

В.И. ФАЙТ

Селекционно-генетический институт – Национальный центр  
семеноведения и сортознания УААН,  
Одесса, 65036, Овидиопольская дорога, 3  
E-mail: fayt@paco.net

## ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА КОНТРОЛЯ РАЗЛИЧИЙ ПО ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ЯРОВИЗАЦИИ У ОЗИМОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ



Рассмотрены гипотезы генетического контроля различий по продолжительности яровизации озимой пшеницы. Показано, что различия по данному признаку контролируются самостоятельной системой генов *Vrd*. Созданы моногенно доминантные по двум неallelным, различающимся по экспрессии генам *Vrd1* и *Vrd2*, почти изогенные линии. Охарактеризованы реакция созданных линий на изменение фотoperиода и эффекты генов *Vrd* по комплексу агрономических признаков. Идентифицированы *Vrd* генотипы ряда сортов озимой мягкой пшеницы.

© В.И. ФАЙТ, 2003

У вида *Triticum aestivum* L. в ходе эволюции выработались различные генетические механизмы контроля адаптивных реакций, обеспечивающие возможность избегать неблагоприятных факторов внешней среды и наиболее полно использовать оптимальный для развития период вегетации. Одним из таких механизмов является реакция генотипа на действие низких положительных температур, или яровизация. Термин «яровизация» ввел в 1929 г. Лысенко [1], хотя факт ускорения цветения озимых злаков под воздействием холода был отмечен еще в 1858 г. Дж. Клипартом [2]. Несколько позднее для обозначения данного явления в англоязычной литературе был предложен термин «vernalization» (от латинского «vernalis» — весенний) [3]. Согласно определению F. Chauard (цитировано по [3]), яровизация — это приобретение или ускорение способности к цветению посредством холодовой обработки.

С хозяйствственно-биологической точки зрения все сорта пшеницы делят на две большие группы — озимые и яровые, которые существенно отличаются между собой по степени реакции на воздействие низких положительных температур. Озимые сорта пшеницы имеют сильную отзывчивость, в то время как яровые могут быть нечувствительными или лишь частично отзывчивыми на яровизацию [4, 5]. Однако деление пшениц на яровую и озимую в известной мере условно. Среди  $F_2$  гибридов яровых сортов с озимыми выявлено значительное варьирование по времени колошения, при этом выщепляются и так называемые переходные формы между яровыми и озимыми группами растений. Предложено несколько классификаций пшениц по типу развития на яровые и озимые формы, но наиболее полно отражает это деление генетическая классификация [6], предложенная Pugsley [7]. Наличие в генотипе сорта одного или нескольких доминантных аллелей генов *Vrn* (ранее *Vrn1*, *Vrn2*, *Vrn3*, *Vrn4*; после 9-го Симпозиума по генетике пшеницы [8] *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, *Vrn-4* соответственно) приводит к яровому типу развития. Озимые сорта являются носителями только рецессивных аллелей генов *Vrn*. В то же время озимые сорта пшеницы существенно отличаются по продолжительности яровизации — от 15 до 60 сут и более [9–12]. Однако какова генетическая природа данных различий и возможные перспективы дальнейшего селекционного использования указанного разнообразия?

Для объяснения различий озимой мягкой пшеницы по продолжительности яровизации бы-

ло выдвинуто несколько гипотез. Pugsley [5] еще в начале 70-х годов прошлого века высказал предположение, что различия по продолжительности яровизации сортов озимой пшеницы могут быть обусловлены наличием множественных аллелей по каждому из трех локусов ортологичной серии *Vrn-1* (5-я группа хромосом). Его предположение основывалось лишь на факте, что количество дней до колошения у озимых выщепенцев при скрещивании озимых и яровых сортов сходно с аналогичным показателем у озимого родителя.

Майстренко [13, 14] высказала предположение о нетождественности рецессивных аллелей генов *Vrn* яровых (*vrn<sup>r</sup>*) и озимых (*vrn<sup>s</sup>*) сортов и их разнонаправленном влиянии на наследование типа развития у мягкой пшеницы. Для подтверждения гипотезы была предпринята попытка идентификации генотипов по системе рецессивных аллелей генов *Vrn* у некоторых сортов [15]. Однако в основу гипотезы изначально были заложены ошибочные сведения о наличии в генотипах сортов Саратовская 29, Саратовская 210, Диамант-2 только доминантного аллеля гена *Vrn-A1* (*Vrn1*). На практике же оказалось, что указанные сорта помимо доминантного аллеля гена *Vrn-A1* несут в своем генотипе дополнительно и доминантный аллель гена *Vrn-B1* (*Vrn2*) [16].

