна, є м'яка пшениця *T. aestivum* L.

Закономірності успадкування ознак у складних схрещуваннях вивчені значно менше, ніж у простих. Поряд із цим, вивчення цих закономірностей визначає успіх використання означених видів і форм у таких схрещуваннях.

У зв'язку з цим метою нашого дослідження було встановити характер формоутворювального процесу в поколіннях гібридів між представниками видів і форм підроду *Boeoticum* з твердою пшеницею та їхньому потомстві від ступінчатих схрещувань.

Матеріалом для досліджень були представники підроду з колекції Національного банку генетичних ресурсів рослин України: *T. timopheevii* (UA0300305, Грузія) – базовий вид, геномна формула A^bA^bGG , $2n=28$; *T. timococcum* (UA0500025 Болгарія) – одержаний додаванням до геному *T. timopheevii* субгеному *A* від *T. monococcum* L., геномна формула $A^bA^bA^mA^mGG$, $2n=42$; форми з Японії, Університету м. Кіото: *T. kiharae* (UA0500014) – створений додаванням до геному *T. timopheevii* субгеному *D* від *Ae. tauschii* Coss., геномна формула A^bA^bGGDD , $2n=42$, та АД 217 (UA0500017), у якому геном *T. timopheevii* поєднаний з геномом *U* від *Ae. umbellulata*, геномна формула A^bA^bGGUU , $2n=42$, *T. militinae* (UA0300257, $A^bA^bG^mG^m$, $2n=28$) та два зразки *T. miguschovae* (UA0500015, UA0500016), геномна формула $A^bA^bG^mG^mDD$, $2n=42$, створений шляхом додавання до геному *T. militinae* субгеному *D* від *Ae. tauschii* subsp. *strangulata*; представник підроду *Triticum*: *T. durum* сорт Спадщина (UA0201075), *T. persicum* var. *persicum* (UA0300062, Грузія); у двох останніх зразків геномна формула A^uA^uBB , $2n=28$, та *T. aestivum* (геномна формула A^uA^uBBDD , $2n=42$) сорт Героїня (UA0105703). Зразки підроду *Boeoticum* одержані з Всесоюзного (нині Всеросійського) науково-дослідного інституту рослинництва імені М.І. Вавилова, Росія; сорт твердої пшениці Спадщина та м'якої пшениці Героїня надані оригіном – лабораторією селекції ярої пшениці Інституту рослинництва імені В.Я. Юр'єва УААН, Україна.

Проводили реципрокні схрещування між представниками підроду *Boeoticum* і твердою пшеницею. Гібридні рослини F_1 були стерильними, тому їх схрещували з твердою пшеницею сорту Спадщина, м'якою пшеницею сорту Героїня та *T. persicum* (ступінчасті схрещування). Досліджували покоління $F_1 - F_3$ простих і ступінчастих гібридів та бекросі. Оскільки ці схрещування є інконгруентними [5], до них не можна застосовувати методи менделівського аналізу успадкування ознак.

Як маркерні якісні ознаки використовували опушення колоскових лусок, їхнє забарвлення, наявність остюків. У поколіннях розщеплення підраховували частоту рослин, що характеризуються різними формами прояву цих ознак.

Аналізували кількісні ознаки – висоту рослин, довжину колоса і кількість колосків у ньому. Для кожної батьківської форми та гібрида F_1 по 10-ти рослинах розраховували середнє значення кожної ознаки. Вірогідність різниці між цими середніми значеннями оцінювали порівнянням її з найменш суттєвою різницею (НСР), яку розраховували за результатами дисперсійного аналізу [3]. Ступінь домінування в F_1 розраховували за формулою Біла-Еткінса [7]. При цьому показники від 0,1 по 0,3 відповідають слабкому ступеню домінування батьківської форми з більшим проявом ознаки, від 0,4 по 0,6 – середньому, від 0,7 по 1,0 – сильному ступеню домінування; понад 1,0 – наддомінуванню.

