

В.И. ФАЙТ, В.Р. ФЕДОРОВА

Селекционно-генетический институт – Национальный центр семеноведения и сортоизучения УААН, 65036, Украина, Одесса, Овидиопольская дорога, 3

## ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧИЙ ГЕНОВ *Ppd* НА АГРОНОМИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ ОЗИМОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ



*Доминантные аллели генов Ppd способствуют сокращению продолжительности периода до колошения, снижению зимостойкости и морозостойкости в конце зимы, а также значительному росту урожая и отдельных его компонентов. По степени снижения зимо- и морозостойкости в годы с суровыми зимами и увеличения урожая в годы с мягкими условиями зимовки доминантные аллели могут быть расположены в следующем порядке: Ppd-A1a – Ppd-B1a – Ppd-D1a. У высокорослых генотипов эффекты генов Ppd направлены на снижение высоты растений, у среднерослых – на ее увеличение.*

© В.И. ФАЙТ, В.Р. ФЕДОРОВА, 2007

**Введение.** В процессе эволюции для противодействия различного рода стрессовым воздействиям у растений возникли обратимые системы акклиматизации, которые контролируются светом (фотопериодизм) и температурой (яровизация). Продолжительность дня является одним из важнейших факторов адаптивности генотипа к конкретным экологическим условиям региона выращивания. В контроле различий по реакции на продолжительность освещения показано участие трех главных генов, которые локализованы на хромосомах второй гомеологичной группы [1]. Согласно новой генной номенклатуре [2] упомянутые гены обозначены *Ppd-A1* (хромосома 2A; раньше указанный ген обозначался *Ppd3*), *Ppd-B1* (2B; *Ppd2*), *Ppd-D1* (2D; *Ppd1*). При этом доминантные и рецессивные аллели обозначаются *Ppd-X1a* и *Ppd-X1b* соответственно, где X – A, B или D геном. Снижение чувствительности к фотопериоду обусловлено доминантными аллелями генов *Ppd*, а сильная реакция на фотопериод характерна для генотипов с наличием только рецессивных аллелей всех трех генов [3].

За период научной селекции на юге Украины с 1912 по 2000 гг. (Селекционно-генетический институт – Национальный центр семеноведения и сортоизучения – СГИ – НАЦ СЕИС, Одесса) было осуществлено семь сортовосмен [4]. Сортам I–IV сортосмен (с 1912 по 1959 гг.) типа Одесской 16 и Мироновской 808 была свойственна сильная реакция на продолжительность освещения [5, 6]. В отличие от сортов I–IV сортосмен практически все современные короткостебельные и полукарликовые сорта V–VII сортосмен (с 1960 г. по настоящее время) имеют слабую или среднюю чувствительность к фотопериоду [5–8], что обусловлено наличием в их генотипах доминантных аллелей одного или двух генов *Ppd* [9, 10]. Слабая или средняя чувствительность к фотопериоду современных сортов способствует лучшему использованию весенних запасов влаги [11], «уходу» от засухи и высоких температур в период налива зерна, эпифитотий бурой и стеблевой ржавчины [7, 12]. В итоге средние, особенно, слабо чувствительные к фотопериоду генотипы формируют существенно больший урожай по сравнению с сильно чувствительными к фотопериоду сортами в условиях степи юго-запада Украины [13]. Однако слабо и средне чувствительные к фотопериоду

сорта чаще всего характеризуются пониженной морозостойкостью [13–15]. При этом устойчивость сортов к низким отрицательным температурам в значительной степени зависит от степени их фотопериодической чувствительности (большей или меньшей). Указанные факты свидетельствуют о важной роли генов *Ppd*, контролирующих различия по фотопериодической чувствительности, в определении различий по адаптивности и продуктивности в конкретных условиях выращивания. Целью настоящей работы было изучение эффектов генов *Ppd* по комплексу агрономических признаков в условиях юга Украины (СГИ – НАЦ СЕИС, Одесса).

