

ГЕНЕТИКА

УДК 633.112.1:631.527:575

<https://doi.org/10.21498/2518-1017.18.1.2022.257585>

Оцінювання параметрів генетичної варіації пшениці ярої твердої (*Triticum durum* Desf.) за ознакою «кількість зерен з головного колоса»

Є. А. Кузьменко*, А. В. Пірич, М. В. Федоренко

Миронівський інститут пшениці імені В. М. Ремесла НААН України, с. Центральне, Обухівський р-н, Київська обл., 08853, Україна, *e-mail: evgeniy.anatoliyovich@gmail.com

Мета. Оцінити комбінаційну здатність, особливості та характер успадкування ознаки «кількість зерен з головного колоса» у сортів пшениці ярої твердої для подальшого їх залучення у селекційні програми. **Методи.** Дослідження проводили в Миронівському інституті пшениці імені В. М. Ремесла НААН України. До схрещувань за повною діалельною схемою (7×7) були залучені сорти ('Жізель', 'МІП Райдужна', 'Харківська 27', 'Харківська 39', 'Спадщина', 'Кучумовка', 'Тера') вітчизняної селекції. Батьківські компоненти та F_1 досліджували в польових умовах 2016–2017 рр. **Результати.** Дисперсійний аналіз комбінаційної здатності виявив значну перевагу ефектів загальної комбінаційної здатності (ЗКЗ). Середній квадрат специфічної комбінаційної здатності (СКЗ) значно поступався ЗКЗ, проте був достовірним в обидва роки досліджень. Стабільно високі ефекти ЗКЗ у 2016 та 2017 рр. було визначено в сорту 'Тера' ($g_i = 1,35; 2,37$). Неалельної взаємодії не було виявлено, що дало змогу провести аналіз основних параметрів генетичної варіації. В обидва роки досліджень у фенотиповому прояві кількості зерен з головного колоса домінантні ефекти (H_1 та H_2) переважали над адитивними (D). Показник середнього ступеня домінування вказував на наддомінування (H_1/D). Показник середнього ступеня домінування в локусах ($\sqrt{H_1/D}$) також вказував на наддомінування. Домінування було достовірно спрямованим. Домінантні ефекти генів збільшували кількість зерен, тоді як рецесивні – зменшували. Виявлено щонайменше одну групу генів, яка зумовлювала домінування. Загалом кількісно у дослідженнях сортів переважали домінантні гени ($F > 0$), або групи генів. Високий коефіцієнт успадковуваності у широкому розумінні ($H^2 = 0,88; 0,90$) свідчить про значну фенотипову обумовленість генетичним чинникам. Коефіцієнт успадковуваності у вузькому розумінні ($h^2 = 0,31; 0,38$) указує на середній внесок адитивних ефектів генів над домінантними. **Висновки.** Виявлені селекційно-генетичні особливості за ознакою «кількість зерен з головного колоса» дають змогу прогнозувати ефективність доборів, спрямованих на збільшення ознаки в новоствореному гібридному матеріалі. Проте, через переважання домінантних ефектів та наддомінування в генетичному контролі ознаки, ефективнішими будуть добори в більш пізніх поколіннях. Як генетичні джерела для збільшення ознаки «кількість зерен з головного колоса» слід використовувати сорти 'Харківська 27', 'Харківська 39' та 'Тера'.

Ключові слова: пшениця яра; діалельні схрещування; загальна комбінаційна здатність; специфічна комбінаційна здатність; успадковуваність.

Вступ

Пшениця яра тверда (*Triticum durum* Desf.) є другою після пшениці ярої м'якої зерновою культурою, яка широко використовується в усьому світі в харчовій промисловості завдяки тому, що має ліпші показники

Yevhenii Kuzmenko
<http://orcid.org/0000-0002-6256-1482>
Alina Pirych
<http://orcid.org/0000-0003-2312-9774>
Maryna Fedorenko
<http://orcid.org/0000-0002-3021-3643>

якості зерна [1]. Більш ніж 80% сортів твердих пшениць, створених у розвинених країнах, охоплюють понад 50% посівних площ [2]. Тверда пшениця економічно є дуже важливою культурою через її унікальні характеристики та продукти. Завдяки високому вмісту білка та міцності ендосперму, вона має широку сферу застосування, передусім для виробництва макаронних виробів [3, 4], а також для виготовлення круп високої харчової цінності та інших продуктів [5].

В Україні сучасний рівень виробництва пшениці ярої твердої не задовільняє потреби попиту і пропозиції. Вирішення цієї проблеми

ми можливе завдяки створенню та впровадженню у виробництво нових високоврожайних сортів, адаптованих до інтенсивних технологій вирощування, здатних реалізувати їхній генетичний потенціал [6–8].

Значних успіхів у підвищенні продуктивності пшениці ярої твердої досягнуто завдяки роботам Голика В. С., Голика О. В. [8, 9], Кабацюри А. А., [10], Паламарчука А. І. [11], Власенка В. А. [12], Хоменко С. О., Федоренко М. В. та ін. [13]. До державного реєстру сортів, придатних до поширення в Україні, внесено 22 сорти пшениці ярої твердої, але проблема підвищення продуктивності ще далека від повного вирішення.

Діалельний аналіз є добре відомими механізмом традиційної селекції для розуміння дії алельних і неалельних генів, природи та кількості генетичної дисперсії, що використовується генотипами в конкретних комбінаціях [14, 15]. Для створення високоврожайних сортів пшениці ярої твердої, важливо вивчити генетичний склад ліній різного еколо-географічного походження, модель успадкування ознак, що детермінують урожайність, та зв'язок ознак зернової продуктивності з урожайністю в цих умовах [16, 17].