Фертильність колосів гібридних рослин оцінювали за індексом озерненості колоска, який визначали шляхом ділення кількості зерен у колосі на кількість розвинених колосків.

Аналізували в поколіннях простих, ступінчастих гібридів і бекросів усі рослини. Індивідуальний аналіз рослин проводили за загальноприйнятою методикою [3]. Вимірювання проводили після досягнення рослинами фази повної стиглості. У кожному поколінні виявляли рослини, що перевищували кращу з батьківських форм за довжиною колоса, кількістю колосків у колосі та озерненістю колоса. Визначали частоту таких рослин і ступінь перевищення кращої з батьківських форм, застосовуючи формули Г. С. Воскресенської та В. І. Шпота для оцінки трансгресій [1].

Дослідження проводили у 2006–2009 рр. на експериментальній базі Інституту рослинництва імені В.Я. Юр'єва «Елітне». Умови років вивчення загалом були сприятливими для росту й розвитку рослин досліджуваних форм і прояву кількісних та якісних ознак.

Первинні прості схрещування проводили у 10 прямих і зворотних комбінаціях, у яких батьківськими формами були, з одного боку, види та форми підроду *Boeoticum*: *T. timopheevii*, *T. militinae*, *T. timococcum*, *T. kiharae*, АД 217, *T. miguschovae*, з іншого боку, – пшениця тверда яра сорту Спадщина (табл. 1).

Усі рослини F_1 простих схрещувань мали неопушений остистий колос, досить широке та довге листя з коротким бархатистим опушенням; щетинисте опушення було наявне лише у рослин комбінацій *T. timococcum* × Спадщина та *T. kiharae* × Спадщина. Після дозрівання переважна більшість рослин мала кавове забарвлення колоса, лише у комбінаціях за участі *T. timopheevii* (пряма та зворотна) й АД 217 (пряма) забарвлення колоса було світлим. Фертильність рослин F_1 усіх комбінацій низька [6], що обумовлено інконгруентним характером схрещувань.

Реципрокні гібриди вдалось одержати лише у комбінаціях за участі *T. timopheevii* та *T. militinae* – обидва види мають той самий рівень плоідності, що й тверда пшениця: $2n=28$. З гексаплоїдними ($2n=42$) представниками підроду *Boeoticum* – *T. timococcum*, *T. kiharae*, *T. miguschovae* – одержані лише прямі гібриди. Можливою причиною, поряд із генетичною віддаленістю батьківських форм, є різниця у рівнях плоідності між ними.

Реципрокні гібриди між *T. timopheevii* та сортом Спадщина суттєво відрізнялися за успадкуванням висоти рослин: у прямій комбінації спостерігалось наддомінування твердої пшениці, у зворотній дуже слабо домінувала *T. timopheevii*. Успадкування довжини колоса і кількості колосків у колосі в обох реципрокних комбінаціях однаково за характером і відрізняється лише кількісно: відповідно домінування і наддомінування твердої пшениці. При цьому слід зазначити, що за кількістю колосків у колосі батьківські форми практично не відрізнялися.

Реципрокні гібриди між *T. militinae* та сортом Спадщина відрізнялись за успадкуванням висоти рослин і кількості колосків у колосі. У прямій комбінації спостерігається практично проміжне успадкування ($D=0,1$) висоти рослин і гібридна депресія ($D=-3,7$) за кількістю колосків у колосі. У реципрокній комбінації має місце повне домінування твердої пшениці за першою ознакою і наддомінування за другою. За довжиною колоса в обох комбінаціях має місце слабе домінування твердої пшениці.

При схрещуванні твердої пшениці Спадщина з гексаплоїдними синтетичними формами реципрокні гібриди вдалось одержати лише у комбінації з *T. miguschovae* UA0500015. З іншими формами одержані лише прямі гібриди.

Відмінності між реципрокними гібридами пояснюються, ймовірно, різницею між спадковими основами цитоплазм батьківських форм.

