

Н.В. МОКАНУ, В.И. ФАЙТ

Селекционно-генетический институт – Национальный центр  
семеноведения и сортоизучения УААН, Одесса  
E-mail: fayt@paco.net

## РАЗЛИЧИЯ ЭФФЕКТОВ АЛЛЕЛЕЙ ГЕНОВ *Vrd1* И *Ppd-D1* ПО ЗИМО-МОРОЗОСТОЙКОСТИ И УРОЖАЮ У ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ



*Исследовано влияние аллельных различий генов *Vrd1* и *Ppd-D1* и их взаимодействия на зимо-морозостойкость, урожай и его компоненты у рекомбинантно-инбредных линий *F<sub>5</sub>* Одесская 16/Безостая 1. От 9 до 15 % различий по зимо-морозостойкости рекомбинантно-инбредных линий обусловлены альтернативными аллелями гена *Vrd1* и 10–16 % – *Ppd-D1*. Взаимодействие аллелей *vrđ1* и *Ppd-D1a* способствует формированию наибольшей зимо-стойкости и морозостойкости раскустившихся растений на протяжении зимы. Параллельно выявлены достоверное увеличение периода до колошения и высоты растений, а также тенденция к снижению урожая зерна у линий генотипа *vrđ1 vrđ1 Ppd-D1a Ppd-D1a* по сравнению с линиями генотипа *Vrd1 Vrd1 Ppd-D1a Ppd-D1a*.*

© Н.В. МОКАНУ, В.И. ФАЙТ, 2008

**Введение.** Низкий уровень устойчивости большинства современных сортов озимой пшеницы к разного рода биотическим и абиотическим стрессовым факторам стимулировал развитие направления селекции на повышение адаптивности зерновых колосовых культур [1]. Для озимых культур адаптация в первую очередь связана с факторами зимовки, в частности с реакцией на низкотемпературный стресс. В процессе эволюции у растений озимой пшеницы с целью противодействия упомянутому фактору возникла система акклиматизации, которая регулируется светом (фотопериодизм) и температурой (яровизация).

У озимой пшеницы выявлено как минимум два гена с неодинаковой экспрессивностью, контролирующих различия озимой пшеницы по продолжительности яровизации [2, 3]. Для обозначения данных генов после предварительных консультаций с R.A. McIntosh был предложен символ *Vrd* (от начальных букв английских слов vernalization requirement duration) [4]. Гены получили обозначения *Vrd1* и *Vrd2*. Ген *Vrd1* был локализован в хромосоме 4A, ген *Vrd2* – 5D [5]. Сообщается также и о возможном наличии третьего гена, участвующего в контроле различий по продолжительности яровизации озимой пшеницы [5, 6] с локализацией в хромосоме 1A, или 6A, или 4B [5]. Ген *Vrd1* обуславливает колошение растений озимой пшеницы после яровизации 20–35 сут, *Vrd2* – 40–45 сут. Генотипы с наличием рецессивных аллелей обоих генов выколашиваются после яровизации 50–60 сут [7].

Разнообразие по реакции на продолжительность дня (фотопериод) контролируется тремя генами – *Ppd-A1*, *Ppd-B1*, *Ppd-D1*, которые локализованы на хромосомах второй гомеологичной группы 2A, 2B и 2D соответственно [8]. При этом доминантные и рецессивные аллели соответственно обозначаются *Ppd-X1a* и *Ppd-X1b*, где X – A, B или D геном. Снижение чувствительности к продолжительности дня обусловлено доминантными аллелями генов *Ppd*, а сильная реакция на фотопериод характерна для генотипов с наличием только рецессивных аллелей всех трех генов [9].

Гены *Vrd* и *Ppd* определяют темпы начального развития [10], продолжительность отдельных этапов органогенеза [11] и переход к репродуктивной фазе развития [12]. Более глубокая задержка перехода к репродуктивной фазе раз-

вития определяет как сам уровень устойчивости растений к воздействию отрицательных температур [13], так и продолжительность периода до начала снижения этой устойчивости [14]. Упомянутые гены оказывают достоверное влияние на различия по урожаю зерна и по ряду других агрономических признаков [15, 16]. Однако при использовании в качестве исходного материала коммерческих сортов или почти изогенных линий невозможно оценить эффект взаимодействия на изучаемый признак генов нескольких систем. Использование рекомбинантно-инбредных линий позволяет избежать этого недостатка. Каждая рекомбинантно-инбредная линия представляет собой фиксированную комбинацию генов различных признаков родительских компонентов скрещивания, что позволяет изучать эффекты конкретных генов, по которым различались родительские формы, а также взаимодействие конкретных генов различных систем [17].

