

## ГІБРИДОЛОГІЧНИЙ АНАЛІЗ ТРИГІБРИДНОГО СХРЕЩУВАННЯ ЖИТА ОЗИМОГО (*Secale cereale* L.)

**В. В. Скорик**, доктор сільськогосподарських наук,  
**Н. В. Симоненко**, молодший науковий співробітник,  
Носівська селекційна дослідна станція

**І. М. Давидюк**, студент,

**С. С. Неїжпапа**, студентка,

**П. В. Харченко**, студент,

**О. О. Бутунець**, студентка

Національний університет біоресурсів і природокористування України, спеціалізація  
«Селекція і генетика сільськогосподарських культур», V курс

**З. О. Мазур**, кандидат сільськогосподарських наук,

Верхняцька селекційна дослідна станція,

**І. І. Майстер**, завідувачка лабораторії селекції жита озимого,  
Волинський Інститут агропромислового виробництва

**Вступ.** Заходами аналітичної селекції з 1974 р. на Носівській селекційній дослідній станції спрямовано створюються донори домінуючої короткостеблості жита [1-5]. Вони використовуються у спрямованих насичуючих схрещуваннях як батьківські форми. Перед проведенням насичуючих схрещувань ретельно добираються материнські рослини, які збереглися на жорсткому аналітичному фоні досліду [6-7]. Батьківські форми для схрещування підбираються за фенотипічною подібністю до материнських рослин, стійких до стресових умов середовища. Кількість насичуючих схрещувань визначається за фенотипічною подібністю гібридів до рекурентних материнських форм кожної рослини за десятьма складовими продуктивності.

У селекційних популяціях виділена й ізольована група рослин з ерекційним типом листка, відхиленням від стебла на 5-7°. Оскільки ерекційність у нашому випадку має відмінності від уже відомих джерел, ми увели власну символіку генів цієї ознаки – *el<sup>1</sup>l* (*erectum leafe*) [8]. При схрещуванні джерел з альтернативними генами *el<sup>1</sup>l* зі звичайними сортами і звисаючою листовою пластинкою проявляється рецесивне спадкування у

першому поколінні і менделівське розщеплення в  $F_2$  у співвідношенні 3 : 1.

У селекційних популяціях виділені окремі рослини з фенотипічним проявом ознаки «відсутність воскового нальоту на стеблах і листках». За схрещування сортів з восковим нальотом в  $F_1$  вказана ознака зникає, а в  $F_2$  проявляється знову у співвідношенні трьох воскових до однієї безвоскової. Ознака відсутності воскового нальоту успадковується одним рецесивним геном у гомозиготному стані. Символіка генів відсутності воскового нальоту на стеблах і листках – *wswc* (*waxy cover*) [9].

Оскільки неодмінною умовою генетичного вдосконалення жита є селекція на короткостеблість, то гени ерекційності і відсутності воскового покриву були синтетично об'єднані в одному донорі – *HHlelel<sup>1</sup>wswc*. Протягом 12 поколінь ознаки домінуючої короткостеблості, рецесивної ерекційності листка і відсутності воскового нальоту в цього донора проявлялися стабільно.

**Методика і матеріали досліджень.** Для проведення гібридологічного аналізу насіння з 80 рослин  $F_1(P_1/P_2)$  і  $(P_2/P_1)$  гібридів були поділені на три частини і висіяні за однаковою схемою в трьох екологічних місцях України: на про-

вокаційно-інфекційному фоні Носівської селекційної дослідної станції (НСДС), Верхняцької селекційної дослідної станції (ВСДС) і Волинського інституту АПВ (ВІАПВ). Сівба на НСДС проведена 11.09.09; ВСДС – 09.10.09; ВІАПВ – 09.10.09. Істотний розрив у строках сівби пояснюється зональною відмінністю погодних умов, а головне – наявністю вологи в ґрунті. Технологія вирощування на селекційних посівах жита проводилася за єдиною методичною схемою.

