



# Генетика, селекція, біотехнологія

УДК 633.11"324"575.113.477

© 2020

## ФІЗІОЛОГІЧНІ ТА ГЕНЕТИЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ТЕМПІВ РОЗВИТКУ СУЧАСНИХ СОРТІВ ДВОРУЧОК М'ЯКОЇ ПШЕНИЦІ (*TRITICUM AESTIVUM* L.)

В.І. Файт<sup>1</sup>, О.Ю. Губич<sup>2</sup>, О.І. Нагуляк<sup>3</sup>, І.А. Балашова<sup>4</sup>,  
В.Р. Федорова<sup>5</sup>, Г.А. Зеленіна<sup>6</sup>

<sup>1</sup>доктор біологічних наук, член-кореспондент НААН

<sup>4-6</sup>кандидати біологічних наук

<sup>1, 3-6</sup>Селекційно-генетичний інститут — Національний центр насіннєзнавства  
та сортовивчення

Овідіопольська дорога, 3, Одеса, 65036, Україна

<sup>2</sup>Одеський національний аграрний університет

вул. Пантелеймонівська, 13, Одеса, 65012, Україна

e-mail: <sup>1</sup>faygen@ukr.net, <sup>2</sup>gubich97@gmail.com,

<sup>4</sup>ibalashova@ukr.net, <sup>5</sup>fedgen@ukr.net, <sup>6</sup>gzelenina@ukr.net

ORCID: <sup>1</sup>0000-0001-9994-341X, <sup>2</sup>0000-0002-1002-9697, <sup>4</sup>0000-0001-7855-1134,

<sup>5</sup>0000-0001-5251-9611, <sup>6</sup>0000-0002-7692-4117

Надійшла 18.06.2020

**Мета.** Оцінка рівнів яровизаційної потреби, фотоперіодичної чутливості, морозостійкості та ідентифікація за алелями генів *Vrn-1* і *Rpd-1* сортів дворучок пшениці м'якої. **Методи.** Польовий: вирощування рослин в умовах скороченого і подовженого днів фітотрону та вегетаційного майданчика; гібридологічний аналіз за генами фотоперіодичної чутливості (*Rpd-1*) і типом розвитку (*Vrn-1*); дисперсійний та кореляційний аналізи; критерій  $\chi^2$ ; мультиплексна STS-ПЛР зі специфічними праймерами до гена *Rpd-D1*. **Результати.** Виявлено фенотипові відмінності вивчених сортів за реакцією на яровизацію та чутливістю до фотоперіоду. Ідентифіковано 5 груп сортів із різним *Vrn-1* та 2 групи — *Rpd-1* генотипом. Оцінено зимо- і морозостійкість сортів дворучок у фазі кушіння і проростків, а також реакцію сортів дворучок за тривалістю періоду до колосіння на зимові та весняні строки сівби. **Висновки.** Сорти *Demir 2000*, *Шестопалівка* є озимими зі слабкою чутливістю до фотоперіоду, інші — типово ярими зі слабкою (*Соломія*, *Паллада*, *Афіна*, *Яра*, *L897Я23*) або сильною (*Ластівка*, *Хуторянка*, *Зимоярка*) чутливістю до фотоперіоду. Слабка реакція на фотоперіод сортів *Афіна*, *Паллада*, *Соломія*, *Шестопалівка*, *Яра*, *Demir 2000*, *L897Я23* зумовлена геном *Rpd-D1a*. Сорти *Ластівка*, *Хуторянка*, *Зимоярка* є носіями лише рецесивних алелів 3-х генів ортологічної

**серії Ppd-1. Ярий тип розвитку сортів Зимоярка і Хуторянка зумовлений 2-ма генами Vrn-A1a та Vrn-B1a, Афіна, Ластівка, L897Я23 — геном Vrn-D1a, Соломія — Vrn-A1a, Паллада і Яра — Vrn-B1a. Наявність у генотипі сортів одразу 2-х генів Vrn-A1a і Vrn-B1a або лише Vrn-A1a, а в окремих варіантах і тільки Vrn-D1a сприяє істотному зниженню морозостійкості проростків і зимостійкості дворучок. Зимовий і весняний строки сівби зумовлюють зміщення часу колосіння на значно пізніші календарні строки порівняно із сівбою восени, що може негативно впливати на формування урожаю сортів дворучок.**

**Ключові слова:** гени Vrn-1 і Ppd-1, яровизація, фотоперіод, колосіння, зимо-, морозостійкість.

DOI: <https://doi.org/10.31073/agrovisnyk202008-07>

Реакція рослин на низькі позитивні температури (яровизація) і тривалість освітлення (фотоперіодизм) є головними механізмами регуляції процесу онтогенезу пшениці [1]. Відповідь на яровизацію у початковий період онтогенезу для наступного переходу до генеративного розвитку — головна ознака, що дає змогу розрізняти типово озимі генотипи пшениці від типово ярих. Пшениці озимій властива значна потреба в яровизації, водночас яра може бути нечутливою або лише частково проявляти реакцію на яровизацію. Ярі та озимі генотипи можуть бути чутливими або нечутливими до фотоперіоду. Якісні відмінності за типом розвитку внаслідок яровизаційної потреби контролюються генами ортологічної серії Vrn-1. Озимий тип розвитку зумовлений наявністю у генотипі лише рецесивних алелів зазначених генів: Vrn-A1b, Vrn-B1b, Vrn-D1b. Наявність у генотипі сорту будь-якого домінантного алелю Vrn-A1a, Vrn-B1a, Vrn-D1a зумовлює ярий тип розвитку [2, 3]. Відмінності за фотоперіодичною чутливістю зумовлені дією 3-х генів Ppd-1, розташованих на хромосомах другої гомеологічної групи: Ppd-A1, Ppd-B1, Ppd-D1. Домінантні алелі цих генів сприяють зменшенню чутливості до фотоперіоду, а значна реакція на фотоперіод властива генотипам з лише рецесивними алелями всіх 3-х генів [4, 5].