Согласно гипотезе Стельмаха [17] значительная часть различий по продолжительности яровизации у сортов озимой пшеницы контролируются и разнообразием генетической системы *Ppd*. Вывод был основан на наличии высокой положительной корреляции между продолжительностью яровизации и фотопериодической чувствительностью в изученном автором наборе сортов, а также на фактах сокращения продолжительности яровизации после введения доминантных аллелей *Ppd* в генотип рецессивного по данной системе генов сорта.

Согласно другой гипотезе, высказанной японским исследователем Gotoh [18], различия по продолжительности яровизации контролируются двумя генами, которые он обозначил как А и В. Ген А определяет различия между сортами с 20- и 40-суточной продолжительностью яровизации, ген В — между сортами с 40- и 60-суточной. Аллельные же взаимоотношения генов А и В выявлены не были. По данным автора гипотезы, у гибридных растений *F<sub>1</sub>* наблюдали доминирование меньшей продолжительности яровизации

над более длительным ее периодом. В этих экспериментах автор выявил также миорные гены, ответственные за сортовые различия по продолжительности яровизации.

Булавка [19, 20] подтвердила доминирование меньшей потребности в яровизации и наличие двух генов, контролирующих различия изученных ею сортов по продолжительности яровизации, которые автор обозначила А<sub>1</sub> и А<sub>2</sub>. При этом предполагалась более слабая экспрессия гена А<sub>2</sub> по сравнению с А<sub>1</sub>.

Факт выявления дигенного контроля различий по продолжительности яровизации в работах Gotoh и Булавки позволял предположить, что они изучали одну и ту же генетическую систему. Однако более детальное изучение генетической природы данной системы генов требовало несколько иного подхода к проведению подобного рода исследований, который бы позволил установить, действует ли при этом новая, ранее не изучавшаяся система генов, или же наблюдаемые различия по продолжительности яровизации обусловлены эффектами уже известных генетических систем *Vrn* и *Ppd*.

Изучение пяти различающихся по продолжительности яровизации и фотопериодической чувствительности сортов озимой пшеницы, а также их диаллельных гибридов *F<sub>1</sub>* позволило установить, что различия по продолжительности яровизации озимой мягкой пшеницы контролируются самостоятельной системой генов, не связанной с системой генов *Ppd* [21]. Об этом свидетельствовали факты несовпадения отношений расщепления у одних и тех же гибридных *F<sub>2</sub>* популяций в условиях укороченного фотопериода и 60-суточной яровизации на ранние : поздние растения, с одной стороны [21], и в условиях удлиненного фотопериода и 40-суточной яровизации на выколосившиеся : невыколосившиеся растения, с другой стороны [22]. Кроме того, удалось идентифицировать часть линий *F<sub>4</sub>*, характеризующихся иными, не свойственными родительским сортам сочетаниями признаков «продолжительность яровизации» и «фотопериодическая чувствительность». В ходе выполнения данных работ было подтверждено доминирование в *F<sub>1</sub>* меньшей потребности в яровизации положительными температурами, показано наличие двух неаллельных генов, контролирующих различия по продолжительности яровизации, иден-

тифицированы генотипы некоторых сортов озимой пшеницы и выделены моногенно доминантные носители обоих генов [22, 23]. Ген с большим фенотипическим эффектом, обозначенный авторами как A<sub>1</sub>, обуславливал колошение растений после 20 сут яровизации. Символ A<sub>2</sub> получил более слабый ген, доминантный аллель которого позволял растениям выколащиваться после 30 сут яровизации.

Аллельные же взаимоотношения вновь выявленной системы генов, ответственной за различия по продолжительности яровизации и рецессивных аллелей генов ортологичной серии *Vrn-1* (*Vrn-1A*, *Vrn-1B*, *Vrn-1D*), которые локализованы на хромосомах 5-й группы, до сих пор не выяснены. Однако, кроме генов *Vrn-1*, выявлено участие в контроле различий по чувствительности к яровизации генов ортологичных серий *Vrn-2* (4-я группа) и *Vrn-3* (1-я группа), а также хромосом 6-й [24] и 3-й групп [25]. Окончательный ответ о влиянии рецессивных аллелей генов *Vrn* на продолжительность яровизации может быть получен после локализации генов, выявленных в работах Gotoh [18], Булавки [19, 20] и Стельмаха, Золотовой [22] на хромосомах. Указанная работа по локализации генов, сокращающих продолжительность яровизации, сейчас проводится в отделе генетики СГИ с использованием моносомной серии сорта Capelle Desprez. После предварительных консультаций с R.A. McIntosh этой новой системе генов было предложено присвоить символ *Vrd* от начальных букв английских слов vernalization requirement duration [26]. При этом ген A<sub>1</sub> сортов Norin1 и Ольвия [26] был обозначен как *Vrd1*, а ген A<sub>2</sub> сорта Чайка — *Vrd2*.