У  $F_2$  проведено гібридологічний аналіз всіх рослин кожної з 80 сімей реципрокних гібридів від схрещування форм жита з ознаками високорослості, звисаючої листової пластинки, воскового нальоту  $hlhIEIEIwCwC$  (сорт В'ятка 2) з новим донором альтернативних ознак – домінантної короткостеблості, рецесивних еректоїдності і відсутності воскового покриву на листках і стеблі –  $HIHlelelwcwc$ .

У даному повідомленні увага зосереджена на результатах успадкування: висоти рослин, еректоїдності і воскового нальоту на стеблі і листках у реципрокних гібридів другого покоління. На основі генетичного аналізу розщеплення зроблено висновок про характер успадкування за тригібридного схрещування жита озимого.

**Результати й обговорення досліджень.** Принцип успадкування в схрещуваннях між батьками, що різнилися по трьох парах генів, зумовлюється законами розщеплення і незалежного комбінування. Генетичні наслідки такого схрещування полягають у тому, що за схрещування двох відмінних форм перше покоління гібридів виходить одноманітно гетерозиготним. У ньому всі рослини виявилися короткостебловими зі звисаючим листком, густим восковим нальотом. У  $F_1$  за висотою рослини були надзвичайно вирівняними ( $V = 5,46 \pm 0,61\%$ ). Встановлено прояв ефекту гетерозису за масою зерна з колоса, масою зерна з рослини і масою 100 зерен.

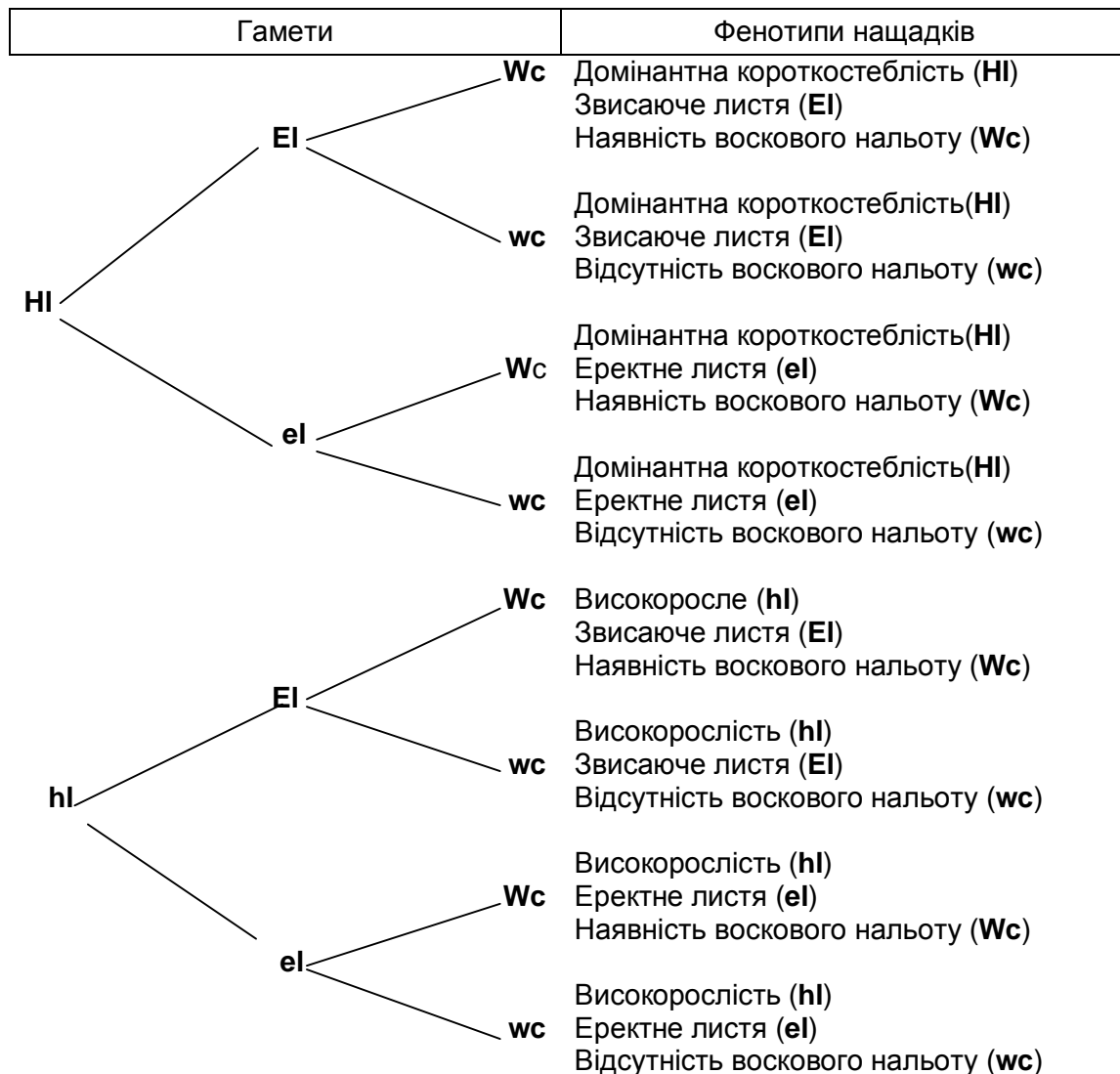
У результаті кросинговеру і випадкового розходження хромосом у рослин  $F_1$  відбувається перекомбінування спадкових чинників батьківських форм. Збільшувалося число різних сполучень генів у гаметах, які утворювалися гетерозиготами, і – відповідно – різноманітних класів серед нащадків  $F_2$ .