Дворучки, які ще називають перехідними, альтернативними, факультативними ярими або факультативними озимими, — це генотипи, що здатні розвиватися і переходити до генеративного розвитку за весняної і осінньої сівби. Пшеницю дворучку вирощують переважно за типом озимої у районах із

м'якою зимою. На Півдні України дворучки придатні для пізньої осінньої і зимової сівби, у роки з тривалою посушливою осінню [6]. Особливістю дворучок є сильна чутливість до скорочення тривалості дня і ярий тип розвитку, тобто слабка реакція на яровизацію [7, 8]. Значна затримка розвитку типових дворучок в осінній період зумовлена взаємодією генів Vrn-1 і Ppd-1, зокрема домінантного гена Vrn-B1a з рецесивними алелями Ppd-A1b, Ppd-B1b і Ppd-D1b [7]. Деякі автори [8] зазначають можливість контролю ярого типу розвитку дворучок домінантними алелями генів Vrn-D1 або навіть Vrn-A1. Генотипи, що не реагують на фотоперіод за наявності домінантного гена Vrn-A1a, є типово ярими [9]. Усі інші комбінації Vrn-1 і Ppd-1 генів у тій чи іншій мірі впливають через тривалість певних етапів органогенезу на відмінності за часом колосіння [10] і стійкість до морозу [11]. Такі генотипи можуть належати до дворучок лише в умовах м'яких зим. Однак загартування і в умовах подовженого, і скороченого днів забезпечувало вищу морозостійкість дворучок із домінантним Vrn-B1a геном [8, 12].

У наукових і рекламних публікаціях останнього часу, присвячених пшениці дворучці, в Україні, на жаль, немає ґрунтовних досліджень із питань фізіології розвитку (онтогенезу) і генетики справжніх дворучок [13–15]. При цьому часто не визначають різницю між справжніми дворучками і короткояровизаційними озимими сортами або ярими холодостійкими генотипами.

**Мета досліджень** — оцінка рівнів яровизаційної потреби, фотоперіодичної чутливості, морозостійкості та ідентифікація за

алелями генів *Vrn-1* і *Ppd-1* сортів дворучок пшениці м'якої.

**Матеріали та методи досліджень.** Вихідним матеріалом були сорти Афіна, Ласточка, Паллада, Яра, L897Я23 (КНДІСГ ім. П.П. Лук'яненка, Росія), Хуторянка, Зимоярка (ІФРІГ НАНУ, Київ), Соломія (ХДАУ, Херсон), Шестопаївка (ПССП «БОР»), які їх авторами охарактеризовані як дворучки [16–19], сорт Demir 2000, що згідно з описом Центру генетичних ресурсів України є дворучкою, а також  $F_2$  популяції від діалельних схрещувань зазначених сортів між собою і такі самі від схрещувань останніх з майже ізогенними моногенно домінуючими за генами *Vrn-1* лініями сортів Миронівська 808 або Скороспелка 36. У різних експериментах контролем був сорт озимого типу розвитку селекції СГ — НЦНС Борвій і дворучка — лінія сорту Миронівська 808 за геном *Vrn-B1a* (далі Миронівська 808 *Vrn-B1a*).

Насіння сортів і популяцій  $F_2$  від діалельних схрещувань пророщували за кімнатної температури. П'ятиденні проростки піддавали яровизації у камері КНТ-1 за температури  $+2^\circ\text{C}$  та тривалості дня 12 год: сорти — 40, 30, 20, 10, популяції  $F_2$  — 40 діб. Після завершення яровизації проростки висаджували в штучні умови світлих камер фітотрону по 10 рослин у 5-літрові посудини і вирощували 1 частину кожного сорту в умовах подовженого 16-годинного дня, іншу частину та популяції  $F_2$  — в умовах скороченого 12-годинного дня. Одночасно в умовах подовженого і скороченого днів висаджували й 5-денні проростки сортів, що не підлягали яровизації. Реакцію на яровизацію певного зразка визначали порівнянням середньої дати його колосіння у 2-х суміжних варіантах попередньої яровизації. Різниця між середніми значеннями тривалості періоду до колосіння сорту після яровизації певної тривалості за вирощування в умовах скороченого і подовженого днів характеризувала рівень його фотоперіодичної чутливості.

Генетичний аналіз напівдіалельних гібридів  $F_2$  за фотоперіодичною чутливістю здійснювали за методикою [20]. Розподіл  $F_2$  популяцій на фенотипові класи рослин, що рано і пізно колосилися в умовах

скороченого дня, здійснювали за датою колосіння першої рослини лінії Миронівська 808 *Vrn-B1a*. Для визначення алелів *Ppd-D1a* і *Ppd-D1b* використовували мультиплексну ПЛР із генспецифічними праймерами [21].

Гібридологічний аналіз за типом розвитку та розподіл  $F_2$  популяцій на фенотипові класи ярих і озимих рослин проводили за методикою [22] з тією лише різницею, що рослини вирощували в 5-літрових посудинах (по 10 рослин на посудину) на вегетаційному майданчику.