Успадкування ознак в F_1 гібридів за участі *T. miguschovae* відрізнялося від гібридів за участі батьківської форми цього амфіплоїду *T. militinae*, що пов'язано з присутністю додаткового субгеному *D*. Зокрема, в обох реципрокних гібридів з *T. miguschovae* за висотою рослини і у зворотного гібриду за довжиною колоса абсолютні значення ступеня домінування більші, ніж у гібридів з *T. militinae*. За усіма трьома ознаками – висоти рослини, довжини колоса і кількості колосків у ньому – у прямій комбінації спостерігається домінування *T. miguschovae*, у зворотній – різні ступені домінування (довжина колоса, кількість колосків у ньому) або наддомінування твердої пшениці. Причому за кількістю колосків у колосі ступінь домінування твердої пшениці у гібрида з *T. miguschovae* значно

слабший, ніж у гібрида з *T. militinae*. Таким чином, у прямому гібриді виявляється супресуюча дія субгену *D*, яка проявляється у наявності цитоплазми *T. miguschovae* (похідної від *T. militinae*). У реципрокному гібриді, що має цитоплазму твердої пшениці, проявляється домінування або наддомінування твердої пшениці.

У АД 217 та *T. miguschovae*, створених шляхом додавання до базових генотипів *T. timopheevii* та *T. militinae* відповідно додаткових субгенотипів *U* від *Ae. umbelulata* та *D* від *Ae. tauschii*, ступінь домінування за висотою рослин має від'ємне значення. Причому у форм з базовим генотипом *T. timopheevii* має місце наддомінування, а за наявності базового генотипу *T. militinae* домінує батьківська форма з меншим проявом ознаки.

При додаванні до генотипу *T. timopheevii* додаткового субгенотипу *A* від *T. monococtum* (*T. timococtum*), субгенотипу *U* від *Ae. umbelulata* (АД 217) та субгенотипу *D* від *Ae. tauschii* до генотипу *T. militinae* (*T. miguschovae*) – ступінь домінування за довжиною колоса у всіх випадках має від'ємне значення, тобто домінує батьківська форма з меншим проявом ознаки. У двох прямих комбінаціях за участю *T. kiharae* і *T. miguschovae* спостерігається досить високий ступінь домінування довжини колоса твердої пшениці.

Додатковий субгенотип *D* обумовлює домінування амфіплоїдів *T. kiharae* та обох форм *T. miguschovae* за кількістю колосків у колосі у прямих схрещуваннях: $D = -0,2$. Додавання субгенотипу *U* привело до слабкого домінування за цією ознакою твердої пшениці, додавання субгенотипу *A* – до наддомінування, як і у комбінації з *T. timopheevii*.

Таким чином, стосовно трьох розглянутих ознак у більшості випадків проявляється інгібіторна дія субгенотипів, успадкованих від егілопсів – *D* та *U*. Додаткова доза субгенотипу *A*, додана до генотипу *T. timopheevii*, суттєво зменшує абсолютне значення ступеня домінування, а стосовно довжини колоса також змінює знак показника, тобто спостерігається слабке домінування батьківської форми з меншим проявом ознаки.

Таблиця 1

Ступінь домінування (*D*) у нащадків F_1 між видами та формами носіями субгенотипу *G* і сортом твердої пшениці ярої Спадщина

