

УДК 633.11:632.111.5:575.113

ЕФЕКТИ ВЗАЄМОДІЇ АЛЕЛІВ ГЕНІВ *VRD2* ТА *PPD-B1* ЗА ГОСПОДАРСЬКО-ЦІННИМИ ОЗНАКАМИ РЕКОМБІНАНТНО-ІНБРЕДНИХ ЛІНІЙ ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ (*TRITICUM AESTIVUM* L.)

© 2018 р. В. І. Файт, О. О. Погребнюк,
І. А. Балашова, А. Ф. Стельмах

Селекційно-генетичний інститут –
Національний центр насіннєзнавства та сортовивчення
Національної академії аграрних наук України
(Одеса, Україна)

Досліджено вплив алейних відмінностей генів *Vrd2* і *Ppd-B1* та їх взаємодії за зимо-, морозостійкістю, урожаєм та його компонентами у рекомбінантно-інбредних ліній F₉ Оренбурзька 48//Cappelle Desprez/2В Chinese Spring. Алейні відмінності за геном *Vrd2* та *Ppd-B1* достовірно позначалися на тривалості періоду до колосіння, масі зерна з колоса, урожаї зерна і додатково за першим – на зимо-, морозостійкості рослин навесні та за другим – на морозостійкості рослин протягом зими, масі тисячі зерен, коефіцієнті господарського використання біомаси. Взаємодія алейнів *Ppd-B1c* і *vrd2* зумовлює більшу зимо- та морозостійкість проростків і рослин, що розкущилися, впродовж всього періоду зимівлі порівняно з іншими генотипами. У середньому за три роки відзначали тенденцію до зниження урожаю зерна ліній генотипу *Ppd-B1c vrd2* порівняно з лініями більш продуктивного генотипу *Vrd2 Ppd-B1c*. Домінантні алелі генів *Vrd2* і *Ppd-B1c* сприяють скоростиглості (скороченню періоду до колосіння), зростанню маси зерна колоса і формуванню більшого урожаю зерна. Їх спільна дія тільки посилює прояв вищенаведених ознак у генотипу з вказаним поєднанням алейнів (*Ppd-B1c Vrd2*) порівняно з іншими генотипами, але відмінності від генотипу *Ppd-B1c vrd2* виявилися не істотними. Відсутність суттєвої різниці між двома даними генотипами та більша зимо- і морозостійкість можуть вказувати на перспективність використання генотипу *Ppd-B1c vrd2* при створенні адаптованих до умов степу України сортів озимої пшениці.

Ключові слова: *Triticum aestivum*, яровизація, фотоперіод, гени *Vrd2* та *Ppd-B1*, морозостійкість, колосіння, урожай

Сучасним сортам озимої м'якої пшениці півдня України притаманна слабка фотоперіодична чутливість та скорочена потреба в яровизації (Стельмах, Файт, 2016). Слабка чутливість до скорочення тривалості дня більшості сортів СГІ-НЦНС зумовлена присутністю в їх генотипах доміантного алеля *Ppd-D1a* (Файт і др., 2014). У той же час доміантний алель *Ppd-A1a* не був виявлений у генофонді озимої пшениці України (Балашова, Файт, 2016), а доміантні алелі гена *Ppd-B1* ідентифіковані у поодиноких

сортів (Балашова, Файт, 2015). Подібне співвідношення частот генів ортологічної серії *Ppd-1* відзначене і у виборці сортів озимої пшениці Європи (Langer et al., 2014). Скорочена 30-40-добова потреба в яровизації у більшості сучасних сортів озимої пшениці зумовлена присутністю в їх генотипах тільки алеля *Vrd1* або його разом з геном *Vrd2* (Файт, 2012). Частоти розповсюдження моногенно доміантних за геном *Vrd2*, і особливо *Vrd3*, генотипів значно менші.

Присутність у генотипі сучасних сортів доміантного алеля *Ppd-D1a* призводить до скорочення тривалості періоду до колосіння, зниження морозостійкості наприкінці зимівлі і значного збільшення врожаю та окремих його елементів, головним чином, маси зерна з коло-

Адреса для кореспонденції: Файт Віктор Іванович, Селекційно-генетичний інститут – НЦ насіннєзнавства та сортовивчення НААН України, Овідіопольська дорога, Одеса, 65036, Україна;
e-mail: faygen@ukr.net

ЕФЕКТИ ВЗАЄМОДІЇ АЛЕЛІВ ГЕНІВ *VRD2* ТА *PPD-B1*

са (Файт, Федорова, 2007). Позитивні ефекти алеля *Ppd-D1a* щодо низки ознак пшениці відзначені і в інших регіонах вирощування озимої пшениці (Worland et al., 1998; Kolev et al., 2010). Ефект гена *Vrd1* виявляється, перш за все, у зниженні зимо-, морозостійкості рослин озимої пшениці, скороченні тривалості періоду до колосіння, зменшенні висоти рослин та збільшенні урожаю зерна (Файт, 2007; Мокану, Файт, 2008). У наявному генетичному пулі сортів півдня України взаємодія домінантних алелів *Ppd-D1a* та *Vrd1* зумовлює найвищий урожай порівняно з генотипами з іншим поєднанням алелів вказаних двох генів при середньому рівні зимо- і морозостійкості протягом зими (Мокану, Файт, 2008).