У селекції рослин, продуктивність гібридів прогнозується на основі їхніх батьківських компонентів, за допомогою неповних та повних діалельних схрещувань. Комбінаційна здатність є одним із важливих етапів вивчення схрещувань в селекційних програмах пшениці, щоб розрізняти високоврожайні гібриди та розпізнати найкращі загальні та специфічні комбінатори [18–20].

Мета досліджень – оцінити комбінаційну здатність, особливості та характер успадкування ознаки «кількість зерен з головного колоса» у сортів пшениці ярої твердої для подальшого їх застосування у селекційні програми.

Матеріали та методика дослідження

Дослідження проводили упродовж 2016–2017 рр. на базі лабораторії селекції ярої пшениці Миронівського інституту пшениці імені В. М. Ремесла НААН України (МІП). Площа посівної ділянки становила 1 м², розміщення варіантів – рендомізоване, повторність – триразова. За стандарт використовували сорт ‘Спадщина’, який висівали через кожні 25 номерів. Гібридні комбінації висівали вручну за схемою «материнська компонент – гібрид (F₁, F₂) – батьківський компонент» з міжряддям 30 см [21].

Фенологічні спостереження проводили відповідно до методичних вказівок [22].

Для визначення комбінаційної здатності проводили гібридизацію за повною (7 × 7) діалельною схемою у 2016 та 2017 рр. Як компоненти схрещувань використовували сорти пшениці ярої твердої вітчизняної селекції: ‘Жітель’, ‘МІП Райдужна’ (Миронівський інститут пшениці імені В. М. Ремесла НААН), ‘Харківська 27’, ‘Харківська 39’, ‘Спадщина’, ‘Кучумовка’ (МІП), ‘Тера’ (Носівська селекційно-дослідна станція МІП). Запилення кастрованих рослин здійснювали твел-методом. Загальну (ЗКЗ) та специфічну комбінаційну здатність (СКЗ) і генетичні параметри (D – адитивні ефекти, H₁ – ефекти позитивних алелей, H₂ – ефекти негативних алелей, F – ефекти домінантних алелей, H₁/D – середній ступінь домінування, √H₁/D – ступінь домінування за локусами, 1/2F/√[(D(H₁ – H₂))] – рівень домінування в локусах, (√4DH₁ + F)/(\sqrt{4DH_1} - F) – співвідношення домінантних і рецесивних алелей, H₂/4H₁ – співвідношення позитивних і негативних ефектів генів, r[(Wr+Vr)I; xi] – коефіцієнт кореляції) розраховували за методиками М. А. Федіна, Д. Я. Сіліса, А. В. Сміряєва [23]. Дисперсійний аналіз діалальних таблиць проводили методом, який розроблено Хейманом [24]. Для характеристики специфічної комбінаційної здатності вираховували її ефекти в комбінаціях, а також константи СКЗ сортів та порівнювали з їх середніми показниками. Розмежування на високу, середню та низьку специфічну комбінаційну здатність здійснювали за шкалою: якщо величина константи < 0,5 середньої, то СКЗ є низькою, якщо понад 0,5, але менше ніж 1,5, то СКЗ є середньою, і якщо > 1,5 середньої, то СКЗ є високою [25]. Для розрахунків використали програми Excel 2010 та Statistica 8.0.

За роки проведених досліджень, зволоженість території відрізнялась нерівномірністю випадання та розподілом опадів за місяцями. Для комплексної характеристики зволоження території та її температурного режиму використовують запропонований Г. Т. Селяніновим [26] гідротермічний коефіцієнт (ГТК).

$$\Sigma = \frac{r}{0,1 \times \sum t^{\circ}C}$$

де: Σ r – сума опадів за період вегетації, мм; Σ t °C – сума температур понад 10 °C за той же період; 0,1 – постійний коефіцієнт.

Режим зволоження за показниками ГТК визначається як: 0,40–0,79 – дуже посушливі; 0,80–1,09 – посушливі; 1,10–1,59 – оптимальні; понад 1,60 – надто зволожені умови. Міжфазний період «сівба–сходи» характери-

зувався оптимальними умовами зволоження у 2017 р. ($\text{ГТК} = 1,27$) та посушливими умовами у 2016 р. ($\text{ГТК} = 0,90$). У період «сходи–вихід у трубку» у 2016 та 2017 рр. гідротермічний коефіцієнт відповідав оптималь-

ному зволоженню (1,10 і 1,43, відповідно). У міжфазний період «вихід у трубку–колосіння» відмічали надлишкове зволоження у 2016-му ($\text{ГТК} = 2,20$) та оптимальні умови у 2017 р. ($\text{ГТК} = 1,05$) (рис. 1).

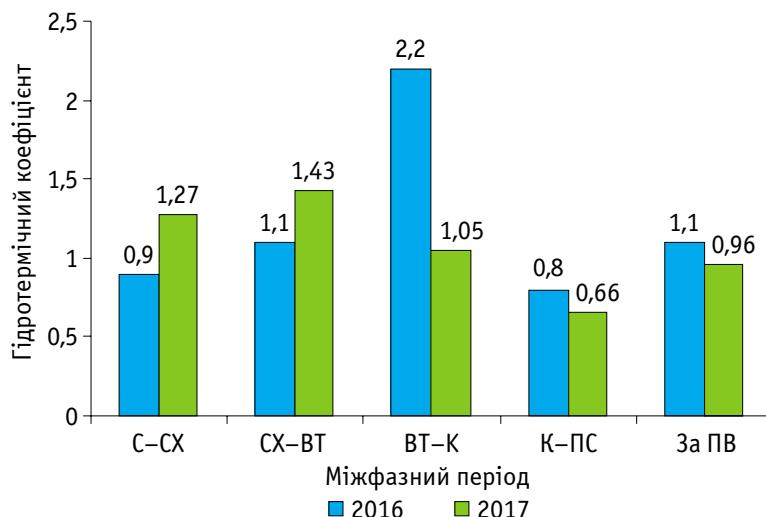


Рис. 1. Гідротермічний коефіцієнт за періоди вегетації пшениці ярої твердої

Примітка. С–СХ – сівба–сходи; СХ–ВТ – сходи–вихід у трубку; ВТ–К – вихід у трубку–колосіння; К–ПС – колосіння–повна стиглість; За ПВ – за період вегетації.