Вірогідність перекомбінування зумовлювалася ступенем складності успадкування ознак і чисельністю гібридної популяції  $F_1$ .

Проведено аналіз успадкування трьох пар генів жита озимого, у кожного з яких спостерігалось повне домінування одного алеля над іншим. Ген короткостеблості ( $HI$ - *Humilis*) домінує над своїм алелем, який зумовлює високе стебло ( $hl$ ); ген, який визначає звичайний тип листової пластинки ( $EI$ ), домінує над геном, що зумовлює еректоїдність листка ( $eI$  - *erectum leafe*), і ген, у присутності якого рослина набуває густого сизого воскового нальоту ( $Wc$ ), домінує над алельним йому геном, що зумовлює світло-зелене забарвлення рослини без воскового нальоту ( $wc$  - *wexu cover*). Отримані від такого схрещування тригібриди  $F_1$  виявилися одноманітними за фенотипом – короткостебловими, зі звичайною звисаючою листовою пластинкою, густим восковим покривом на листку стебла. Згідно із законом випадкового комбінування за утворення гамет у  $F_1$  розщеплення в кожній з трьох пар генів відбувалося незалежно від інших пар. Для визначення, які саме типи гамет будуть утворювати гетерозиготи  $F_1$  по трьох парах генів, нами використано наступний захід. Символи відповідних генів розмістили у вигляді зображеної нижче дихотомічної схеми [10]. Від кожного символу гена проводили лінії, які поєднують його з найближчими справа символами інших генів, після чого відтворили за цими лініями усі шляхи від крайнього правого стовпчика, кожного разу записуючи отримані сполучення (рис. 1).

При вільному перезапиленні між рослинами  $F_1/F_1$  на просторово ізольованій від інших зразків жита ділянці при випадковому сполученні восьми типів яйцеклітин з вісьмома типами спермій у  $F_2$  отримано 64 комбінації зигот. За фенотипом рослини  $F_2$  поділилися на вісім різноманітних груп у співвідношенні: 2032; 688; 670; 677; 221; 236; 227; 76, у прямих і 1910; 640; 627; 645; 214; 200; 214; 71 у зворотних схрещуваннях, що відповідає співвідношенню -

27  $HIHIEIEIwCwC$  : 9  $HIHIEIEIwcwc$  :  
9  $HIHlelelWcwc$  : 9  $hlhIElelwcwc$  :  
3  $HIhlelelwcwc$  : 3  $hlhIElelwcwc$  :



**Рис. 1. Розрахунок числа типів гамет, що утворюються гетерозиготами по трьох парах генів.**

3 hlhleeIWcwc : 1 hlhleeIwcbc.