Морозостійкість оцінювали проморожуванням проростків за температури  $-12^\circ\text{C}$  та методом «пучків» за температури  $-16^\circ\text{C}$  [23] у морозильній камері марки КНТ-1, а зимостійкість у полі — через облік рослин восени наприкінці жовтня та навесні тих, що перезимували.

Насіння сортів дворучок Demir 2000, Афіна, Зимоярка, L-897Я23, Ласточка, Паллада, Соломія, Хуторянка, Шестопаївка, Яра і контрольні зразки озимого сорту Борвій та лінії дворучки Миронівська 808 *Vrn-B1a* сіяли восени 2012, 2014 і 2015 рр. (15; 9 і 20 жовтня відповідно), а також у різні календарні строки впродовж зими та весни 2013 (19.02; 05.03; 19.03 і 02.04), 2014 (24.12) і 25.02.2015 р. по чорному пару ручною саджалкою на дослідній ділянці відділу загальної та молекулярної генетики СГ — НЦНС на 2-рядкових ділянках довжиною 1 м по 20 зерен на рядок із площею живлення рослин  $30 \times 5 \text{ см}^2$ . Повторність дослідів — 2–3-разова.

Під час вегетації для визначення тривалості періоду до колосіння у фітотроні та на вегетаційному майданчику фіксували колосіння індивідуальних рослин. У полі дату колосіння відзначали окомірно за наявності на ділянці 75% рослин, що колосилися.

Статистичну обробку отриманих результатів здійснювали за загальноприйнятими методиками дисперсійного і кореляційного аналізів, критерію  $\chi^2$  [24].

**Результати досліджень.** Порівняння тривалості періоду до колосіння рослин сортів дворучок після яровизації різного терміну в умовах подовженого (ПД) та скороченого (СД) днів кліматичних камер фітотрону свідчило про істотний вплив гено-

типу на зазначену ознаку (табл. 1). Якщо за критерій оцінки реакції на яровизацію брали факт колосіння або не колосіння конкретного генотипу після попередньої яровизації певної тривалості, то вивчені сорти можна поділити на 2 групи. Сорти першої групи Афіна, Зимоярка, Ласточка, Паллада, Соломія, Хуторянка, Яра, L897Я23 і контрольна дворучка Миронівська 808 *Vrn-B1a* колосилися на 41,6 (Афіна) — 89,9 доби (Паллада) в умовах ПД незалежно від попередньої яровизації різної тривалості (40–10 діб), і навіть за її відсутності. В умовах

СД колосіння сортів Афіна, Зимоярка, Ласточка, Паллада, Соломія, Хуторянка, Яра, L897Я23 відзначали на 43,1 (Афіна) — 97,5 доби (Ласточка) у варіанті без яровизації і після 10–40 діб попередньої яровизації. При цьому за відсутності та за яровизації 10- і 20-ти діб колосіння рослин майже ізогенної лінії Миронівська 808 *Vrn-B1a* (дворучка, контроль) в умовах СД не спостерігали. Поступове скорочення тривалості яровизації до 30, 20, 10 діб і до повної її відсутності сприяло збільшенню тривалості періоду до колосіння на 2,1 (Соломія) —

**1. Тривалість періоду до колосіння сортів дворучок в умовах подовженого і скороченого днів після темпоральної яровизації, діб**

Сорт	День	Тривалість яровизації, діб				Без яровизації	НІР <sub>0,05</sub>
		40	30	20	10		
Афіна	ПД	41,6	43,2	47,0	60,3	65,1	6,6
	СД	43,1	49,6	56,9	67,9	76,5	2,6
Зимоярка	ПД	50,8	50,9	54,4	49,8	56,3	1,7
	СД	59,8	68,3	96,0	86,6	96,4	6,6
Ласточка	ПД	46,7	49,2	52,6	53,8	68,0	9,0
	СД	56,3	68,4	74,0	80,0	97,5	7,0
Паллада	ПД	52,4	56,0	66,0	70,7	89,9	4,6
	СД	51,3	54,2	73,8	76,8	88,4	4,0
Соломія	ПД	44,7	55,9	43,8	42,4	46,8	7,0
	СД	44,7	56,8	52,6	52,3	53,0	4,6
Хуторянка	ПД	43,6	47,5	48,1	46,3	53,3	1,8
	СД	54,9	74,0	82,2	77,5	80,7	8,9
Яра	ПД	44,9	45,7	46,3	54,8	71,6	2,2
	СД	45,5	49,0	55,7	71,7	86,8	3,1
L897Я23	ПД	42,0	41,8	48,0	62,1	64,0	3,9
	СД	45,2	47,6	57,0	64,7	69,9	2,8
Миронівська 808 <i>Vrn-B1a</i>	ПД	55,2	60,5	70,1	80,4	85,4	2,9
	СД	94,4	105,8	н/к	н/к	н/к	8,2
Шестопалівка	ПД	56,6	73,5	н/к	н/к	н/к	7,8
	СД	65,4	86,7	н/к	н/к	н/к	11,1
Demir 2000	ПД	78,1	96,5	н/к	н/к	н/к	14,0
	СД	76,3	96,0	н/к	н/к	н/к	8,0
Борвій	ПД	52,1	н/к	н/к	н/к	н/к	—
	СД	67,1	96,3	н/к	н/к	н/к	6,8
НІР <sub>0,05</sub>	ПД	4,5	4,6	2,7	6,3	5,8	—
		4,4	6,8	4,5	6,3	6,6	—

Примітка. н/к — рослини не колосилися у цьому варіанті досліджу.