**Материалы и методы.** В качестве исходного материала использовали почти изогенные по гену *Ppd-A1a* (Мироновская 808-*Ppd-A1a*) или *Ppd-B1a* (Мироновская 808-*Ppd-B1a*) линии сорта Мироновская 808 (*Ppd-A1bPpd-B1bPpd-D1b*) [16], рекомбинантно-замещенные по хромосоме *2D* линии сорта Сiano 67 (три линии *Ppd-A1bPpd-B1bPpd-D1a* и три линии *Ppd-A1bPpd-B1bPpd-D1b*), рекомбинантно-замещенные по хромосоме *2B* линии сорта Cappelle Desprez (три линии *Ppd-A1bPpd-B1aPpd-D1b* и три линии *Ppd-A1bPpd-B1bPpd-D1b*), любезно предоставленные А.Ж. Worland (John Innes Centre, Norwich, Англия), а также три группы ранее идентифицированных по системе генов *Ppd* [10] сортов озимой мягкой пшеницы: Донская полуинтенсивная, Ольвия, Селянка, Сибирская нива (*Ppd-A1bPpd-B1aPpd-D1b*), Альбатрос одесский, Вымпел одесский, Донецкая полукарликовая, Злагода, Красуня одесская, Куяльник, Лада одесская, Лузановка одесская, Обрий, Одесская 117, Одесская 267, Порада, Прима одесская, Сирена одесская, Тира, Федоровка, Червона, Эритроспермум 604 (*Ppd-A1bPpd-B1bPpd-D1a*), Альбидум 12, Мироновская 808, Одесская 16, Омская озимая, Ульянова, Чайка (*Ppd-A1bPpd-B1bPpd-D1b*).

Семена изучаемых сортов высевали осенью 2001, 2002, 2004 гг. (3, 10 и 16 октября соответственно), а почти изогенных и рекомбинантно-замещенных линий – 2001, 2002, 2003 гг. (6 октября) на делянках 3 м<sup>2</sup> по 500 всхожих зерен на 1 м<sup>2</sup> на опытном участке отдела генетики СГИ. Повторность опыта трехкратная. Морозостойкость оценивали в фазе проростков при

–11 °С [17] и –13 °С [18], а также растений в фазе кущения [19] (по 75–90 растений каждого генотипа), которые отбирали в поле в I декаде декабря, II декаде января и I декаде марта. Температуру промораживания раскустившихся растений (от –13 до –16 °С) устанавливали, исходя в каждом конкретном случае из сложившихся накануне промораживания погодных условий и предварительной визуальной оценки состояния посевов. Зимостойкость определяли путем учета растений осенью (в конце октября) и весной (тех растений, что перезимовали). Во время вегетации отмечали дату колошения. При уборке у 15 растений каждого сорта и 30 растений почти изогенных и рекомбинантно-замещенных линий учитывали высоту растений, количество колосков главного колоса, количество зерен главного колоса и растения, их массу, массу 1000 зерен, а также количество продуктивных стеблей на единице площади и урожай зерна с делянки. Статистическую обработку данных проводили по общепринятым методикам [20].

**Результаты исследований и их обсуждение.** Условия осенне-зимнего периода вегетации 2001/2002, 2003/2004 и 2004/2005 гг. были в целом благоприятными для выращивания озимых культур, что не дало возможности провести дифференциацию различающихся по *Ppd* генотипов сортов и линий озимой пшеницы по зимостойкости. Искусственное промораживание раскустившихся растений, отобранных с поля в начале и середине зимы 2001/2002 и 2004/2005 гг., также не выявило достоверного влияния *Ppd* генотипа сорта на морозостойкость (табл. 1). При промораживании растений, отобранных в начале марта, наибольшей морозостойкостью характеризовались рецессивные по всем трем генам *ppd* генотипы (*Ppd-A1bPpd-B1bPpd-D1b*). Сорта генотипа *Ppd-D1a* характеризовались достоверным снижением морозостойкости на 18 % по сравнению с рецессивными по генам *ppd* сортами. Эффект по снижению морозостойкости доминантного аллеля *Ppd-B1a* составлял всего 5 % и был несущественным. Аналогичное ранжирование сохранялось и по зимостойкости в 2002/2003 году. Несмотря на отсутствие закалки осенью 2002 года, сильные морозы, ледяную корку, вымокание, наблюдавшиеся зимой

Таблица 1  
Средние значения признаков у сортов  
озимой пшеницы, различающихся по генам *Ppd*  
(Одесса, 2001–2003, 2004/2005 гг.)