На кожному місці проведення досліджень результати були однаковими (табл.1). У найбільшій кількості (2032 прямих і 1910 зворотних F<sub>2</sub>) представлені рослини з трьома домінантними ознаками – коротке стебло, звисаюча листкова пластинка, восковий покрив. Рослини з трьома рецесивними ознаками – високостеблові, з еректоїдним листком і відсутністю воскового нальоту (76 прямих і 71 зворотний F<sub>2</sub>) – утворювалися значно рідше. Вони склали близько 1/27 від чисельності рослин з трьома домінантними ознаками. У решти шести фенотипічних класах F<sub>2</sub> ознаки присутні в різних сполученнях, тобто ці шість класів виявилися рекомбінантними.

Утворення рекомбінацій – важлива особливість складних схрещувань, тобто, отримання таких сполучень генів, яких не було в батьківських формах. Фенотипічно це зумовлюється виникненням у нащадків нових ознак. Невелика різниця між фактичними і очікуваними частотами вказує на те, що відповідність між розрахованими і фактичними даними досить імовірна. Критерій  $\chi^2$  на трьох пунктах проведення досліджень відповідав рівню значимості при P = 0,001 (хв-квадрат табличне = 13,82). Таким чином, отримані в експерименті дані, відповідають тригібридній схемі розщеплення 27;9;9;9;3;3;3;1. Таке розщеплення переконливо свідчить, що вихідні батьківські зразки різняться за трьома ознаками [11]. Кожна з трьох

ознак контролюється лише одним геном, для яких характерне домінантне успадкування.

Тригетерозиготність  $HhIeIeIwCwc$ , у нашому випадку зумовлена трьома парами алелів, які містяться у трьох парах хромосом. Незалежне сполучення хромосом з різних пар приводить до того, що у тригетерозигот утворюється вісім типів гамет. Гамети гібридів першого покоління виписали і розмістили по вертикалі і горизонталі решітки Пеннета (рис. 2) і вийшли на формулу розщеплення для тригібридного схрещування, а саме:

$1HhIeIeIwCwc+1HhIeIeIwCwc+1hIhIeIeIwCwc+1hIhIeIeIwCwc+;$   
 $2HhIeIeIwCwc+2HhIeIeIwCwc+2HhIeIeIwCwc+2HhIeIeIwCwc+;$   
 $4HhIeIeIwCwc+4HhIeIeIwCwc+4HhIeIeIwCwc+4HhIeIeIwCwc+;$   
 $2HhIeIeIwCwc+2HhIeIeIwCwc+2HhIeIeIwCwc+2HhIeIeIwCwc+;$   
 $1HhIeIeIwCwc+1HhIeIeIwCwc+1hIhIeIeIwCwc+1hIhIeIeIwCwc+;$   
тобто, ті ж класи і в тих же співвідношеннях, як у табл. 1.

Випадкові сполучення гамет тригетерозигот приводять до появи в  $F_2$  64 класів нащадків (рис. 2). Розподіл цих класів за фенотипом в нашому досліді набуло вигляду:

27 - короткостеблові, звисаючі, воскові –  $HIEIwC$ ; 9 - короткостеблові, звисаючі, без воскового покриву –  $HIEIwC$ ;  
9 - короткостеблові, еректоїдні, воскові –  $HleIwC$ ;  
9 - високорослі, звисаючі, воскові –  $hIEIwC$ ;  
3 - короткостеблові, еректоїдні, без воскового покриву –  $HleIwC$ ;  
3 - високорослі, звисаючі, без воскового покриву –  $hIEIwC$ ;  
3 - високорослі, еректоїдні, воскові –  $hleIwC$ ;  
1 - високорослий, еректоїдний, без воскового покриву –  $hleIwC$ .