У міжфазний період «колосіння–повна стиглість» відмічали посушливі умови у 2016 та 2017 рр. ($\text{ГТК} = 0,80$ та 0,66 відповідно), що недостатньо сприяло формуванню та наливу зерна пшениці твердої ярої. Загалом за період досліджень гідротермічний коефіцієнт відповідав оптимальним умовам зволоження у 2016 р. ($\text{ГТК} = 1,10$) та посушливими умовами у 2017 р. ($\text{ГТК} = 0,96$).

Результати дослідження

За результатами дисперсійного аналізу комбінаційної здатності визначили достовір-

ність різниці між батьківськими компонентами та гібридами F_1 , як за загальною, так і специфічною комбінаційною здатністю на рівні $p < 0,01$ (табл. 2). Найвищі достовірні ефекти загальної комбінаційної здатності (g_i) в обидва роки досліджень спостерігали лише в сорту ‘Тера’ ($g_i = 1,35; 2,67$).

Варто відмітити сорти, у яких ефекти ЗКЗ були також достовірно високими в окремі роки: ‘Харківська 39’ ($g_i = 2,44$) у 2016 р. та ‘Харківська 27’ ($g_i = 1,52$) у 2017 р. Достовірно низькі значення ефектів ЗКЗ відмічено у сортів: ‘Харківська 27’ ($g_i = -1,11$), ‘МІП Райдужна’ ($g_i = -2,34$).

Таблиця 1

Оцінка ефектів загальної комбінаційної здатності (g_i) та варіанс ($\sigma^2 g_i, \sigma^2 s_i$) сортів пшениці ярої твердої за ознакою «кількість зерен з головного колоса»

Сорт	g_i		$\sigma^2 g_i$		$\sigma^2 s_i$	
	Рік					
	2016	2017	2016	2017	2016	2017
1 'Жітель'	-0,44	-3,14*	0,08	9,48	5,55	20,80
2 'Харківська 27'	-1,11*	1,52*	1,11	1,97	16,75	19,12
3 'Харківська 39'	2,44*	-0,31	5,86	-0,25	16,49	27,06
4 'Спадщина'	1,11*	-0,18	1,12	-0,32	16,11	36,12
5 'Кучумовка'	-1,01	-1,10*	0,90	0,87	14,90	32,70
6 'Тера'	1,35*	2,67*	1,70	6,77	2,98	19,53
7 'МІП Райдужна'	-2,34*	0,54	5,04	0,02	60,81	68,94
SE g_i	0,00	0,00	–	–	–	–
HIP _{0,05}	0,06	0,10	–	–	–	–
HIP _{0,01}	0,11	0,19	–	–	–	–

* достовірно відрізняється від середньої.

дужна' ($g_i = -2,34$) (2016 р.), 'Жізель' ($g_i = -3,14$) та 'Кучумовка' ($g_i = -1,10$) (2017 р.). Решта сортів хоча і мали низькі значення ефектів ЗКЗ, проте вони були недостовірні (табл. 1).

За допомогою дисперсійного аналізу було встановлено ступінь генотипової різниці між гібридами F_1 за ознакою «кількість зерен з головного колоса». Відповідно до отриманих даних, генотипова відмінність виявилась суттєвою, що дало можливість перейти до аналізу комбінаційної здатності сортів, які брали участь у дослідженні. За результатами дисперсійного аналізу комбінаційної здатності семи сортів пшеници ярої твердої, було визначено, що різниця між сортами є достовірною, як за загальною, так і за специфіч-

ною комбінаційною здатністю за ознакою «кількість зерен з головного колоса» на рівні значущості $p < 0,01$. Таким чином, це дало змогу оцінити ефекти загальної та специфічної комбінаційної здатності та відповідних констант за цією ознакою. Співвідношення варіанс загальної та специфічної комбінаційної здатності (ЗКЗ/СКЗ) свідчить, що в експериментальному матеріалі пшеници ярої твердої, у системі генетичного контролю ознаки «кількість зерен з головного колоса», в обидва роки дослідженъ переважають адитивні ефекти. Про це свідчить середній квадрат (MS) загальної комбінаційної здатності, який суттєво переважає на середнім квадратом специфічної комбінаційної здатності (табл. 2).