Разом із тим, виявлено, що присутність у генотипі сорту домінантного алеля *Ppd-B1* в умовах Англії забезпечує приріст урожаю на 6% порівняно з таким у сортів – носіїв алеля *Ppd-D1a* (Worland et al., 1998), а домінантний алель гена *Vrd2* може сприяти підвищенню адаптивного потенціалу сортів до умов зимівлі на півдні України (Файт, 2007).

Мета роботи – вивчення ефектів алелів генів *Ppd-B1* і *Vrd2* та взаємодії алелів вказаних локусів за низкою агрономічних ознак з використанням рекомбінантно-інбредних ліній.

МЕТОДИКА

Як вихідний матеріал використовували 64 рекомбінантно-інбредні лінії (РІЛ) F_9 від схрещування сорту Оренбурзька 48 та рекомбінантно-заміщеної за 2В хромосомою лінію сорту Cappelle Desprez (Cappelle Desprez/2В Chinese Spring). Слабка чутливість до скорочення тривалості дня та скорочена до 30 діб потреба в яровизації лінії Desprez/2В Chinese Spring зумовлена присутністю у генотипі домінантних алелів *Ppd-B1c* та *Vrd2*. Для сорту Оренбурзька 48, що є носієм рецесивних алелів *Ppd-B1b* і *vrd2*, притаманна сильна чутливість до фотоперіоду та тривала 50 добова потреба в яровизації (Файт та ін., 2017; Файт и др., 2017). Генотипи РІЛ за геном *Vrd2*: 43 шт. – *Vrd2*, 18 шт. – *vrd2* (Файт та ін., 2017); *Ppd-B1*: 39 шт. – *Ppd-B1c*, 22 шт. – *Ppd-B1b* (Файт и др., 2017). Три лінії є гетерозиготами щодо кожного локусу. Поліморфізм за деякими морфологічними ознаками окремих РІЛ вивченого набору відзначали й раніше (Стельмах та ін., 2009).

Для вивчення ефектів алелів генів *Ppd-B1* і *Vrd2* та їх взаємодії насіння 64 РІЛ і батьківських форм висівали восени 2011-2013 років (22, 12 і 4 жовтня, відповідно) на ділянках

площею 3 м² у кількості 500 зерен на 1 м² на дослідному майданчику відділу загальної і молекулярної генетики СГІ. Повторність досліду триразова. Під час вегетації реєстрували дату колосіння за наявності на ділянці 75% рослин, що колосилися, яку трансформували в тривалість періоду до колосіння (ТПК). Як точку відліку ТПК використовували дату 1 травня. Під час вегетації підраховували кількість продуктивних пагонів на одиницю площі (КПП), а при збиранні – урожай зерна з ділянки (УЗ). Після збирання у 30 рослин кожної лінії (по 10 з повторності) підраховували висоту рослин (ВР), продуктивну кущистість (ПК), кількість (КЗК) і масу зерна з колоса (МЗК), масу 1000 зерен (МТЗ), масу зерна і соломи з рослини для розрахунку коефіцієнта господарського використання (КГВ).

Морозостійкість оцінювали на стадії проростків при –12°C, а також рослин у фазі куціння при –13 та –14°C (Феоктістов та ін. 2006). В останньому випадку у другій декаді січня або у першій декаді березня (залежно від наявності снігового покриву) відбирали у полі по 75-90 рослин кожної лінії (по 25-30 рослин з кожної повторності). Зимостійкість визначали шляхом підрахунку рослин на стадії трьох листків восени і навесні тих, що перезимували. Статистичну обробку даних виконували за загальноприйнятими методиками (Рокицький, 1973).

Метеорологічні умови за період проведення досліджень включали весь спектр можливих несприятливих факторів середовища, що поширені в степу України. Це дозволило об'єктивно оцінити вихідний матеріал щодо середньої адаптованості для даних умов, а також дало можливість провести диференціацію РІЛ озимої пшениці за комплексом господарсько-цінних ознак залежно від присутності тих або інших алелів генів *Ppd-B1* та *Vrd2*.

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ОБГОВОРЕННЯ

Рекомбінантно-інбредні лінії Оренбурзька 48//Cappelle Desprez/2В Chinese Spring суттєво відрізнялися за багатьма ознаками. У більшості випадків виявлене генетичне різноманіття перевищувало таке між батьківськими формами. Так, зимостійкість окремих ліній в середньому за три роки вивчення варіювала від 34 до 94% живих рослин при 65% у сорту Оренбурзька 48 і 94% у лінії Cappelle Desprez/2В Chinese Spring (табл. 1). У цілому рівень зимостійкості популяції рекомбінантно-інбредних ліній був досить високим та дорівнював 78,6%. У

Таблиця 1. Основні статистики господарсько-цінних ознак набору рекомбінантно-інбредних ліній Оренбурзька 48//Cappelle Desprez/2B Chinese Spring, 2012-2014 pp.

