

ОРИГИНАЛЬНАЯ СТАТЬЯ



УДК: 633.112.1:575

DOI: 10.30901/2658-3860-2023-1-01

**М. А. Ахмедов**

Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Дагестанская опытная станция – филиал ВИР, с. Вавилово, Республика Дагестан, Россия

**О. А. Ляпунова**

автор, ответственный за переписку: o.lyapunova@vir.nw.ru

Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия

Особенности наследования высоты у линий твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.) с генами гибридной карликовости D_2 и D_3

Актуальность. Твердая пшеница (ВВА^uА^u, $2n=28$) является носителем D_2 и D_3 генов гибридной карликовости. Изучение природы D генов и исследование их влияния на адаптивные и селекционно ценные признаки гибридных растений с генами гибридной карликовости имеет теоретический и практический интерес. Ранее было установлено, что доминантные аллели генов D_2 и D_3 в значительной степени снижают высоту гибридных растений твердой пшеницы, положительно влияют на выполненность и стекловидность зерна. Цель данного исследования – изучение наследования высоты у гибридов, полученных от скрещивания полукарликового сорта озимой твердой пшеницы с линиями, несущими гены гибридной карликовости. **Материал и методы.** Материалом исследования были четыре линии твердой пшеницы – L-961, L-962, L-963 и L-964 с генами гибридной карликовости D_2 и D_3 , сорт полукарликовой озимой твердой пшеницы ‘Крупинка’ (к-64725) с геном *rht1*, и гибриды данных линий с этим сортом. Растения сорта ‘Крупинка’ использовали в качестве материнской формы при создании гибридов. Опыление принудительное – материнское растение опыляют пыльцой одного отцовского растения. Показатель степени доминирования признака у гибридов первого поколения определяли по Г.М. Бейлу и Р.Е. Аткинсу. Статистику проводили с использованием критерия Пирсона χ^2 . **Результаты и обсуждение.** Изучение расщепления по высоте растений у гибридов, полученных от скрещивания высокорослого сорта твердой пшеницы ‘Крупинка’ с тремя линиями твердой пшеницы с генами гибридной карликовости D_2 и D_3 показало, что в F_1 средняя высота гибридов ‘Крупинка’ × L-962 и ‘Крупинка’ × L-963 была на 30 см ниже по сравнению с высокорослым родителем, степень доминирования равнялась 0,9 и 1,9 соответственно. У гибридов с линиями L-961 и L-964 доминирование низкорослости отсутствовало. Изменчивость высоты гибридов F_2 была непрерывной и не позволяла объединять их в какие-либо фенотипические классы. Семьи F_3 гибрида ‘Крупинка’ × L-962 и ‘Крупинка’ × L-963 расщепились по высоте на три фенотипических класса. Фактические соотношения классов фенотипов не противоречило теоретическому расщеплению – 10:3:3. Полученные численные соотношения семей F_3 , в общем, сходны с таковыми данными литературы. Отличительной особенностью является отсутствие рецессивных аллелей у D генов. Предполагается, что последние являются регуляторами депрессии генов фитогормонов и не имеют рецессивных аллелей. Наблюдаемые



фенотипические классы правильнее обозначать как $D_2D_2^i$ и $D_3D_3^i$, где D_2^i и D_3^i обозначают гомологи хромосом с иным числом мультигенов. **Заключение.** Изучение наследования высоты у полученных гибридов свидетельствовало о наличии доминантных генов D_2 и D_3 у линий L-962 и L-963 и полудоминантного гена D_3 у линии L-961. Отличительной особенностью наследования высоты у линий твердой пшеницы с генами гибридной карликовости D_2 и D_3 является отсутствие рецессивных аллелей у D генов, т.е. отсутствие доминирования низкорослости.

Ключевые слова: гибридная карликовость, наследование, изменчивость, D гены, твердая пшеница (*Triticum durum* Desf.), локус гена, мультигены, кроссинговер, стекловидность.

Благодарности: Работа выполнена в рамках государственного задания ВИР № FGEM-2022-009 «Поиск, поддержание жизнеспособности и раскрытие потенциала наследственной изменчивости мировой коллекции зерновых и крупяных культур ВИР для развития оптимизированного генбанка и рационального использования в селекции и растениеводстве». Авторы выражают благодарность рецензентам за ценные советы и предложения.

