



© В. И. Файт

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ЯРОВИЗАЦИИ СОРТОВ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ

Селекционно-генетический институт – Национальный центр семеноведения и сортоизучения, 65036, Украина

✿ Идентифицированы генотипы 55 сортов по системе генов *Vrd*, контролирующей различия по продолжительности яровизации озимой пшеницы. Частота генотипа *Vrd1Vrd1vrd2vrd2* составила 50,9% (28 образцов). Различия частот генотипов *vrd1vrd1Vrd2Vrd2* (9 шт., 16,4%), *Vrd1Vrd1Vrd2Vrd2* (10 шт., 18,2%) и *vrd1vrd1vrd2vrd2* (6 шт., 10,9 %) оказались несущественными.

Ключевые слова: пшеница, гены, генотип, продолжительность яровизации, гибридологический анализ

В процессе эволюции у вида *Triticum aestivum* L. для противодействия стрессовым факторам среды возникли обратимые системы акклиматизации, которые регулируются светом и температурой. Реакция на продолжительность дня (фотопериодизм) и потребность в низкой положительной температуре (яровизация) — важные адаптивные механизмы, которые обеспечивают возможность растениям озимых культур пережить зиму на менее дифференцированной стадии развития и наиболее полно использовать благоприятные условия весенне-летнего периода вегетации.

Практически все современные сорта озимой пшеницы юга степи Украины (СГИ, Одесса) в отличие от сортов II–IV сортосмен данного региона типа Одесской 16 и Мироновской 808, которым для перехода к генеративному развитию необходима яровизация 50–60 суток [12], характеризуются 30 или 40-суточной потребностью в яровизации [5, 9]. Это связано, прежде всего, с тем, что сокращенная до 30–40 суток потребность в яровизации способствует значительному росту урожая в местных условиях [8].

Выявлены два главных неаллельных гена, с неодинаковой экспрессивностью доминантных аллелей, контролирующих различия по продолжительности яровизации озимой пшеницы [3, 14, 16]. После предварительных консультаций с R.A. McIntosh, для обозначения данных генов, был предложен символ *Vrd*, от начальных букв английских слов vernalization requirement duration [16] (не путать с системой генов *Vrn*, ответственной за качественные различия по типу развития яровой / озимый [15]). При этом ген сортов Norin1 и Ольвия получил обозначение *Vrd1*, а ген сорта Чайка — *Vrd2*. Ген *Vrd1* локализован в хромосоме 4A, ген *Vrd2* — 5D, а возможный третий ген, присутствующий у сорта Cappelle Desprez, в одной из хромосом 1A, 6A или 4B [11].

При использовании сортов Norin1 и Чайка в качестве доноров доминантных аллелей генов *Vrd* были созданы почти изогенные линии поколения Vc_9I_3 сорта Мироновская 808 (Мироновская 808-*Vrd1* и Мироновская 808-*Vrd2*), Vc_8I_3 и Vc_7I_3 сорта Эритроспермум 604 (Эритроспермум 604-*Vrd1* и Эритроспермум 604-*Vrd2*, соответственно) [7]. Введение в генотип сортов Мироновская 808 и Эритроспермум 604, которым для перехода к генеративному развитию необходима, как минимум, 50-суточная предварительная яровизация зеленых проростков, доминантного аллеля гена *Vrd1* (донор сорт Norin1) приводило к сокращению продолжительности яровизации до 20 и 35 суток соответственно, а доминантного аллеля гена *Vrd2* (донор сорт Чайка) до 40 и 45 суток, соответственно [10]. Созданные почти изогенные линии по генам *Vrd* могут быть использованы в качестве тестеров

для определения генотипов сортов озимой мягкой пшеницы, выяснения физиолого-биохимической природы различий по продолжительности яровизации и определения роли генов, контролирующих эти различия, в формировании морозостойкости, конечной продуктивности и её компонентов в разных условиях среды.