Ознака	\bar{x}	S_x	δ	CV,%	max	min	
Зимостійкість, %	78,6	0,04	0,32	15	94	34	
Морозостійкість, %	Січень, -14°C	2012	30,7	0,10	0,749	64	2
		2014	59,6	0,12	0,938	53	100
	Березень, -13°C	2012	47,1	0,07	0,542	36	93
		2013	84,3	0,05	0,423	18	100
	Проростки, -12°C	2013	14,6	0,07	0,517	65	97
		2014	10,2	0,04	0,340	52	47
Тривалість періоду до колосіння, дб ¹	16	0,3	2,05	13	20	11	
Висота рослин, см	109	0,9	7,26	7	125	89	
Кількість зерен колосу, шт.	26,5	0,300	2,40	9	32,4	21,9	
Маса зерна з колосу, г.	0,93	0,01	0,11	12	1,15	0,72	
Маса тисячі зерен, г.	32,6	0,32	2,53	8	37,8	25,8	
Коефіцієнт господарського використання біомаси	0,49	0,008	0,06	13	0,70	0,37	
Кількість продуктивних пагонів, шт./м ²	430	5	40	9	509	338	
Урожай зерна, кг/м ²	0,332	0,005	0,04	11	0,411	0,244	

Примітка: ¹ відлік тривалості періоду до колосіння від дати 1 травня.

той же час рівень морозостійкості рослин у фазі кушіння при штучному проморожуванні був дещо меншим та при однаковій температурі проморожування значною мірою залежав від року вирощування. Так, у січні 2012 морозостійкість популяції при -14°C складала 30,7% з розмахом варіювання окремих ліній від 2 до 93% живих рослин. У січні 2014 року загальний рівень морозостійкості вже складав 59,6% при розмаху варіювання виживаності окремих ліній від 3 до 100%. При проморожуванні рослин у березні при -13°C , зокрема 2012 року, середня морозостійкість популяції складала 47,1 при варіюванні морозостійкості окремих ліній від 36 до 93%. У березні 2013 року морозостійкість популяції складала вже 84,3 при відмінностях ліній від 38 до 100%. Широкий розмах варіювання рекомбінантно-інбредних ліній за стійкістю до морозу відзначали і при проморожуванні при -12°C проростків (93%) у 2013 році. У той же час у 2014 році розмах варіювання ліній був значно меншим (42%), а рівень морозостійкості проростків у популяції був аналогічним такому попереднього року.

Тривалість періоду до колосіння окремих ліній в середньому за три роки дослідження варіювала від 11 до 20 дб (18 і 13 дб відповідно у рослин сорту Оренбурзька 48 і лінії Cappelle Desprez/2B Chinese Spring). Різниця за висотою рослин між лініями з мінімальним і максимальним значенням ознаки в популяції складала 36 см – від 89 до 125 см, при значенні даної ознаки у рослин сорту Оренбурзька 48 і лінії Cappelle Desprez/2B Chinese Spring 119 і 101 см, відповідно.

Кількість зерна з колоса в популяції дорівнювала 26,5 з варіюванням від 21,9 до 32,4 шт. Маса зерна з колоса окремих ліній змінювалася від 0,72 г до 1,15 г (0,743 – Оренбурзька 48 і 1,042 – Cappelle Desprez/2B Chinese Spring), а маса 1000 зерен від 25,8 до 37,8 г. Коефіцієнт господарського використання біомаси в лінії з максимальним значенням ознаки (0,70) майже в два рази перевищував таке у лінії з мінімальним (0,37). Кількість продуктивних пагонів варіювала від 338 до 509 шт./м² (різниця 171 шт./м²). Урожай зерна більш продуктивних лі-

ЕФЕКТИ ВЗАЄМОДІЇ АЛЕЛІВ ГЕНІВ *VRD2* ТА *PPD-B1*

Таблиця 2. Середні значення господарсько-цінних ознак груп РІЛ Оренбурзька 48 // *Cappelle Desprez* / 2B *Chinese Spring* різних за алелями гена *Vrd2* або *Ppd-B1*

Ознака	<i>Vrd2</i>	<i>vrd2</i>	F _{рознр.} ²	НІР _{0,05}	<i>Ppd-B1c</i>	<i>Ppd-B1b</i>	F _{рознр.} ²	НІР _{0,05}		
Зимостійкість %	76,0	84,0	6,20	1,2	80,1	75,4	2,52	-		
Морозостійкість, %	Січень, 2012	28,3	39,0	1,11	-	39,5	18,4	13,42	0,29	
	-14°C	2014	54,6	70,3	1,51	-	71,3	34,1	26,05	0,24
	Березень, -13°C	2012	43,2	56,7	3,16	-	53,5	36,2	10,08	0,33
		2013	80,8	90,5	5,97	1,8	84,4	82,8	0,22	-
	Проростки, -12°C	2013	13,4	21,2	1,74	-	15,2	13,0	0,54	-
		2014	9,1	14,1	2,47	-	11,7	8,4	3,27	-
Тривалість періоду до колосіння, діб ¹	15,6	16,5	5,20	0,7	15,0	17,7	92,30	0,6		
Висота рослин, см	109	109	0,10	-	110	108	1,09	-		
Кількість зерен колосу, шт.	26,7	25,8	3,20	-	26,7	26,0	1,87	-		
Маса зерна колосу, г.	0,94	0,89	4,72	0,04	0,96	0,86	23,53	0,04		
Маса тисячі зерен, г.	32,7	32,2	1,30	-	33,5	30,9	43,64	0,8		
Коефіцієнт господарського використання біомаси	432	429	0,09	-	426	439	2,14	-		
Кількість продуктивних пагонів, шт./м ²	0,50	0,47	2,66	-	0,51	0,46	11,29	0,03		
Урожай зерна, кг/м ²	0,336	0,316	4,94	0,015	0,342	0,307	19,57	0,02		

Примітки: ¹ відлік тривалості періоду до колосіння від дати 1 травня;

² F_{рознр.} - F_{розрахункове}; F_{табл.} = 3,84 при P ≤ 0,05 для df_{генотипу} = 1 та df_{залишку} = 180.