Признаки	Генотип сортов			
	рецессив	<i>Ppd-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	НСР <sub>0,05</sub>
Зимостойкость 04/05 гг., %	97	98	96	–
Зимостойкость 02/03 гг., %	63	48	38	7
Морозостойкость, %				
декабрь, –15 °С	88	79	78	–
январь, –16 °С	84	66	75	–
март, –14 °С	78	73	60	12
проростки, –11 °С	63	27	41	8
ПВК, сут*	22,7	14,4	15,9	1,0
ВР, см	115	92	82	4
КПС, шт/м <sup>2</sup>				
среднее	456	409	367	28
неблагоприятный	435	330	190	59
благоприятный	467	450	456	–
МЗК, г				
среднее	0,77	0,97	0,97	–
неблагоприятный	0,57	0,49	0,59	–
благоприятный	0,87	1,18	1,16	0,10
УЗ, кг/м <sup>2</sup>				
среднее	0,34	0,36	0,38	–
неблагоприятный	0,18	0,15	0,08	0,02
благоприятный	0,41	0,50	0,54	0,03

Примечание. В табл. 1–3 для отсчета периода до колошения использована дата 1 мая.

2003 года (далее неблагоприятный год), рецессивные генотипы характеризовались достаточно высоким уровнем устойчивости (63 % живых растений). Наличие в генотипе сортов одного доминантного аллеля любого из генов *Ppd* приводило к достоверному снижению зимостойкости. В таких условиях зимостойкость генотипа *Ppd-B1a* составляла 48 %, сортов генотипа *Ppd-D1a* была значительно меньше (38 %).

Несколько по-иному вели себя сорта при промораживании проростков. При промораживании проростков выявлена достоверно меньшая морозостойкость сортов генотипа *Ppd-B1a* по сравнению с генотипом *Ppd-D1a*, хотя оба генотипа достоверно уступали по устойчивости к морозу рецессивным по всем трем ге-

нам *ppd* генотипам (*Ppd-A1bPpd-B1bPpd-D1b*). Видимо, при используемых условиях закаливания у соответствующих сортов включаются какие-то дополнительные генетические механизмы, увеличивающие выраженность признака у генотипов *Ppd-D1a* и уменьшающие у генотипов *Ppd-B1a*.

По продолжительности периода до колошения (ПВК) сорта–носители рецессивных аллелей *Ppd-A1bPpd-B1bPpd-D1b* выколашивались на 23-и сутки. Наличие в генотипе сортов аллеля *Ppd-B1a* приводило к сокращению ПВК на 8,3 сут, *Ppd-D1a* – на 6,8 сут. Позднеспелые, рецессивные генотипы оказались и более высокорослыми. Генотипы *Ppd-D1a* характеризовались наименьшей высотой растений (ВР) 82 см. Сорта *Ppd-B1a* сформировали ВР на уровне 92 см, что на 10 см больше, чем у сортов *Ppd-D1a*, и на 23 см меньше, чем у рецессивных генотипов.

Не удалось выявить достоверное влияние генотипа *Ppd* на урожай зерна (УЗ) в среднем за три года изучения. Однако в зависимости от условий зимовки эффекты генов *Ppd* несколько различны. В годы с суровой зимой (2002/2003 год) сорта с наличием в генотипе доминантных аллелей генов *Ppd* достоверно уступали по урожаю зерна рецессивным по генам *Ppd* сортам. В наибольшей степени снижение урожая отмечали у сортов с генотипом *Ppd-D1a* (на 0,09 кг/м<sup>2</sup>, в два раза). Генотип *Ppd-B1a* снижал урожай в наименьшей степени (на 0,03 кг/м<sup>2</sup>). При этом различия групп сортов по генам *Ppd* по урожаю зерна были обусловлены различиями по количеству продуктивных стеблей на единице площади (КПС) вследствие различной зимостойкости. Различия же по массе зерна колоса (МЗК) были не существенными. В годы с мягкими зимами урожай зерна оказался самым высоким у *Ppd-D1a* сортов (0,54 кг/м<sup>2</sup>). Сорта *Ppd-B1a* сформировали урожай на 0,04 кг/м<sup>2</sup> меньше генотипа *Ppd-D1a*. Рецессивный по всем трем генам генотип *ppd* в такие годы характеризовался наименьшим урожаем зерна, который был на 0,09–0,13 кг/м<sup>2</sup> меньше сортов с наличием в генотипе доминантных аллелей генов *Ppd*. В годы с мягкими зимами, в отличие от годов с суровыми условиями зимовки, различия по урожаю зерна обусловлены не разли-

чиями по КПС, а различиями по МЗК. Последняя у рецессивных генотипов достоверно меньше на 0,29 и 0,31 г, чем у сортов с наличием в генотипе доминантного аллеля одного гена *Ppd*. Сорта *Ppd-B1a* или *Ppd-D1a* характеризовались практически одинаковой МЗК (1,16 и 1,18 г соответственно).