При використанні тригібридних схрещувань можливі ускладнення, пов'язані зі зчепленням спадкуванням ознак. Вони виникають тоді, коли ознака зчеплена з небажаними генами або блоком

генів. Селекція потрібної ознаки потягне за собою добір у небажаному для селекціонера напрямі, інтенсивність якого буде пропорційна ступеню зчеплення.

Якщо ефект небажаного гена добре помітний, зчеплення можна розірвати інбридингом, оскільки в цьому випадку вірогідніше відбудеться кросинговер, який розірве небажане зчеплення як у чоловічих, так і жіночих гаметах. У тих випадках, коли прямий добір на розрив зчеплення неможливий, ефективнішим буде проведення насичувального схрещування.

**Висновки.** Проведений аналіз вибірки рослин  $F_2$  тригібридного схрещування у трьох екологічних місцях – Носівській СДС, Верхняцькій СДС і Волинському Інституті АПВ – вказує на класичне менделівське розщеплення по трьох парах хромосом. Умови середовища не вплинули на характер розщеплення незалежних генів. Використання в селекції тригібридних схрещувань дає можливість передбачувати результати і науково обґрунтовувати мету, обсяги і терміни їх виконання. Ознаки домінантної короткостеблості, рецесивної еректоїдності листка і відсутності воскового нальоту у рослин жита можна використовувати як фенотипічні маркерні ознаки в трансгресивній селекції і програмах на оволодіння ефектом гетерозису.

#### **Використана література:**

1. Кобылянский, В. Д. Новый источник короткостебельности для селекции неполегающей ржи. / В. Д. Кобылянский. // Вестник с.-х. науки, 1971. – № 9. – С. 96.
2. Кобылянский, В. Д. Генетические особенности короткостебельности ржи. / В. Д. Кобылянский. // Кн.: Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – М., 1973. – Т. 49, вып. 3. – С. 15–27.
3. Кобылянский, В. Д. Генетический анализ как метод отбора константных форм короткостебельной ржи. / В. Д. Кобылянский // Селекция и семеноводство. – К., 1974. – № 6. – С. 22–25.
4. Скорик, В. В. Генетико-статистическая характеристика новых разновисоких доноров короткостеблості озимого жита. / В. В. Скорик, Н. В. Скорик. // Цитология і генетика. – 2003. – Т. 37, 35. – С. 9, 20.

Таблиця 1

**Аналіз розщеплення у жита озимого за ознаками  
короткостеблості (H), еректоїдності листкової пластинки (el), відсутності воскового нальоту (wс)**

Фенотипічні класи	Символи генів	Місце проведення дослідів/ шт. рослин						Загальна сума	
		Носівська СДС		Верхняцька СДС		Волинський ІАПВ			
		прямі	зворотні	прямі	зворотні	прямі	зворотні	прямі	зворотні
Короткі Звисаючі Воскові	HhI EeI WcWc	540	444	591	683	901	783	2032	1910
Короткі Звисаючі Безвоскові	HhI EeI wсwс	179	152	210	229	299	259	688	640
Короткі Еректоїдні Воскові	HhI eel Wcwс	182	144	197	224	291	259	670	627
Високі Звисаючі Воскові	hIhI EeI Wcwс	176	146	204	237	297	262	677	645
Короткі Еректоїдні Безвоскові	HhI eel wсwс	60	51	64	77	97	86	221	214
Високі Звисаючі Безвоскові	hIhI EeI wсwс	64	48	65	69	107	83	236	200
Високі Еректоїдні Воскові	hIhI eel Wcwс	57	49	66	82	104	83	227	214
Високі Еректоїдні Безвоскові	hIhI eel wсwс	22	14	23	24	31	33	76	71
Сума		1280	1048	1420	1625	2127	1848	4827	4521
$\chi^2$		0,533	1,513	0,881	1,573	1,105	0,545		