Идентификация моногенно доминантных носителей генов контроля продолжительности яровизации [22] позволила развернуть работы по созданию исходного материала, в частности почти изогенных и конгенных линий, с целью дальнейшего изучения эффектов генов *Vrd* по комплексу агрономических признаков [27]. При создании изогенных линий в качестве донора гена *Vrd1* использовали скороспелый слабо чувствительный к фотопериоду с 20-суточной потребностью в яровизации сорт японского происхождения Norin1 [23]. Донором гена *Vrd2* был позднеспелый сорт селекции СГИ Чайка, который сильно чувствителен к фотопериоду и для перехода к генеративному развитию нуждается в 30-суточной яровизации

[28]. Оба рекуррентных родителя, Мироновская 808 и Эритроспермум 604, обладали продолжительной потребностью в яровизации, равной 50–60 сут [22]. Сорт Мироновская 808 сильно чувствителен к фотопериоду, а сорт Эритроспермум 604 — средне чувствителен к фотопериоду и является носителем доминантного аллеля гена *Ppd1* [29] согласно нумерации Стельмаха и др. [30].

На сегодняшний день завершен процесс беккроссирования и получены гомозиготные почти изогенные линии по гену *Vrd1* и *Vrd2* поколения BC<sub>9</sub>I<sub>5</sub> сорта Мироновская 808 (далее Мироновская 808-*Vrd1* и Мироновская 808-*Vrd2* соответственно), а также линия по гену *Vrd1* поколения BC<sub>8</sub>I<sub>5</sub> сорта Эритроспермум 604 (Эритроспермум 604-*Vrd1*) [27]. Создание моногенно доминантной по гену *Vrd2* линии сорта Эритроспермум 604 (Эритроспермум 604-*Vrd2*) еще продолжается и сейчас получено поколение BC<sub>1</sub>I<sub>1</sub>. Однако для сопоставления эффектов генов *Vrd1* и *Vrd2* в генофонде сорта Эритроспермум 604 по комплексу признаков, а также для изучения влияния генотипа сорта рекуррентного родителя на эффект гена *Vrd2* мы в своей работе использовали линию Эритроспермум 604-*Vrd2* поколения BC<sub>4</sub>I<sub>5</sub>. Теоретически в поколении BC<sub>4</sub>I<sub>5</sub> для линии Эритроспермум 604-*Vrd1* и в поколении BC<sub>9</sub>I<sub>1</sub> для линий Мироновская 808-*Vrd1* и Мироновская 808-*Vrd2* на фоне 40-суточной яровизации (именно такая продолжительность предварительной яровизации является достаточной для выколащения носителей доминантного аллеля по каждому из двух генов, тогда как рецессивные выщепенцы не могли переходить к колошению) должно наблюдаться расщепление по генотипу 1:2:1 и в отношении 3:1 по фенотипу (выколашился : невыколашился растения), свидетельствующее о наличии одного гена, снижающего уровень яровизационной потребности каждой созданной линии по сравнению с рекуррентным родителем. Анализ расщепления указанных популяций после 40-суточной яровизации зеленых проростков при +2 °C по факту выколащения или невыколащения индивидуальных растений показал наличие в генотипе каждой из трех созданных линий одного гена, снижающего продолжительность яровизации по сравнению с рекуррентным родителем. Критерий соответствия  $\chi^2$  во всех трех случаях был значительно меньше табличного значения  $\chi^2 = 3,84$  при P = 0,05 для df = 1.

С целью идентификации генов *Vrd* у вновь созданных конгенных линий провели скрещивание линий Мироновская 808-*Vrd1* и Мироновская 808-*Vrd2*, рекуррентных родителей (сорта Мироновская 808 и Эритроспермум 604) и сортов-доноров генов *Vrd1* и *Vrd2* (сорта Norin1 и Чайка соответственно) по диаллельной схеме, без рецессивов. Результаты анализа гибридов  $F_2$  данных комбинаций скрещивания, подвергнутых предварительной яровизации 20 и 40 сут, свидетельствовали об аллельности гена, присутствующего у линии Мироновская 808-*Vrd1*, таковому сорта Norin1 донора указанного гена. Ген *Vrd2*, присутствующий у другой изогенной линии (Мироновская 808-*Vrd2*), идентичен гену сорта Чайка. В то же время ген *Vrd* сортов Norin1 и линии Мироновская 808-*Vrd1* не аллелен гену *Vrd*, имеющемуся у линии Мироновская 808-*Vrd2* и сорта Чайка [27]. Таким образом, созданные почти изогенные и конгенные линии несут в своем генотипе по одному доминантному гену, снижающему уровень их яровизационной потребности, и эти гены не аллельны друг другу. По установившейся в русскоязычной научной литературе терминологии созданные моногенно доминантные линия-носитель гена *Vrd1*, линия-носитель гена *Vrd2* и исходный рекуррентный родитель — рецессив *vrd1vrd2* назывались почти изогенными линиями. В современной зарубежной литературе термин «почти изогенные линии» может относиться только к паре (группе) беккроссовых линий поколения  $BC_{8-9}$  в идентичном генофонде различающихся по аллелям одного гена (например, доминантный — рецессивный) при отсутствии различий по другим генам. В нашем случае моногенно доминантные линии по гену *Vrd1* и *Vrd2* почти изогенны по отношению к исходному родителю. Понятие же конгенные линии применимо к беккроссовым линиям  $BC_{8-9}$ , различающимся по двум или более идентифицированным генам,