Комбінація	Висота рослини		Довжина колоса		Кількість колосків у колосі	
	см	D	см	D	шт.	D
Спадщина	75,4	–	6,3	–	15,2	–
<i>T. timopheevii</i>	59,6	–	3,2	–	15,1	–
<i>T. timopheevii</i> × Спадщина	88,0	2,6	5,8	0,7	16,0	17
Спадщина × <i>T. timopheevii</i>	65,0	-0,2	5,5	0,5	17,4	45
<i>T. militinae</i>	41,8	–	2,7	–	16,1	–
<i>T. militinae</i> × Спадщина	60,0	0,1	5,0	0,3	14,0	-3,7
Спадщина × <i>T. militinae</i>	76,0	1,0	4,8	0,2	16,4	1,7
<i>T. timococtum</i>	66,8	–	4,7	–	16,1	–
<i>T. timococtum</i> × Спадщина	72,0	0,2	5,3	-0,3	17,0	3
<i>T. kiharae</i>	53,5	–	5,8	–	9,2	–
<i>T. kiharae</i> × Спадщина	53,0	-1,0	6,2	0,6	11,6	-0,2
АД 217	53,5	–	3,7	–	7,4	–
АД 217 × Спадщина	49,0	-1,4	4,8	-0,2	12,2	0,2
<i>T. miguschovae</i> UA0500015	52,3	–	4,8	–	10,0	–
<i>T. miguschovae</i> UA0500015 × Спадщина	60,0	-0,3	6,0	-0,3	12,0	-0,2
Спадщина × <i>T. miguschovae</i> UA0500015	80,0	1,4	6,3	1	13,2	0,2
<i>T. miguschovae</i> UA0500016	56,6	–	4,4	–	10,0	–
<i>T. miguschovae</i> UA0500016 × Спадщина	59,0	-0,7	6,0	0,7	12,0	-0,2
НСР	3,4	–	0,6	–	0,4	–

Таблиця 2

Перевищення кращої батьківської форми за показниками колоса у потомстві гібридів за участі *T. timopheevii*, *T. miguschovae*, *T. durum* сорт Спадщина та *T. aestivum* сорт Героїня

Комбінація	Репродукція	Всього рослин	Довжина колоса		Кількість колосків		Кількість зерен	
			частота, %	ступінь, %	частота, %	ступінь, %	частота, %	ступінь, %
<i>T. timopheevii</i> × Спадщина	F ₂	11	66,7	2,6	33,3	5,9	0	–
	F ₃	25	83	4,2–70,8	83,3	22–67	42	2–141
bc ₁ <i>T. timopheevii</i> × Спадщина ²	F ₁	24	37,5	9	62,5	25,7	0	–
	F ₂	35	87	10,4–52,1	87	12,8–34,6	0	–
(Спадщина × <i>T. timopheevii</i>) × <i>T. persicum</i>	F ₁	5	0	–	0	–	0	–
	F ₂	35	48	4,2–42	55	2,6–34,6	31	16–53
Спадщина × <i>T. miguschovae</i> × Героїня	F ₁	31	29	1,8–6,1	57	5,6–11,1	43	35,2–43,4
	F ₂	107	50	2,2–34,0	50	6,25–37,5	20	7,0–25,3
Спадщина × <i>T. miguschovae</i> × Героїня ²	F ₁	24	80	8,6–31,5	80	6,25–31,3	50	7,0–64,5
	Найменш значущий ступінь перевищення, %	–	–	–	2,0	–	2,5	–

Рослини F₁ у прямій і зворотній комбінаціях з *T. militinae* були пригніченими, цвіли відкрито, при бекросі твердою пшеницею не зав'язали жодної зернини. У прямих комбінаціях з амфіплоїдами *T. timococcum*, *T. kiharae*, АД 217, та *T. miguschovae* UA0300015 у наших дослідах також не було фертильних рослин, і навіть при запиленні батьківськими формами зерна не зав'язувалися. Це дає підставу стверджувати про наявність не лише чоловічої стерильності, обумовленої чужорідною цитоплазмою, а й жіночої стерильності, обумовленої утворенням гамет із незбалансованим набором хромосом.

Гібридні рослини F₁ були бекросовані сортом Спадщина і запилені сортом м'якої пшениці Героїня та *T. persicum*. Гібридні потомства одержані у реципрокних комбінаціях *T. timopheevii* × Спадщина та при бекросі обох цих гібридів сортом Спадщина, а також у складних (ступінчастих) комбінаціях (*T. timopheevii* × Спадщина) × *T. persicum*; (*T. miguschovae* × Спадщина) × *T. aestivum* Героїня; (Спадщина × *T. miguschovae*) × *T. aestivum* Героїня.