Для цитирования: Ахмедов М.А., Ляпунова О.А. Особенности наследования высоты у линий твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.) с генами гибридной карликовости D_2 и D_3 . *Vavilovia*. 2023;6(1):3-12. DOI: 10.30901/2658-3860-2023-1-01

© Ахмедов М.А., Ляпунова О.А., 2023

ORIGINAL ARTICLE

DOI: 10.30901/2658-3860-2023-1-01

Magomed A. Akhmedov¹, Olga A. Lyapunova²

¹ N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Dagestan Experiment Station of VIR, Vavilovo village, Derbent District, Dagestan, Russia;

² N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia

corresponding author: Olga A. Lyapunova, o.lyapunova@vir.nw.ru

Height inheritance in durum wheat (*Triticum durum* Desf.) hybrids with D_2 and D_3 hybrid dwarfing genes

Background. Durum wheat (BBA^uA^u, $2n=28$) carries the D_2 and D_3 hybrid dwarfing genes. A study of the nature of D genes and a research of their influence on the adaptive and selectively valuable traits of hybrid plants with hybrid dwarfing genes is of theoretical and practical interest. It was previously established that the dominant alleles of the D_2 and D_3 genes significantly reduce the height of durum wheat hybrid plants and positively affect the kernel size and vitreousness. The purpose of the present work was to study the inheritance of height in hybrids obtained by crossing a semi-dwarf durum winter wheat cultivar with lines carrying hybrid dwarfing genes. **Material and methods.** The material of the study was four lines of durum wheat: L-961, L-962, L-963 and L-964 carrying hybrid dwarfing genes D_2 and D_3 , a cultivar of semi-dwarf winter durum wheat 'Krupinka' (k-64725) with the *rht1* gene, and hybrids of these lines with this cultivar. 'Krupinka' was used as the female parent in hybridization by controlled pollination. The degree of dominance was determined according to Beil and Atkins. Statistics were performed using the Pearson's χ^2 test. **Results and conclusions.** The analysis of plant



height segregation in F_1 hybrids obtained from crossing the tall durum wheat 'Krupinka' with three lines of durum wheat with the D_2 and D_3 hybrid dwarfing genes showed that the average height of the 'Krupinka' $\times$ L-962 and 'Krupinka' $\times$ L-963 hybrids was 30 cm lower compared to the tall parent, the degree of dominance was 0.9 and 1.9 respectively. In hybrids with lines L-961 and L-964, there was no dominance of short stature. The height variability in F_2 hybrids was continuous and prevented combining them into any phenotypic classes. The F_3 families of 'Krupinka' $\times$ L-962 and 'Krupinka' $\times$ L-963 hybrids segregated by height into three phenotypic classes. The actual ratio of phenotypic classes did not contradict the theoretical one of 10:3:3. The obtained numerical ratios of F_3 families are generally similar to those found in the literature. A distinctive feature is the absence of recessive alleles in D genes. It is assumed that the latter are regulators of phytohormone gene depression and do not have recessive alleles. It will be more correct to designate the observed phenotypic classes as $D_2D_2^i$ and $D_3D_3^i$, where D_2^i и D_3^i denote homologues of chromosomes with a different number of multigenes. **Conclusion.** The study of height inheritance in the obtained hybrids indicated the presence of dominant D_2 and D_3 genes in the L-962 and L-963 lines and of the semi-dominant D_3 gene in the L-961 line. A distinctive feature of height inheritance in durum wheat lines with the D_2 and D_3 hybrid dwarfing genes is the absence of recessive alleles in the D genes, i.e. no dominance of short stature.

Keywords: hybrid dwarfness, inheritance, variability, D gene, durum wheat (*Triticum durum* Desf.), vitreousness, locus of gene, multigenes, crossing-over.

Acknowledgments: The present work was performed within the framework of the State Assignment to VIR No. FGEM-2022-009 «Search for, maintenance of viability and revealing of the hereditary variability potential in the VIR global collection of cereal and groat crops for the development of an optimized genebank and for the rational use in breeding and crop production». The authors are grateful to the reviewers for valuable advice and suggestions.

For citation: Akhmedov M.A., Lyapunova O.A. Height inheritance in durum wheat (*Triticum durum* Desf.) hybrids with D_2 and D_3 hybrid dwarfing genes. *Vavilovia*. 2023;6(1):3-12 . DOI: 10.30901/2658-3860-2023-1-o1

© Akhmedov M.A., Lyapunova O.A., 2023

Введение

Впервые гибридную карликовость мягкой пшеницы обнаружил W. Farrer в Австралии в 1898 году (McVetty, Canvin, 1976). Наследование гибридной карликовости изучалось в основном методами качественной генетики, подразделением растений гибридов на три типа карликовости (*dwarfs* 1, 2, и 3) и на нормальные растения.

Проблему гибридной карликовости впервые исследовал J.R.A. McMillan. Изучив 945 гибридов и беккроссы потомства некоторых из них, он разработал четырехгенную гипотезу, согласно которой в образовании гибридных карликов участвуют четыре пары аллелей: Gg ,

li , Aa и Bb . Ген G является наиболее сильным и важным. При отсутствии A и B , ген G блокируется ингибитором I и развиваются нормальные растения. В присутствии генов G , A и B , ген I не обладает ингибиторным эффектом, и в этом случае образуются карликовые растения (McMillan, 1937).