	♀ ♂ HIEIWc	HIEIwC	HleIWc	hIEIWc	HleIwC	hIEIwC	hleIWc	hleIwC
HIEIWc	HIEIW HIEIW	HIEIW HIEIw	HIEI hleI	HIEI hleI	HIEI hleI	HIEI hleI	HIEI hleI	HIEI hleI
HIEIwC	wC Wc	wC Wc	ElwC eIWc	ElwC eIWc	ElwC eIWc	ElwC eIWc	ElwC eIWc	wC Wc
HleIWc	Wc Wc	Wc wC	eIWc eIWc	eIWc eIWc	eIWc eIWc	eIWc eIWc	eIWc eIWc	Wc wC
hIEIWc	Wc Wc	Wc wC	ElwC eIWc	ElwC eIWc	ElwC eIWc	ElwC eIWc	ElwC eIWc	Wc wC
HleIwC	wC Wc	wC Wc	eIWc eIWc	eIWc eIWc	eIWc eIWc	eIWc eIWc	eIWc eIWc	wC Wc
hIEIwC	wC Wc	wC Wc	eIWc eIWc	eIWc eIWc	eIWc eIWc	eIWc eIWc	eIWc eIWc	wC Wc
hleIWc	Wc Wc	Wc wC	IWc eIWc	IWc eIWc	IWc eIWc	IWc eIWc	IWc eIWc	Wc wC
hleIwC	wC Wc	wC Wc	IWc eIWc	IWc eIWc	IWc eIWc	IWc eIWc	IWc eIWc	wC Wc

Рис. 2. Розподіл генотипів в F<sub>2</sub> В'ятка 2 (HleIwC) жита озимого за тригібридного схрещування.

5. Скорык, В. В. Изменчивость корреляции и наследуемость количественных признаков короткостебельной озимой ржи EM-1. / В. В. Скорык. // Генетика. – 1979. – Т. XV, № 6. – С. 1083–1094.

6. Скорык, В. В. Варьирование и наследуемость признаков иммунной к мучнистой росе популяции озимой ржи. / В. В. Скорык, В. И. Москалем. // Селекция и семеноводство. – К.: Урожай, 1983. – Вып. 55. – С.15–21.

7. Скорик, В. В. Эффективность отбора по крупности зерна у озимой ржи. / В. В. Скорик. // Селекция и семеноводство. – К.: Урожай, 1975. – Вып. 31. – С. 8–15.

8. Скорик, В. В. Генетико-статистичний аналіз короткостеблових еректоїдних зразків жита озимого (*Secale cereale* L.). / В. В. Скорик, Н. В. Симоненко, О. О. Бутунець [та інші]. // Сортовивчення та охорона прав на сорти рослин, науковий журнал. – К.: Алефа, 2009. – Вип. 2 (10). – С. 11–18.

9. Скорик, В. В. Спадкування морфологічних і кількісних ознак  $F_1$  від схрещування донорів з відмінними селекційними ознаками жита озимого (*Secale cereale* L.). / В. В. Скорик, І. М. Ляшко, С.С. Неїжпапа [та інші]. // Сортовивчення та охорона прав на сорти рослин, науковий журнал. – К.: Алефа, 2009. – Вип. 2 (10). – С. 27–35.

10. Гершензон, С. М. Основы современной генетики. / С. М. Гершензон. – К.: Наукова думка, 1983. – 51 с.

11. Дубинин, Н. П. Общая генетика. / Н. П. Дубинин. – М.: Наука, 1970. – 72 с.

**УДК 631.524.5:631.527.542:633.14 «324»**  
**Скорик В. В., Симоненко Н. В., Давидюк І. М., Неїжпапа С. С., Харченко П. В., Бутунець О. О., Мазур З. О., Майстер І. І.** Гібридологічний аналіз тригібридного схрещування жита озимого (*Secale cereale* L.). / Сортовивчення та охорона прав на сорти рослин: науково-практичний журнал. / М-во аграрної політики України, Державна служба з охорони прав на сорти рослин, Український інститут експертизи сортів рослин; шеф-ред. Мельник С. І. [та ін.]. – К., 2010. – № 2 (12).