На основании изучения различающихся по генам *Ppd* групп сортов озимой пшеницы можно констатировать факт сокращения периода до колошения, снижение высоты растений, увеличение МЗК и УЗ в годы с мягкими зимами. Введение доминантных аллелей генов *Ppd* в современные сорта привело к снижению зимостойкости, морозостойкости проростков и раскустившихся растений в конце зимы. Эффект гена *Ppd-D1a* как по увеличению урожая в благоприятные годы, так и снижению зимостойкости в неблагоприятные годы и морозостойкости оказался большим по сравнению с эффектом гена *Ppd-B1a*.

При изучении набора сортов невозможно добиться основополагающего правила единственного различия. Так, в нашем эксперименте сорта-носители только рецессивных аллелей генов *Ppd* характеризовались большой высотой растений и длительной, за исключением сорта Чайка (потребность в яровизации 30 сут), 50–60-суточной потребностью в яровизации. Вместе с тем сорта с наличием в генотипе доминантных аллелей генов *Ppd* имели укороченную соломину и 30- или 40-суточную потребность в яровизации. Указанные различия не могли не влиять на количественные характеристики многих изученных признаков. Исходя из этого, для изучения влияния аллельных различий генов *Ppd* на агрономические признаки использовали почти изогенные и рекомбинантно-замещенные линии высокорослых сортов Мироновская 808 и Cappelle Desprez, а также среднерослого сорта Ciano-67.

Рекомбинантно-замещенные линии Cappelle Desprez существенно различались по четырем признакам – ПВК, ВР, КПС и УЗ (табл. 2). При этом аллель *Ppd-B1a* приводил к сокращению ПВК на 7,4 сут, снижению ВР на 16 см, увеличению КПС на 127 шт/м<sup>2</sup> и урожая на 0,04 кг/м<sup>2</sup>. По остальным изученным признакам различия рекомбинантно-замещенных линий Cappelle Desprez оказались недостовер-

ными. Но отмечали тенденцию к увеличению признаков количество колосков главного колоса (ККГК), количество зерен главного колоса (КЗГК), масса зерна главного колоса (МЗГК), масса 1000 зерен (МТЗ) у линии с аллелем *Ppd-B1a*. По признакам продуктивная кустистость (ПК), количество зерен с растения (КЗР), масса зерна растения (МЗР) – у линии с альтернативным аллелем *Ppd-B1b*.

Рекомбинантно-замещенные линии Ciano-67, как и рекомбинантно-замещенные линии Cappelle Desprez, существенно различались по ПВК, ВР, КПС, УЗ и, в отличие от последних, по признакам ККГК, МЗР и МТЗ. При этом аллель *Ppd-D1a* обуславливал сокращение периода до колошения на 3,1 сут, снижение ККГК на 0,7 шт., увеличение МЗР на 0,6 г, МТЗ на 1,9 г, КПС на 93 шт/м<sup>2</sup> и урожая зерна на 0,1 кг/м<sup>2</sup>. Однако доминантный аллель *Ppd-D1a* в генотипе сорта Ciano-67 способствовал снижению ВР на 6 см по сравнению с альтернативным аллелем *Ppd-D1b*, в отличие от доминантного аллеля *Ppd-B1a* сорта Cappelle Desprez, наоборот, увеличивающего высоту растений по сравнению с рецессивным аллелем *Ppd-B1b*. По признакам ПК, КЗР, МЗК отмечали тенденцию к увеличению у линии *Ppd-D1a*, а по КЗГК – линии *Ppd-D1b*.