J.G.Th. Hermesen (Hermesen, 1967) изучил более 1000 гибридов F_1 – F_3 мягкой пшеницы и беккроссы некоторых из них. На основе критического анализа имеющихся данных McMillan и своих материалов исследования, ученый выяснил, что гибридная карликовость обусловлена комплементарным взаимодействием трех доминантных факторов – D генов, а также установил, что аллели генов $D_1d_1 > D_2d_2$



$> D_3d_3$ различаются по степени доминантности, рецессивная аллель d_2 не мешает комплексному взаимодействию D_1 и D_2 при отсутствии D_3 , что эффект $D_2D_2 > D_2d_2$, и что D гены обладают антигиббереллиновым эффектом. J.G.Th. Hermesen выделил шесть генетических классов мягкой пшеницы и три типа карликовости (*dwarfs* 1, 2 и 3); показал, что морфология карликов изменяется в зависимости от генотипа и условий внешней среды; установил, что летальными карликами – тип 1 (*grass dwarfs*) – являются гибриды F_1 с генотипом $D_1D_2D_3$ - или $D_1D_2d_3d_3$, а некоторые карлики типа 3 по мере созревания становятся нормальными растениями, что приводит к изменению их численного соотношения в гибридных популяциях. Он также предложил сорта-тестеры с генами $D_1d_2D_3$, $d_1D_2D_3$, $d_1d_2d_3$ и $D_1d_2d_3$ для определения генотипа любого другого сорта.

Однако не все исследователи согласны с данной гипотезой. При скрещивании некоторых сортов Закавказья гибриды F_1 , гетерозиготные по всем трем D генам, были высокорослыми, а в F_2 наблюдали расщепления в соотношениях 44:20, 57:7, 15:1 и 3:1, что не укладывается в схему, предложенную Hermesen. Авторы связывают это со слабостью их аллелей, наличием у некоторых сортов активаторов ростовых процессов, множественного аллелизма или эффекта дозы гена и иных типов взаимодействия (Babadjanian et al., 1975).

У гибридов F_1 комбинации 'Redman' $\times$ 'White Federation 45' с генотипом ($D_1d_1D_2d_2D_3d_3$) все растения были нормального типа. Вместо ожидаемого тригибридного расщепления наблюдалось дигибридное – 13:3 при $\chi^2 = 0,07$. Расщепление в семьях F_2 гибридов комбинации 'Саратовская 29' $\times$ 'Redman' наблюдалось в самых разных соотношениях – 13:3, 44:20, 3:1 и 9:7, что объясняется множественным аллелизмом D генов, наличием генов активаторов, стимулирующих ростовые процессы, или же влиянием среды (Prilyuk, 1980).

Цитогенетическое изучение карликов показало, что гены D_1 , D_2 и D_3 расположены в хромосомах 2D, 2A и 4B соответственно (Hermesen, 1963).

Физиологические особенности гибридных карликов 1-го и 2-го типов связаны с множественным аллелизмом D генов или наличием модифицирующих генов. Гены D_1 и D_2 комплементарны друг другу, а D_3 проявляет по отношению к ним аддитивное действие (Moore, 1969).

Доминантные гены D_1 , D_2 и D_3 включены в каталог генных символов для пшеницы (McIntosh et al., 2013). Основанием для их включения явились публикации работ по исследованию генов гибридной карликовости (Fick, Qualset, 1973; Hermesen, 1963; Hurd, McGinnis, 1958; McIntosh, Baker, 1969; McMillan, 1937; Moore, 1969; Pugsley, 1972; Worland, Law, 1980).

Гибридная карликовость типа *dwarfs* 1 и *dwarfs* 2 в полевых условиях оказывает летальное или полуметальное действие. Критическое значение для их развития имеет температура окружающей среды и длина светового дня. Карлики типа *dwarfs* 1 становятся репродуктивными при фотопериоде более 12 часов и температуре 26 °C или выше. Карликам типа *dwarfs* 2 для колошения необходима температура 21 °C при длинном дне и 26 °C при коротком дне. Карлики типа *dwarfs* 3 нормально развиваются и плодоносят при 16 °C. Обработка растений раствором гиббереллина в концентрации 100 миллиграммов на литр увеличивает завязываемость семян. Прекращение роста и гибель карликов 1-го и 2-го типов на ранних стадиях обусловлено отмиранием клеток меристемы при низких температурах (McVetty, Canvin, 1976).

Изучение геногеографии гибридной карликовости среди сортов мягкой пшеницы показало, что D_1 встречается в Южной Европе, Африке и Азии; D_2 во всех районах выращивания пшеницы; D_3 – преимущественно в Европе (Zeven, 1970).



Твердая пшеница (ВВА^uА^u, 2n=28) является носителем только D_2 и D_3 генов. Ген D_1 у нее отсутствует вследствие его локализации в хромосоме 2D генома D, которого нет у тетраплоидных пшениц (Baknazaryan, Babadjanian, 1976). Было установлено, что доминантные аллели генов D_2 и D_3 в значительной степени снижают высоту гибридных растений, положительно влияют на выполненность и стекловидность зерна, на другие адаптивные признаки твердой пшеницы (Akhmedov, 2010).