Дисперсійний аналіз комбінаційної здатності семи сортів пшеници ярої твердої за ознакою «кількість зерен з головного колоса»

Джерело варіювання	SS	df	MS	F	F_{05}	F_{01}	p	ЗКЗ/СКЗ
2016								
ЗКЗ	119821,5	6	19970,2	2851,6	2,2	3,0	0,0	**
СКЗ	81049,4	21	3859,5	18,3	1,7	2,1	0,0	**
РЕ	519,2	21	24,7	1,0	1,7	2,1	0,5	н.д.
Випадкова	389,8	96	—	—	—	—	—	—
2017								
ЗКЗ	145092,6	6,0	24182,1	1204,3	2,2	3,0	0,0	**
СКЗ	102432,7	21,0	4877,7	7,4	1,7	2,1	0,0	**
РЕ	633,6	21,0	30,2	1,0	1,7	2,1	0,5	н.д.
Випадкова	1166,5	96,0	—	—	—	—	—	—

Примітка. ЗКЗ – загальна комбінаційна здатність; СКЗ – специфічна комбінаційна здатність; РЕ – реципрокний ефект; SS – сума квадратів; df – ступені свободи; MS – середній квадрат; F – критерій Фішера фактичний; F_{05} та F_{01} – критерій Фішера теоретичний; p – вірогідність; ЗКЗ/СКЗ – співвідношення варіанс ЗКЗ та СКЗ; ** – достовірність різниці між батьківськими компонентами та гібридами F_1 на 1%-му рівні значущості; н.д. – не достовірно.

Таблиця 3 характеризує середнє значення кількості зерен з головного колоса залучених у схрещування сортів та гібридів за їх участю. Максимальне значення рівня прояву

ознаки спостерігали у сортів 'Харківська 39', 'Тера' та 'Харківська 27', найменше – у 'Жізель' (табл. 3). Високі значення констант специфічної комбінаційної здатності було виді-

Рівень прояву ознаки «кількість зерен з головного колоса» у компонентах схрещування та F_1 за їх участю

Сорт	2016 р.			2017 р.			Середнє	
	P	F_1	$F_1 - P$	P	F_1	$F_1 - P$	P	F_1
1 'Жізель'	42,13	49,99	7,86	49,6	51,39	1,79	45,87	50,69
2 'Харківська 27'	45,94	48,66	2,73	52,9	56,36	3,46	49,42	52,51
3 'Харківська 39'	54,18	51,43	-2,74	53,6	54,1	0,5	53,89	52,77
4 'Спадщина'	50,88	50,43	-0,45	64,7	52,41	-12,29	57,79	51,42
5 'Кучумовка'	49,44	48,2	-1,24	52,6	53,34	0,74	51,02	50,77
6 'Тера'	53,46	50,27	-3,18	69,7	54,89	-14,81	61,58	52,58
7 'МІП Райдужна'	46,35	47,24	0,89	57,4	54,54	-2,86	51,88	50,89
Середнє	48,91	49,46	0,55	57,21	53,86	-3,35	–	–

Примітка. Р – середнє значення ознаки у компонентах схрещування; F_1 – рівень прояву ознаки у гібридів за участі даного батьківського компонента; $F_1 - P$ – різниця між компонентами схрещування та гібридів F_1 .

лено у наступних гібридних комбінацій: ‘Жізель’ / ‘Харківська 39’ ($s_{ij} = 1,10; 1,56$), ‘Жізель’ / ‘Тера’ ($s_{ij} = 0,70; 3,65$), ‘Жізель’ / ‘МІП Райдужна’ ($s_{ij} = 3,44; 3,99$), ‘Харківська 27’ / ‘Тера’ ($s_{ij} = 0,41; 3,72$), ‘Харківська 27’ / ‘Тера’

($s_{ij} = 2,65; 3,72$), ‘Харківська 39’ / ‘Тера’ ($s_{ij} = 0,41; 2,70$), ‘Харківська 39’ / ‘МІП Райдужна’ ($s_{ij} = 3,28; 1,21$), ‘Спадщина’ / ‘Кучумовка’ ($s_{ij} = 2,66; 3,79$), які виявили високі результати в обидва роки досліджень (табл. 4).

Таблиця 4

Оцінки констант специфічної комбінаційної здатності (s_{ij}) за ознакою «кількість зерен з головного колоса»

Сорт		s_{ij}								
		Сорт								
Рік	2016	1	2	3	4	5	6	7	Рік	
		‘Жізель’	–	–5,44	1,56	–5,13	3,65	–0,72	3,99	
		‘Харківська 27’	0,48	–	–1,60	0,86	2,89	3,72	3,98	
		‘Харківська 39’	1,10	–3,08	–	1,20	–5,02	2,70	1,21	
		‘Спадщина’	–2,08	3,02	–2,50	–	3,79	–5,98	–5,52	
		‘Кучумовка’	2,15	–0,58	0,81	2,66	–	–5,05	–0,80	
		‘Тера’	0,70	2,65	0,41	–1,94	–1,00	–	–4,77	
		‘МІП Райдужна’	3,44	–1,33	3,28	1,49	–6,19	–2,28	–	
$SE_{s_{ij}}$		0,24	–					0,41		
$HIP_{0,05}$		0,47	–					0,82		
$HIP_{0,01}$		0,63	–					1,08		

Окремо за роками було виділено комбінації схрещування: ‘Жізель’ / ‘Тера’ ($s_{ij} = 0,70$), ‘Харківська 27’ / ‘Жізель’ ($s_{ij} = 0,48$), ‘Спадщина’ / ‘МІП Райдужна’ ($s_{ij} = 1,49$), які проявили себе у 2016 р. У 2017 р. високі значення констант специфічної комбінаційної здатності виявили у таких комбінацій схрещування: ‘Харківська 27’ / ‘Кучумовка’ ($s_{ij} = 2,89$), ‘Харківська 39’ / ‘Спадщина’ ($s_{ij} = 1,20$). У решти комбінацій визначили достовірно низькі показники констант специфічної комбінаційної здатності.

Різниця варіанс загальної та специфічної комбінаційної здатностей вказувала на наявність і співвідношення адитивних та епістатичних ефектів генів.