37,5 доби (Паллада) у варіанті без яровизації порівняно з варіантом 40-добової яровизації в умовах ПД і на 8,3 (Соломія) — 41,3 доби (Яра) в умовах СД. Ці генотипи різняться за реакцією на яровизацію. Так, сорт Соломія у штучних умовах камер фітотрону майже не реагував на яровизацію пришвидшенням розвитку (скороченням тривалості періоду до колосіння). Сорти Зимоярка і Хуторянка меншою, а Ласточка більшою мірою істотно пришвидшували розвиток після яровизації 10 діб. Сорти Афінa і Яра та лінія L897Я23 істотно реагували навіть на яровизацію 20 діб. З усіх генотипів дещо вирізнялися сорт Паллада і контрольна лінія дворучка Миронівська 808 *Vrn-B1a*, що реагували пришвидшенням колосіння на 30-добову яровизацію.

Сорти другої групи Шестопа́лівка і Demir 2000 реагували на яровизацію, як і контрольний озимий сорт Борвій. Потреба в яровизації останнього становила в умовах ПД 40, а СД — 30 діб. Колосіння сортів Шестопа́лівка і Demir 2000 відзначали в умовах ПД і СД лише після яровизації 30 діб.

В обох випадках 40-добова яровизація достовірно пришвидшувала колосіння цих сортів на 16,9–21,3 і 18,4–19,7 доби відповідно.

Отже, сорти Шестопа́лівка і Demir 2000 є озимими. Для переходу до генеративного розвитку цим сортам потрібна 30–40-добова попередня яровизація низькими позитивними температурами. Сорти Афінa, Зимоярка, Ласточка, Паллада, Соломія, Хуторянка, Яра, L897Я23 і контрольна дворучка Миронівська 808 *Vrn-B1a* колосилися в умовах ПД за відсутності попередньої штучної яровизації, тобто є ярими.

Гібридологічний аналіз  $F_2$  популяцій від тесткросу сортів дворучок із моногенно домінантними тестерами-носіями генів *Vrn-A1a* або *Vrn-B1a*, або *Vrn-D1a* за типом розвитку (ярі та озимі нащадки) дав змогу виявити 5 груп сортів із різним генетичним контролем типу розвитку (табл. 2). Зокрема, у генотипах Хуторянка і Зимоярка ідентифіковано відразу 2 гени ярого типу розвитку *Vrn-A1a Vrn-B1a*. Ярий тип розвитку інших сортів, що колосилися у попередньому досліді без яровизації, контролюється одним геном. Сорт Соломія є носієм лише домінантного алелю *Vrn-A1a*, Паллада, Яра, як і контрольна лінія дворучка Миронівська 808 *Vrn-B1a*, — лише алелю *Vrn-B1a*, Ласточка, Афінa і лінія L897Я23 — лише алелю *Vrn-D1a*. Сорти Шестопа́лівка і Demir 2000, як і озимий Борвій, що колосилися тільки після

## 2. Потреба в яровизації, фотоперіодична чутливість та генотипи сучасних сортів дворучок за генами ортологічних серій *Vrn-1* та *Ppd-1*

Сорт	Фенотип		Генотип		Тип розвитку
	Потреба в яровизації, діб	Фотоперіодична чутливість	<i>Vrn-1</i>	<i>Ppd-1</i>	
Миронівка — <i>Vrn-B1a</i> (контроль)	0	Сильна	<i>Vrn-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	Дворучка Ярий
Зимоярка	0	Сильна	<i>Vrn-A1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	
Хуторянка	0	Сильна	<i>Vrn-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	
Ласточка	0	Сильна	<i>Vrn-D1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	
Афінa	0	Слабка	<i>Vrn-D1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	Озимий
L897Я23	0	Слабка	<i>Vrn-D1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	
Яра	0	Слабка	<i>Vrn-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	
Паллада	0	Слабка	<i>Vrn-A1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	
Соломія	0	Слабка	<i>Vrn-A1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	
Demir 2000	30–40	Слабка	<i>Рецесив</i>	<i>Ppd-D1a</i>	
Шестопа́лівка	30–40	Слабка	<i>Рецесив</i>	<i>Ppd-D1a</i>	
Борвій (контроль)	30–40	Слабка	<i>Рецесив</i>	<i>Ppd-D1a</i>	

яровизації 30–40 діб, є носіями лише рецесивних алелів усіх 3-х генів ортологічної серії *Vrn-1* (генотип *Vrn-A1b Vrn-B1b Vrn-D1b*). Скорочення тривалості дня до 12 год призвело до збільшення тривалості періоду до колосіння усіх сортів незалежно від тривалості попередньої яровизації (див. табл. 1). У сортів Demir 2000 і Паллада умови скороченого дня навіть сприяли деякому незначному пришвидшенню темпів розвитку на 0,5–1,8 доби за 40-, 30-добової яровизації та за її відсутності в останньому генотипі. За ступенем затримки колосіння в умовах СД порівняно з ПД сорти можна поділити на 2 групи. Сорти Афінa, L897Я23, Паллада, Соломія, Яра, що не реагували або колосилися в умовах СД із затримкою до 3,2 доби за 40-добової яровизації та до 15,2 доби у варіанті без яровизації можуть бути охарактеризовані як слабчутливі до фотоперіоду [25].