Данная статья посвящена изучению наследования высоты растений у трех линий твердой пшеницы с генами гибридной карликовости D_2 и D_3 .

Материалы и методы

Материалом исследования были четыре линии твердой пшеницы – L-961, L-962, L-963 и L-964 с генами гибридной карликовости D_2 и D_3 (Akhmedov, 2010), сорт полукарликовой озимой твердой пшеницы ‘Крупинка’ (к-64725) с геном *rht1* и гибриды данных линий с этим сортом. Растения сорта ‘Крупинка’ использовали в качестве материнской формы при создании гибридов. Опыление принудительное, когда материнское растение опыляют пыльцой одного отцовского растения. В F_1 высевали только зер-

на с одного колоса каждой комбинации, завязавшего максимальное число зерен, отдельно с площадью питания 5 x 15 см.

Гибриды каждого поколения убирали вместе с корнями и изучали высоту и количественные признаки колоса. Обмолачивали на колосовой молотилке, не допуская смешивания, сеяли отдельно семьями с такой же площадью питания. Гибриды F_1 – F_3 всех комбинаций изучали при осеннем посеве, а ‘Крупинка’ × L-963 F_3 – при весеннем посеве. По высоте гибридные растения группировали с интервалом 5 см. Показатель степени доминирования признака у гибридов первого поколения определяли по Г.М. Бейлу и Р.Е. Аткинсу (Beil, Atkins, 1965). Статистику проводили с использованием критерия Пирсона – χ^2 (Kendall, Stuart, 1973).

Результаты и обсуждение

Анализ гибридов F_1 показал, что меньшая высота линии L-962 по сравнению с сортом ‘Крупинка’ наследуется как доминантный признак, а в комбинации ‘Крупинка’ × L-963 наблюдали сверхдоминирование низкорослости. Низкорослость линии L-961 наследовалась как рецессивный признак, у гибрида ‘Крупинка’ × L-964 отмечено промежуточное наследование высоты растений (табл. 1).

Таблица 1. Изменчивость высоты родителей и гибридов F_1 с генами гибридной карликовости
Table 1. Height variability in parents and F_1 hybrids with hybrid dwarfing genes

Линия, гибрид / Line, hybrid	Средняя высота, см / Average height, cm	Максимум, см / Maximum, cm	Минимум, см / Minimum, cm	V, %	Степень доминирования / Degree of dominance
L-961	53,2±	70,0	41,0	4,2	-
L-962	49,3±	60,0	31,0	11,8	-
L-963	93,0±	100,0	80,0	5,5	-
L-964	119,5±	145,0	114,0	5,7	-
‘Крупинка’	85,2±	95,0	77,0	6,8	-
‘Крупинка’ × L-961 F_1	83,2±	93,0	71,0	6,2	0,9
‘Крупинка’ × L-962 F_1	55,6±	60,0	50,0	5,2	0,9
‘Крупинка’ × L-963 F_1	55,8±	67,0	42,0	11,4	1,9
‘Крупинка’ × L-964 F_1	111,0±	130,0	95,0	7,4	0,6



Высота растений гибридов F_2 всех комбинаций скрещиваний изменяется в широких пределах. Так, например, у гибрида 'Крупинка' × L-963 114 растений были ниже низкорослого растения материнской формы, 27 – в интервале ее высоты, а 3 – выше высокорослого растения. Иные соотношения по этому показателю наблюдались у других комбинаций. Их отличительной особенностью было то, что

они изменялись непрерывно, и объединить их в какие-либо фенотипические классы было невозможно.

Кривые изменчивости высоты растений F_2 гибридов с доминантной и сверхдоминантной низкорослостью имели два частотных пика, что обусловлено двумя генами. Изменчивость высоты двух других комбинаций варьировала от 70 см и выше (рис. 1).