Рослини F₂ та нащадки бекросів обох реципрокних комбінацій *T. timopheevii* × Спадщина, а також F₁ означених вище ступінчастих схрещувань, мали фенотип одноманітний у межах комбінації. Це може свідчити, що у рослин F₁ у заплідненні при ступінчастих схрещуваннях брали участь гамети лише одного або близьких генотипів.

Рослини F₂ та бекросу обох реципрокних комбінацій *T. timopheevii* × Спадщина за морфологічними ознаками колоса були подібними до F₁: світлі, остисті, неопушені. Але у потомстві цих рослин відбулося розщеплення за ознакою опушення колоскових лусок, причому співвідношення між опушеними і неопушеними було майже однаковим в F₃ простих схрещувань (83:17) і F₂ бекросів (80:20). Цей випадок є парадоксальним. Вважається, що опушення лусок у *T. timopheevii* визначається домінантним геном *Hg*, алельним відповідним генам м'якої та твердої пшениць [2]. У наших дослідженнях ця ознака в F₁, F₂ та bc₁ успадковується як рецесивна, тобто не проявляється; поряд із цим, у наступних поколіннях кількість рослин з опушеним колосом значно переважає над кількістю неопушених. Пояснити це явище можна, враховуючи знижену фертильність F₁, F₂ та bc₁ у даних схрещуваннях, переважною елімінацією гамет, які несуть алель відсутності опушення, і участю у заплідненні переважно гамет з алелем, що обумовлює опушення.

У F_1 ступінчастого схрещування (Спадщина \times *T. timopheevii*) \times *T. persicum* колосся було остистим і мало чорне забарвлення та дуже коротке опушення колоскових лусок, ці ознаки успадковані від перської пшениці. При пересіві зернівок, одержаних від рослин F_1 (в F_2) вищепилися рослини з такими ознаками колоса: найбільша частка рослин 61,5% мала чорне остисте опушене колосся; 23,1% – кавове остисте колосся без опушення, 7,7% рослин були зі світлим остистим без опушення колоссям і 7,7% - з кавовим остистим опушеним колоссям. Індекс озерненості колоса у всіх фенотипів низький: від 0,1 до 0,8 зерна на один колосок.

Виявляється високий ступінь зчеплення між темним (чорним і кавовим) забарвленням колоскових лусок і наявністю опушення у гібридів. Звертає на себе увагу те, що характерна ознака *T. persicum* – наявність остюків на колоскових лусках – не проявилась у жодній рослині обох поколінь: замість цього на лусках присутній чітко виражений кільовий зубець, подібний до твердої пшениці. Лише в одиничних колосах як чорного, так і світлого забарвлення, на одній із лусок верхніх колосків цей зубець звужений і видовжений у 3–4 рази, що вказує на генетичний зв'язок з *T. persicum*.

Рослини, одержані від складних схрещувань реципрокних гібридів *T. miguschovae* \times Спадщина зі сортом м'якої пшениці Героїня, мають світлий безостий неопушений колос. Індекс озерненості становить від 0,5–1,5 зерна на один колосок. Рослини наступного покоління та потомства повторного схрещування (бекросу) зі сортом Героїня за фенотипом наближалися до цього сорту. Поряд із цим, спостерігалось розщеплення за наявністю остюків і опушення. Як і у комбінаціях з *T. timopheevii*, у схрещуваннях з *T. miguschovae* відсутність опушення виявляється домінантною.

Якщо поява остистих і опушених рослин у F_2 ступінчастого гібрида (Спадщина \times *T. miguschovae*) \times Героїня у кількості відповідно 12 і 24% закономірна, то вищеплення 9% остистих і 9% «охвостих» (з остюками на верхівці колоса), а також 9% опушених рослин в F_1 дворазового бекросу (Спадщина \times *T. miguschovae*) \times Героїня², можливо, пояснюється неповною експресією у цих рослинах генів сорту Героїня (супресорів), що подавляють утворення остюків і опушення лусок, під впливом генів, успадкованих від інших двох батьківських форм.