Таблица 1  
Минимальная продолжительность яровизации  
почти изогенных по локусам *Vrd* линий  
(Одесса, поле 2002, высадка 19 апреля), сут

Исходный сорт	Генотип		
	рецессив	<i>Vrd1</i>	<i>Vrd2</i>
Эритроспермум 604	50	20	40
Мироновская 808	50	35	45

даже по одной и той же генетической системе, несмотря на одинаковый генофон. Так, линия-носитель гена *Vrd1* и линия-носитель гена *Vrd2* конгенные по отношению друг к другу.

Введение в генотип сортов Мироновская 808 и Эритроспермум 604, для которых характерна длительная потребность в яровизации, доминантных аллелей генов *Vrd1* и *Vrd2* способствовало снижению ее уровня. При использовании метода темпоральной яровизации удалось установить [31], что доминантный аллель гена *Vrd1* способствует сокращению продолжительности яровизации до 20–35 сут, а гена *Vrd2* — до 40–45 сут (табл. 1). Указанный эффект в значительной степени зависит от фотопериодической чувствительности сорта рекуррентного родителя. У линий сильно чувствительного к фотопериоду сорта Мироновская 808 он меньший, а у линий более рано выкалашающегося средне чувствительного сорта Эритроспермум 604 — больший, особенно у линии-носителя гена *Vrd1*.

При работе с почти изогенными линиями большое значение имеет их одинаковая с рекуррентным родителем реакция на некоторые факторы среды, в частности фотопериод. Созданные моногенно доминантные линии Мироновская 808-*Vrd1*, Мироновская 808-*Vrd2* и исходный сорт Мироновская 808 не различались между собой по степени задержки колошения в условиях укороченного (12 ч) фотопериода оранжерей фитотрона [26]. Данный показатель указанных трех генотипов был аналогичен показателю сильно чувствительного к фотопериоду сорта Чайка и в то же время существенно отличался от подобного показателя слабо чувствительного к фотопериоду сорта Norin1.

Кроме того, изучение при осеннем посеве (умеренно укороченный естественный день, от 12 ч до 15 ч 30 мин в весенне-летний период вегетации) показало, что в условиях 2000 г. практически все потомства от  $BC_{1-4}$  до  $BC_{9-3}$  линии Мироновской 808-*Vrd2* по продолжительности периода до колошения не отличались как от сорта Чайка донора гена *Vrd2*, так и от сорта Мироновская 808 (табл. 2). Данный факт был прогнозируем, поскольку оба сорта являются рецессивами по системе генов *ppd* [29]. У линии Мироновской 808-*Vrd1* растения поколений  $BC_{3-4}$  —  $BC_{9-3}$  выкалашивались одновременно (различия недостоверны) с исходным родителем. Потомства же пер-

вых двух беккроссов ( $BC_1I_4$  и  $BC_2I_4$ ) данной линии в свою очередь достоверно не отличались по продолжительности периода до колошения от слабо чувствительного к фотопериоду сорта Norin1 донора гена *Vrd1*. Оба генотипа выколашивались в 2000 г. на 7,7–8,3 сут раньше рекуррентного родителя сорта Мироновская 808 и всех остальных потомств более старших поколений беккроссов, т.е. у данной линии на уровне  $BC_3$  произошло восстановление генофона рекуррентного родителя по признаку «чувствительность к фотопериоду». Аналогичные закономерности выявлены и при изучении данного материала в 2001 г. Однако в условиях 2001 г. не только поколения первых двух беккроссов ( $BC_1I_4$  и  $BC_2I_4$ ) линии Мироновской 808-*Vrd1*, но и все остальные беккроссовые потомства обеих изучаемых линий отличались более ранним колошением по сравнению с Мироновской 808. В ряде случаев указанные различия были существенными. Однако разница абсолютных значений по продолжительности периода до колошения между рекуррентным родителем и беккроссовыми поколениями невелика: от 0,7 до 2,3 сут у поколений  $BC_1I_4$  —  $BC_9I_3$  линии Мироновская 808-*Vrd2* и 1,3–2,6 сут у поколений  $BC_3I_4$  —  $BC_9I_3$  линии Мироновской 808-*Vrd1*. Данный эффект по ускорению колошения не связан с реакцией указанных генотипов на фотопериод, поскольку и в условиях 2001 г. эффект по ускорению колошения гена *Ppd3*, присущего у сорта Norin 1 [29] и потомств первых двух беккроссов линии Мироновской 808-*Vrd1*, составлял 6,6–7,0 сут. Указанный эффект по ускорению колошения у поколений  $BC_1I_4$  —  $BC_9I_3$  линии Мироновская 808-*Vrd2* и поколений  $BC_3I_4$  —  $BC_9I_3$  линии Мироновской 808-*Vrd1*, видимо, обусловлен более ранним началом роста после окончания яровизации в условиях зимы 2001 г., когда практически с I декады января установилась теплая для данного периода времени погода (до 10–15 °C в отдельные дни), которая сохранилась до конца зимы. Сорт же Мироновская 808 нуждается для перехода к генеративному развитию в более длительной яровизации по сравнению с генотипами-носителями доминантных аллелей *Vrd* и вследствие этого мог несколько позже перейти к росту. Таким образом, выявленные факты свидетельствовали о достаточно полном восстановлении генофона рекуррентного родителя у созданных почти изогенных линий по фотопериодической чувстви-