ній досягав 0,411 кг/м² і перевищував такий менш продуктивних ліній на 0,167 кг/м². У той же час урожай сорту Оренбурзька 48 складав 0,286 кг/м², а лінії *Cappelle Desprez*/2B *Chinese Spring* – 0,294 кг/м².

Порівняння рекомбінантно-інбредних ліній дослідженого набору, що оцінені у 2011/2012 – 2013/2014 роках за комплексом агрономічних ознак, свідчить про істотну роль генетичних відмінностей між субнаборами ліній з алелями *Ppd-B1c* або *Ppd-B1b* для формування таких ознак: тривалість періоду до колосіння, маса зерна з колоса, маса тисячі зерен, урожай зерна, коефіцієнт господарського використання та морозостійкість рослин у фазі кушіння (табл. 2). Так, в середньому морозостійкість ліній з присутністю в генотипі гена *Ppd-B1c*, рослини яких у фазі кушіння відбирали з поля в січні 2012 і 2014 років та в березні 2012 року, була достовірно вищою на 21,1, 37,2 і 17,3%, відповідно, порівняно з лініями-носіями гена *Ppd-B1b*. Подібну тенденцію спостерігали

при оцінці зимостійкості за штучного проморожування рослин у фазі кушіння в березні 2013 року та проростків протягом обох років. Присутність в генотипі ліній гена *Ppd-B1c* призводила до істотного скорочення тривалості періоду до колосіння на 2,7 діб, зростання маси зерна з колоса на 0,10 г, маси 1000 зерен на 2,6 г, коефіцієнта господарського використання біомаси на 0,05 та урожаю зерна на 0,035 кг/м². Ефект рецесивного алеля гена *Ppd-B1b* щодо зниження висоти рослин та кількості зерен з колоса був несуттєвим.

Генетичні відмінності між субнаборами рекомбінантно-інбредних ліній-носіїв алеля *Vrd2* або *vrd2* достовірно впливали на рівень формування п'яти ознак: зимо- і морозостійкості рослин у фазі кушіння, що відбирали з поля в березні 2013 року, тривалості періоду до колосіння, маси зерна з колоса, урожаю зерна (табл. 2). Зимостійкість і морозостійкість ліній-носіїв домінантного алеля гена *Vrd2* була достовірно нижчою на 8,0% і 9,7%, відповідно, по-

Таблиця 3. Середні значення агрономічних ознак рослин РІЛ Оренбурзька 48//Carrelle Desprez/2В Chinese Spring з різними поєднаннями алелів генів *Vrd2* та *Ppd-B1*

Ознака	<i>Ppd-B1b vrd2</i>	<i>Ppd-B1b Vrd2</i>	<i>Ppd-B1c vrd2</i>	<i>Ppd-B1c Vrd2</i>	F _{розра} ²	НІР _{0,05}		
Зимостійкість, %	79,2	70,6	86,6	78,7	2,97	2,7		
Морозостійкість, %	Січень, -14°C	2012	14,9	10,7	52,3	38,9	11,70	5,5
		2014	23,1	31,0	90,8	67,3	16,78	7,8
	Березень, -13°C	2012	35,2	28,6	67,5	50,3	8,48	4,3
		2013	86,4	78,1	92,1	82,2	2,74	3,2
	Проростки, -12°C	2013	15,5	7,7	19,7	15,2	2,84	2,7
		2014	7,7	7,2	16,9	10,6	3,90	1,4
Тривалість періоду до колосіння, діб ¹	17,8	17,8	15,2	14,8	18,31	1,1		
Висота рослин, см	106	108	109	110	0,67	-		
Кількість зерен колосу, шт.	25,7	26,2	26,6	26,6	0,34	-		
Маса зерна колосу, г.	0,85	0,88	0,95	0,96	3,61	0,06		
Маса тисячі зерен, г.	31,3	30,9	32,9	33,6	4,89	2,5		
Коефіцієнт господарського використання біомаси	0,45	0,47	0,51	0,51	3,06	0,03		
Кількість продуктивних пагонів, шт./м ²	443	438	421	429	0,50	-		
Урожай зерна, кг/м ²	0,298	0,311	0,341	0,346	5,88	0,07		

Примітки: ¹ відлік тривалості періоду до колосіння від дати 1 травня;

² F_{розра} – F_{розрахункове}; F_{табл.} = 3,84 при P ≤ 0,05 для df_{генотипу} = 1 та df_{залишку} = 180.