Исходя из вышеизложенного, целью настоящего исследования было изучение взаимодействия эффектов генов *Ppd-D1* и *Vrd1* по ряду агрономических признаков с использованием рекомбинантно-инбредных линий.

**Материалы и методы.** В качестве исходного материала использовали 164 рекомбинантно-инбредные линии F<sub>5</sub> комбинации скрещивания Одесская 16/Безостая 1 и родительские формы. Генотип сорта Одесская 16 по фотопериодической чувствительности и продолжительности яровизации идентифицирован как *Ppd-A1b Ppd-B1b Ppd-D1b* и *vrđ1 vrđ2* соответственно [6, 18], генотип сорта Безостая 1 – *Ppd-A1b Ppd-B1b Ppd-D1a* и *Vrd1 vrđ2* соответственно. По последнему гену 89 линий имели генотип *Vrd1 Vrd1*, 62 – *vrđ1 vrđ1* и 13 линий гетерозиготы (*Vrd1 vrđ1*) [19]. Генотипы линий по гену *Ppd-D1*: 59 – *Ppd-D1a Ppd-D1a*, 93 – *Ppd-D1b Ppd-D1b* и 12 линий – гетерозиготы *Ppd-D1a Ppd-D1b* [20].

Семена рекомбинантно-инбредных линий и родительских форм высевали осенью 2003, 2004, 2005, 2006 гг. (2, 15, 6 и 2 октября соответственно) на делянках 2 м<sup>2</sup> по 500 всхожих зерен на 1 м<sup>2</sup>. Повторность опыта трехкратная. Морозостойкость оценивали на стадии проростков при –12 °С и раскустившихся растений при температуре промораживания от –13 до –16 °С [21]. В последнем случае, если позво-

ляли погодные условия года изучения в начале, середине и конце зимы (2–18 декабря, 17–22 января и 4–14 марта соответственно), отбирали в поле по 75–90 растений каждого генотипа (по 25–30 растений каждой повторности). Зимостойкость определяли путем учета растений осенью, в конце октября, и весной также тех растений, которые перезимовали. Во время вегетации отмечали дату колошения (ПВК). При уборке у 15 растений учитывали высоту растений (ВР) и массу зерна колоса (МЗК), а также количество продуктивных стеблей на единице площади (КПС) и урожай зерна с делянки (УЗ). Статистическую обработку данных проводили по общепринятым методикам [22].

#### Результаты исследований и их обсуждение.

В большинстве лет изучения погодные условия зимовки складывались благоприятно для роста растений озимой пшеницы. Зима 2005/2006 гг. была более суровой (минимальная температура на уровне узла кущения составила –11,4 °С) по сравнению с погодными условиями других трех лет изучения, что позволило оценить зимостойкость изучаемого материала (табл. 1). В целом уровень зимостойкости популяции рекомбинантно-инбредных линий F<sub>5</sub> Одесская 16/Безостая 1 был довольно высоким (78 % живых растений). Однако зимостойкость отдельных линий варьировала от 41 до 98 %. Промораживание в искусственных условиях отобранных в поле раскустившихся растений (фаза кущения) рекомбинантно-инбредных линий также выявило большой полиморфизм последних по устойчивости к низким отрицательным температурам. При увеличении стрессовых нагрузок (снижение температуры) снижается общий уровень устойчивости популяции и увеличивается размах варьирования линий по изучаемому признаку. Так, морозостойкость популяции в начале зимы (декабрь 2003 г.) при –13 °С составляла 96 % живых растений, а размах варьирования по данному признаку был равен 14 % (от 86 до 100 %). При температуре –16 °С (декабрь 2007 г.) морозостойкость популяции уже составляла только 48 % живых растений, а морозостойкость отдельных линий варьировала от 0 до 100 %. Широкий размах варьирования рекомбинантно-инбредных линий по устойчивости к морозу отмечали и при промораживании проростков (59 %).