Необходимо отметить, что рекомбинантно-замещенные линии обоих сортов выявились не адаптированными к условиям перезимовки и в 2002/2003 году практически полностью вымерзли. Искусственное промораживание раскустившихся растений рекомбинантно-замещенных линий, отобранных в поле во второй половине января 2002 г. при –13 °С, 2004 г. при –14 °С и проростков при –13 °С, приводило к значительной гибели растений. Сохранялось максимум до 43 % живых растений. Практически во всех вариантах промораживания, за исключением проростков линий сорта Cappelle Desprez, различия между линиями с альтернативными аллелями одного гена были недостоверными. При этом в различных вариантах промораживания происходила смена рангов линий с аллелями *Ppd-D1a* и *Ppd-D1b* или *Ppd-B1a* и *Ppd-B1b*.

В табл. 3 представлены результаты изучения сильно чувствительного к фотопериоду сорта Мироновская 808 (*Ppd-A1bPpd-B1bPpd-*

Таблица 2

Средние значения признаков рекомбинантно-замещенных линий по 2В хромосоме (*Ppd-B1a/Ppd-B1b*) сорта *Cappelle Desprez* и 2D хромосоме (*Ppd-D1a/Ppd-D1b*) сорта *Ciano-67* (Одесса, 2001–2004 гг.)

Признаки	Cappelle Desprez		НСР <sub>0,05</sub>	Ciano-67		НСР <sub>0,05</sub>
	<i>Ppd-B1a</i>	<i>Ppd-B1b</i>		<i>Ppd-D1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	
Зимостойкость 02/03 гг., %	3	1	–	1	1	–
Морозостойкость, %						
–14 °С, 01/02 гг.	37	40	–	37	43	–
–13 °С, 03/04 гг.	30	0	21	6	4	–
–13 °С, проростки	17	0	8	2	7	–
ПВК, сут	16,6	24,0	4,2	18,7	21,8	2,3
ВР, см	115	99	13	103	109	5
ККГК, шт.	16,4	16,1	–	16,4	17,3	0,4
КЗГК, шт.	27,8	26,7	–	28	28	–
МЗГК, г	1,03	0,98	–	1,01	0,88	–
ПК, шт.	3,4	3,5	–	3,5	3,0	–
КЗР, шт.	73	75	–	70	61	–
МЗР, г	2,5	2,7	–	2,4	1,8	0,4
МТЗ, г	37,6	37,2	–	36,3	34,4	0,8
КПС, шт./м <sup>2</sup>	603	476	94	601	508	65
УЗ, кг/м <sup>2</sup>	0,31	0,27	0,02	0,31	0,21	0,03

Таблица 3

Средние значения изученных признаков почти изогенных по генам *Ppd* линий сорта *Мироновская 808* (Одесса, 2001–2004 гг.)

Признаки	Мироновская 808	Мироновская 808- <i>Ppd-A1a</i>	Мироновская 808- <i>Ppd-B1a</i>	НСР <sub>0,05</sub>
Зимостойкость 02/03 гг., %	66	62	52	5
Морозостойкость, %				–
декабрь, –15 °С	79	97	86	–
январь, –16 °С	86	85	94	–
март, –14 °С	96	93	97	–
проростки, –11 °С	75	55	64	8
проростки, –13 °С	85	87	90	–
ПВК, сут	18,8	16,7	15,7	1,1
ВР, см	113	109	107	4
ККГК, шт.	16,7	16,8	15,9	–
КЗГК, шт.	30	28	25	–
МЗГК, г	1,01	0,89	0,97	–
ПК, шт.	3,5	3,3	3,1	0,2
КЗР, шт.	64	64	59	1
МЗР, г	2,0	1,9	2,2	–
МТЗ, г	33,3	32,8	38,3	0,7
КПС, шт./м <sup>2</sup>	534	524	484	–
УЗ, кг/м <sup>2</sup>				
среднее	0,34	0,33	0,35	–
неблагоприятный	0,14	0,12	0,09	0,01
благоприятный	0,30	0,31	0,40	0,07