До цієї групи сортів належать також Шестопа́лівка, Demir 2000 та контрольний озимий Борвій. Відмінності між варіантами ПД і СД для зазначених 3-х генотипів після 40-добової яровизації становили 8,8–1,8 і 15 діб відповідно. Сорти другої групи Ласточка, Хуторянка, Зимоярка виявляли значно більшу фотоперіодичну чутливість. Різниця за тривалістю періоду до колосіння між варіантами ПД і СД цих генотипів після 40-добової яровизації становила 9–11,3 доби. Зі зменшенням тривалості попередньої яровизації реакція на 12-годинний день у сортів Ласточка збільшувалася до 21,4–29,5; Хуторянка — до 27,4–34,1, Зимоярка — до 36,8–41,6 доби. Ця величина близька такій величині у сильнофоточутливої лінії Миронівська 808 *Vrn-B1a*, затримка розвитку якої в умовах СД порівняно з ПД за 40–30-добової яровизації була 39,2–45,7 доби.

Генетичний аналіз за фотоперіодичною чутливістю (ранні : пізні рослини)  $F_2$  популяцій, одержаних від схрещування сортів дворучок за напівдіалельною схемою, підтвердив відсутність відмінностей генетичного контролю фотоперіодичної чутливості в групі слабчутливих до фотоперіоду сортів і між сортами із сильною фотоперіодичною чутливістю. Водночас розщеплення у  $F_2$  популяціях на рослини,

що рано або пізно колосилися, у більшості комбінацій схрещування 4-х сильночутливих до фотоперіоду сортів (Ласточка, Хуторянка, Зимоярка і контрольна лінія Миронівська 808 *Vrn-B1a*), з одного боку, з 8-ма слабчутливими до фотоперіоду сортами (Demir 2000, Соломія, Паллада, Яра, Афінa, Шестопа́лівка, L897Я23 і озимим Борвій), з другого боку, достовірно відповідало моногенним відмінностям батьків за одним геном. За даними ДНК-аналізу, сорти Афінa, L897Я23, Паллада, Соломія, Яра, Шестопа́лівка і Demir 2000 є носіями алелю *Ppd-D1a*, а сорти Ласточка, Зимоярка, Хуторянка і Миронівська 808-*Vrn-B1a* –алелю *Ppd-D1b*.

Різноманіття сортів дворучок за алелями *Vrn-1* і *Ppd-1* генів істотно не впливало на відмінності генотипів за зимостійкістю у польових умовах 2015/2016 рр. (табл. 3). Загалом рівень перезимівлі сортів дворучок був досить високим — 87,6%. Більшість сортів перезимувало на 90–97%. Лише в моногенно домінантного за геном *Vrn-D1a* сорту Ласточка (83%) і дигенно домінантних за генами *Vrn-A1a Vrn-B1a* Зимоярка (75%) та Хуторянка (45%) спостерігали тенденцію до зниження цього показника. Водночас під час проморожування (–16°C) рослин у фазі кушіння, відібраних із поля 15.02.2016 р., сорти дворучки незалежно від наявності певного домінантного гена *Vrn-1* та озимий сорт Demir 2000 повністю загинули. Лише в озимих сортів Шестопа́лівка і Борвій та контрольної лінії дворучки Миронівська 808 *Vrn-B1a* збереглися за цих умов проморожування близько 30% живих рослин.

Проморожування проростків за –12°C дало змогу виявити значні відмінності між сортами дворучками за морозостійкістю. При цьому тривалість дня під час загартування має істотний вплив на формування морозостійкості дворучок. Загалом за дослідом рівень морозостійкості сортів під час загартування в умовах ПД (33% живих рослин) нижчий, ніж рівень під час загартування в умовах СД (47% живих рослин). Оцінки морозостійкості сортів дворучок у 2-х варіантах загартування значною мірою не збігаються ( $r=+0,71$ ), унаслідок чого деякі сорти (L897Я23, Афінa, Паллада, Шестопа́лівка)

**3. Зимо- і морозостійкість рослин у фазі кушіння за  $-16^{\circ}\text{C}$  та проростків за  $-12^{\circ}\text{C}$  під час загартування дворучок в умовах подовженого та скороченого днів, % живих рослин**

Сорт	Зимостійкість 2015/2016 рр.	Морозостійкість		
		Кушіння	Проростки СД	Проростки ПД
Афіна	91	0	32	43
Зимоярка	75	0	0	0
Ласточка	83	0	44	23
Паллада	94	0	45	51
Соломія	90	0	13	0
Хуторянка	45	0	0	0
Яра	97	0	33	33
L897Я23	97	0	28	51
Миронівська 808 <i>Vrn-B1a</i>	92	29,2	71	41
Шестопалівка	97	24,3	62	65
Demir 2000	93	0	44	31
Борвій	97	33,9	85	61
НІР <sub>0,05</sub>	—	—	15	18
Середнє	87,6	7,3	47,3	33,3

формували вищу морозостійкість (на 3–23%) під час загартування рослин в умовах ПД. Інші сорти (Соломія, Demir 2000, Ласточка, Миронівська 808 *Vrn-B1a*), навпаки, виявляли більшу (на 13–30%) стійкість до негативних температур під час загартування в умовах СД. Незалежно від тривалості дня при загартуванні більша морозостійкість властива озимим сортам Борвій і Шестопалівка. Ярі сорти-носії генів *Vrn-B1a* або *Vrn-D1a* поступалися озимим на 10–42%, а носії генів *Vrn-A1a* або *Vrn-B1a* повністю загинули. Слід звернути увагу на високий рівень морозостійкості (71%) контрольної лінії Миронівська 808 *Vrn-B1a*, який близький до рівня контрольного озимого сорту Борвій (85%) під час загартування в умовах СД (у польових умовах України тривалість осіннього та зимового днів менше 12 год), тобто лише взаємодія домінантного гена *Vrn-B1a* з рецесивними алелями *Ppd-A1b*, *Ppd-B1b* і *Ppd-D1b* сприяє в умовах скороченого природного дня восени і взимку значній затримці розвитку і формуванню кращої зимо- і морозостійкості дворучок.