Таблица 1

Зимо-морозостойкость при различных температурах промораживания и другие агрономические признаки популяции рекомбинантно-инбредных линий F<sub>5</sub> Одесская 16/Безостая 1

Признаки	t, °C	$\bar{x}$	min	max	$\delta$	CV, %
Зимостойкость 2005/2006 г., %	-11,4	78 ± 1,2	41	98	12,1	16
Морозостойкость, %						
декабрь 2004/2005 г.	-13	96 ± 0,3	86	100	3,2	3
2003/2004 г.	-14	91 ± 0,7	69	100	7,1	8
2005/2006 г.	-15	84 ± 0,8	55	99	8,3	10
2006/2007 г.	-16	48 ± 2,7	0	100	28,2	59
Среднее		80	59	96		
январь 2004/2005 г.	-16	85 ± 1,1	23	100	13,7	16
2006/2007 г.	-16	68 ± 2,1	6	100	25,1	37
Среднее		76	28	100		
март 2003/2004 г.	-14	95 ± 0,5	75	100	5,7	6
2004/2005 г.	-15	83 ± 1,1	36	100	12,8	16
2006/2007 г.	-15	30 ± 2,1	0	96	21,4	72
Среднее		69	47	96		
проростки	-12	79 ± 1,0	41	100	13,3	17
ПВК, сут		24 ± 0,2	20	29	1,8	7
ВР, см		113 ± 1	93	125	6,1	5
МЗК, г		0,75 ± 0,01	0,59	1,19	0,1	13
КПС, шт./м <sup>2</sup>		726 ± 7	571	1019	74,4	10
УЗ, кг/м <sup>2</sup>		0,42 ± 0,01	0,33	0,52	0,04	10

В процессе изучения популяции рекомбинантно-инбредных линий был выявлен значительный полиморфизм и по другим хозяйственно ценным признакам. Продолжительность периода до колошения (ПВК) отдельных линий в среднем за три года изучения варьировала от 20 до 29 сут. Разница по высоте растений (ВР) между наиболее высокорослыми и полукарликовыми линиями в популяции составляла 32 см (93–125 см). МЗК наиболее продуктивных линий (1,19 г) превышала массу наименее продуктивных (0,59 г) более чем в два раза. Большим размахом варьирования по сравнению с другими ( $\delta = 74,4$  шт./м<sup>2</sup>) отличался признак КПС (разница между крайними вариантами составляла 448 шт./м<sup>2</sup>). УЗ наиболее продуктивных линий достигал 0,52 кг/м<sup>2</sup> и превышал урожай наименее продуктивных линий на 0,19 кг/м<sup>2</sup>.

Аллельные различия рекомбинантно-инбредных линий по гену *Vrd1* оказывали существенное влияние на уровень зимостойкости

изученных линий (табл. 2). Зимостойкость линий генотипа *Vrd1 Vrd1* была достоверно меньшей на 5 % по сравнению с линиями генотипа *vrđ1 vrđ1*, при этом различия по указанному признаку в популяции составляли 57 %. Следовательно, 8,8 % различий по зимостойкости популяции рекомбинантно-инбредных линий F<sub>5</sub> Одесская 16/Безостая 1 в условиях 2005–2006 гг. обусловлены аллельными различиями по гену *Vrd1*.

Наличие или отсутствие различий по морозостойкости раскустившихся растений между генотипами *Vrd1 Vrd1* и *vrđ1 vrđ1* в искусственных условиях в значительной степени зависело от интенсивности стрессового фактора и условий закаливания в поле. Так, при -13 °C (2004 г.) морозостойкость линий с альтернативными аллелями гена *Vrd1* была одинаковой. При промораживании в последующие годы при -14 °C (2005 г.) и -15 °C (2006 г.) отмечали уже тенденцию к увеличению морозостойкости у линий с рецессивным аллелем *vrđ1* на 1 и 2 %

соответственно. И лишь дальнейшее снижение температуры промораживания до  $-16\text{ }^{\circ}\text{C}$  (2007 г.) позволило выявить достоверные аллельные различия гена *Vrd1* по морозостойкости (разница 9 % из 100 % различий в популяции) в начале зимы. В среднем за четыре промораживания (2003, 2004, 2005, 2006 гг.) доминантный аллель гена *Vrd1* способствовал достоверному снижению морозостойкости раскустившихся растений в начале зимы на 5 % при 37 % различий в популяции, т.е. 13,5 % различий по этому признаку.

Промораживание раскустившихся растений рекомбинантно-инбредных линий, отобранных в поле в середине января, при  $-16\text{ }^{\circ}\text{C}$  (в среднем за 2005 и 2007 гг.), также выявило достоверное снижение морозостойкости линий генотипа *Vrd1 Vrd1* на 11 % по сравнению с аналогичным показателем генотипа *vrđ1 vrđ1* при наличии 72 % различий в популяции. Следовательно, аллельные различия по гену *Vrd1* обуславливают 15,3 % различий по морозостойкости в середине зимы.