рівняно з лініями-носіями альтернативного рецесивного алеля *vrd2*. Схожу тенденцію відзначали при штучному проморожуванні проростків і рослин у фазі кушіння, які відбирали з поля у березні 2012 або в січні 2012 і 2014 років. У той же час присутність у генотипі рекомбінантно-інбредних ліній домінантного алеля *Vrd2* призводила до істотного скорочення тривалості періоду до колосіння (майже на добу), зростання маси зерна з колоса на 0,05 г та урожаю зерна на 0,020 кг/м² порівняно з носіями рецесивного алеля *vrd2*. За іншими вивченими ознаками рекомбінантно-інбредні лінії з альтернативними алелями *Vrd2* або *vrd2* істотно не відрізнялися, але відзначено тенденцію до збільшення кількості зерна з колоса та маси 1000 зерен, а також коефіцієнта господарського використання біомаси у ліній генотипу *Vrd2*.

Одержані результати щодо ефектів алелів гена *Vrd2* на вказані вище корисні ознаки відповідають таким, що одержані при використанні як вихідного матеріалу набору комерційних сортів СГІ-НЦНС і майже ізогенних ліній сорту Еритроспермум 604 (Файт, 2007).

Наявність двох алелів за генами *Vrd2* та *Ppd-B1* при випадковій рекомбінації дозволяє отримати чотири групи генотипів з різними поєднаннями алелів даних генів. У дослідженому наборі 28 ліній є носіями одразу двох домінантних алелів генів *Ppd-B1c* та *Vrd2* (*Ppd-B1c Vrd2*), 9 ліній – домінантного алеля *Ppd-B1c* і рецесивного *vrd2* (*Ppd-B1c vrd2*), 14 ліній – рецесивного *Ppd-B1b* та домінантного алеля *Vrd2* (*Ppd-B1b Vrd2*) і 7 ліній – двох рецесивних алелів *Ppd-B1b* та *vrd2* (*Ppd-B1b vrd2*). Такі поєднання дозволяють оцінити ефект взаємодії домінантних та рецесивних алелів генів *Ppd-B1* і *Vrd2* за комплексом ознак (табл. 3). Взаємодія рецесивного алеля *vrd2* і домінантного алеля *Ppd-B1c* сприяла формуванню найбільшої зимостійкості (86,6%). У той же час поєднання альтернативних алелів *Vrd2* і *Ppd-B1b* – найменшої (70,6% живих рослин). Різниця складала 16%. Два інші генотипи *Ppd-B1b vrd2* (79,2%) та *Ppd-B1c Vrd2* (78,7%), що поєднували або тільки рецесивні або тільки домінантні алелі за обома генами, достовірно не відрізнялися між собою, але обидва істотно поступалися генотипу *Ppd-B1c vrd2* та помітно перевер-

ЕФЕКТИ ВЗАЄМОДІЇ АЛЕЛІВ ГЕНІВ *VRD2* ТА *PPD-B1*

шували генотип *Ppd-B1b Vrd2*. Більш зимостійкий генотип *vrd2 Ppd-B1c*, що за фенотипом є слабо чутливим до фотоперіоду з тривалою потребою в яровизації, незалежно від року вивчення, фази розвитку (кущіння або проростки) та дати відбору рослин у полі (січень, березень) характеризувався достовірно вищою морозостійкістю при штучному проморожуванні рослин порівняно з лініями носіями алелів *Ppd-B1c Vrd2* (на 4,5-23,5 %), *Ppd-B1b vrd2* (на 4,2-67,7%) та *Ppd-B1b Vrd2* (на 5,7-59,8%). У свою чергу за винятком проморожування в січні 2014 року найменша стійкість до морозу притаманна менш зимостійкому генотипу *Ppd-B1b Vrd2*, тобто генотипу з сильною чутливістю до фотоперіоду та скороченою до 30-40 діб потребою в яровизації. Раніше аналогічний факт був виявлений при вивченні взаємодії генів *Ppd-D1a* і *Vrd1* (Мокану, Файт, 2008). Ранги інших двох генотипів *Ppd-B1c Vrd2* та *Ppd-B1b vrd2* змінювалися у різних дослідах. Разом з тим, морозостійкість рослин першого генотипу в січні 2012 і 2014 років, березні 2012 та проростків у 2014 році значно вища від такої у другого генотипу. У той же час у березні 2014 та при проморожуванні проростків у 2013 році морозостійкість генотипу *Ppd-B1c Vrd2* була дещо нижчою порівняно з генотипом *Ppd-B1b vrd2*, але в обох випадках не істотною.

Менш тривалим періодом до колосіння (близько 15 діб) характеризувалися лінії з присутністю алелів *Ppd-B1c* і *Vrd2*, кожний з яких окремо асоційований з менш тривалим періодом до колосіння. Комбінація маркерних алелів *Ppd-B1c* і *vrd2* сприяла збільшенню тривалості періоду до колосіння до 15,2, а алелів *Ppd-B1b* і *vrd2* або *Ppd-B1b* і *Vrd2* – вже до 17,8 діб. Більша маса зерна з колоса притаманна більш скоростиглому генотипу *Ppd-B1c Vrd2*. Заміна домінантного алеля *Vrd2* на альтернативний *vrd2* майже не впливала на дану ознаку. Разом з тим, заміна *Ppd-B1c* на *Ppd-B1b* спричиняла суттєве зменшення продуктивності колоса особливо в поєднанні з алелем *vrd2*. Подібне ранжування генотипів відзначали за масою тисячі зерен та коефіцієнтом господарського використання біомаси. За ознаками «висота рослин», «кількість зерна з колоса», «кількість продуктивних пагонів» відмінності чотирьох генотипів виявилися не істотними, але відзначено тенденцію до зростання показників вказаних трьох ознак у генотипу *Ppd-B1c Vrd2*.