**Таблиця 5
Різниця варіанс ЗКЗ та СКЗ сортів пшениці м'якої ярої за ознакою «кількість зерен з головного колоса»**

Сорти	Різниця варіанс ЗКЗ та СКЗ ($\sigma^2 g_i - \sigma^2 s_i$)	
	2016 р.	2017 р.
‘Жізель’	–5,47	$\sigma^2 s_i > \sigma^2 g_i$
‘Харківська 27’	–15,63	$\sigma^2 s_i > \sigma^2 g_i$
‘Харківська 39’	–10,63	$\sigma^2 s_i > \sigma^2 g_i$
‘Спадщина’	–14,99	$\sigma^2 s_i > \sigma^2 g_i$
‘Кучумовка’	–14,00	$\sigma^2 s_i > \sigma^2 g_i$
‘Тера’	–1,28	$\sigma^2 s_i > \sigma^2 g_i$
‘МІП Райдужна’	–55,77	$\sigma^2 s_i > \sigma^2 g_i$

Установлено, що на успадкування ознаки «кількість зерен з головного колоса» сортів пшениці ярої твердої визначну роль відігравали гени з епістатичними ефектами, оскільки різниці їх варіанс були від'ємними (табл. 5). Результати дисперсійного аналізу (за Хейма-

ном) діалельних таблиць, за ознакою «кількості зерен з головного колоса», зазначають, що в деяких локусах відбувалося домінування (показники b достовірні в обидва роки) та b_1 (достовірний у 2017 р.), виявляли достовірну асиметрію розподілу генів у локусах, які проявляли домінування (показник b_2 достовірний в обидва роки досліджень) (табл. 6).

**Таблиця 6
Дисперсійний аналіз даних діалельних таблиць для ознаки «кількість зерен з головного колоса»**

Компоненти генетичної варіації	df	MS	F	p	MS	F	p
		2016		2017			
a	6	116,9	28,78	**	150,02	12,35	**
b	21	43,25	10,65	**	118,58	9,76	**
b_1	1	5,45	1,34	н.д.	202,37	16,66	**
b_2	6	33,40	8,23	**	128,78	10,60	**
b_3	14	50,17	12,36	**	108,22	8,91	**
c	6	148,06	36,47	**	124,02	10,21	**
d	15	68,97	16,99	**	77,68	6,39	**
t	96	36,80	9,06	–	55,20	–	–

Примітка. df – ступені свободи; ** – достовірно на 1%-му рівні значущості, * – на 5%-му рівні; н.д. – не достовірно.

Таким чином можна стверджувати, що середній квадрат параметра a оцінював загальну генетичну варіацію, а не адитивну. Реципроні відмінності у гібридів зумовлені як материнським ефектом, так і ядерно-плазматичною взаємодією (компоненти c і d – достовірні).

Розглядаючи детальніше компоненти генетичної варіації, слід відмітити, що домінантні ефекти генів (H_1 та H_2) переважали

над адитивними (D). Показники середнього ступеня домінування загалом у досліді за свідчували наддомінування в обидва роки досліджень ($H_1/D = 1,86; 1,85$ відповідно). Середній ступінь домінування в локусах вказував на наддомінування в обидва роки ($\sqrt{H_1/D} = 1,36; 1,36$ відповідно).

Таблиця 7
Параметри генетичної варіації за ознакою «кількість зерен з колоса» пшениці твердої ярої

Параметр генетичної варіації	Значення	
	2016 р.	2017 р.
D	20,45	58,37
H_1	37,95	107,82
H_2	28,30	80,33
F	19,92	64,45
\hat{h}_2	1,54	-15,40
H_1/D	1,86	1,85
$\sqrt{H_1/D}$	1,36	1,36
$H_2/4H_1$	0,19	0,19
$1/2F/\sqrt{[(D(H_1 - H_2)]}$	0,71	0,80
$(\sqrt{4DH_1} + F)/(\sqrt{4DH_1} - F)$	2,11	2,37
\hat{h}^2/H_2	0,05	-0,19
$r[(W_r + V_r)i; x_i]$	-0,68	0,46
H^2	0,90	0,88
h^2	0,38	0,31

Співідношення $1/2F/\sqrt{[(D(H_1 - H_2)]}$ близьке до одиниці, тобто середній ступінь домінування неоднаковий у різних локусах у роки досліджень. Позитивне значення критерію F вказало на перевищення домінантних алелів над рецесивними у цьому наборі. Показник відносної частоти розподілу домінантних і рецесивних алелей ($F > 0$) свідчив про кількісне перевищення домінантних алелей над рецесивними у 2016 та 2017 рр. Відношення загальної кількості домінантних генів до загальної кількості рецесивних генів усіх залучених сортів характеризував параметр $(\sqrt{4DH_1} + F)/(\sqrt{4DH_1} - F)$ і свідчив про перевагу домінантних генів.

Величина співвідношення \hat{h}^2/H_2 вказує на те, що принаймні один ген (група генів) виявили ефекти домінування. Коефіцієнт кореляції $(r[(W_r + V_r)i; x_i])$ між середнім значенням кількості зерен з головного колоса та сумою коваріанси W_r та варіанси V_r у 2016 р., мав високу негативну кореляцію $-(r[(W_r + V_r)i; x_i] = -0,68)$, що свідчить про спрямованість домінування, а отже, і збільшення ознаки. Тоді як у 2017 р. цей показник мав позитивне значення $(r[(W_r + V_r)i; x_i] = 0,46)$, що свідчить про направленість домінування в сторону зменшення ознаки. Це твер-

дження підтверджується параметром $F_1 - P$ (табл. 2).