*D1b*) и двух почти изогенных линий указанного сорта по гену *Ppd-A1a* (Мироновская 808-*Ppd-A1a*) и гену *Ppd-B1a* (Мироновская 808-*Ppd-B1a*). В условиях суровой зимы 2002/2003 гг. рекуррентный родитель сорт Мироновская 808 (генотип *Ppd-A1bPpd-B1bPpd-D1b*) характеризовался наиболее высокой зимостойкостью (сохранилось 66 % живых растений). Аллель *Ppd-A1a* практически не влиял на зимостойкость (снижение всего 4 % и не существенное), а *Ppd-B1a* способствовал достоверному снижению зимостойкости на 14 % по сравнению с рекуррентным родителем и на 10 % с линией Мироновская 808-*Ppd-A1a*. При промораживании проростков линии Мироновская 808-*Ppd-A1a* и Мироновская 808-*Ppd-B1a* характеризовались достоверно меньшей морозостойкостью по сравнению с Мироновской 808. Но в указанном варианте эффект аллеля *Ppd-A1a* по снижению морозостойкости был существенно больше (20 %) по сравнению с эффектом аллеля *Ppd-B1a* (11 %). Аналогичную зависимость на изогенных линиях сорта Мироновская 808 отмечали ранее и Мусич с соавт. [21]. При промораживании раскустившихся растений, отобранных с поля в начале, середине и по окончании зимы, достоверных различий выявить не удалось. Видимо интенсивность воздействия стрессового фактора выявилась недостаточной для дифференциации почти изогенных линий сорта Мироновская 808, известного своей высокой комплексной устойчивостью к факторам зимовки. Вместе с тем нельзя не обратить внимание на четко прослеживаемую тенденцию к увеличению абсолютного значения признака у линии Мироновская 808-*Ppd-B1a* как в начале, середине, так и по окончании зимы, а также у линии Мироновская 808-*Ppd-A1a* в начале зимы 2001/2002 и 2003/2004 гг. Подобные факты отмечали и при рассмотрении результатов промораживания сортов. Вероятно, закаливание в естественных полевых условиях способствует экспрессии каких-то генетических механизмов, увеличивающих морозостойкость раскустившихся растений почти изогенных линий, у которых в генотипе присутствует аллель *Ppd-B1a* или *Ppd-A1a*. Объяснить повышение морозостойкости почти изогенных линий возможным сцепленным генетическим

загрязнением материалом донора доминантных аллелей генов *Ppd* маловероятно, ведь в качестве такового выступал неморозостойкий сорт Triple Dirk C [22].

Колошение сорта Мироновская 808 наступало на 18,8-е сутки, что на 2,1 и 3,1 сут позже по сравнению с линиями Мироновская 808-*Ppd-A1a* и Мироновская 808-*Ppd-B1a* соответственно. Однако обе указанные линии в условиях Одессы не различались по данному показателю. Ранги изученных генотипов по ВР и ПК соответствовали рангам по ПВК у линий. Более раннее колошение линии Мироновская 808-*Ppd-B1a* способствовало снижению высоты растений на 6,7 см, а линии Мироновская 808-*Ppd-A1a* уже всего на 4,6 см по сравнению с рекуррентным родителем сортом Мироновская 808. Как и по ПВК, различия линий Мироновская 808-*Ppd-A1a* и Мироновская 808-*Ppd-B1a* по ВР оказались недостоверными. У более скороспелых линий отмечали и меньшую ПК. У линии Мироновская 808-*Ppd-B1a* ПК было достоверно меньше, чем у сорта Мироновской 808, различия же между Мироновской 808 и линией Мироновская 808-*Ppd-A1a*, а также последней линией и линией Мироновская 808-*Ppd-B1a* оказались несущественными. Линия Мироновская 808-*Ppd-B1a* характеризовалась существенно меньшим КЗР, но достоверно более крупным зерном (МТЗ) по сравнению с линией Мироновская 808-*Ppd-A1a* и рекуррентным родителем сортом Мироновская 808. Последние два генотипа достоверно не различались между собой по указанным двум признакам.

Урожай зерна почти изогенных линий сорта Мироновская 808 в среднем за три года был практически одинаковым, с некоторой тенденцией к увеличению у линии Мироновская 808-*Ppd-B1a*. Однако в зависимости от условий года выращивания наблюдали значительные различия между линиями по урожаю зерна. Так, в годы с неблагоприятными условиями зимовки для растений озимой пшеницы (2002/2003 гг.) линии Мироновская 808-*Ppd-A1a* и Мироновская 808-*Ppd-B1a* достоверно уступали рекуррентному родителю сорту Мироновская 808 на 0,2 и 0,5 кг/м<sup>2</sup> соответственно. В годы с мягкими зимами (2001/2002 и 2003/2004 гг.) линия Мироновская 808-*Ppd-B1a* формирова-

ла больший урожай на 0,1 кг/м<sup>2</sup> по сравнению с Мироновской 808 и на 0,09 кг/м<sup>2</sup> по сравнению с линией Мироновская 808-*Ppd-A1a*.