За підсумковою ознакою «урожай зерна» відзначився генотип *Ppd-B1c Vrd2*, з поєднанням алелів, кожен з яких окремо сприяє зрос-

танню врожаю. Заміна в генотипі домінантного алеля *Vrd2* на рецесивний алель *vrd2* (генотип *Ppd-B1c vrd2*) призводить до незначного зниження врожаю зерна. Поєднання рецесивного алеля *Ppd-B1b* з домінантним або рецесивним алелем гена *Vrd2* зумовлює достовірно зменшення врожаю зерна на 0,035 та 0,048 кг/м², відповідно. Необхідно також відзначити, що генотип *Ppd-B1c Vrd2* за рахунок взаємодії ефектів домінантних алелів вказаних генів формував урожай на 0,04 та 0,010 кг/м² більше порівняно з моногенно домінантними генотипами за геном *Ppd-B1c* або *Vrd2*, відповідно.

Зіставлення рівня морозостійкості і врожаю чотирьох генотипів з різним поєднанням алелів генів *Vrd2* і *Ppd-B1* дозволяє констатувати факт вищої морозо- і зимостійкості генотипу *Ppd-B1c vrd2* та більшої урожайності генотипу *Ppd-B1c Vrd2* (0,346 кг/м²). З одного боку, перший достовірно перевищував другий за зимостійкістю (на 7,9%), морозостійкістю рослин у фазі кущіння в січні (на 13,4-23,5%) та березні (на 9,9-17,2%) і морозостійкістю проростків (на 4,5-6,3%), але з іншого боку у середньому за три роки поступався за урожаем зерна, хоч і не суттєво, на 0,005 кг/м². Однак з трьох років випробувань тільки у 2012 році генотип *Ppd-B1c Vrd2* формував урожай на 0,026 кг/м² вищий ніж генотип *Ppd-B1c vrd2*, а у 2013 та 2014 роках достовірно поступався останньому на 0,05 та 0,08 кг/м² відповідно. Даний факт вказує на те, що при створенні сортів озимої м'якої пшениці з використанням генів *Vrd2* і *Ppd-B1* перевагу при доборі слід віддавати генотипу *Ppd-B1c vrd2*, який формує вищий рівень зимо- і морозостійкості та достовірно не поступається, а в окремі роки навіть перевершує більш продуктивний генотип *Ppd-B1c Vrd2*.

Таким чином, домінантний алель *Vrd2* призводить до зниження зимостійкості та морозостійкості рослин наприкінці зимівлі, а домінантний алель *Ppd-B1c*, навпаки, до зростання морозостійкості проростків та рослин у фазі кущіння протягом зими. Взаємодія рецесивного алеля *vrd2* і домінантного алеля *Ppd-B1c* зумовлює вищу зимо- і морозостійкість рослин у фазі кущіння. Домінантні алелі генів *Vrd2* і *Ppd-B1c* сприяють скоростиглості (скороченню періоду до колосіння), зростанню маси зерна колоса і формуванню більшого врожаю зерна. Їх спільна дія тільки посилює прояв вище наведених ознак у генотипу з вказаним поєднанням алелів (*Ppd-B1c Vrd2*) порівняно з іншими генотипами, але відмінності від генотипу *Ppd-B1c vrd2* виявилися не істотними. Відсутність сут-

тевої різниці між даними двома генотипами та більша зимо- і морозостійкість можуть вказувати на перспективність використання генотипу *Ppd-B1c vrd2* при створенні адаптованих до умов степу України сортів озимої пшениці.