Таблица 2  
Продолжительность периода до колошения потомств различных беккроссов почти изогенных по локусам *Vrd* линий сорта Мироновская 808, сут

Генотип	Мироновская 808- <i>Vrd1</i>		Мироновская 808- <i>Vrd2</i>	
	2000 г.	2001 г.	2000 г.	2001 г.
Донор	21,3	14,0	32,3	22,3
$BC_1I_4$	20,3	14,3	31,3	19,0
$BC_2I_4$	19,7	14,7	28,0	21,7
$BC_3I_4$	31,0	18,7	28,7	19,3
$BC_4I_4$	31,7	18,7	30,0	20,0
$BC_5I_4$	31,3	20,0	29,7	19,7
$BC_6I_4$	30,7	19,3	30,7	20,7
$BC_7I_4$	30,0	19,7	27,7	19,3
$BC_8I_4$	28,7	20,0	31,0	19,3
$BC_9I_4$	30,0	19,1	28,3	20,0
Мироновская 808	28,0	21,3	28,0	21,3
HCP <sub>0,05</sub>	4,8	1,4	4,5	0,9

Примечание. Здесь и в табл. 4 для исчисления периода до колошения взята дата 1 мая. Донор для линии Мироновская 808-*Vrd1* сорт Norin1, Мироновская 808-*Vrd2* — сорт Чайка.

тельности, т.е. моногенно доминантные линии Мироновская 808-*Vrd1* и Мироновская 808-*Vrd2*, как и исходный сорт Мироновская 808, характеризуются сильной чувствительностью к длине дня.

Создание моногенно доминантных линий послужило предпосылкой для работ по идентификации *Vrd* генотипов сортов озимой пшеницы и изучения эффектов генов *Vrd1* и *Vrd2* с целью выявления генотипов наиболее адаптированных к конкретным условиям выращивания и ценности того или иного аллеля для селекции. Для идентификации генотипов сортов озимой мягкой пшеницы по системе генов *Vrd* была разработана методика гибридологического анализа. Суть подобной методики состоит в следующем. Отобранный для анализа сорт скрещивали с двумя линиями — Мироновская 808-*Vrd1*, Мироновская 808-*Vrd2* и исходным рецессивным по генам *vrd1vrd2* сортом Мироновская 808, а в случае необходимости (несовпадение сроков цветения) их заменяли аналогичными линиями сорта Эритроспермум 604. Семена  $F_1$  высевали для получения семян  $F_2$ . В дальнейшем семена каждой  $F_2$  популяции делили на две части. Первую часть се-

Таблица 3  
Ключ к расшифровке расщепления  $F_2$  популяций от скрещивания анализируемого сорта с тестерами носителями генов *Vrd* на выколосившиеся: невыколосившиеся растения после 40- и 20-суточной яровизации

Генотип анализируемого сорта	40 сут			20 сут		
	рецессив	<i>Vrd1</i>	<i>Vrd2</i>	рецессив	<i>Vrd1</i>	<i>Vrd2</i>
<i>vrd1 vrd2</i>	0 : 1	3 : 1	3 : 1	0 : 1	3 : 1	0 : 1
<i>Vrd1 vrd2</i>	3 : 1	1 : 0	15 : 1	3 : 1	1 : 0	3 : 1
<i>vrd1 Vrd2</i>	3 : 1	15 : 1	1 : 0	0 : 1	3 : 1	0 : 1
<i>Vrd1 Vrd2</i>	15 : 1	1 : 0	1 : 0	3 : 1	1 : 0	3 : 1

Таблица 4  
Средние значения изученных признаков почти изогенных и конгенных по генам *Vrd* линий сорта Мироновская 808 (2000/2001 г.)