Цель настоящего исследования разработать методику гибридологического анализа по генам *Vrd* и идентифицировать генотипы сортов озимой мягкой пшеницы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве исходного материала использовали сорта озимой пшеницы, полный перечень которых приведен в таблицах с экспериментальными данными. Среди изученных 42 сорта селекции СГИ IV–VII сортосмен (с 1960 года по настоящее время), сорт Одесская 16 (II сортосмена), а также сорта некоторых регионов России (Поволжье — 2 образца, Сибирь — 2 образца, Северный Кавказ — 3 образца) и далекого зарубежья (3 образца). Некоторые сорта России были районированы на Одессине (Аврора и Безостая 1 — IV сортосмена, Гостианум 237 — I сортосмена). Линии Мироновская 808-*Vrd1* и Эритроспермум 604-*Vrd1* использовали в качестве тестеров доминантного аллеля *Vrd1*, а линии Мироновская 808-*Vrd2* и Эритроспермум 604-*Vrd2* — доминантного аллеля *Vrd2*. Оба рекуррентных родителя сорта Мироновская 808 и Эритроспермум 604 являются носителями только рецессивных аллелей *vrđ1* и *vrđ2* [3, 16]. Из двух тестеров одинакового *Vrd* генотипа (линия Мироновская 808 или линия Эритроспермум 604) в скрещивании использовался тот, сроки цветения которого совпадали с изучаемым сортом. Семена F_1 высевали осенью в поле для получения семян F_2 . Семена родительских форм и каждой F_2 популяции делили на 2 части. Семена проращивали и пятидневные проростки первой части подвергали 40-суточной яровизации при $t + 2^\circ\text{C}$ в камере КНТ-1. Для нивелирования различий изучаемых генотипов по фотопериодической чувствительности яровизацию проводили при круглосуточном освещении интенсивностью 3000 люкс. Вторую часть проростков той же фазы роста и при тех же условиях — 20-суточной яровизации. Однако в ряде лет из-за недостатка семян F_2 или посевной площади вариант 20-суточной яровизации не использовали. После окончания яровизации проростки обоих вариантов опыта одновременно высаживали в поле весной 2001–2005 годов. Высадку осуществляли не раньше III декады апреля, чтобы исключить дополнительную яровизацию. Продолжительность дня на широте Одессы (46° с. ш.) 21.IV составляет 13 часов 52 минут,

21.VI — 15 часов 46 минут, 21.VII — 15 часов 14 минут. Разделение F_2 популяций на классы с низкой и высокой продолжительностью яровизации осуществляли в поле путем учета выколосившихся и не выколосившихся растений (подробно смотри результаты исследований). Соответствие фактически полученного расщепления теоретически ожидаемому отношению оценивали по критерию χ^2 [2].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Методика проведения гибридологического анализа по системе генов *Vrd* построена на факте наличия яровизации большей продолжительности (50–60 суток) у рецессивных *vrđ1vrđ1vrđ2vrđ2* генотипов и ингибировании потребности в яровизации до 20 суток у генотипов *Vrd1Vrd1vrđ2vrđ2* и до 40 суток — у генотипов *vrđ1vrđ1Vrd2Vrd2* [3]. Использование предварительной 40-суточной искусственной яровизации позволяло разделить гибридную популяцию на выколосившиеся растения (генотипы *Vrd1Vrd1vrđ2vrđ2*, *vrđ1vrđ1Vrd2Vrd2*, *Vrd1Vrd1Vrd2Vrd2*) и не выколосившиеся (генотип *vrđ1vrđ1vrđ2vrđ2*). Последней для перехода к генеративному развитию необходима, как минимум, 50-суточная яровизация. Вариант 20-суточной яровизации позволял выявить среди набора сортов и отдельных растений F_2 генотипы с наличием доминантного аллеля гена *Vrd1* (*Vrd1Vrd1vrđ2vrđ2* или *Vrd1Vrd1Vrd2Vrd2*). Доминантный аллель гена *Vrd1* обуславливал колошение растений при указанной продолжительности яровизации. Для генотипов *vrđ1vrđ1Vrd2Vrd2* и *vrđ1vrđ1vrđ2vrđ2* продолжительность яровизации 20 суток явно недостаточна для перехода растений к генеративному развитию [10]. При высадке зеленых проростков в поле после 40- и 20-суточной яровизации в относительно поздние сроки расщепление в F_2 популяциях от скрещивания анализируемого сорта с тестером *vrđ1vrđ1vrđ2vrđ2* на выколосившиеся и не выколосившиеся растения будет указывать на число доминантных аллелей генов *Vrd* у изучаемого генотипа (табл. 1). Отсутствие расщепления (все растения выколосились) в F_2 популяциях комбинаций скрещивания с тестерами *Vrd1Vrd1vrđ2vrđ2* или *vrđ1vrđ1Vrd2Vrd2* свидетельствует об идентичности (аллельности) доминантного аллеля гена *Vrd* тестера и анализируемого сорта, а расщепление на выколосившиеся и не выколосившиеся растения в соотношениях 3:1 и 15:1 — об их не аллельности. По соотношениям расщепления в F_2 гибридов во всех трех комбинациях скрещивания анализируемого сорта

с тестерами генов *Vrd* определяли генотип изучаемого сорта.