Сорти дворучки істотно різняться за тривалістю періоду до колосіння за сівби восени

і в грудні, лютому або березні (табл. 4). На цю ознаку істотно впливав строк сівби в умовах 2012/2013 і 2014/2015 рр. Сорти Афіна, Яра, Паллада, L897Я23, Хуторянка, Соломія, Ласточка, Миронівська 808 *Vrn-B1a* колосилися в обидва роки вивчення незалежно від строку сівби. Однак на загальному фоні скорочення тривалості періоду до колосіння у сортів за сівби в грудні, лютому, березні і, особливо, в квітні, порівняно із сівбою восени календарні строки колосіння за сівби взимку і навесні настають значно пізніше. Навіть за сівби в лютому (19–25 числа) колосіння цих генотипів відзначали в умовах 2013 р. з ранньою теплою весною на 13–17 діб, а 2015 р. — з пізньою холодною весною — на 8,3–13 діб пізніше, ніж за сівби восени. Головною причиною цього є те, що всі ці генотипи відселектовані в умовах сівби восени, а не за сівби в «лютневій вікна» або на початку весни. Запізнення із колосінням негативно впливатиме на формування елементів структури врожаю і налив зерна в умовах наростаючої посухи у більшості років у степу.

У сортів Demir 2000 і Шестопалівка, як і в контрольного озимого сорту Борвій, за

**4. Тривалість періоду до колосіння (відлік від дати 1 травня) сортів дворучок за різних строків сівби в 2012/2013 і 2014/2015 рр., діб**

Сорт	2012/2013						2014/2015			
	15.10	19.02	05.03	19.03	02.04	HIP <sub>0,05</sub>	9.10	24.12	25.02	HIP <sub>0,05</sub>
Афіна	9,0	22,0	26,5	27,5	35,0	1,4	24,3	28,3	37,3	1,3
Зимоярка	11,0	25,0	34,5	н/к	н/к	1,8	27,3	36,0	40,0	1,5
Ласточка	10,0	24,0	25,0	29,0	36,5	0,9	28,0	29,3	38,7	1,7
Паллада	9,0	24,0	27,0	33,0	39,0	0,7	27,3	30,7	39,7	2,6
Соломія	8,5	24,5	25,0	28,5	31,0	1,4	30,0	29,3	38,3	1,7
Хуторянка	11,0	25,5	26,0	30,0	34,0	0,7	27,3	31,3	38,7	1,3
Яра	8,0	22,0	25,0	26,5	35,0	0,7	25,0	28,7	37,0	2,0
L897Я23	8,0	22,0	26,0	27,0	34,0	5,9	25,0	31,0	37,0	2,3
Миронівська Vrn-B1a*	12,0	29,5	35,0	40,0	44,0	0,9	28,7	38,3	41,7	2,6
Demir 2000	7,0	33,5	н/к	н/к	н/к	1,9	26,0	29,3	н/к	3,2
Шестопалівка	9,0	24,0	30,5	н/к	н/к	1,8	24,0	28,3	н/к	1,6
Борвій	7,0	24,0	34,5	н/к	н/к	1,8	26,0	28,3	н/к	1,6
HIP <sub>0,05</sub>	0,6	0,9	0,9	1,1	0,5	—	0,5	0,5	0,6	—

Примітка. н/к — рослини в цьому варіанті досліду не колосилися.

сівби 25 лютого 2015 р. спостерігали колосіння окремих рослин. В умовах 2013 р. зазначені вище 3 сорти не колосилися за сівби 19 березня і пізніших строках сівби, а сорт Demir 2000 — за сівби 5 березня. Ймовірно, у цих варіантах досліду тривалість природної яровизації виявилася недостатньою для переходу до генеративного

розвитку цих 3-х генотипів. На відміну від інших ярих сортів, сорт Зимоярка реагував на весняні строки сівби 2013 р. подібно до озимого сорту Борвій. Рослини сорту Зимоярка за сівби 19 березня і 2 квітня навіть не сформували трубку, хоча у фітотроні вони колосилися без попередньої яровизації в умовах подовженого і скороченого днів.

## Висновки

Підсумовуючи ідентифікацію *Vrn-1* і *Rpd-1* генотипів сортів, охарактеризованих їх авторами як дворучки, можна констатувати, що жодний із них не відповідає критеріям «типових» дворучок. Досліджувані сорти є або озимими (Demir 2000, Шестопалівка) зі слабкою чутливістю до фотоперіоду, або типово яrimi зі слабкою (Соломія, Паллада, Афіна, Яра, L897Я23) і сильною (Ласточка, Хуторянка, Зимоярка) чутливістю до фотоперіоду.

Слабка реакція на скорочення тривалості дня сортів Афіна, Паллада, Соломія,

Шестопалівка, Яра, Demir 2000, L897Я23 зумовлена наявністю у їх генотипі домінантного алелю *Rpd-D1a*. Сорти Ласточка, Хуторянка, Зимоярка є сильно-чутливими до фотоперіоду генотипами і носіями лише рецесивних алелів 3-х генів ортологічної серії *Rpd-1*.