ЛІТЕРАТУРА

- Балашова І.А., Файт В.І. 2016. Розробка ДНК-технологій ідентифікації генів ортологічної серії *Ppd-1* м'якої і твердої пшениць. В кн.: Сільськогосподарська біотехнологія: теоретичні розробки і впровадження в селекцію рослин. Одеса : 9-19. (Balashova I.A., Fait V.I. 2016. Development of DNA-technologies for identification of genes for orthology series of soft and hard wheat *Ppd-1*. In: Silskogospodarska Biotechnologiya: Teoretychni Rozrobky i Vprovadzhennya v Selektsiyu Roslyn. Odesa : 9-19.)
- Балашова І.А., Файт В.І. 2015. Ідентифікація алелів генів *Ppd-D1* і *Ppd-B1* пшениці м'якої за молекулярними маркерами: методичні рекомендації. Одеса : 16 с. (Balashova I.A., Fait V.I. 2015. Identifikatsiya aleliv geniv *Ppd-D1* i *Ppd-B1* pshenytsi m'yakoї za molekulyarnymu markeramy: metodychni rekomendatsii. Odesa : 16 p.)
- Мокану Н.В., Файт В.І. 2008. Различия эффектов аллелей генів *Vrd1* і *Ppd-D1* по зимо- морозостойкости и урожаю у озимой пшеницы. Цитология и генетика. 42 (6) : 26-33. (Mokanu N.V., Fait V.I. 2008. Differences in the effects of alleles of the genes *Vrd1* and *Ppd-D1* with respect to winter hardiness, frost tolerance and yield in winter wheat. Cytol. Genet. (Tsitologiya i Genetika). 42 : 384-390.)
- Рокицкий П. Ф. 1973. Биологическая статистика. Москва : 327 с. (Rokitskiy P.F. 1973. Biologicheskaya Statistika. Moscow : 327 h)
- Стельмах А.Ф., Файт В.І. 2016. Возможность улучшения адаптивности озимой пшеницы путем усиления фотопериодизма и потребности в яровизации. Збірник наукових праць СГІ-НЦНС. 27 (67) : 103-108. (Stelmakh A.F., Fait V.I. 2016. Winter bread wheat adaptivity may be improved by increasing photosensitivity and vernalization requirement. Zbirnyk Naukovykh Prats' SGI-NCNS. 27 (67) : 103-108.)
- Стельмах А.Ф., Файт В.І., Погребнюк О.О. 2009. Створення наборів рекомбінантно-інбредних ліній у озимій м'якої пшениці. Збірник наукових праць СГІ – НЦНС. 14 (54) : 9-18. (Stelmakh A.F., Fait V.I., Pogrebnyuk O.O. 2009. Creation of sets of recombinant-inbred lines in winter soft wheat. Zbirnyk Naukovykh Prats' SGI-NCNS. 14 (54) : 9-18.)
- Файт В.І. 2012. Ідентифікація генофонду озимой м'якої пшениці (*Triticum aestivum* L.) за генами тривалості потреби в яровизації (*VRD*). Генетичні ресурси рослин. 10/11 : 212-219. Fait V.I. 2012. Identification of winter bread wheat (*Triticum aestivum* L.) gene pool for the genes of vernalization requirement duration (*VRD*). Genetychni Resursy Roslyn. 10/11 : 212-219.
- Файт В.І. 2007. Эффекты генів контролю продолжительности яровизации (*Vrd*) по агрономическим признакам у озимой мягкой пшеницы. Цитология и генетика. 41 (5) : 18-26. Fayt V.I. 2007. Effects of genes that control the length of vernalization (*Vrd*) from agronomic features in soft winter soft wheat. Cytol. Genet. (Tsitologiya i Genetika). 41 (5) : 276-283.
- Файт В.І., Балашова І.А., Федорова В.Р., Бальвинская М.С. 2014. Идентификация генотипов *Ppd-1* сортов мягкой пшеницы методами генетического и STS – ПЦР анализа. Физиология растений и генетика. 46 (4) : 325-336. Fayt V.I., Balashova I.A., Fedorova V.R., Balvinska M.S. 2014. Identification of bread wheat *Ppd1*-genotypes by hybridological and STS-PCR analysis. Fiziologiya Rastenii i Genetika. 46 (4) : 325-336.
- Файт В.І., Погребнюк Е.А., Балашова І.А., Стельмах А.Ф. 2017. Идентификация и эффекты аллелей гена *Ppd-B1* по хозяйственно-ценным признакам рекомбинантно-инбредных линий пшеницы. Физиология растений и генетика. 49 (1) 36-46. (Fait V.I., Pogrebnyuk E.A., Balashova I.A., Stelmakh A.F. 2017. Identification and effects of alleles of *Ppd-B1* gene on agronomically valuable traits in recombinant-inbred lines of wheat. Fiziologiya Rastenii i Genetika. 49 (1) 36-46.)
- Файт В. И., Федорова В. Р. 2007. Влияние различий генів *Ppd* на агрономические признаки озимой мягкой пшеницы. Цитология и генетика. 41 (6) : 26-33. Fayt V. I., Fedorova V.R. 2007. Influence of differences in *Ppd* genes on agronomic indicators of soft winter wheat. Cytol. Genet. (Tsitologiya i Genetika). 41 (6) : 350-356.
- Файт В.І., Погребнюк О.О., Стельмах А.Ф. 2017. Ідентифікація та ефекти алелів гена *Vrd2* за господарсько цінними ознаками пшениці в умовах південного степу України. Вісн. аграрн. науки. 6 : 41-47. Fayt V.I., Pogrebnyuk E.A., Stelmakh A.F. 2017. Identification and effects of alleles of the *Vrd2* genes on economically valuable wheat characteristics in the conditions of the southern steppe of Ukraine. Visn. Agram. Nauky. 6 : 41-47.
- Феоктистов П.О., Гаврилов С.В., Ляшок А.К., Григорюк І.П., Мельничук М.Д. 2006. Методологічні принципи оцінки озимой пшениці на терморезистентність в умовах півдня України. Київ : 36 с. (Feoktystov P.O., Gavrylov S.V., Lyashok A.K., Grygoryuk I.P., Mel'nychuk M.D. 2006. Metodologichni pryntsypy otsinky ozymoi pshenytsi na termoresistentnist v umovakh pivdnya Ukrainy. Kyiv : 36 p.)
- Kolev S., Ganeva G., Christov N., Belchev I., Kostov K., Tsenov N., Rachovska G., Landgeva S., Ivanov M., Abu Mhadi N., Todorovska E. 2010. Allele variation in loci for adaptive response and

ЕФЕКТИ ВЗАЄМОДІЇ АЛЕЛІВ ГЕНІВ VRD2 ТА PPD-B1

- plant height and its effect on grain yield in wheat. *Biotechnol. Biotechnol.* 24 (2) : 1807-1813.
- Langer S.M., Friedrich C., Longin H. Würschum T. 2014. Flowering time control in European winter wheat. *Front. Plant Sci.* 5 : 1-11.
- Worland A.J., Burner A., Korzun V., Li W.M., Petrovnc S., Sayers E.J. 1998. The influence of photoperiod genes on the adaptability of European winter wheats. *Euphytica.* 100 (1-3) : 385-394.