Большое значение при проведении гибридологического анализа имеет граница разделения F_2 на фенотипические классы. При раннем учете может быть завышена доля рецессивных (не выколосившихся растений) генотипов, а при позднем — наоборот занижена, что непосредственно сказывается на результатах анализа. Поэтому во время вегетации, начиная с момента массового колосения растений, трижды в разные календарные сроки проводили учет выколосившихся и не выколосившихся растений у гибридов F_2 и их исходных родительских форм. При этом к рецессивным генотипам относили растения, которые на момент учета находились в фазе кушения. К классу носителей доминантных аллелей генов *Vrd* — выколосившиеся растения или растения, находящиеся на день учета в фазе «выход в трубку». В табл. 2 для демонстрации представлены результаты учета выколосившихся и не выколосившихся растений только некоторых родительских форм, в частности сортов *Norin 1*, *Аврора*, линий тестеров *Мироновская 808-Vrd1* и *Мироновская 808-Vrd2*, а также F_2 популяций от скрещивания указанных генотипов через 62 суток со дня высадки растений в поле, 77 и 90 суток. Наиболее полно соответствуют теоретически ожидаемому расщеплению на выколосившиеся и не выколосившиеся растения фактически наблюдаемое при учете на 90 сутки роста растений после высадки недояровизированных (40-суток яровизации) зеленых проростков весной в поле. Родительские формы сорта *Norin 1*, *Аврора* и почти изогенные линии *Мироновская 808-Vrd1* и *Мироновская 808-Vrd2* выколашивались до 85 суток (за исключением *Авроры* все остальные три генотипа из выше перечисленных выколосились даже до 77 суток). В то же время сорта с длительной (50–60 суток) потребностью в яровизации — *Мироновская 808* и *Эритроспермум 604* до конца эксперимента находились в фазе кушения. Однако после 90 суток роста отмечали выход в трубку единичных растений сортов *Эритроспермум 604* (на 92–96 сутки в зависимости от года изучения) и *Мироновская 808* (на 90–94 сутки). Все выколосившиеся или вышедшие в трубку растения до 90 суток выращивания в поле после искусственной 40- и 20-суточной яровизации были отнесены к носителям доминантных генов *Vrd* в гомо- и гетерозиготном состоянии. Растения, не вышедшие в трубку до 90 суток выращивания, являлись, таким образом, рецессивами по анализируемой системе генов.

На фоне предварительной 40-суточной яровизации все растения F_2 популяции *Мироновская 808/Эритроспермум 604*, родительские формы которой являются носителями только рецессивных аллелей обоих генов [3], не выколосились до установленной границы (табл. 3). Расщепление F_2 популяций от скрещивания сортов *Ольвия (Vrd1Vrd1vrd2vrd2)* [3], *Norin 1* (донор доминантного аллеля гена *Vrd1*), *Чайка* (донор доминантного аллеля гена *Vrd2*) и линий *Мироновская 808-Vrd1*, *Мироновская 808-Vrd2*, *Эритроспермум 604-Vrd1*, *Эритроспермум 604-Vrd2* с сортом *Мироновская 808*, а также сорта *Эритроспермум 604* с линиями *Мироновская 808-Vrd1* и *Мироновская 808-Vrd2* соответствовало моногенному. Следовательно, сорта *Ольвия*, *Norin 1*, *Чайка* и линии *Мироновская 808-Vrd1*, *Мироновская 808-Vrd2* *Эритроспермум 604-Vrd1*, *Эритроспермум 604-Vrd2* содержат в своем генотипе по одному доминантному аллелю гена *Vrd*. Однако ген линии *Мироновская 808-Vrd1* аналогичен гену сорта донора указанного аллеля *Norin1*, линии *Эритроспермум 604-Vrd1* и сорта *Ольвия*, который имеет генотип *Vrd1Vrd1vrd2vrd2* [3], о чем свидетельствует отсутствие расщепления в соответствующих комбинациях скрещивания (все растения выколосились до установленной границы). Ген линии *Мироновская 808-Vrd2* аллелен таковому присутствующему у сорта донора *Чайка* и линии *Эритроспермум 604-Vrd2*, поскольку все растения данных комбинаций также выколосились до установленной границы. В то же время выявлены достоверные дигенные различия в комбинациях скрещивания *Мироновская 808-Vrd1/Мироновская 808-Vrd2*, *Ольвия/Мироновская 808-Vrd2*, *Norin1/Мироновская 808-Vrd2*, *Чайка/Мироновская 808-Vrd1*, *Эритроспермум 604-Vrd1/Мироновская 808-Vrd2*, *Эритроспермум 604-Vrd2/Мироновская 808-Vrd1*. Эти данные свидетельствуют о не аллельности генов *Vrd*, ингибирующих продолжительность яровизации сортов доноров *Norin 1* и *Чайка* и созданных на их основе почти изогенных линий *Мироновская 808-Vrd1*, *Мироновская 808-Vrd2* и *Эритроспермум 604-Vrd1*, *Эритроспермум 604-Vrd2*. При этом необходимо отметить, что различия родительских сортов и линий по фотопериодической чувствительности существенно не влияли на соотношение выколосившихся и невыколосившихся растений после предварительной 40-суточной яровизации в условиях умеренно укороченного естественного дня. Так, расщепление F_2 популяций, полученных как от скрещивания сильно чувствительных к фотопериоду сортов и линий (*Мироновская 808*, *Мироновская 808-Vrd1*, *Мироновская 808-Vrd2*,