Несмотря на одинаковую температуру промораживания ( $-16\text{ }^{\circ}\text{C}$ ), относительные различия по морозостойкости между группами линий с альтернативными аллелями гена *Vrd1* в оба года несколько различны. Так, в 2005 г. они составляли только 4 %, а в 2007 г. уже 18 % при соответственно 77 и 94 % различий по данному признаку в популяции рекомбинантно-инбредных линий, что указывает на влияние условий закаливания на оценку морозостойкости.

Морозостойкость растений, отобранных в поле весной (начало марта), так же, как и растений, отобранных в начале декабря, зависела от степени закаливания растений и температуры промораживания. Так, морозостойкость линий генотипа *Vrd1 Vrd1* в марте 2004 г. ( $-14\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) и 2005 г. ( $-15\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) была на 2 и 4 % соответственно меньше морозостойкости линий генотипа *vrđ1 vrđ1*. В то же время в марте 2007 г. при  $-15\text{ }^{\circ}\text{C}$  различия по морозостойкости упомянутых двух групп линий составляли 13 % при 96 % различий в популяции. Следовательно, в конце зимы аллельные различия по гену *Vrd1* могут контролировать до 13,5 % различий по морозостойкости в популяции рекомбинантно-инбредных линий F<sub>5</sub> Одесская 16/Безостая 1.

Таблица 2  
Средние значения агрономических признаков растений рекомбинантно-инбредных линий F<sub>5</sub> Одесская 16/Безостая 1, различающихся по аллелям гена *Vrd1* (Одесса, 2004–2007 гг.)

Признаки	Температура промораживания, $^{\circ}\text{C}$	Генотип линий		НСР <sub>0,05</sub>
		<i>Vrd1</i>	<i>vrđ1</i>	
Зимостойкость 2005/2006 г, %	-11,4	77	82	0,1
Морозостойкость, %				
декабрь 2003/2004 г.	-13	97	97	-
2004/2005 г.	-14	92	93	-
2005/2006 г.	-15	84	86	-
2006/2007 г.	-16	43	52	2
Среднее		78	83	0,1
январь 2004/2005 г.	-16	86	90	-
2006/2007 г.	-16	63	81	0,5
Среднее		73	84	0,2
март 2003/2004 г.	-14	96	98	-
2004/2005 г.	-15	82	86	-
2006/2007 г.	-15	20	33	0,4
Среднее		68	73	0,1
проростки	-12	78	84	0,1
ПВК, сут		24	25	1
ВР, см		111	114	2
МЗК, г		0,76	0,74	-
КПС, шт./м <sup>2</sup>		719	739	-
УЗ, кг/м <sup>2</sup>		0,43	0,40	0,02

Большая морозостойкость рекомбинантно-инбредных линий *vrđ1 vrđ1* выявлена и при промораживании проростков. В данном случае доминантный аллель *Vrd1* способствовал достоверному снижению уровня морозостойкости на 8 % при 59 % различий в популяции, т.е. 10,2 % различий по морозостойкости проростков обусловлено различиями по аллелям гена *Vrd1*.

Рекомбинантно-инбредные линии генотипа *Vrd1 Vrd1* характеризовались достоверно меньшей высотой растений (ВР) на 3 см и большим урожаем зерна (УЗ) на 0,03 кг/м<sup>2</sup> по сравнению с линиями генотипа *vrđ1 vrđ1*, при 32 см и 0,19 кг/м<sup>2</sup> различий по данным признакам в популяции соответственно. Следовательно, 9,4 % различий по высоте растений и 15,8 % – по урожаю зерна популяции реком-

Таблица 3  
Средние значения агрономических признаков растений рекомбинантно-инбредных линий F<sub>5</sub> Одесская 16/Безостая 1, различающихся по аллелям гена *Ppd-D1* (Одесса, 2004–2007 гг.)