По остальным изученным признакам различия почти изогенных линий по генам *Ppd* сорта Мироновская 808 недостоверны, хотя отмечали тенденцию к снижению КЗГК, ККГК, КПС и увеличению МЗР у линии Мироновская 808-*Ppd-B1a*.

**Выводы.** Доминантные аллели генов *Ppd* способствуют сокращению периода до колошения на 2,1–7,4 сут, снижению устойчивости к морозу в конце зимы и комплексу негативных факторов зимовки растений озимой пшеницы. Наименьший негативный эффект по зимо-морозостойкости оказывает аллель *Ppd-A1a*, несколько больший — *Ppd-B1a* и значительный — *Ppd-D1a*. Эффект указанных аллелей по высоте растений зависел от генотипа. У высокорослых генотипов аллели *Ppd-A1a* и *Ppd-B1a* снижали высоту растений, а у среднерослых генотипов аллель *Ppd-D1a*, наоборот, способствовал ее увеличению. Направленность эффектов генов *Ppd* по урожаю зерна и его компонентам зависела от условий зимовки. В годы с суровыми условиями перезимовки (2002/2003 гг.) эффекты генов способствуют снижению урожая зерна соответственно уровню зимостойкости конкретного генотипа вследствие наличия/отсутствия доминантного или рецессивного аллеля того или иного гена *Ppd*. В годы с мягкими зимами доминантные аллели генов *Ppd* значительно увеличивали урожай, главным образом за счет формирования более тяжеловесного колоса, по сравнению с альтернативными аллелями генов. Значительный эффект по урожаю зерна характерен для генотипов *Ppd-B1a* и, особенно, *Ppd-D1a*.

**SUMMARY.** Dominant alleles of *Ppd* genes promote a reduction of the period before heading duration, a decrease of winter hardiness and frost resistance at the end of winter, as well as a significant increase of yield and some yield components. With regard to an extent of the winter hardiness and the frost resistance decrease in the years with hard winters and of the yield increase in the years with soft wintering conditions the dominant alleles can be attributed to the next order: *Ppd-A1a* — *Ppd-B1a* — *Ppd-D1a*. The *Ppd* gene effects in tall-growing plants are directed to the plant height decrease while in the plants of average height they are directed to its increase.

**РЕЗЮМЕ.** Домінантні алелі генів *Ppd* сприяють скороченню тривалості періоду до колосіння, зниженню зимостійкості і морозостійкості наприкінці зимівлі, а також значному зростанню урожаю та окремих його складових. За ступенем зниження зимо-морозостійкості в роки зі складними умовами зимівлі та зростання урожаю в роки з м'якими зимами домінуючі алелі можуть бути розташовані у наступному порядку: *Ppd-A1a* — *Ppd-B1a* — *Ppd-D1a*. У високорослих генотипів ефекти генів *Ppd* направлені на зниження висоти рослин, у середньорослих — на її зростання.

#### СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. McIntosh R.A., Yamazaki Y., Devos K.M., Dubcovsky J., Rogers W.J., Appels A. Catalogue of gene symbols for wheat // Proc. 10<sup>th</sup> Intern. Wheat Genetics Symp. — Paestum (Italy), 2003. — 4.
2. Snape J.W., Laurie D.A., Worland A.J. Understanding the genetics of abiotic stress response in cereals and possible strategies for their amelioration // Asp. Appl. Biol. — 1998. — № 50. — P. 9–14.
3. Гончаров Н.П. Генетический контроль фотопериодической реакции у мягкой пшеницы // С.-х. биология. — 1986. — № 11. — С. 84–90.
4. Литвиненко Н.А. Теоретичні основи та методи селекції озимої м'якої пшениці на підвищення адаптивного потенціалу для умов степу України : Автореф. дис...канд. с.-г. наук: 06.01.05 — Київ, 2001. — 46 с.
5. Литвиненко Н.А., Козлов В.В. Возможность различного сочетания чувствительности к длине дня и потребности в яровизации в генотипе озимой мягкой пшеницы // Науч.-техн. бюл. ВСГИ. — 1986. — № 4 (60). — С. 5–10.
6. Файт В.І., Мартинюк В.Р. Фотоперіодична чутливість та яровизаційна потреба сучасних сортів озимої м'якої пшениці селекції СГІ // Зб. наук. пр. СГІ — НАЦ НАІС. — Одеса, 2002. — № 2. — С. 30–36.
7. Лыфенко С.Ф. Эффективность использования установок искусственного климата в селекции озимой пшеницы // Использование искусственного климата в селекционно-генетических исследованиях. — Одесса : ВСГИ, 1988. — С. 12–21.
8. Стельмах А.Ф., Литвиненко В.І., Файт В.І. Яровизаційна потреба та фоточутливість сучасних генотипів озимої м'якої пшениці // Зб. наук. пр. СГІ — НАЦ НАІС. — Одеса, 2004. — Вып. 5 (45). — С. 118–127.
9. Файт В.І., Стельмах А.Ф. Ідентифікація *Ppd* генотипів деяких сортів озимої м'якої пшениці // Агроєкологія і біотехнологія. — 1998. — Вып. 2. — С. 189–194.
10. Файт В.І., Федорова В.Р. Генетичний контроль фотоперіодичної чутливості сортів озимої м'якої пшениці // Зб. наук. пр. СГІ — НАЦ НАІС. — Одеса, 2007. — Вып. 9 (49). — С. 9–21.
11. Литвиненко Н.А., Козлов В.В. Связь темпов осеннего и ранневесеннего роста и развития растений