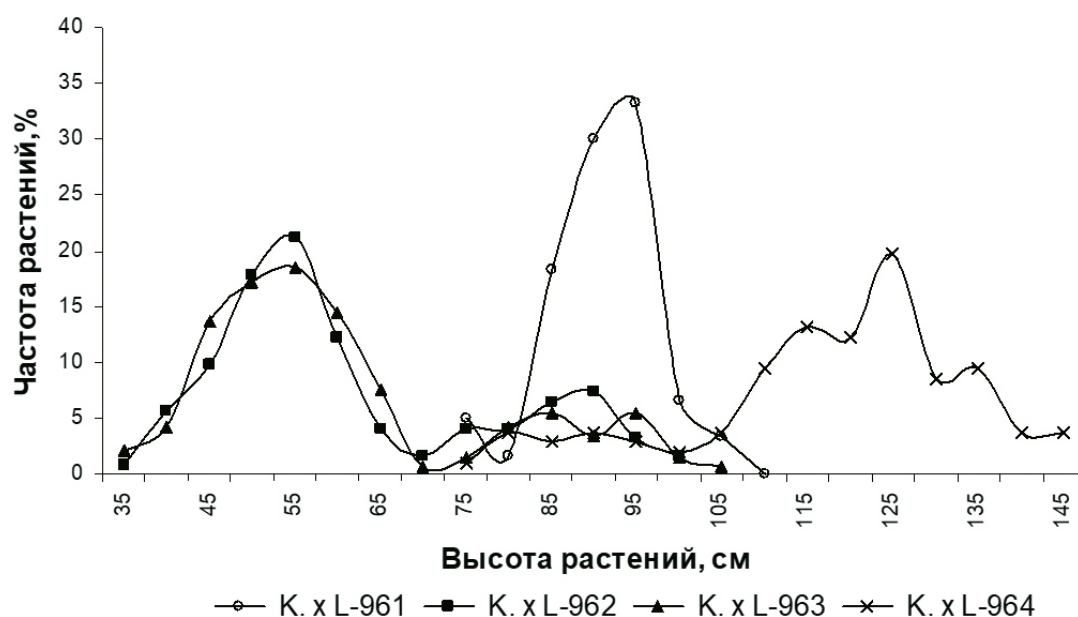


Рис. 1. Вариационный ряд изменчивости высоты гибридов F_2
 Fig. 1. The variation row of the F_2 hybrid height variability

По литературным данным, ген D_2 доминантен, а D_3 полудоминантен. Следовательно, в семьях F_3 при дигибридном расщеплении должны наблюдаться пять фенотипических классов, если верно предположение о наличии у них рецессивных аллелей. Фактически наблюдались только три класса variability высоты. В комбинации 'Крупинка' × L-962 высота растений семей F_3 (фенотипических классов) изменялась в интервалах 18–107, 30–70 и 70–111 см, расщепление по этим трем классам составляла 78:19:22, что не противоречит теоретически ожидаемому 10:3:3 ($\chi^2 = 0,67$ при $0,50 > P > 0,25$ (рис. 2, табл. 2).

Все растения ниже 50 см имели всего 1–3

колоса с мягкой соломиной и обладали череззерницей. Выход в трубку и колошение семей с аллелем D_2 происходило на 8–10 дней позже, чем у семей с D_3 аллелем.

Посев гибридов F_3 'Крупинка' × L-963 проведен весной. Изучено 138 семей. Обнаружено только три фенотипических класса. Variability высоты семей равнялась 15–80 см, 15–45 см и 40–80 см. Частоты встречаемости фенотипов равнялись 89:24:25 соответственно, а теоретически ожидаемые – 86,25, 25,87 и 25,87, что при $\chi^2 = 0,25$ и $0,75 > P > 0,50$ также соответствует распределению 10:3:3 (табл. 2, рис. 3).

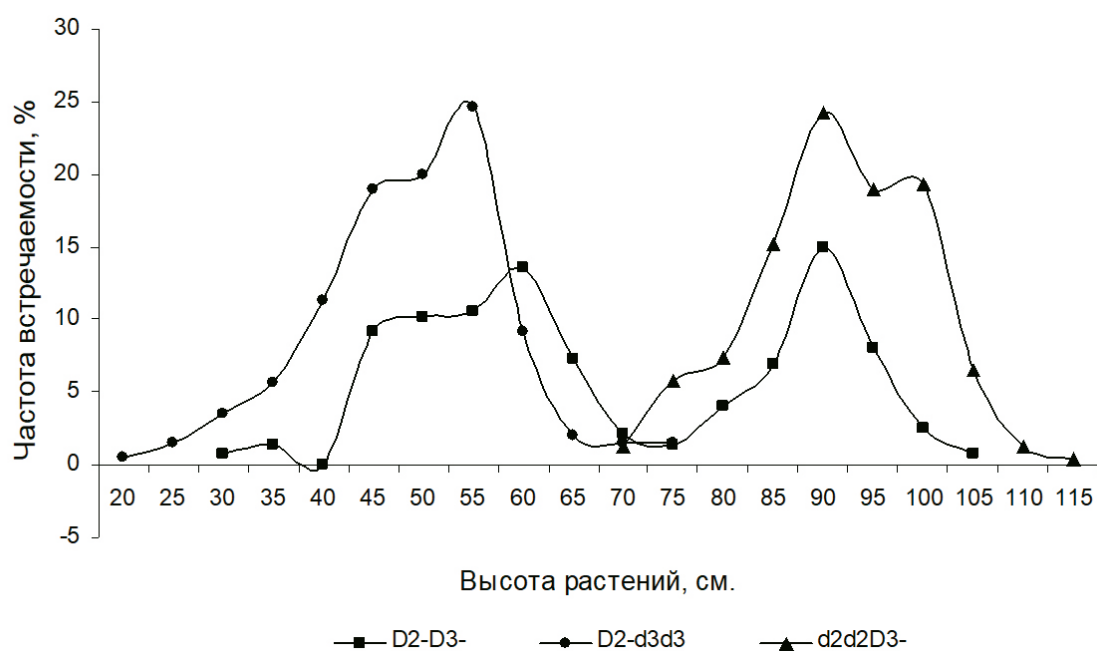


Рис. 2. Изменчивость высоты фенотипических классов семей F_3 гибрида 'Крупинка' $\times$ L-962