Признаки	Температура промораживания, °С	Генотип линий		НСР <sub>0,05</sub>
		<i>Ppd-D1a</i> <i>Ppd-D1a</i>	<i>Ppd-D1b</i> <i>Ppd-D1b</i>	
Зимостойкость 2005/2006 г., %	-11,4	82	78	—
Морозостойкость, %				
декабрь 2003/2004 г.	-13	96	97	—
2004/2005 г.	-14	94	92	—
2005/2006 г.	-15	84	85	—
2006/2007 г.	-16	59	41	2
Среднее		85	79	0,1
январь 2004/2005 г.	-16	92	84	0,2
2006/2007 г.	-16	80	67	0,6
Среднее		85	74	0,2
март 2003/2004 г.	-14	97	96	—
2004/2005 г.	-15	89	81	0,2
2006/2007 г.	-15	30	23	—
Среднее		74	68	0,1
проростки	-12	78	84	0,2
ПВК, сут		22	25	0,3
ВР, см		110	114	2
МЗК, г		0,78	0,74	—
КПС, шт./м <sup>2</sup>		709	736	—
УЗ, кг/м <sup>2</sup>		0,44	0,40	—

бинантно-инбредных линий обусловлены аллельными различиями по гену *Vrd1*. По продолжительности периода до колошения (ПВК) рекомбинантно-инбредные линии с альтернативными аллелями *Vrd1* или *vrd1* существенно не различались между собой, но отмечали тенденцию к большей скороспелости (сокращению ПВК) у линий генотипа *Vrd1 Vrd1*. На количество продуктивных стеблей (КПС) и массу зерна колоса (МЗК) генотип линий по аллелям гена *Vrd1* не оказывал существенного влияния.

Аллельные различия гена *Ppd-D1* не влияли на зимостойкость в условиях зимы 2005/2006 г. (табл. 3). Различия между группами линий с альтернативными аллелями составляли всего 4 % с тенденцией увеличения зимостойкости у линий генотипа *Ppd-D1a Ppd-D1a*.

При искусственном промораживании раскустившихся растений при -13 °С или -14 °С достоверных различий по морозостойкости у линий с альтернативными аллелями гена *Ppd-D1* также выявить не удалось. Лишь при температуре промораживания, равной -15 °С и ниже, выявлено достоверное влияние *Ppd* генотипа линий на морозостойкость раскустившихся растений как в начале, середине, так и в конце зимы. В среднем за все годы изучения линии генотипа *Ppd-D1a Ppd-D1a* характеризовались достоверно большей морозостойкостью на 6, 11, 6 % соответственно в начале, середине и конце зимы по сравнению с линиями генотипа *Ppd-D1b Ppd-D1b*, определяя таким образом 16,2, 15,3, 12,2 % различий по морозостойкости в популяции рекомбинантно-инбредных линий F<sub>2</sub> Одесская 16/Безостая 1 в начале, середине и конце зимы соответственно.

При промораживании проростков ранги альтернативных аллелей гена *Ppd-D1* по морозостойкости изменяются на противоположные по сравнению с результатами, полученными на раскустившихся растениях. В данном варианте в отличие от промораживания раскустившихся растений достоверно большей морозостойкостью на 6 % (10,2 % различий в популяции) характеризовались линии генотипа *Ppd-D1b Ppd-D1b*. Изменение рангов аллелей гена *Ppd-D1* по морозостойкости при промораживании разновозрастных растений связано, по-видимому, с особенностями условий закаливания. В поле закаливание происходит в условиях умеренно укороченного, постоянно сокращающегося естественного дня при изменяющейся температуре и интенсивности света. Для закаливания проростков в климатической камере рекомендована константная температура +2 °С и удлиненный до 16 ч день [21]. Изменение условий закаливания у различающихся по аллелям гена *Ppd-D1* генотипов, вероятно, способствует экспрессии несколько различных генетических систем, вносящих свой вклад в комплексный признак морозостойкости растений.

Наличие в генотипе линий аллеля *Ppd-D1a* приводило к достоверному сокращению периода до колошения на 3 сут и снижению высоты растений на 4 см. Альтернативные аллели гена *Ppd-D1* обуславливают 33,3 % различий по ПВК и 12,5 % — по ВР. Достоверного влияния

Средние значения агрономических признаков растений, различающихся по аллелям генов *Vrd1* и *Ppd-D* генотипов \* (Одесса, 2003–2007 гг.)

Признаки	<i>vrđ1 Ppd-D1b</i>	<i>vrđ1 Ppd-D1a</i>	<i>Vrd1 Ppd-D1a</i>	<i>Vrd1 Ppd-D1b</i>	HCP <sub>0,05</sub>
Зимостойкость	80	89	80	74	0,1
Морозостойкость, %					
декабрь	91	93	90	90	—
январь	82	91	82	63	0,2
март	71	84	71	65	0,1
проростки	86	78	78	79	0,2
ПВК, сут	25	22	22	25	0,4
ВР, см	115	113	110	113	2
МЗК, г	0,74	0,70	0,80	0,72	0,02
КПС, шт./м <sup>2</sup>	735	771	697	742	—
УЗ, кг/м <sup>2</sup>	0,40	0,42	0,44	0,41	0,03

\* Указан гаплоидный генотип.