Чайка [6, 10]) между собой, так и от скрещивания сильно чувствительных к фотопериоду сортов и линий со слабо (Nogin 1, Ольвия [6]) или средне (Эритроспермум 604, Эритроспермум 604-*Vrd1*, Эритроспермум 604-*Vrd2* [10]) чувствительными к фотопериоду генотипами, соответствовало теоретически ожидаемому отношению 3:1 или 15:1 в соответствующих комбинациях. Это может быть обусловлено тем, что продолжительность дня в Одессе с 13 часов 52 минут 21 апреля (высадка проростков 21–24 апреля в зависимости от года изучения) достигает 15 часов 46 минут 21 июня (период массового колошения в опыте I–II декады июня). При продолжительности дня 16 часов различия по фотопериодической чувствительности проявляются слабо [13]. Кроме того, нарастающая засуха и значительное повышение температуры в мае—июне в Одессе значительно нивелируют различия по продолжительности периода до колошения, обусловленные различиями по фотопериодической чувствительности [4].

В отличие от варианта 40-суточной яровизации в варианте 20-суточной яровизации наличие/отсутствие в генотипе родительских форм доминантных аллелей генов *Ppd* оказывает влияние на соотношение выколосившихся и не выколосившихся растений. Так, в комбинации скрещивания слабо чувствительного к фотопериоду сорта Nogin 1 с сильно чувствительным к фотопериоду сортом Мироновская 808 расщепление достоверно соответствует моногенному в соотношении три выколосившихся растения к одному не выколосившемуся. В комбинации скрещивания сильно фотопериодически чувствительной линии Мироновская 808-*Vrd1* с рекуррентным родителем расщепление тоже соответствует моногибридному, но уже в соотношении одно выколосившееся к трем не выколосившимся растениям. В первом случае гетерозиготы *Vrd1vrd1* при взаимодействии с доминантными аллелями гена *Ppd*, присутствующими у сорта Nogin 1 [6], выколашиваются рано и идентифицируются при гибридологическом анализе как носители доминантного гена, снижающего уровень яровизационной потребности. Во втором случае гетерозиготы *Vrd1vrd1* на фоне рецессивности по *ppd* в условиях сухой жаркой погоды лета тормозят свое развитие, увеличивая долю не выколосившихся растений и приближая соотношение расщепления к 1:3. В F_2 популяциях, полученных с участием фоточувствительных генотипов Чайка, Мироновская 808, Мироновская 808-*Vrd1*, Мироновская 808-*Vrd2*, относительно невысокие ночные температуры (10–15 °С) весны и начала лета при умеренно укороченном естественном дне могли спо-

собствовать удовлетворению яровизационной потребности наименее требовательных к яровизации генотипов [1] и, как следствие этого, появлению единичных колосащихся растений в комбинациях скрещивания Чайка/Мироновская 808 и Чайка/Мироновская 808-*Vrd2*. Не соответствовало теоретически ожидаемому и расщепление при 20-суточной яровизации F_2 популяций, полученных с участием слабо чувствительного к фотопериоду сорта Ольвия, имеющего в своем генотипе доминантный аллель *Vrd1* [3]. В данных популяциях завышена доля невыколосившихся растений. Стеллямах, Золотова [3] указывают на наличие у сорта Ольвия генов модификаторов, увеличивающих потребность в яровизации данного сорта. Несмотря на влияние генов модификаторов и генов *Ppd* результаты расщепления на выколосившиеся и не выколосившиеся потомки после 20-суточной яровизации свидетельствуют о том, что сорт Nogin 1 и линии Мироновская 808-*Vrd1*, Эритроспермум 604-*Vrd1* отличаются от сортов Мироновская 808 и Эритроспермум 604 (генотип *vrd1vrd1vrd2vrd2*) по одному аллелю, и данный аллель у первых трех генотипов идентичен. Аналогичный вывод правомерен относительно сорта Чайка, линий Мироновская 808-*Vrd2* и Эритроспермум 604-*Vrd2*, но доминантный аллель трех последних генотипов не аллелен таковому у сорта Nogin 1 и линий Мироновская 808-*Vrd1*, Эритроспермум 604-*Vrd1*. Следовательно, указанные линии и их рекуррентные родители могут быть использованы в качестве тестеров при гибридологическом анализе.