Надійшла до редакції
23.04.2018 р.

EFFECTS OF INTERACTION OF VRD2 AND PPD-B1 GENE ALLELES ON AGRONOMICALLY VALUABLE TRAITS IN RECOMBINANT-INBRED LINES OF WINTER WHEAT (*TRITICUM AESTIVUM* L.)

V. I. Fait, E. A. Pogrebnyuk, I. A. Balashova, A. F. Stelmakh

*Plant Breeding and Genetics Institute –
National Center of Seed and Cultivar Investigation,
(Odesa, Ukraine)
E-mail: faygen@ukr.net*

The influence of allelic differences in *Vrd2* and *Ppd-B1* genes and their interactions on winter hardiness, frost resistance, yield and its components in recombinant-inbred lines of Orenbourg 48 // Cappelle Desprez / 2B Chinese Spring was investigated. Allelic differences of *Vrd2* and *Ppd-B1* genes showed a reliable effect on duration the period to heading, head grain weight, grain yield and, in addition, the first – on winter hardiness and frost resistance of plants in the spring and the second – on frost resistance of tillered plants during the whole winter, on 1000 and head grains weight, on harvest index. Interaction of *vrđ2* and *Ppd-B1c* alleles resulted in the best winter hardiness and frost resistance of tillered plants during the whole winter when compared other genotypes. On average, over three years the tendency of the crop yield reduction was revealed for *Ppd-B1c vrđ2* genotype compared with lines of a more productive *Ppd-B1c Vrd2* genotype. The dominant alleles of *Vrd2* and *Ppd-B1c* genes contribute to precocity (shortening period to heading), growth of head grain weight and formation of a larger grain yield. Their joint action only enhances manifestation of the above listed characteristics in genotype with the indicated combination of alleles (*Vrd2 Ppd-B1C*) in comparison to other genotypes, but differences from genotype *Ppd-B1c vrđ2* were not significant. The absence of a significant difference between these two genotypes and large winter hardiness and frost resistance may indicate the prospect of using the *vrđ2 Ppd-B1C* genotype when creating varieties of winter wheat adapted to conditions of the steppe of Ukraine.

Key words: *Triticum aestivum*, vernalization, photoperiodic, *Vrd2* and *Ppd-B1* genes, frost resistance, heading, yield

ЭФФЕКТЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ АЛЛЕЛЕЙ ГЕНОВ VRD2 И PPD-B1 ПО ХОЗЯЙСТВЕННО-ЦЕННЫМ ПРИЗНАКАМ РЕКОМБИНАНТНО-ИНБРЕДНЫХ ЛИНИЙ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ (*TRITICUM AESTIVUM* L.)

В. И. Файт, Е. А. Погребнюк, И. А. Балашова, А. Ф. Стельмах

*Селекционно-генетический институт –
Национальный центр семеноведения и сортоизучения
Национальной академии аграрных наук
(Одесса, Украина)
E-mail: faygen@ukr.net*

Изучено влияние аллельных различий генов *Vrd2* и *Ppd-B1* и их взаимодействия на зимо-, морозоустойчивость, урожай и его компоненты у рекомбинантно-инбредных линий F₉ Оренбургская 48//Cappelle Desprez/2B Chinese Spring. Аллельные различия по генам *Vrd2* и *Ppd-B1*

ФАЙТ та ін.

оказывали достоверный эффект на продолжительность периода до колошения, массу зерна с колоса, урожай зерна, и дополнительно, первого – на зимо-, морозоустойчивость растений в конце зимы, второго – на морозоустойчивость растений на протяжении зимы, массу тысячи зерен, коэффициент хозяйственного использования биомассы. Взаимодействие аллелей *vrđ2* и *Ppd-B1c* обуславливает лучшую зимо-, морозостойкость проростков и раскутившихся растений на протяжении зимы по сравнению с другими генотипами. В среднем за три года отмечали тенденцию к снижению урожая зерна линий генотипа *Ppd-B1c vrđ2* относительно линий более продуктивного генотипа *Ppd-B1c Vrđ2*. Доминантные аллели генов *Vrđ2* и *Ppd-B1c* способствуют скороспелости (сокращению периода до колошения), росту массы зерна колоса и формированию большего урожая зерна. Их совместное действие только усиливает проявление выше перечисленных признаков у генотипа с указанной комбинацией аллелей (*Ppd-B1c Vrđ2*) по сравнению с другими генотипами, но отличия от генотипа *Ppd-B1c vrđ2* оказались не существенными. Отсутствие существенной разницы между данными двумя генотипами и большая зимо- и морозостойкость могут указывать на перспективность использования генотипа *Ppd-B1c vrđ2* при создании адаптированных к условиям степи Украины сортов озимой пшеницы.

Ключевые слова: *Triticum aestivum L.*, яровизация, фотопериод, гены *Vrđ2* и *Ppd-B1*, морозоустойчивость, колошение, урожай