Для цілей практичної селекції цікавими є форми зі спадково закріпленим перевищенням кращої батьківської форми за ознаками, пов'язаними з продуктивністю, у одержаних нами форм за довжиною колоса, кількістю колосків у ньому і озерненістю колоса. Такі форми виявлені у більшості комбінацій схрещувань (табл. 2); не виявлені вони у комбінаціях bc_1 (Спадщина \times *T. timopheevii*) \times Спадщина та *T. miguschovae* \times Спадщина². Причому як частота, так і найвищий рівень прояву перевищення зростають у наступному поколінні кожної комбінації порівняно з попереднім поколінням. Форми, виділені за перевищенням кращої батьківської форми за довжиною колоса, і кількістю колосків у ньому в F_3 *T. timopheevii* \times Спадщина і F_2 бекросів та ступінчастих гібридів, можна вважати трансгресивними. Унаслідок стерильності ранніх поколінь простих і ступінчастих гібридів, обумовленої генетичними причинами, перевищення кращої батьківської форми за кількістю колосків у колосі не завжди реалізується у перевищенні за озерненістю колоса. Поряд із цим, такі форми відмічені в F_3 *T. timopheevii* \times Спадщина і F_2 більшості ступінчастих гібридів. Це пов'язано зі стабілізацією мейозу в цих поколіннях, наслідком чого є підвищення фертильності.

Таким чином, у схрещуваннях з твердою пшеницею реципрокні гібриди вдається одержати лише з видами рівної з нею плоідності ($2n=28$) – *T. timopheevii* та *T. militinae*, а з

гексаплоїдних – з *T. miguschovae*. Реципрокні відмінності відсутні у гібридах з *T. timopheevii* і виражені у гібридах з *T. militinae* і *T. miguschovae*.

З гексаплоїдними ($2n=42$) формами *T. timococcum* і *T. kiharae* тверда пшениця дає гібриди лише у прямих комбінаціях.

У гібридів F_1 між видами та формами носіями субгеному *G* і твердою пшеницею за висотою рослини, довжиною колоса та кількістю колосків у колосі у більшості випадків проявляється інгібіторна дія субгеномів, успадкованих від егілопсів – *D* та *U*. Додавання до геному *T. timopheevii* додаткового субгеному *A* суттєво зменшує абсолютне значення ступеня домінування, а стосовно довжини колоса – також і знак.

Рослини F_2 та бекросу обох реципрокних комбінацій *T. timopheevii* × Спадщина та F_1 ступінчастих схрещувань мали фенотип одноманітний у межах комбінації. Це свідчить про участь у заплідненні при ступінчастих схрещуваннях гамет лише одного або близьких генотипів.

У простих і ступінчастих схрещуваннях за участі *T. timopheevii* та *T. × miguschovae* опушення колоскових лусок успадковується як рецесивна ознака.

У потомстві дворазового бекросу (Спадщина × *T. miguschovae*) × Героїня² з'являються рослини з рецесивними ознаками – остисті й опушені, що пояснюється неповною експресією у цих рослинах генів-супресорів сорту Героїня під впливом генів, успадкованих від інших двох батьківських форм.

У F_3 *T. timopheevii* × Спадщина і F_2 бекросів та ступінчастих гібридів виділені трансгресивні форми за довжиною колоса, кількістю колосків у ньому та озерненістю колоса.