Признаки	Генотип			НР <sub>0,05</sub>
	рецессив	<i>Vrd1</i>	<i>Vrd2</i>	
ПВК, сут	21,3	19,1	19,8	1,2
ВР, см	142,3	142,5	142,3	—
ККГК, шт.	19,3	19,0	19,3	—
КЗГК, шт.	37,7	37,9	36,8	—
МЗГК, г	1,5	1,7	1,6	—
КЗР, шт.	181	193	213	—
МТЗ, г	34,9	38,7	36,9	—
МЗР, г	6,2	6,5	7,6	—
Морозостойкость, -11 °C				
проростки	75,0	38,3	68,3	24,1
пучки	97,8	91,8	93,3	12,7

мян  $F_2$  и родительские формы в фазе пятидневных зеленых проростков подвергали 40-суточной яровизации, вторую часть семян  $F_2$  и родительские формы в той же фазе роста — 20-суточной яровизации. После окончания яровизации проростки обоих вариантов опыта одновременно высаживали в условиях, исключающих дополнительную дояровизацию (весной в поле, в условиях г. Одессы не раньше середины II декады апреля). Разделение фенотипов  $F_2$  популяций осуществляли в поле путем учета выколосившихся и невыколосившихся растений на 90-е сутки после высадки прояровизированных проростков. После 90 сут отмечали выход в трубку единичных расте-

ний сортов с длительной (50–60 сут) яровизацией Эритроспермум 604 (на 96-е сутки в 2001 г. и на 93-е сутки в 2002 г.) и Мироновская 808 (на 90-е сутки в 2001 г. и на 94-е сутки в 2002 г.). Все выколосившиеся или вышедшие в трубку растения до 90 сут выращивания в поле после искусственной 40- и 20-суточной яровизации были отнесены к носителям генов *Vrd* в гомо- и гетерозиготном состоянии. Растения, не вышедшие в трубку до 90 сут выращивания, являлись, таким образом, рецессивами по анализируемой системе генов. В табл. 3 приведены теоретически ожидаемые отношения расщепления на выколосившиеся и невыколосившиеся растения  $F_2$  популяций после 40- и 20-суточной яровизации зеленых проростков позволил дифференцировать растения  $F_2$  на носителей доминантных аллелей гена (генов) *Vrd* и рецессивов независимо от генетического контроля признака «продолжительность яровизации» у тестируемого генотипа (моногенно доминантный по *Vrd1* или *Vrd2* или же дигенно доминантный). Вариант 20-суточной яровизации позволяет выявить в гибридной популяции носителей гена *Vrd1*. По отношениям расщепления на выколосившиеся и невыколосившиеся растения  $F_2$  гибридов с рецессивной формой судили о количестве генов *Vrd* у изучаемого сорта. Отсутствие расщепления в  $F_2$  с тестером (тестерами) носителем доминантных аллелей генов *Vrd* указывало на аллельность доминантного гена *Vrd* тестера и анализируемого сорта, а наличие расщепления — об их неаллельности. Использование такого подхода позволило нам идентифицировать *Vrd* генотипы 12 сортов озимой мягкой пшеницы. Сорт Порада имел в своем генотипе оба доминантных аллеля *Vrd1* и *Vrd2*. Еще девять сортов оказались моногенно доминантными по одному из генов *Vrd*. У сортов Бригантина, Ольвия, Сирена Одесская, Скороспелка 3б, Nopin1, Triple Dirk C этот ген аллелен гену *Vrd1* изогенной линии, а у сортов Аврора, Чайка, Якорь одесский — гену *Vrd2*. Сорта Мироновская 808 и Эритроспермум 604, как и ожидалось, были носителями только рецессивных аллелей обоих генов.

Сопоставление почти изогенных линий сорта Мироновская 808 по комплексу агрономических признаков при разреженном посеве (трехрядковые делянки длиной 1 м с площадью питания растений  $30 \times 5 \text{ см}^2$ ) свидетельствует о значительной

роли генов *Vrd1* и *Vrd2* в определении различий по продолжительности периода до колошения (ПВК) и морозостойкости (табл. 4). Введение в генотип сорта Мироновская 808, для которого характерна длительная потребность в яровизации (50–60 сут) доминантных аллелей генов *Vrd*, приводит к сокращению периода до колошения на 2,2 и 1,5 сут у линий Мироновская 808-*Vrd1* и Мироновская 808-*Vrd2* соответственно по сравнению с исходным сортом. Исходный сорт оказался и более морозостойким независимо от метода промораживания. Доминантный аллель гена *Vrd1* способствует снижению морозостойкости проростков [32] на 36,7 %, а *Vrd2* – всего лишь на 6,7 %. Аналогичная закономерность прослеживается и при промораживании растений в пучках [33], но при указанном методе промораживания различия выявились недостоверными, скорее всего из-за недостаточной интенсивности стрессового фактора. В данных условиях изучения не удалось выявить достоверного влияния *Vrd*-генотипа линии на высоту растений (ВР) и признаки структуры урожая: количество колосков главного колоса (ККГК), количество зерен главного колоса (КЗГК) и их массу (МЗГК), количество зерен растения (КЗР) и их массу (МЗР), а также массу 1000 зерен (МТЗ). Однако, видимо, за счет более раннего колошения и, как следствие этого, лучшего использования запасов весенней влаги и ухода от засухи во второй половине вегетации отмечали тенденцию увеличения МЗГК, КЗР, МЗР и МТЗ у носителей генов *Vrd1* и *Vrd2* по сравнению с исходным сортом Мироновская 808.