генотипа линий по аллелям гена *Ppd-D1* на признаки КПС, МЗК и УЗ не выявлено, однако наблюдали тенденцию к увеличению МЗК и УЗ у линий генотипа *Ppd-D1a Ppd-D1a* по сравнению с аналогичными показателями генотипа *Ppd-D1b Ppd-D1b*.

Наличие двух аллелей по каждому из генов *Ppd-D1* и *Vrd1* при случайной рекомбинации позволяет получить четыре группы генотипов с различными сочетаниями аллелей указанных двух генов: *vrđ1 vrđ1 Ppd-D1b Ppd-D1b*, *vrđ1 vrđ1 Ppd-D1a Ppd-D1a*, *Vrd1 Vrd1 Ppd-D1b Ppd-D1b* и *Vrd1 Vrd1 Ppd-D1a Ppd-D1a*. Такие сочетания генов предоставляют возможность оценить эффект взаимодействия доминантных и рецессивных аллелей генов *Ppd-D1* и *Vrd1* по комплексу признаков (табл. 4). Взаимодействие аллелей *vrđ1* и *Ppd-D1a* способствовало формированию наибольшей зимостойкости в 2005/2006 г. (89 %), а сочетание альтернативных аллелей *Vrd1* и *Ppd-D1b* — наименьшей (74 % живых растений). В среднем за годы изучения линии генотипа *vrđ1 vrđ1 Ppd-D1a Ppd-D1a* характеризовались большей морозостойкостью раскустившихся растений на 28 и 19 % в середине и конце зимы соответственно по сравнению с линиями наименее морозостойкого генотипа *Vrd1 Vrd1 Ppd-D1b Ppd-D1b*. Аналогичные тенденции отмечены и в начале зимы.

При промораживании проростков несколько меняются ранги различных генотипов по

морозостойкости по сравнению с промораживанием раскустившихся растений, что, по-видимому, обусловлено, как было отмечено выше, различной реакцией аллелей гена *Ppd-D1* или сцепленных с ними факторов на условия закалывания. При промораживании проростков наиболее морозостойким оказывался генотип *vrđ1 vrđ1 Ppd-D1b Ppd-D1b*. Остальные три генотипа с наличием доминантного аллеля по одному из генов или обоих сразу достоверно не отличались друг от друга и уступали генотипу *vrđ1 vrđ1 Ppd-D1b Ppd-D1b* на 7–8 %.

Аллель *Ppd-D1a* независимо от наличия/отсутствия доминантного или рецессивного аллеля гена *Vrd1* обуславливал сокращение периода до колошения на 3 сут у генотипов *vrđ1 vrđ1 Ppd-D1a Ppd-D1a* и *Vrd1 Vrd1 Ppd-D1a Ppd-D1a* по сравнению с двумя другими генотипами. Доминантный аллель *Vrd1* или *Ppd-D1a* приводит к снижению высоты растений на 2 см по сравнению с генотипом *vrđ1 vrđ1 Ppd-D1b Ppd-D1b*. Совместное влияние указанных двух аллелей способствует еще большему снижению ВР (на 5 см). По КПС различия четырех генотипов оказались не существенными.

Совместное влияние аллелей *Vrd1* и *Ppd-D1a* обуславливало формирование достоверно большей на 0,06–0,1 г МЗК по сравнению с остальными тремя генотипами, что приводило к большему урожаю зерна генотипа с указанным сочетанием аллелей двух генов. Генотип

*Vrd1 Vrd1 Ppd-D1a Ppd-D1a* характерен для большинства современных сортов селекции СГИ [6, 18]. По фенотипу такие генотипы можно охарактеризовать как слабо чувствительные к фотопериоду с 30–35-суточной потребностью в яровизации.

Наиболее зимо-морозостойкий генотип *vrđ1 vrđ1 Ppd-D1a Ppd-D1a* (слабая реакция на фотопериод, 50–60-суточная потребность в яровизации) сформировал урожай зерна на 0,02 кг/м<sup>2</sup> меньше по сравнению с генотипом *Vrd1 Vrd1 Ppd-D1a Ppd-D1a*, но указанное снижение не было достоверным. Два других генотипа *vrđ1 vrđ1 Ppd-D1b Ppd-D1b* и *Vrd1 Vrd1 Ppd-D1b Ppd-D1b* уступали двум упомянутым выше генотипам по урожаю зерна, при этом генотипу *Vrd1 Vrd1 Ppd-D1a Ppd-D1a* достоверно.