У  $F_2$  проведено гібридологічний аналіз 80 сімей реципрочних гібридів від схрещування зразків жита з ознаками високорослості, звисаючої листової пластинки, воскового нальоту (hlhIEIEWcWc (сорт В'ятка 2) з новим донором альтернативних ознак – домінантної короткостеблості, рецесивних еректоїдності і відсутності воскового нальоту на листках і стеблах (HlHlelelwcwc). Дослід проведено за однаковою схемою у трьох екологічних місцях: Носівській СДС, Верхняцькій СДС і Волинському ІАПВ. Вперше отримані результати, які відповідають тригібридній схемі розщеплення відповідно до 27;9;9;9;3;3;3;1, повсюдно в цілому. Аналіз достовірно підтвердив розщеплення по трьох парах незалежних генів.

**Ключові слова:** жито, гібридологічний аналіз схрещування, тригібридне схрещування.

**УДК 631.524.5:631.527.542:633.14 «324»**  
**Скорик В. В., Симоненко Н. В., Давидюк І. М., Неїжпапа С. С., Харченко П. В., Бутунець О. О., Мазур З. О., Майстер І. І.** Гібридологічний аналіз тригібридного скрещивання ржи озимой (*Secale cereale* L.). / Сортовивчення та охорона прав на сорти рослин: науково-практичний журнал. / М-во аграрної політики України, Державна служба з охорони прав на сорти рослин, Український інститут експертизи сортів рослин; шеф-ред. Мельник С. І. [та ін.]. – К., 2010. – № 2 (12).

В  $F_2$  приведен гібридологічний аналіз 80 семей реципрочних гібридов от скрещивания образцов ржи с признаками високорослости, свисающей листовой пластинки, воскового налета (hlhIEIEWcWc сорт Вятка 2) с новым донором альтернативных признаков – доминантной короткостебельности, рецесивных эректоидности и отсутствия воскового налета на листьях и стеблах (HlHlelelwcwc). Опыт проведен по одинаковой схеме в трех экологических точках: Носовской СИС, Верхняцкой СИС и Волинском ИАПП. Впервые получены результаты, которые отвечают тригибридной схеме расщепления соответственно к 27;9;9;9;3;3;3;1, как на каждой станции, так и во всех точках в целом. Анализ гарантировано подтвердил расщепление по трем парам независимых генов.

**УДК 631.524.5:631.527.542:633.14«324»**  
**Skoryk, V., Symonenko, N., Davydiuk, I.,**  
**Neyizhpapa, S., Kharcheko, P., Butunets,**  
**O., Mazur, Z., Maister, I.** Hydrological Ana-  
lyzes of Three-Hybrid Crossing of Winter  
Rye (*Secale cereale* L.). / Сортовивчення  
та охорона прав на сорти рослин: науко-  
во-практичний журнал. / М-во аграрної  
політики України, Державна служба з  
охорони прав на сорти рослин, Українсь-  
кий інститут експертизи сортів рослин;  
шеф-ред. Мельник С. І. [та ін.]. – К., 2010.  
– № 2 (12).

F<sub>2</sub> provides hydrological analyzes of  
80 families of reciprocal hybrids from cross-  
ing samples of Rye manifesting traits of tall-  
ness, drooping leaf blade, glaucosity  
(hIhIEIEIWcWc variety Viatka 2 (Вятка 2)  
with new donor of alternate characteristics,  
namely dominant short-stem characteristic,  
recessive *electroidy* and absence of wax  
coating on leaves and stems  
(HlHlelelwCwc). The test has been con-  
ducted according to one design at three  
ecological facilities: Nosivska Variety Test-  
ing Station (VTS), Verhniatskii VTS and  
Volynskiy Institute. For the first time results  
have been obtained that corresponded to  
three-hybrid decomposition design  
27;9;9;9;3;3;3;1, both at every facility and at  
all locations in general. The analyzes en-  
sured with guarantee the decomposition of  
three independent pairs of genes.