Високі показники коефіцієнта успадковуваності у широкому розумінні в обидва роки ($H^2 = 0,90; 0,88$) вказали на визначальну обумовленість фенотипової мінливості генетичними особливостями досліджуваних форм. Значення коефіцієнта успадковуваності у вузькому розумінні $h^2 = 0,38$ (2016); 0,31 (2017) свідчило про середній адитивний внесок у генетичний контроль ознаки (табл. 7).

Висновки

Виявлені селекційно-генетичні особливості за ознакою «кількість зерен з головного колоса» дають прогнозувати ефективність доборів, спрямованих на збільшення ознаки у новоствореному гібридному матеріалі. Проте, переважання домінантних ефектів та наддомінування в генетичному контролі ознаки, ефективнішими будуть добори в більш пізніх поколіннях. Як генетичні джерела для збільшення ознаки «кількості зерен з головного колоса» слід використовувати сорти ‘Харківська 27’, ‘Харківська 39’ та ‘Тера’.

Використана література

- Karimizadeh R., Mohammadi M., Sheikh M. M. et al. Application of multivariate methods in determining grain yield stability in durum wheat genotypes in semi warm dry land areas of Iraq. *Modern Genetics Journal*. 2011. Vol. 6, Iss. 2. P. 33–48.
- Al-Doss A. A., Elshafei A. A., Moustafa K. A. et al. Comparative analysis of diversity based on morpho-agronomic traits and molecular markers in durum wheat under heat stress. *African Journal of Biotechnology*. 2011. Vol. 10, Iss. 19. P. 3671–3681.
- Dexter J. E., Matsuo R. R., Kruger J. E. The spaghetti making quality of commercial durum wheat samples with variable α -amylase activity. *Cereal Chemistry*. 1990. Vol. 67, Iss. 5. P. 405–412.
- Korkut K. Z., Bilgin O., Baser I., Saglam N. Stability of grain vitreousness in durum wheat (*T. durum* Desf.) genotypes in North-Western region of Turkey. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*. 2007. Vol. 31, Iss. 5. P. 313–318.
- Алимова Л. Д. Динаміка накопичення біомаси посівами ярої пшениці при сівбі і різні строки. *Науковий вісник Національного аграрного університету*. 2000. Вип. 3–4. С. 54–58.
- Колючий В. Т., Власенко В. А., Борсук Г. Ю. Селекція, насінництво і технології вирощування зернових культур. Київ : Аграр. наука, 2007. 796 с.
- Франченко Л. О. Вирощування твердої пшениці в Україні – крок до поліпшення її конкурентоспроможності на світовому ринку. *Ефективна економіка*. 2013. № 7. URL: <http://www.economy.nauka.com.ua/?op=1&z=2172>
- Голик В. С., Голик О. В. Селекція *Triticum durum* Desf. Харків : Магда ЛТД, 2008. 519 с.
- Манько К. М., Цехмейструк М. Г., Музрафов Н. М. та ін. Урожайність сучасних сортів пшениці ярої м'якої та твердої залежно від основних елементів технології вирощування. *Бюллетень Інституту сільського господарства степової зони НААН України*. 2012. № 3. С. 87–90.
- Кабацюра А. А., Задорожна О. А., Юшкіна Л. Л. Гібридизація АД *Tritordeum* з *T. durum* та продуктивність гібридів $F_1 - F_2$ в

- умовах Східного Лісостепу України. Фактори експериментальної еволюції організмів. 2009. Т. 6. С. 242–247.
11. Паламарчук А. І. Методи та результати селекції пшениці твердої озимої в СГІ–НЦНС. Збірник наукових праць СГІ–НЦНС. 2016. Вип. 27. С. 54–66.
 12. Власенко В. А. Показники стабільності сортів пшениці твердої ярої в умовах Центрального Лісостепу України. Збірник наукових праць СГІ–НЦНС. 2004. Вип. 5, ч. 1. С. 175–183.
 13. Хоменко С. О., Кохмарський В. С., Федоренко І. В., Федоренко М. В. Селекційна цінність колекційних зразків пшениці твердої ярої за показниками продуктивності в умовах Лісостепу України. *Plant Varieties Studying and protection*. 2020. Т. 16, № 3. С. 75–89. doi: 10.21498/2518-1017.16.3.2020.214924
 14. Griffing B. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing system. *Australian Journal of Biological Sciences*. 1956. Vol. 9, Iss. 4. P. 463–493. doi: 10.1071/BI9560463
 15. Mather K., Jinks J. L. Biometrical Genetics: the Study of Continuous Variation. 3rd ed. London : Chapman and Hall, 1982. 396 p.
 16. Afzidi K. Inheritance of yellow rust resistance and glutenin content in wheat : Ph.D Dissertation / The University of Agriculture. Peshawar, Pakistan, 2016.
 17. Afzidi K., Khan N. U., Mohammad F. et al. Inheritance pattern of earliness and yield traits in half diallel crosses of spring wheat. *Canadian Journal of Plant Science*. 2017. Vol. 97, No. 5. P. 865–880. doi: 10.1139/cjps-2016-0309
 18. Fehr W. R. Principles of cultivar development. Volume 1. Theory and technique. New York, NY : MacMillan Publications Co., 1993. 342 p.
 19. Aslam R., Munawar M., Salam A. Genetic architecture of yield components accessed through line × tester analysis in wheat (*T. aestivum* L.). *Universal Journal of Plant Science*. 2014. Vol. 2, Iss. 5. P. 93–96. doi: 10.13189/ujps.2014.020501
 20. Abro S. A., Baloch A. W., Baloch M. et al. Line × tester analysis for estimating combining ability in F_1 hybrids of bread wheat. *Pure and Applied Biology*. 2016. Vol. 5, Iss. 3. P. 647–652. doi: 10.19045/bspab.2016.50084
 21. Володіна Г. Б., Демидов О. А., Гуменюк О. В. та ін. Гібридизація як джерело генетичної мінливості в селекції пшениці озимої. *Миронівський вісник*. 2019 р. Вип. 9. С. 11–20. doi: 10.31073/mvis201909-02
 22. Методика державного сортовипробування сільськогосподарських культур. Загальна частина / за ред. В. В. Волкодава. Київ : Алефа, 2000. 100 с.
 23. Федін М. А., Силис Д. Я., Смиріев А. В. Статистические методы генетического анализа. Москва : Колос, 1980. 207 с.
 24. Hayman B. I. The analysis of variance of diallel crosses. *Biometrics*. 1954. Vol. 10, No. 2. P. 235–244. doi: 10.2307/3001877
 25. Sharma M., Sharma A., Muthukumar P. Genetic combining ability, gene action and heterosis for biochemical and antioxidant content in chilli pepper. *Bioscan*. 2016. Vol. 11, Iss. 3. P. 1963–1968.
 26. Селянинов Г. Т. Методика сельскохозяйственной характеристики климата. *Мировой агроклиматический справочник*. Ленинград : Гидрометеоиздат, 1937. С. 5–29.