**Выводы.** Таким образом, аллельные различия генов *Vrd1* и *Ppd-D1* оказывают достоверный эффект на морозостойкость раскустившихся растений при температуре промораживания –15 °С и ниже. Аллельные различия генов *Vrd1* и *Ppd-D1* определяют около 9 % различий по зимостойкости, а также от 10 до 15 % и от 12 до 16 % соответственно по морозостойкости раскустившихся растений.

Взаимодействие рецессивного аллеля *vrđ1* и доминантного аллеля *Ppd-D1a* обуславливает большую зимо- и морозостойкость раскустившихся растений на протяжении всего периода зимовки. Доминантные аллели генов *Vrd1* и *Ppd-D1a* способствуют скороспелости (сокращению периода до колошения) и снижению высоты растений. Их совместное влияние только усиливает проявление указанных признаков.

Взаимодействие аллеля *Vrd1* и *Ppd-D1a* способствовало формированию и большего урожая зерна у генотипа с указанным сочетанием аллелей по сравнению с остальными тремя генотипами, но превышение над генотипом *vrđ1 vrđ1 Ppd-D1a Ppd-D1a* оказалось не существенным. Отсутствие достоверных различий по урожаю зерна между упомянутыми двумя генотипами и большая морозостойкость генотипа *vrđ1 vrđ1 Ppd-D1a Ppd-D1a* по сравнению с генотипом *Vrd1 Vrd1 Ppd-D1a Ppd-D1a* может свидетельствовать о перспективности использования первого при создании новых сортов для юга Украины.

N.V. Mokanu, V.I. Fayt

THE DIFFERENCES OF THE EFFECTS OF *Vrd1* AND *Ppd-D1* GENE ALLELES ON WINTERHARDINESS, FROST RESISTANCE, AND YIELD IN WINTER WHEAT

The influence of allelic differences of *Vrd1* and *Ppd-D1* genes on winterhardiness, frost resistance, yield and its components was studied in recombinant-inbred F<sub>5</sub> lines of Odesskaya 16/Bezostaya 1. From 9 to 15 % differences in the resistance of recombinant-inbred lines were determined by alternative alleles of *Vrd1* gene and 10–16 % of *Ppd-D1* gene. Interaction of *vrđ1* and *Ppd-D1a* alleles led to the higher winterhardiness and frost resistance of tillered plants during the winter. At the same time the significant increase of the period to heading, plant height and the tendency of yield reduction were revealed for *vrđ1 vrđ1 Ppd-D1a Ppd-D1a* lines when compared to the lines of *Vrd1 Vrd1 Ppd-D1a Ppd-D1a* genotype.

Н.В. Мокану, В.И. Файт

ВІДМІННОСТІ ЕФЕКТИВ АЛЕЛІВ ГЕНІВ *Vrd1* ТА *Ppd-D1* ЗА ЗИМО-МОРОЗОСТІЙКІСТЮ І ВРОЖАЄМ В ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ

Досліджено вплив алельних відмінностей генів *Vrd1* та *Ppd-D1* та їх взаємодію за зимо-морозостійкістю, врожаєм та його компонентами у рекомбінантно-інбредних ліній F<sub>5</sub> Одеська 16/Безоста 1. Від 9 до 15 % відмінностей за зимо-морозостійкістю рекомбінантно-інбредних ліній обумовлені альтернативними алелями гена *Vrd1* та 10–16 % – *Ppd-D1*. Взаємодія алелей *vrđ1* та *Ppd-D1a* сприяє формуванню найбільшої зимо-морозостійкості впродовж всього періоду зимівлі рослин, що розкустились. Паралельно виявлено достовірне збільшення періоду до колосіння та висоти рослин, а також тенденцію до зниження врожаю зерна у ліній з генотипом *vrđ1 vrđ1 Ppd-D1a* у порівнянні з лініями генотипом *Vrd1 Vrd1 Ppd-D1a Ppd-D1a*.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Литвиненко М.А. Теоретичні основи та методи селекції озимої м'якої пшениці на підвищення адаптивного потенціалу для умов степу України : Автореф. дис.... д-ра с.-г. наук. – Київ, 2001. – 46 с.
2. Стельмах А.Ф., Золотова Н.А. Генетические различия по продолжительности яровизационной потребности у озимой мягкой пшеницы // Цитология и генетика. – 1993. – 27, № 3. – С. 3–6.
3. Gotoh T. Gene analysis of the degree of vernalization requirement in winter wheat // Japan J. Breed. – 1980. – 30, № 1. – P. 1–10.
4. Stelmakh A., Zolotova N., Fayt V. Genetic analysis of differences in duration vernalization requirement of winter bread wheat // Cereal Res. Commun. – 2005. – 33, № 4. – P. 713–718.