**Выводы.** Таким образом, различия по продолжительности яровизации контролируются самостоятельной системой генов *Vrd*, не связанной с системой генов *Ppd*. Вопрос аллельных взаимоотношений генов *Vrd* и *Vrn* требует дальнейших исследований. Выявлено два неаллельных различающихся по экспрессии гена – *Vrd1* и *Vrd2*. Введение в генотип сорта Мироновская 808 доминантных аллелей указанных генов способствует сокращению периода яровизации, более раннему колошению и снижению морозостойкости. Наиболее сильный эффект по всем трем признакам отмечен у гена *Vrd1*. Разработана методика гибридологического анализа признака «продолжительность яровизации» и идентифицированы генотипы 12 сортов озимой мягкой пшеницы.

**SUMMARY.** Hypotheses of differences in genetic control on duration of vernalization for winter wheat have been considered. It has been shown that differences in this character are controlled by independent *Vrd* gene system. Monogenic dominant near-isogenic lines have been created. They differ in two non-allelic *Vrd1* and *Vrd2* genes with unequal expression. The response of created lines to photoperiodic changes and *Vrd* genes effects on various agronomic traits have been characterized. *Vrd* genotypes have been identified in a number of winter common wheat cultivars.

**РЕЗЮМЕ.** Розглянуто гіпотези генетичного контролю відмінностей за тривалістю яровизації у озимої м'якої пшениці. Доведено, що відмінності за даною ознакою контролюються самостійною системою генів *Vrd*. Створено моногенною домінантні за двома неалельними, різними за експресією генами *Vrd1* та *Vrd2* майже ізогенні лінії. Охарактеризовано реакцію створених ліній на фотоперіод та ефекти генів *Vrd* за комплексом агрономічних ознак. Ідентифіковано *Vrd* генотипи низки сортів озимої м'якої пшениці.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Лысенко Т.Д. Теоретические основы яровизации. — М.: Сельхозгиз, 1935. — 152 с.
- Сабинин Д.А. Физиология развития растений. — М.: Изд-во АН СССР. — 1963. — 196 с.
- Flood R.G., Halloran G.M. Genetics and physiology of vernalization response in wheat // Adv. Agron. — 1986. — 39. — P. 87–125.
- Стельмах А.Ф. Генетика типа развития и продолжительность вегетационного периода мягких пшениц // Селекция и семеноводство. — 1981. — Вып. 48. — С. 8–14.
- Pugsley A.T. A genetic analysis of the spring-winter habit of growth in wheat // Aust. J. Agric. Res. — 1971. — 22. — P. 21–31.
- Crofts H.J. On defining a winter wheat // Euphytica. — 1989. — 44, № 3. — P. 225–234.
- Pugsley A.T. The impact of plant physiology on Australian wheat breeding // Euphytica. — 1983. — 32, № 3. — P. 743–748.
- McIntosh R.A., Hart G.E., Devos K.M., Gale M.D., Rogers W.J. Catalogue of gene symbols for wheat // Proc. 9th Int. Wheat Genet. Symposium. — Saskatoon (Canada), 1998. — 5. — 235 p.
- Долгушин Д.А. Мировая коллекция пшениц на фоне яровизации. — М.: Сельхозгиз, 1935. — 110 с.
- Разумов В.И., Олейникова Т.В. Отзывчивость стандартных сортов озимой и яровой пшеницы на яровизацию и длину дня // Сб. тр. Пушкинских лабораторий ВИР. — Л., 1949. — С. 95–114.
- Булавка Н.В. Изучение разнообразия мироновских сортов озимой пшеницы по длине стадии яровизации // Приемы и методы повышения урожайности полевых культур. — Мироновка, 1981. — С. 78–79.
- Gotoh T. Variation in the vernalization requirements in winter wheat cultivars // Proc. 2nd Int. Wheat Conf. — Zagreb, 1975. — P. 292–297.