Fig. 2. Height variability in phenotype classes of 'Krupinka' $\times$ L-962 F_3 hybrid families

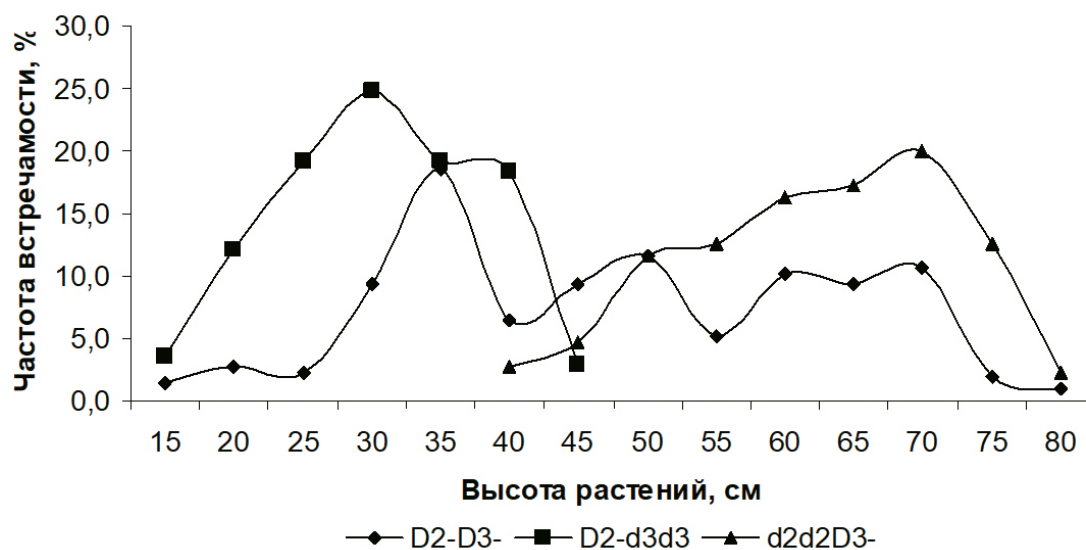


Рис. 3. Изменчивость высоты фенотипических классов семей F_3 гибрида 'Крупинка' $\times$ L-963

Fig. 3. Height Variability in phenotype classes of 'Krupinka' $\times$ L-963 F_3 hybrid families



Таблица 2. Расщепление семей F_3 на фенотипические классы гибридов 'Крупинка' $\times$ L-962 и 'Крупинка' $\times$ L-963 по вариабельности высоты

Table 2. Segregation by height variability into phenotypic classes in 'Krupinka' $\times$ L-962 and 'Krupinka' $\times$ L-963 F_3 hybrid families

Гибрид / Hybrid	Фактические частоты фенотипов / Actual phenotype frequencies			Теоретические частоты фенотипов / Theoretical phenotype frequencies			χ^2
'Крупинка' $\times$ L-962	$D_2-D_3^-$	$D_2-d_3d_3$	$d_2d_2D_3^-$	$D_2-D_3^-$	$D_2-d_3d_3$	$d_2d_2D_3^-$	0,67
	18-107	30-70	70-111	10	3	3	
	78	19	22	74,38	2,31	22,31	
'Крупинка' $\times$ L-963	15-80	15-45	40-80	10	3	3	0,25
	89	24	25	86,25	25,87	25,87	

У гибрида 'Крупинка' $\times$ L-961 при осеннем посеве изучено 59 семей, высота которых изменялась в интервале 70–120 см. Кривая вариабельности имеет один частотный пик, что свидетельствует об обусловленности признака одним мультигенным локусом. Рисунок

вариабельности отдельных семей был аналогичен кривым на рисунке 2 с фенотипом $d_2d_2D_3^-$. Суммарный график вариабельности высоты более 1200 растений данного гибрида показан на рисунке 4.



Рис. 4. Суммарная кривая вариабельности высоты всех семей F_3 гибрида 'Крупинка' $\times$ L-961

Fig. 4. Total height variability curve for all 'Krupinka' $\times$ L-961 F_3 hybrid families

Изменчивость высоты фенотипических классов в семьях F_3 подтверждает гипотезу, высказанную К. Мооре и другими исследователями о множественном аллелизме генов гибридной карликовости (Moore, 1969; Babadjanian et al., 1975; Prilyuk, 1980). Гетерозиготность всех семей F_3 и в последующих поколениях свиде-

тельствует о том, что генетическая природа D генов отличается от всех других генов. Особенности локусов D генов, вероятно, связаны с наличием множества мультигенов, влияющих на физиологические и количественные признаки адаптивного характера, как это установлено и на мягкой пшенице.