1. Воскресенская Г. С., Шпота В. И. Трансгрессия признаков у гибридов BRASSIKA и методика количественного учета этого явления // Селекция и семеноводство. 1967. № 6. С. 18–20.
2. Гончаров Н. П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей // Новосибирск: Сибирское университетское изд-во, 2002. 252 с.
3. Доспехов Б. А. Планирование полевого опыта и статистическая обработка его данных: Учебн. пособ. М.: Колос, 1972. 207 с.
4. Идентифицированный генофонд растений и селекция. СПб.: ВИР, 2005. 896 с.
5. Карпеченко Г. Д. Увеличение скрещиваемости вида путём увеличения числа хромосом // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. Л., ВИР, 1937. Т. 2. Вып. 6. С. 73–79.
6. Твердохліб О. В. Схрещуваність та фертильність гібридів між формами пшениці носіями субгеному *G* та сортами м'якої та твердої пшениць // Вісн. Харків. ун-ту. Сер. біол. 2009. Вип. 9. № 856. С. 89–96.
7. Veil G. M., Atkins R. E. Inheritance of quantitative characters in grain sorgum // Jowa J. Sci. 1965. Vol. 39. N 3. P. 345–358.

Стаття: надійшла до редакції 12.08.10

доопрацьована 26.10.10

прийнята до друку 28.10.10

**INHERITANCE OF TRAITS IN THE HYBRIDS OF SPECIESES
AND FORMS OF THE SUBGENUS BOEOTICUM WITH DURUM WHEAT
AND ITS OFFSPRING OF STEP CROSSES**

E. Tverdokhlib

*National Centre for Plant Genetic Resources of Ukraine
Institute of Plant Production n.a. V.J. Yurjev of NAAS of Ukraine
Moskovsky Ave, 142, Kharkiv 61060, Ukraine
e-mail: ncpgru@gmail.com*

Specieses and forms of wheat carrying the subgenome *G* were crossed with durum wheat variety Spadshchyna. Reciprocal hybrids can be obtained only with tetraploid ($2n=28$) species *T. timopheevii* and *T. militinae*, and with hexaploid species *T. miguschovae*. *T. timococcum* and *T. kiharae* ($2n=42$) give hybrids only in direct combinations. Inhibitory effect of the subgenomes inherited from *Aegilops* species – *D* and *U* is displayed in F_1 hybrids on morphological features. In simple and step crosses with the participation of *T. timopheevii* and *T. miguschovae*, pubescence of glumes is inherited as a recessive trait. Transgressive forms on the traits of ear productivity are selected in the F_3 *T. timopheevii* × Spadshchyna and F_2 of backcrosses and step hybrids.

Key words: wheat, distant hybridization, morphological traits, inheritance, reciprocal effect, transgressions.

**НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ У ГИБРИДОВ ВИДОВ И ФОРМ ПОДРОДА
BOEOTICUM С ТВЁРДОЙ ПШЕНИЦЕЙ И В ИХ ПОТОМСТВЕ
ОТ СТУПЕНЧАТЫХ СКРЕЩИВАНИЙ**

Е. Твердохлеб

*Национальный центр генетических ресурсов растений Украины
Институт растениеводства имени В.Я. Юрьева НААН Украины
Московский просп., 142, Харьков 61060, Украина
e-mail: ncpgru@gmail.com*

Скрещивали виды и формы пшеницы – носители субгенома *G* с твердой пшеницей сорта Спадщина. Реципрокные гибриды удается получить только с тетраплоидными ($2n=28$) видами *T. timopheevii* и *T. militinae*, а из гексаплоидных – с *T. miguschovae*. *T. timococcum* и *T. kiharae* ($2n=42$) дают гибриды только в прямых комбинациях. У гибридов F_1 по морфологическим признакам проявляется ингибиторное действие субгеномов, унаследованных от эгилопсов – *D* и *U*. В простых и ступенчатых скрещиваниях с участием *T. timopheevii* и *T. miguschovae* опушение колосковых чешуй наследуется как рецессивный признак. В F_3 *T. timopheevii* × Спадщина и F_2 беккроссов и ступенчатых гибридов выделены трансгрессивные формы по показателям продуктивности колоса.

Ключевые слова: пшеница, отдаленная гибридизация, морфологические признаки, наследование, реципрокный эффект, трансгрессии.