5. Файт В.И., Симоненко Л.К., Мокану Н.В., Попова Н.В. Хромосомная локализация генов контроля продолжительности яровизации (*Vrd*) озимой мягкой пшеницы // Генетика. — 2007. — **43**, № 2. — С. 202–208.
6. Файт В.И. Генетический контроль продолжительности яровизации сортов озимой пшеницы юга степи Украины // Экол. генетика. — 2006. — № 2. — С. 29–36.
7. Файт В.И. Генетическая система контроля различий по продолжительности яровизации у озимой пшеницы // Цитология и генетика. — 2003. — **37**, № 5. — С. 69–76.
8. McIntosh R.A., Yamazaki Y., Devos K.M., Dubcovsky J., Rogers W.J., Appels A. Catalogue of gene symbols for wheat // Proc. 10<sup>th</sup> Inter. Wheat Genet. Symp. — Paestum (Italy), 2003. <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/top/top.jsp>
9. Гончаров Н.П. Генетический контроль фотопериодической реакции у мягкой пшеницы (обзор) // С.-х. биология. — 1986. — № 11. — С. 84–90.
10. Стельмах А.Ф., Золотова Н.А., Воронин А.Н. Генетические связи процессов нарастания примордиев у озимых пшениц в различных условиях выращивания // Науч.-техн. бюл. ВСГИ. — 1990. — № 2(76). — С. 22–26.
11. Стельмах А.Ф., Мартынюк В.Р. Эффекты доминантных генов *Ppd* по особенностям органогенеза у озимой мягкой пшеницы // Цитология и генетика. — 1998. — **32**, № 6. — С. 27–34.
12. Mahfooz S., Limin A.E., Fowler D.B. Influence of vernalization and photoperiod responses on cold hardiness in winter cereals // Crop Sci. — 2001. — **41**. — P. 1006–1011.
13. Prasil I.T., Prasilova P., Pankova K. The relationship between vernalization requirement and frost tolerance in substitution lines of wheat // Biol. Plant. — 2005. — **49**(2). — P. 195–200.
14. Prasil I.T., Prasilova P., Pankova K. Relationships among vernalization shoot apex development and frost tolerance in wheat // Ann. Bot. — 2004. — **94**. — P. 413–418.
15. Файт В.И. Эффекты генов контроля продолжительности яровизации (*Vrd*) по агрономическим признакам у озимой мягкой пшеницы // Цитология и генетика. — 2007. — **41**, № 5. — С. 18–26.
16. Worland A.J., Borner A., Korzun V. et al. The influence of photoperiod genes to the adaptability of European winter wheats // Euphytica. — 1998. — **100**, № 1/3. — P. 385–394.
17. Файт В.И. Проблемы генетического анализа зимо-морозостойкости // Физиология и биохимия культур. растений. — 2004. — **36**, № 5. — С. 371–382.
18. Файт В.И., Федорова В.Р. Генетичний контроль фотоперіодичної чутливості сортів озимої м'якої пшениці // Зб. наук. пр. СГІ – НАЦ НАІС. — 2007. — Вип. 9 (49). — С. 9–21.
19. Мокану Н.В., Файт В.И. Идентификация рекомбинантно-инбредных линий Одесская 16/Безостая 1 по системе генов *Vrd* // Зб. наук. пр. СГІ – НАЦ НАІС. — 2007. — Вип. 10 (50). — С. 24–32.
20. Мокану Н.В., Файт В.И. Идентификация рекомбинантно-инбредных линий Одесская 16/Безостая 1 по системе генов *Ppd* // Вісн. Харків. нац. аграр. ун-ту. Сер. біологія. — 2006. — Вип. 2. — С. 56–60.
21. Феоктістов П.О., Гаврилов С.В., Ляшок А.К., Григорюк І.П., Мельничук М.Д. Методологічні принципи оцінки озимої пшениці на терморезистентність в умовах півдня України : Метод. рекомендації. — К.: Видавничий центр НАУ, 2006. — 36 с.
22. Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика. — М.: Колос, 1973. — 327 с.

Поступила 26.08.07