References

1. Karimzadeh, R., Mohammadi, M., Sheikh, M. M., Bavi, V., Hosseinpour, T., Khanzadeh, H., Ghojogh, H., & Armouni, M. (2011). Application of multivariate methods in determining grain yield stability in durum wheat genotypes in semi warm dry land areas of Iraq. *Modern Genetics Journal*, 6(2), 33–48.
2. Al-Doss, A. A., Elshafei, A. A., Moustafa, K. A., Saleh, M., & Barakat, M. N. (2011). Comparative analysis of diversity based on morpho-agronomic traits and molecular markers in durum wheat under heat stress. *African Journal of Biotechnology*, 10(19), 3671–3681.
3. Dexter, J. E., Matsuo, R. R., & Kruger, J. E. (1990). The spaghetti making quality of commercial durum wheat samples with variable α -amylase activity. *Cereal Chemistry*, 67(5), 405–412.
4. Korkut, K. Z., Bilgin, O., Baser, I., & Saglam, N. (2007). Stability of grain vitreousness in durum wheat (*T. durum* Desf.) genotypes in North-Western region of Turkey. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 31, 313–318.
5. Alimova, L. D. (2000). Dynamics of biomass accumulation by spring wheat crops at sowing and different terms. *Scientific Bulletin of the National Agrarian University*, 3–4, 54–58. [In Ukrainian]
6. Koliuchyi, V. T., Vlasenko, V. A., & Borsuk, H. Yu. (2007). *Seleksiia, nasinnytstvo i tekhnolohii vyroscchuvannia zernovykh kultur* [Breeding, seed production and technologies of grain cultivation]. Kyiv: Ahrarna nauka. [In Ukrainian]
7. Franchenko, L. A. (2013). Growing durum wheat in Ukraine – a step to improve its competitiveness on the world market. *Effective Economy*, 7. Retrieved from <http://www.economy.nayka.com.ua/?op=1&z=2172>
8. Holyk, V. S., & Holyk, V. V. (2008). *Seleksiia Triticum durum Desf.* [Breeding of *Triticum durum* Desf.]. Kharkiv: Magda LTD. [In Ukrainian]
9. Manko, K. M., Tsekhemistruk, M. G., Muzaferov, N. M., Holyk, O. V., & Muzaferov, I. M. (2012). Yields of modern soft and durum wheat depending on the main elements of cultivation technology. *Bulletin Institute of Agriculture of Steppe zone NAAS of Ukraine*, 3, 87–90. [In Ukrainian]
10. Kabatsiura, A. A., Zadorozhna, O. A., & Yushkina, L. L. (2009). Hybridization of AD Tritordeum with *T. durum* and productivity of hybrids F_1 – F_2 under conditions of eastern Forest-Steppe of Ukraine. *Factors in Experimental Evolution of Organisms*, 6, 242–247. [In Ukrainian]
11. Palamarchuk, A. I. (2016). Methods and results of winter durum wheat breeding in Plant Breeding and Genetics Institute – National Center of Seed and Cultivar Investigation. *Collected Scientific Articles Plant Breeding and Genetics Institute – National Center of Seed and Cultivars Investigation*, 27, 54–66. [In Ukrainian]
12. Vlasenko, V. A. (2004). Stability indicators of durum wheat varieties in the conditions of the central Forest-Steppe of Ukraine. *Collected Scientific Articles Plant Breeding and Genetics Institute – National Center of Seed and Cultivars Investigation*, 5(1), 175–183. [In Ukrainian]
13. Khomenko, S. O., Kochmarskyi, V. S., Fedorenko, I. V., & Fedorenko, M. V. (2020). Breeding value of spring durum wheat accessions for performance traits under environment of Ukrainian Forest-Steppe. *Plant Varieties Studying and Protection*, 16(3), 75–89. doi: 10.21498/2518-1017.16.3.2020.214924 [In Ukrainian]
14. Griffing, B. (1956). Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing system. *Australian Journal of Biological Sciences*, 9(4), 463–493. doi: 10.1071/BI9560463
15. Mather, K., & Jinks, J. L. (1982). *Biometrical Genetics*. (3rd ed.). London: Chapman and Hall.
16. Afzidi, K. (2016). *Inheritance of yellow rust resistance and glutenin content in wheat* (Ph.D. Dissertation). The University of Agriculture, Peshawar, Pakistan.
17. Afzidi, K., Khan, N. U., Mohammad, F., Shah, S. J. A., Gul, S., Khalil, I. A., ... Khan, S. M. (2017). Inheritance pattern of earliness and yield traits in half diallel crosses of spring wheat. *Canadian Journal of Plant Science*, 97(5), 865–880. doi: 10.1139/cjps-2016-0309
18. Fehr, W. R. (1993). *Principles of cultivar development. Volume 1. Theory and technique*. New York, NY: MacMillan Publications Co.
19. Aslam, R., Munawar, M., & Salam, A. (2014). Genetic architecture of yield components accessed through line × tester analysis in wheat (*T. aestivum* L.). *Universal Journal of Plant Science*, 2(5), 93–96. doi: 10.13189/ujps.2014.020501
20. Abro, S. A., Baloch, A. W., Baloch, M., Baloch, G. A., Baloch, T. A., Soomro, A. A., Jogi, Q., & Ali, M. (2016). Line × tester analysis for estimating combining ability in F_1 hybrids of bread wheat. *Pure and Applied Biology*, 5(3), 647–652. doi: 10.19045/Bspab.2016.50084