При проведении гибридологического анализа сортов озимой пшеницы необходимо отметить, что не во всех комбинациях скрещивания соотношение расщепления на выколосившиеся и не выколосившиеся растения статистически соответствовало теоретически ожидаемому. В таком случае факт наличия расщепления в конкретной комбинации скрещивания рассматривали как доказательство генетических различий анализируемого сорта и соответствующего тестера.

Среди сортов изученного набора были выявлены пять групп различных *Vrd* генотипов (табл. 4). Наиболее малочисленной оказалась группа сортов, генотип которых можно обозначить как *vrd1vrd1vrd2vrd2*. Отсутствие расщепления (все растения находились в фазе кущения до 90 суток роста в поле) в F_2 популяциях комбинаций скрещивания сортов этой группы с тестером *vrd1vrd1vrd2vrd2* и наличие моногенных различий в комбинациях скрещивания с тестерами *Vrd1Vrd1vrd2vrd2* или *vrd1vrd1Vrd2Vrd2* подтверждали выше сделанное заключение. В данную

группу вошли старые сорта Украины (Одесская 16), сорта Поволжья (Альбидум 114, Гостианум 237) и Сибири (Омская озимая). К этой группе относятся и сорта Мироновская 808 и Эритроспермум 604.

Сорта следующей группы от Авроры до Южной зари, помещенные в таблице 4 под номерами 5–40, показали моногенное расщепление по факту выколашивания/не выколашивания после 40-суточной яровизации с тестером *vrđ1vrđ1vrđ2vrđ2*, свидетельствующее о наличии в их генотипах доминантного аллеля одного гена *Vrd*. По своему составу указанная группа сортов оказалась разнокачественной. Так, отсутствие расщепления (все растения выколосились до установленной границы) в комбинации скрещивания с тестером *Vrd1Vrd1vrđ2vrđ2* и одновременно наличие дигенного отношения расщепления в комбинации скрещивания с тестером *vrđ1vrđ1Vrd2Vrd2* позволяют сделать вывод, что 30-суточная потребность в яровизации сортов: Альбатрос одесский, Безостая 1, Бригантина, Бриз, Буревестник одесский, Виктория одесская, Злагода, Золотава, Лузановка одесская, Любава одесская, Нагорода одесская, Никония, Обрий, Одесская 130, Ольвия, Одесская красноколосая, Одесская остистая полунтенсивная, Одесская полукарликовая, Сирена одесская, Скороспелка 36, Струмок, Украинка одесская, Федоровка, Юбилейная 75, Юннат одесский, Triple Dirk C, Norin1, Nunbu Komugi — детерминирована присутствием в их генотипах доминантного аллеля гена *Vrd1*. К этой группе могут быть отнесены сорта Norin1 и Ольвия.

У сортов же Аврора, Знахидка одесская, Одесская 66, Одесская 132, Прибой, Селянка, Степова, Якорь одесский непродолжительная (35–40 суток) яровизация обусловлена наличием в их генотипах доминантного аллеля гена *Vrd2*. Подтверждением для подобного заключения послужило наличие дигенных различий в комбинациях скрещивания указанных восьми сортов с тестером *Vrd1Vrd1vrđ2vrđ2* и отсутствие расщепления в комбинации скрещивания с тестером *vrđ1vrđ1Vrd2Vrd2*. К этой же группе относится и сорт Чайка.

Еще два сорта Любинка и Южная заря являются, видимо, носителями третьего гена *Vrd3*, поскольку соотношение расщепления в комбинациях скрещивания указанных двух сортов с линиями Мироновская 808-*Vrd1* и Мироновская 808-*Vrd2* соответствовало дигенному. Однако факт наличия в генотипах сортов Любинка и Южная заря гена неаллельного генам *Vrd1* и *Vrd2* требует дальнейшей проверки.

У десяти сортов: Застава одесская, Лада одеская, Порада, Прибайкальская, Прима одеская, Прогресс, Прометей, Тира, Фантазия одесская, Червона — выявлено наличие в генотипе доминантных аллелей двух генов *Vrd1* и *Vrd2*. При скрещивании данных сортов с рецессивным *vrđ1vrđ1vrđ2vrđ2* тестером отношение расщепления на выколосившиеся и не выколосившиеся растения достоверно соответствовало дигенному (15:1). Отсутствие расщепления (все растения выколосились до установленной границы) в комбинациях скрещивания сортов Застава одесская, Лада одеская, Порада, Прибайкальская, Прима одеская, Прогресс, Прометей, Тира, Фантазия одесская, Червона с тестером *Vrd1Vrd1vrđ2vrđ2* и тестером *vrđ1vrđ1Vrd2Vrd2* свидетельствовало об идентичности генов *Vrd* указанных сортов и соответствующих тестеров.