Ярий тип розвитку сортів Зимоярка і Хуторянка зумовлений 2-ма генами *Vrn-A1a* та *Vrn-B1a*, Афіна, Ласточка і лінії L897Я23 — геном *Vrn-D1a*, Соломія — геном *Vrn-A1a*. Лише 2 сорти — Паллада і Яра є моногенно домінантними за геном *Vrn-B1a* генотипами.

В умовах півдня України дворучкам властивий загалом досить високий рівень перезимівлі — 87,6%. Загартування в умовах скороченого дня сприяє підвищенню рівня морозостійкості проростків сортів дворучок. Наявність у генотипі сортів одразу 2-х генів *Vrn-A1a* і *Vrn-B1a* (Хуторянка, Зимоярка) або лише *Vrn-A1a* (Соломія), а в окремих варіантах тільки *Vrn-D1a* сприяє істотному зниженню морозостійкості

ті проростків і зимостійкості дворучок.

Сорти дворучки значно різняться за тривалістю періоду до колосіння незалежно від строку сівби (жовтень, грудень, лютий, березень і квітень). Зимовий і весняний строки сівби зумовлюють зміщення часу колосіння на значно пізніші календарні строки порівняно із сівбою восени, що може несприятливо впливати на формування урожаю сортів дворучок.

Fait V.<sup>1</sup>, Hubych O.<sup>2</sup>, Nahuliak O.<sup>3</sup>, Balashova I.<sup>4</sup>, Fedorova V.<sup>5</sup>, Zelenina H.<sup>6</sup>

<sup>1, 3-6</sup> Selection and Genetic Institute — National Center of Seed Science and Variety Studies, 3 Ovidiopska Doroha, Odesa, 65036, Ukraine, <sup>2</sup> Odesa National Agrarian University, 13 Panteleimonivska Str., Odesa, 65012, Ukraine; e-mail: <sup>1</sup>faygen@ukr.net, <sup>2</sup>lgubich97@gmail.com, <sup>4</sup>balashova@ukr.net, <sup>5</sup>fedgen@ukr.net, <sup>6</sup>gzelenina@ukr.net; ORCID: <sup>1</sup>0000-0001-9994-341X, <sup>2</sup>0000-0002-1002-9697, <sup>4</sup>20000-0001-7855-1134, <sup>5</sup>0000-0001-5251-9611, <sup>6</sup>0000-0002-7692-4117

#### Physiological and genetic features of the rate of development of modern varieties of soft wheat (*Triticum aestivum* L.)

**Goal.** Assessment of levels of vernalization demand, photoperiodic sensitivity, frost resistance, and identification of alleles of *Vrn1* and *Ppd1* genes of two-handed varieties of soft wheat. **Methods.** Field: growing plants in the conditions of shortened and extended days of phytotron and vegetation site; hybridological analysis by photoperiodic sensitivity genes (*Ppd1*) and type of development (*Vrn1*); analysis of variance and correlation; criterion  $\chi^2$ ; multiplex STS-PCR with specific primers to the *PpdD1* gene. **Results.** Phenotypic differences of the studied varieties in response to vernalization and sensitivity to the photoperiod were revealed. 5 groups of varieties with different *Vrn1* and 2 groups of varieties with different *Ppd1* genotypes were identified. Winter and frost resistance of

two-handed varieties in the tillering and seedling phase, as well as the reaction of two-handed varieties for the duration of the period before earing to winter and spring sowing dates, were assessed.

**Conclusions.** Varieties Demir 2000, Shestopalivka are winter varieties with low sensitivity to the photoperiod, others are typically spring with weak (Solomiia, Pallada, Afina, Yara, L897Я23) or strong (Lastivka, Khutorianka, Zimoiarka) sensitivity to the photoperiod. Weak reaction to the photoperiod of Afina, Pallada, Solomiia, Shestopalivka, Yara, Demir 2000, L897Я23 varieties is caused by the *PpdD1a* gene. Varieties Lastivka, Khutorianka, Zimoiarka are carriers of only recessive alleles of 3 genes of the orthologous series *Ppd1*. The spring type of development of Zimoiarka and Khutorianka varieties is caused by 2 genes *VrnA1a* and *VrnB1a*, Afina, Lastivka, L897Я23 — by genome *VrnD1a*, Solomiia — by *VrnA1a*, Pallada and Yara — by *VrnB1a*. The presence in the genotype of varieties at once of two genes — *VrnA1a* and *VrnB1a*, or only one — *VrnA1a*, and in some cases — only *VrnD1a*, contributes to a significant reduction in frost resistance of seedlings and winter hardiness of two-handed plants. Winter and spring sowing dates cause the shift of earing time to much later calendar dates compared to sowing in autumn, which can negatively affect the formation of the yield of two-handed varieties.

**Key words:** *Vrn1* and *Ppd1* genes, vernalization, photoperiod, earing, winter, frost resistance.

DOI: <https://doi.org/10.31073/agrovisnyk202008-07>

#### Бібліографія

1. Kamran A., Iqbal M., Spaner D. Flowering time in wheat (*Triticum aestivum* L.): a key factor for global adaptability. *Euphytica*. 2014. V. 197. P. 1–26. doi: 10.1007/s10681-014-1075-7
2. Stelmakh A.F. Growth habit in common wheat (*Triticum aestivum* L. em Thell). *Euphytica*. 1987. V. 36, № 2. P. 513–519. doi: 10.1007/BF00041495
3. Santra D.K., Santra M., Allan R.E. et al.