Нами установлено, что аллели D_2 и D_3 находятся в хромосомах 2A и 4B у линий L-961, L-962 и L-963, а у сорта 'Крупинка' их нет. В F_1 после первого мейоза определенная часть D мультигенов оказываются и в гомологичных хромосомах сорта 'Крупинка'. Об этом свидетельствует изменчивость высоты и других признаков гибридов. Известен только один цитологический механизм, обеспечивающий переход генов с одного гомолога на другой – это кроссинговер. Кроссинговер протекает как при макро-, так и при микроспорогенезе. Об этом свидетельствует широкий размах изменчивости высоты растений в F_2 и в следующих поколениях. В связи с этим можно предположить, что локусы D генов являются генами обязательного неравновесного кроссинговера.

Многочисленные данные, полученные при изучении гибридов с D генами в контролируемых климатических условиях, свидетельствуют о том, что изменчивость высоты растений, появление летальных растений типа травянистых пучков, абортивность цветков, череззерница колосьев, изменчивость других признаков растений, скорее всего, обусловлены изменчивостью количества фитогормонов. Абсцизовая кислота (АБК) и этилен ингибируют ростовые процессы и участвуют в ответных реакциях растений на стрессовые факторы (Tarlanova et al., 2011; Veselov et al., 2017). Предполагается, что D гены являются генами АБК, и что их локусы мультигенны. Согласно данным наших исследований (Akhmedov, 2010), наличие большого числа мультигенов (множественных аллелей) при определенных внешних условиях подавляет синтез фитогормонов, регулирующих рост и развитие растений, приводит к образованию нежизнеспособных растений, уменьшает высоту растений, длину колоса, число колосков и зерен, снижает массу 1000 зерен, задерживает выход в трубку и вызывает абортивность цветков.

Заключение

Отличительной особенностью наследования высоты у линий твердой пшеницы с генами гибридной карликовости D_2 и D_3 является отсутствие рецессивных аллелей у D генов, т. е. отсутствие доминирования низкорослости. Предполагается, что последние являются регуляторами депрессии генов фитогормонов и не имеют рецессивных аллелей.

Изучение наследования высоты у полученных гибридов свидетельствовало о наличии доминантных генов D_2 и D_3 у линий L-962 и L-963 и полудоминантного гена D_3 у линии L-961.

Линии твердой пшеницы 'Крупинка' × L-961, L-962 и L-963 с генами гибридной карликовости были короткостебельными (70–80 см), устойчивыми к полеганию, с выполненной соломиной, отсутствием череззерницы, со стекловидностью зерна свыше 60 %, т. е. высоко-стекловидные согласно принятой в мукомольном производстве классификации пшеницы по стекловидности. Эти линии можно рекомендовать в качестве доноров данных признаков для селекции озимой твердой пшеницы. **V**

References / Литература

- Akhmedov M.A. On the Nature of Hybrid Dwarfness. *Russian Journal of Genetics*. 2010;46(8):1139-1142. [in Russian] (Ахмедов М.А. К вопросу о природе гибридной карликовости. *Генетика*. 2010;46(8):1139-1142).
- Babadjanian G.A., Sarkisian N.S., Kazarian M.H. On genetics of hybrid dwarfness (K voprosu o genetike gibridnoy karlikovosti). *Trudy Armyanskogo NII zemledeliya. Seriya: Pshenitsa = Proceedings on Armenian Research Institute of Agriculture. Series: Wheat*. 1975;2:47-51. [in Russian] (Бабаджанян Г.А., Саркисян Н.С., Казарян М.Х. К вопросу о генетике гибридной карликовости. *Труды Армянского НИИ земледелия. Серия: Пшеница*. 1975;2:47-51).
- Baknazaryan L.G., Babadjanian G.A. Lethal genes in shortstatured varieties of *T. durum*. Genes of necrosis, chlorosis and hybrid dwarfness (Letalnye geny u nizkostebelnykh sortov *T. durum*. Geny nekroza, khloroza i gibridnoy karlikovosti). *Trudy Armyanskogo NII zemledeliya. Seriya: Pshenitsa = Proceedings on Armenian Research Institute of Agriculture. Series: Wheat*. 1976;3:3-14. [in Russian] (Бакназарян Л.Г., Бабаджанян Г.А. Летальные гены у низкостебельных сортов *T. durum*. Гены некроза, хлороза и гибридной карликовости. *Труды Армянского НИИ земледелия. Серия: Пшеница*. 1976;3:3-14).
- Beil G.M., Atkins R.E. Inheritance of quantitative characters in