Результаты расщепления на выколосившиеся/не выколосившиеся потомки F_2 популяций тех сортов, которые изучались после 20-суточной яровизации, в целом подтверждают, что в генотипах сортов Порада, Прибайкальская, Прима одесская, Прогресс, Тира, Фантазия одесская, Бригантина, Никония, Ольвия, Сирена одесская, Triple Dirk C, Скороспелка 36, Безостая 1 присутствует доминантный аллель *Vrd1*. В свою очередь в генотипах сортов Аврора, Одесская 132, Чайка, Якорь одесский он не выявлен.

ВЫВОДЫ

Почти изогенные линии сортов Мироновская 808 и Эритроспермум 604 несут в своем генотипе по одному аллелю генов *Vrd1* или *Vrd2*, которые не аллельны друг другу. При проведении гибридологического анализа по системе генов *Vrd* учет расщепления на выколосившиеся/не выколосившиеся растения в условиях юга степи Причерноморья необходимо проводить не позднее 90 суток роста растений со дня высадки проростков после 40-суточной яровизации весной. Подобный подход позволил идентифицировать генотипы 55 сортов озимой мягкой пшеницы. Из них, 28 сортов (50,9%) — имели генотип *Vrd1Vrd1vrđ2vrđ2*, девять сортов (16,4 %) — *vrđ1vrđ1Vrd2Vrd2*, десять сортов (18,2 %) — *Vrd1Vrd1Vrd2Vrd2*, шесть сортов (10,9 %) — *vrđ1vrđ1vrđ2vrđ2*, у двух сортов (3,6 %) возможно наличие в генотипе какого-то нового гена *Vrd*.

Таблица 1

Теоретически ожидаемое соотношение расщепления F₂ популяций (выколосившиеся/не выколосившиеся растения) после 40- и 20-суточной яровизации в зависимости от генотипа анализируемого образца и соответствующего тестера

Генотип анализируемого сорта	Тестеры					
	<i>vrđ1vrđ1vrđ2vrđ2</i>		<i>Vrd1Vrd1vrđ2vrđ2</i>		<i>vrđ1vrđ1Vrd2Vrd2</i>	
	40 суток	20 суток	40 суток	20 суток	40 суток	20 суток
<i>vrđ1vrđ1 vrđ2vrđ2</i>	0:1	0:1	3:1	3:1	3:1	0:1
<i>Vrd1Vrd1 vrđ2vrđ2</i>	3:1	3:1	1:0	1:0	15:1	3:1
<i>vrđ1vrđ1 Vrd2Vrd2</i>	3:1	0:1	15:1	3:1	1:0	0:1
<i>Vrd1Vrd1 Vrd2Vrd2</i>	15:1	3:1	1:0	1:0	1:0	3:1

Таблица 2

Соотношение выколосившихся/не выколосившихся растений сортов, почти изогенных линий и F₂ популяций после 40-суточной яровизации через разные промежутки времени

Сорт; изогенная линия; гибридная комбинация	Сроки учета, сутки		
	62	77	90
Norin 1	18:2	20:0	20:0
Аврора	17:10	21:6	27:0
Мироновская 808	0:30	0:30	0:30
Эритроспермум 604	0:32	0:32	0:32
Мироновская 808- <i>Vrd1</i>	34:1	35:0	35:0
Мироновская 808- <i>Vrd2</i>	24:2	26:0	26:0
Norin1/Мироновская 808	29:19	32:16	36:12*
Norin1/Мироновская 808- <i>Vrd1</i>	71:6	77:0	77:0
Norin1/Мироновская 808- <i>Vrd2</i>	135:29	145:19	154:10**
Аврора/Эритроспермум 604	53:55	74:34	87:21*
Аврора/Мироновская 808- <i>Vrd1</i>	58:57	93:22	100:15
Аврора/Мироновская 808- <i>Vrd2</i>	110:4	113:1	114:0

¹ — $\chi^2_{3;1} < 3,84$, при $df = 1$;

² — $\chi^2_{15;1} < 3,84$, при $df = 1$

Таблица 3

Соотношение расщепления на выколосившиеся и не выколосившиеся растения F₂ популяций после 40- и 20-суточной яровизации от скрещивания почти изогенных линий сорта Мироновская 808 и сортов доноров доминантных аллелей генов *Vrd*