21. Volohdina, H. B., Demydov, O. A., Humeniuk, O. V., Zamlila, N. P., & Derhachov, O. L. (2019). Hybridization as a source of genetic variability in winter wheat breeding. *Myronivka Bulletin*, 9, 11–20. doi: 10.31073/mvis201909-02 [In Ukrainian]
22. Volkodav, V. V. (Ed.) (2000). *Metodyka derzhavnoho sortovyporuvannia silskohospodarskykh kultur. Zahalna chastyna* [Methods of State Strain Testing of Crops. General Part]. Kyiv: Alefa. [In Ukrainian]
23. Fedin, M. A., Silis, D. Ya., & Smiryaev, A. V. (1980). *Statisticheskiye metody geneticheskogo analiza* [Statistical methods of genetic analysis]. Moscow: Kolos. [In Russian]
24. Hayman, B. I. (1954). The analysis of variance of diallel crosses. *Biometrics*, 10(2), 235–244. doi: 10.2307/3001877
25. Sharma, M., Sharma, A., & Muthukumar, P. (2016). Genetic combining ability, gene action and heterosis for biochemical and antioxidant content in chilli pepper. *Bioscan*, 11(3), 1963–1968.
26. Selyaninov, G. T. (1937). Methods of agricultural climate characteristics. In *Mirovoy agroklimaticheskiy spravochnik* [World agroclimatic directory] (pp. 5–29). Leningrad: Gidrometeoizdat. [In Russian]

UDC 633.112.1:631.527:575

Kuzmenko, Ye. A.*, **Pirych, A. V.**, & **Fedorenko, M. V.** (2022). Estimation of parameters of genetic variation of spring durum wheat (*Triticum durum* Desf.) on the basis of “number of grains from the main spike”. *Plant Varieties Studying and Protection*, 18(1), 34–41. <https://doi.org/10.21498/2518-1017.18.1.2022.257585> [In Ukrainian]

The V. M. Remeslo Institute of Wheat, NAAS of Ukraine, Tsentralne village, Obuhiv district, Kyiv region, 08853, Ukraine,
*e-mail: evgeniy.anatoliyovich@gmail.com

Aim. To assess the combining ability, features and nature of the inheritance of the trait “number of grains from the main spike” in varieties of spring durum wheat for their further involvement in breeding programs. **Methods.** The investigations were carried out at the V. M. Remeslo Institute of Wheat of NAAS of Ukraine. Varieties ('Zhizel', 'MIP Raiduzhna', 'Kharkivska 27', 'Kharkivska 39', 'Spadshchyna', 'Kuchumovka', 'Tera') of domestic breeding were involved in crossings according to the full diallel scheme (7 × 7). Parental components and F_1 were studied in the field in 2016, 2017. **Results.** The analysis of variance of combining ability showed a significant advantage in general combining ability (GCA) effects. The mean square of the specific combining ability (SCA) was significantly inferior to the GCA, but was significant in both years of the study. Consistently high GCA effects in 2016, 2017 were determined in the variety 'Tera' ($g_i = 1.35; 2.37$). Non-alelic gene interaction was not found, which made it possible to analyze the main parameters of genetic variation. In two years of investigations, in the phenotypic manifestation of the number of grains from the main spike, dominant effects (H_1 and H_2) survived over additive ones (D). The average degree of dominance indicated overdominance (H_1/D). The indicator of the average degree of dominance in loci ($\sqrt{H_1}/D$) also indicated

overdominance. Dominance was significantly oriented. Dominant effects of genes increased the number of grains, while recessive effects decreased them. At least one group of genes has been identified that has led to dominance. In general, dominant genes ($F > 0$) or groups of genes dominated quantitatively in cultivar investigated. A high coefficient of heritability in a broad sense ($H^2 = 0.88; 0.90$) indicates a significant phenotypic conditionality to genetic factors. The coefficient of heritability in a narrow sense ($h^2 = 0.31; 0.38$) indicates the average contribution of the additive effects of genes over the dominant ones.

Conclusions. The identified breeding and genetic features on the basis of the “number of grains from the main spike” trait make it possible to predict the effectiveness of selections aimed at increasing the trait in the newly hybrid material. However, due to the predominance of dominant effects and overdominance in the genetic control of a trait, selection in later generations will be more effective. Varieties 'Kharkivska 27', 'Kharkivska 39' and 'Tera' should be used as genetic sources to increase the trait “number of grains from the main spike”.

Keywords: spring wheat; diallel crossings; general combining ability; specific combining ability; combining ability; heritability.

Надійшла / Received 25.03.2022
Погоджено до друку / Accepted 20.04.2022