Genetic and molecular characterization of vernalization genes *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, and *Vrn-D1* in spring wheat germplasm from the Pacific Northwest region of the U.S.A. *Plant Breeding*. 2009. V. 128, № 6. P. 576–584. doi: 10.1111/j.1439-0523.2009.01681.x

4. Worland A.J., Appendino M.L., Sayers E.J. The distribution, in European winter wheats, of genes that influence ecoclimatic adaptability whilst

determining photoperiodic insensitivity and plant height. *Euphytica*. 1994. V. 80. P. 219–228. doi: 10.1007/BF00039653

5. Snape J.W., Butterworth K., Whitechurch E. and Worland A. J. Waiting for fine times: genetics of flowering time in wheat. *Euphytica*. 2001. V. 119, № 1–2. P. 185–190. doi: 10.1023/a:1017594422176

6. Базалій В.В., Бойчук І.В., Лавриненко Ю.О. та ін. Створення сортів пшениці різного типу розвитку, адаптованих для різних умов вирощування. *Фактори експериментальної еволюції організмів*. 2018. Т. 23. С. 14–18.

7. Стельмах А.Ф. О генетической природе типичных двуручек мягкой пшеницы. *Сельскохозяйственная биология*. 1986. № 2. С. 22–29.

8. Ризин Б.В. Яровой тип развития мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.): фенологический и генетический аспекты. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2012. Т. 170. С. 17–34.

9. Stelmakh A. Genetic effects of *Vrn* genes on heading date and agronomic traits in bread wheat. *Euphytica*. 1992. V. 65. P. 53–60. doi: 10.1007/BF00022199

10. Есимбекова М.А. Система эффективного управления признаковой коллекцией пшеницы «озимість–яровість» в условиях юго-востока Казахстана. *Вестник КазНУ. Серия экологическая*. 2014. № 2 (41). С. 193–198.

11. Limin A.E., Fowler D.B. Low-temperature tolerance and genetic potential in wheat (*Triticum aestivum* L.): response to photoperiod, vernalization, and plant development. *Planta*. 2006. V. 224. P. 360–366. doi: 10.1007/s00425-006-0219

12. Koemel J.E.Jr., Guenzi A.C., Anderson J.A., Smith E.L. Cold hardiness of wheat near-isogenic lines differing in vernalization alleles. *TAG*. 2004. V. 109, № 4. P. 839–846.

13. Василюк П.М., Улич Л.І. Агробіологічні особливості сортів дворучок пшениці м'якої (*Triticum aestivum* L.). *Сортовивчення та охорона прав на сорти рослин*. 2012. № 2. С. 4–7. doi: 10.21498/2518-1017.2(16).2012.58891

14. Кнігніцька Л.П. Продуктивність пшениці м'якої дворучки Зимоярка в умовах Прикарпаття. *Вісн. ЦНЗ АПВ Харківської області*. 2014. Вип. 17. С. 35–42.

15. Базалій В.В., Бабенко Д.В. Урожайність сортів пшениці озимої різної екологічної спря-

мованості при зрошенні в умовах південного степу. *Таврійський науковий вісник*. 2016. Вип. 95. С. 3–9.

16. Моргунов В.В., Швартау В.В., Киризов Д.А. Физиологические основы формирования высокой продуктивности зерновых злаков. *Физиология и биохимия культурных растений*. 2010. Т. 42, № 5. С. 371–392.

17. Базалій В.В., Плоткин С.Я., Бабенко С.М., Дендич С. Вивчення і використання в селекції озимої пшениці вихідного матеріалу сербської селекції в умовах посушливого степу Півдня України. *Бюлетень Нікітського ботанічного саду*. 2009. Вип. 99. С. 52–56.

18. Каталог сортов озимой мягкой пшеницы селекции фермерского хозяйства «Бор». 4-е изд., перераб. и доп. Одесса, 2016. 40 с.

19. Филобок В.А., Гуенкова Е.А., Беспалова Л.А. и др. Создание адаптированного генофонда альтернативного образа жизни мягкой пшеницы. *Зерновое хозяйство России*. 2016. № 1. С. 38–42.

20. Файт В.И., Федорова В.Р., Балашова И.А., Стельмах А.Ф. Продолжительность периода до колошения и тест на аллелизм *Ppd-1* линий различного происхождения. *Цитология и генетика*. 2006. Т. 40, № 1. С. 27–36.

21. Beales J., Turner A., Griffiths S. et al. A pseudo-response regulator is misexpressed in the photoperiod insensitive *Ppd-D1a* mutant of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet*. 2007. V. 115. P. 721–733. doi: 10.1007/s00122-007-0603-4

22. Стельмах А.Ф., Авсенин В.И., Воронин А.Н. Каталог сортов яровой мягкой пшеницы по генам системы локусов *Vrn* (чувствительность к яровизации). 3-е изд., доп. Одесса, 1987. 111 с.

23. Феоктистов П.О., Гаврилов С.В., Ляшок А.К. та ін. Методологічні принципи оцінки озимої пшениці на терморезистентність в умовах півдня України. Київ: Видавничий центр НАУ, 2006. 36 с.

24. Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика. Москва: Колос, 1973. 327 с.

25. Файт В.И., Стельмах А.Ф. Генетический контроль типа и скорости развития яровой пшеницы Западной Сибири. Сообщение 3. Реакция на фотопериод. *Сибирский вестник с.-х. науки*. 1993. № 3. С. 42–48.