Сорт	40 суток			20 суток		
	М.808 ¹	М.808-	М.808-	М.808 ¹	М.808-	М.808-
Мироновская 808- <i>Vrd1</i>	82:19*	-	-	18:33***	-	-
Мироновская 808- <i>Vrd2</i>	125:42*	354:25**	-	0:105	45:114***	-
Norin 1	36:12*	77:0	154:10**	34:16*	35:0	20:44***
Ольвия	69:14*	112:0	251:20**	27:39	49:33	21:37
Чайка	35:9*	129:9**	117:0	10:34***	49:97***	6:96
Эритроспермум 604	0:40	76:20*	25:8*	0:11	31:35	0:66
Эритроспермум 604- <i>Vrd1</i>	82:20*	209:0	164:15**	-	-	-
Эритроспермум 604- <i>Vrd2</i>	19:5*	133:13**	156:0	-	-	-

* — $\chi^2_{3;1} < 3,84$; ** — $\chi^2_{15;1} < 3,84$; *** — $\chi^2_{1;3} < 3,84$ при $P = 0,05$ для $df = 1$

1. М.808 — Мироновская 808; 2. М.808-*Vrd1* — Мироновская 808-*Vrd1*; 3. М.808-*Vrd2* — Мироновская 808-*Vrd2*

Таблица 4

Результаты расщепления F_2 популяций от скрещивания сортов озимой пшеницы с тестерами генов *Vrd* после 40-суточной яровизации (выколосившиеся/не выколосившиеся растения)

№	Сорт	<i>vrd1vrd1</i>	<i>Vrd1Vrd1</i>	<i>vrd1vrd1</i>
1	Альбидум 114	0:86	101:30*	103:36*
2	Гостианум 237	0:111	77:26*	87:23*
3	Одесская 16	0:106	45:8*	59:19*
4	Омская озимая	0:71	75:22*	79:26*
5	Аврора	87:21*	102:13	114:0
6	Знахидка одесская	75:25*	143:19*	89:0
7	Одесская 66	80:17*	53:12	100:0
8	Одесская 132	77:15*	61:4**	74:0
9	Прибой	179:54*	228:19**	269:0
10	Селянка	84:23*	94:6**	156:0
11	Степова	56:20*	46:4**	114:0
12	Якорь одесский	87:22*	86:5**	100:0
13	Альбатрос одесский	75:34*	94:0	133:12**
14	Безостая 1	50:14*	145:0	112:7**
15	Бригантина	31:10*	83:0	167:9**
16	Бриз	62:26*	284:0	156:14**
17	Буревестник одесский	78:26*	136:0	140:7**
18	Виктория одесская	42:49	172:0	132:8**
19	Злагода	51:21*	131:0	164:11**
20	Золотава	173:57*	346:0	278:28**
21	Лузановка одесская	48:10*	85:0	57:4**
22	Любава одесская	96:30*	129:0	149:10**
23	Нагорода одесская	53:24*	98:0	152:10**
24	Никония	18:7*	107:0	77:8**
25	Обрий	149:48*	102:0	86:10**
26	Одесская 130	59:26*	151:0	139:15**
27	Одесская красноколосая	69:33*	140:0	73:10
28	Одесская остистая полунтенсивная	52:27*	171:0	131:13**
29	Одесская полукарликовая	116:45*	93:0	125:10**
30	Сирена одесская	103:18	83:0	65:3**
31	Скороспелка 36	60:35	47:0	97:6**
32	Струмок	56:42	112:0	157:13**
33	Украинка одесская	75:30*	191:0	146:15**
34	Федоровка	94:28*	14:0	181:7**
35	Юбилейная 75	110:27*	150:0	92:3**
36	Юннат одесский	83:24*	120:0	152:13**
37	Triple Dirk C	101:36*	25:0	37:3**
38	Nunbu Komugi	77:26*	137:0	138:14**
39	Любинка	28:74***	87:8**	103:7**
40	Южная заря	48:67	327:13**	260:14**
41	Застава одесская	216:15**	236:0	296:0
42	Лада одесская	90:9**	178:0	170:0
43	Порада	75:6**	119:0	110:0
44	Прибайкальская	120:8**	121:0	106:0
45	Прима одесская	102:8**	116:0	128:0
46	Прогресс	130:7**	125:0	127:0
47	Прометей	93:8**	170:0	176:0
48	Тира	43:3**	132:0	129:0
49	Фантазия одесская	103:9**	92:0	81:0
50	Червона	99:13	44:0	217:0

* — $\chi^2_{3;1} < 3,84$; ** — $\chi^2_{15;1} < 3,84$, при $P = 0,05$ для $df = 1$