13. Майстренко О.И. Цитологические исследования типа развития и времени колошения пшеницы *Triticum aestivum* // Генетика и благосостояние человечества : Тр. 14-го Международ. генет. конгр. — М., 1981. — С. 439–451.
14. Майстренко О.И., Ефремова Т.Т. Исследование гипотезы множественного аллелизма рецессивных генов системы *Vrn* у мягкой пшеницы с помощью замещенных линий по хромосоме 5A // Экологическая генетика растений и животных. — Кишинев : Штиинца, 1984. — С. 46–47.
15. Гончаров Н.П., Майстренко О.И. Моносомный анализ популяций растений  $F_2$  и  $F_3$ , лишенных доминантного гена *Vrn3*, определяющего яровой тип развития пшеницы // Проблемы селекции сельскохозяйственных растений. — Новосибирск, 1983. — С. 69–84.
16. Стельмак А.Ф., Авсенин В.И., Воронин А.Н. Каталог сортов яровой мягкой пшеницы по генотипам системы локусов *Vrn* (чувствительность к яровизации). — Одесса : ВСГИ, — 1987. — 110 с.
17. Стельмак А.Ф. Генетическая связь яровизационной чувствительности с фотопериодической отзывчивостью у озимых мягких пшениц // Науч.-техн. бюл. ВСГИ. — 1986. — № 4. — С. 20–24.
18. Gotoh T. Gene analysis of the degree of vernalization requirement in winter wheat // Japan J. Breed. — 1980. — 30, № 1. — P. 1–10.
19. Булавка Н.В. Наследование различной потребности в яровизации при скрещивании озимых сортов мягкой пшеницы // Тр. по приклад. ботанике, генетике и селекции. — 1984. — № 85. — С. 37–42.
20. Булавка Н.В. Наследование длительности периода яровизации у различных сортов озимой мягкой пшеницы // Цитология и генетика. — 1989. — 23, № 6. — С. 37–40.
21. Стельмак А.Ф., Файт В.И., Мартынюк В.Р. Различия генетических систем контроля фотопререкции и яровизационной потребности у озимой мягкой пшеницы // Цитология и генетика. — 2001. — 35, № 3. — С. 3–9.
22. Золотова Н.А. Наследование и особенности различий озимых мягких пшениц по продолжительности яровизационной потребности : Автограф. дис. ... канд. биол. наук. — Одесса, 1991. — 18 с.
23. Стельмак А.Ф., Золотова Н.А. Генетические различия по продолжительности яровизационной потребности у озимой мягкой пшеницы // Цитология и генетика. — 1993. — 27, № 3. — С. 3–7.
24. Klaini Y.Y., Qualset C.O. Genetics of heading time in wheat (*Triticum aestivum*). 2. The inheritance of vernalization response // Genetics. — 1974. — 76, № 1. — P. 119–133.
25. Miura H., Worland A.J. Genetic control of vernalization, day-length response, and earliness *per se* by homoeologous group-3 chromosomes in wheat // Plant Breed. — 1984. — 113, № 2. — P. 160–169.
26. Feit V.I., Stelmakh A.F. Congenic and isogenic lines on *Vrd* genes in winter bread wheat // Genetic collection, isogenic and alloplasmic lines. — Novosibirsk, 2001. — P. 14–17.
27. Файт В.И. Создание почти изогенных и конгенных линий мягкой озимой пшеницы по генам контроля продолжительности яровизации — *Vrd* // Зб. наук. пр. СГГ — Одесса, 2002. — № 2. — С. 37–46.
28. Литвиненко Н.А., Козлов В.В. Возможность различного сочетания чувствительности к длине дня и потребности в яровизации в генотипе озимой мягкой пшеницы // Науч.-техн. бюл. ВСГИ. — 1986. — № 4 (60). — С. 5–10.
29. Файт В.И., Стельмак А.Ф. Ідентифікація *Ppd* генотипів деяких сортів озимої м'якої пшениці // Агробіологія і біотехнологія. — 1998. — Вип. 2. — С. 189–194.
30. Стельмак А.Ф., Кучеров В.А. Создание набора почти изогенных линий по локусам системы *Ppd* // Генетико-цитологические аспекты селекции сельскохозяйственных растений. — Одесса, 1984. — С. 85–89.
31. Файт В.И., Федорова В.Р., Нагуляк О.И., Прокопович К.Л., Попова Н.В. Связь фенотипических и генотипических различий по продолжительности яровизации и фотопериодической чувствительности с морозостойкостью озимой пшеницы // Біологічні науки і проблеми рослинництва : Матеріали Міжнарод. наук. конф. — Умань, 2003. — С. 43–48.
32. Мусич В.Н., Нагуляк О.И. Использование искусственного климата при селекции озимой пшеницы на морозостойкость // Системы интенсивного культивирования растений. — Л., 1987. — С. 118–125.
33. Полтарев Е.М. Оценка растений озимых культур на зимо- и морозостойкость методом промораживания растений в пучках // Методы определения морозо- и зимостойкости озимых культур. — М., 1969. — С. 16.

Поступила 18.04.03