- grain sorghum. *Iowa J. Sci.* 1965;39: 345-348.
- Fick G.N., Qualset C.O. Inheritance and distribution of grass-dwarfing genes in shortstatured wheats. *Crop Science*. 1973;13:31-33.
- Hermesen J.G.Th. The localization of two genes for dwarfing in the variety Timstein by means of substitution lines. *Euphytica*. 1963;12:126-129.
- Hermesen J.G.Th. Hybrid Dwarfness in Wheat. *Euphytica*. 1967;16:134-162.
- Hurd E.A. McGinnis R.C. Notes on the location of genes for dwarfing in Redman wheat. *Canadian Journal of Plant Science*. 1958;38:506.
- Kendall M.G., Stuart A. The advanced theory of statistics. Translation from English L.I. Galchuk, A.T. Terekhin; A.N. Kolmogorov (ed.). Moscow: Science; 1973. [in Russian] (Кендэл М.Д. Стюарт А. Статистические выводы и связи. Пер. с англ. Л.И. Гальчука, А.Т. Терехина; под ред. А.Н. Колмогорова. Москва: Наука; 1973).
- McIntosh R.A., Baker E.P. Telocentric mapping of a second gene for grass-clump dwarfism. *Wheat Information Service*. 1969;29:6-7.
- McIntosh R.A., Yamazaki Y., Dubcovsky J., Rogers J., Morris C., Appels R., Xia X.C. Catalogue of Gene Symbols for Wheat. *Proceedings of the 12th International Wheat Genetics Symposium. September 8-13, 2013. Yokohama, Japan*. <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/download.jsp> [accessed April 04, 2023]
- McMillan J.R.A. Investigations on the occurrence and inheritance of the grass clump character in crosses between varieties of *Triticum vulgare* (Vill.). *Bulletin of the Commonwealth Scientific Industry and Research Organization*. 1937;104:68.
- McVetty P.B.E., Canvin D.T., Hood C.H. Temperature Requirement for Growth of Grass-clump Dwarf Wheats and the Inheritance of the Trait. *Crop Science*. 1976;16(7):643-647.
- Moore K. The genetical control of the grass-dwarf phenotype in *Triticum aestivum* L. *Euphytica*. 1969;18:190-203.
- Prilyuk L.V. Studies of F_1 and F_2 wheat hybrids with genes of hybrid dwarfness (Izuchenie F_1 i F_2 gibridov s genami gibridnoy karlikovosti). *Proceedings on applied botany, genetics and breeding*. 1980;67(3):24-29. [in Russian] (Прилюк Л.В. Изучение F_1 и F_2 гибридов пшеницы с генами гибридной карликовости. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1980;67(3):24-29).
- Pugsley A.T. Additional genes inhibiting winter habit in wheat. *Euphytica*. 1972;21:547-552.
- Talanova V.V., Titov A.F., Topchieva L.V., Repkina N.S. Expression patterns of ABA-dependent and ABA-independent genes during wheat cold adaptation. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2011;58(6):859-865. [in Russian] (Таланова В.В., Титов А.Ф., Топчиева Л.В., Репкина Н.С. Особенности экспрессии АБК-зависимых и АБК-независимых генов при холодовой адаптации растений пшеницы. *Физиология растений*. 2011;58(6):859-865).
- Veselov D.S., Kudoyarova G.R., Kudryakova N.V. Kuznetsov V.V. Role of cytokinins in plant stress tolerance. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2017;64(1):19-32. [in Russian] (Веселов Д.С., Кудоярова Г.Р., Кудрякова Н.В., Кузнецов В.В. Роль цитокининов в стрессустойчивости растений. *Физиология растений*. 2017;64(1):19-32). DOI: 10.7868/S001533031701016X
- Worland A.J., Law C.N. The genetics of hybrid dwarfing in wheat. *Zeitschrift für Pflanzenzüchtung*. 1980;85:28-39.
- Zeven A.C. Geographical distribution of genes causing hybrid dwarfness in hexaploid wheat of the old world. *Euphytica*. 1970;19:33-39.

Сведения об авторах

Магомед Алиевич Ахмедов, ведущий специалист, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Дагестанская опытная станция – филиал ВИР, 368612, Россия, Дагестан, Дербентский р-н, с. Вавилово, makhmed.dos@mail.ru.

Ольга Александровна Ляпунова, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник отдела ГР пшеницы, куратор коллекции твердой пшеницы, Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000, Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, д. 42, 44, o.liapounova@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2164-4510>

Information about the authors

Magomed A. Akhmedov, Leading Specialist, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Dagestan Experiment Station of VIR, Vavilovo village, Derbent District, 368612 Dagestan, Russia, e-mail: makhmed.dos@mail.ru.

Olga A. Lyapunova, Ph.D. (Agric.), Leading Researcher at the Department of Wheat Genetic Resources, Curator of the Durum Wheat Collection, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44, Bolshaya Morskaya Str., St. Petersburg, 190000, Russia, o.liapounova@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2164-4510>

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 10.11.2022; принята к публикации 25.03.2023.

The article was submitted on 10.11.2022; accepted for publication on 25.03.2023.