- с продуктивностью и морозостойкостью у озимой пшеницы // Технологии возделывания зерновых колосовых культур и проблемы их селекции. — Мироновка, 1990. — С. 24–30.
12. *Удачин Р.А., Косов В.Ю.* Биологические особенности озимой мягкой пшеницы в связи с селекцией на скороспелость и продуктивность // Рекомбинационная селекция в Сибири. — Новосибирск, 1989. — С. 44–54.
  13. *Файт В.І.* Морозостійкість і урожайність окремих сортів озимої м'якої пшениці // Вісн. аграр. науки. — 2005. — № 11. — С. 25–29.
  14. *Мусич В.Н.* Фотопериодическая чувствительность и морозостойкость современных сортов озимой пшеницы // Науч.-техн. бюл. ВСГИ. — 1983. — № 2 (48). — С. 21–24.
  15. *Мусич В.М., Пильнев В.В., Нефьодов О.В., Рабинович С.В.* Фотоперіодична чутливість та адаптивність різних сортів озимої пшениці на півдні України // Реалізація потенційних можливостей сортів та гібридів Селекційно-генетичного інституту в умовах України. — Одеса, 1996. — С. 76–83.
  16. *Файт В.И., Федорова В.Р., Балашова И.А., Стельмах А.Ф.* Продолжительность периода до колошения и тест на аллелизм *Rpd*-линий различного происхождения // Цитология и генетика. — 2006. — **40**, № 1. — С. 15–21.
  17. *Мусич А.Ф., Нагуляк О.И.* Использование искус-
  - ственного климата при селекции озимой пшеницы на морозостойкость // Системы интенсивного культивирования растений. — Л., 1987. — С. 118–125.
  18. *Гаврилов С.В.* Удосконалення прямих методів оцінки морозо- і зимостійкості в селекції озимої пшениці // Зб. наук. пр. СГП — НАЦ НАІС. — Одеса, 2003. — Вип. 4(44). — С. 100–105.
  19. *Полтарев Е.М.* Оценка растений озимых культур на зимо- и морозостойкость методом промораживания растений в пучках // Методы определения морозо- и зимостойкости озимых культур. — М., 1969. — С. 16.
  20. *Рокицкий П.Ф.* Биологическая статистика. — М.: Колос, 1973. — 327 с.
  21. *Мусич В.Н., Стельмах А.Ф., Воронин А.Н.* Морозостойкость и продуктивность почти изогенных по фотопериодической чувствительности линий озимой пшеницы Мироновская 808 // Стратегия и новые методы в селекции и семеноводстве с.-х. культур : Тез. докл. науч. конф. (Жодино, 25–27 янв. 1994 г.). — Минск, 1994. — С. 137.
  22. *Стельмах А.Ф., Кучеров В.А.* Создание набора почти изогенных линий по локусам системы *Rpd* (к обоснованию методики) // Генетико-цитологические аспекты селекции сельскохозяйственных растений. — Одесса, 1984. — С. 85–89.

Поступила 15.08.06