Литература

1. Кучеров В.А., Стельмах А.Ф., Мусич В.Н. Яровизация генотипов мягкой пшеницы, различающихся по фотопериодической реакции // *НТБ ВСГИ*. — 1987. — №2(64). — С.19–25.
2. Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика. — М.: Колос., 1973. — С. 327 с.
3. Стельмах А.Ф., Золотова Н.А. Генетические различия по продолжительности яровизационной потребности у озимой мягкой пшеницы // *Цитология и генетика*. — 1993. — Т. 27. — №3. — С. 3–7.
4. Стельмах А.Ф., Мартынюк В.Р. Эффекты доминантных генов *Rpd* по особенностям органогенеза у озимой мягкой пшеницы // *Цитология и генетика*. — 1998. — Т. 32. — №6. — С. 27–34.
5. Стельмах А.Ф., Файт В.И. Тенденции селекционных сдвигов по генетическим системам контроля яровизационной потребности и фоточувствительности у озимых сортов мягкой пшеницы и ячменя селекции СГИ // *Науч. тр. междунар. конф. «Современные проблемы генетики»*. — Минск, 2005. — С. 189.
6. Стельмах А.Ф., Файт В.И., Мартынюк В.Р. Различия генетических систем контроля фотореакции и яровизационной потребности у озимой мягкой пшеницы // *Цитология и генетика*. — 2001. — Т. 35. — №3. — С. 3–9.
7. Файт В.И. Создание почти изогенных и конгенных линий мягкой озимой пшеницы по генам контроля продолжительности яровизации — *Vrd* // *Зб. наук. праць СГП — НАЦ НАІС*. — Одеса. — 2002. — Вип. 2(42). — С.37–46.
8. Файт В.І. Морозостійкість і урожайність окремих сортів озимої м'якої пшениці // *Вісник аграрної науки*. — 2005. — №11. — С.25–29.
9. Файт В.І., Мартинюк В.Р. Фотоперіодична чутливість та яровизаційна потреба сучасних сортів озимої м'якої пшениці селекції СГП // *Зб. наук. праць СГП — НАЦ НАІС*. — Одеса. — 2002. — Вип.2(42). — С.30–36.
10. Файт В. И., Попова Н. В. Продолжительность яровизации и фотопериодическая чувствительность почти изогенных по генам *Vrd* линий озимой мягкой пшеницы // *Вісник ХНАУ. Серія: біологія*. Харків. — 2003. — №5. — С.47–53.
11. Файт В.И., Симоненко Л.К., Мокану Н.В., Попова Н.В. Хромосомная локализация генов *Vrd* сокращающих продолжительность яровизации озимой мягкой пшеницы // *Генетика (в печати)*.
12. Файт В.И., Федорова В.Р., Нагуляк О.И. и др. Связь фенотипических и генотипических различий по продолжительности яровизации и фотопериодической чувствительности с морозостойкостью озимой пшеницы // *Зб. наук. праць УДАУ*. — Умань, 2003. — С.359–364.
13. Davidson T.L. Responses of wheat to vernalisation and photoperiod / Davidson T.L., Christian K.R., Jones D.B. et al // *Australian J. Agr. Res.* — 1985. — Vol. 36. — №3. — P. 347–359.
14. Gotoh T. Gene analysis of the degree of vernalization requirement in winter wheat // *Japan J. Breed.* — 1980. — Vol. 30. — №1. — P.1–10.
15. Pugsley A.T. The impact of plant physiology on Australian wheat breeding // *Euphytica*. — 1983. — Vol. 32. — №3. — P.743–748.
16. Stelmakh A. Genetic analysis of winter bread wheat differences in vernalization requirement duration / Zolotova N., Fayt V. // *Cereal Res. Com.* — 2005. — Vol. 33. — № 4. — P.713–718.

Genetic control of vernalization requirement duration of winter wheat cultivars

Fayt V.I.

Plant Breeding & Genetics Institute — National Center of seed and cultivar investigation, Odessa, Ukraine

☛ **SUMMARY:** 55 cultivar genotypes were identified on the genetic system *Vrd*, controlling winter wheat vernalization duration differences. The frequency of the genotypes *Vrd1Vrd1vrd2vrd2* scored 50,9 % (28 samples). The differences between the frequencies of the genotypes *vrd1vrd1Vrd2Vrd2* (9 samples, 16,4 %), *Vrd1Vrd1Vrd2Vrd2* (10 samples, 18,2 %) and *vrd1vrd1vrd2vrd2* (6 samples, 10,9 %) were not significant.

☛ **KEY WORDS:** wheat, genes, genotypes, vernalization requirement duration, hybridological analysis