

УДК 633.111:631.524:631.547

ВЛИЯНИЕ АЛЛЕЛЕЙ VRN-B1 НА ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ФАЗ РАЗВИТИЯ ЗАМЕЩЁННЫХ И ИЗОГЕННЫХ ЛИНИЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ ПРИ ЕСТЕСТВЕННОМ ДЛИННОМ ДНЕ**Кручинина Ю.В., Ефремова Т.Т., Чуманова Е.В., Попова О.М., Арбузова В.С., Першина Л.А.***Федеральный исследовательский центр «Институт цитологии и генетики Сибирского отделения РАН», Новосибирск, e-mail: efremova@bionet.nsc.ru*

Изучено влияние аллелей Vrn B1a и Vrn B1c на разницу во времени колошения у замещённых и изогенных линий мягкой пшеницы. Доказано, что эффекты генов Vrn начинают проявляться с фазы «кущение». Доказано, что замещённые и изогенные линии с аллелем Vrn-B1c выколашиваются раньше, чем линии с аллелем Vrn-B1a. Подтверждено, что замещённые и изогенные линии и сорта с аллелем Vrn-A1 имеют меньшую длину фазы «кущение» по сравнению с линиями – носителями аллелей Vrn-B1c и Vrn-B1a. В полевых условиях по числу и массе зёрен со всего растения самыми продуктивными оказались изогенные линии i:B1 Vrn-B1a и i:B1 Vrn-A1a. Эти же линии преобладали по массе зерна, числу зерен с остальных колосьев; линия i:B1 Vrn-B1a лидировала и по массе зерна с колоса. Остальные линии и сорта оказались достоверно ниже по продуктивности.

Ключевые слова: мягкие сорта пшеницы, фазы развития, продуктивность, аллели Vrn-B1**INFLUENCE OF VRN-B1 ALLELES ON THE PHASE DURATION OF DEVELOPMENT OF SUBSTITUTED AND ISOGENIC WHEAT LINES UNDER NATURAL LONG DAY****Kruchinina Y.V., Efremova T.T., Chumanova E.V., Popova O.M., Arbuzova V.S., Pershina L.A.***Federal Research Center «Institute of Cytology and Genetics of Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences», Novosibirsk, e-mail: efremova@bionet.nsc.ru*

The effect of alleles Vrn B1a and Vrn B1c on the time difference of substituted and heading in wheat isogenic lines was researched. It is proved that genes Vrn effects begin to appear with the phase «tillering». It is proved that substituted and isogenic lines with allele Vrn-B1c vykolashivayutsya before the line with the allele Vrn-B1a. It is confirmed that a substituted and isogenic lines and varieties with allele Vrn-A1 have a smaller length phase «tillering» in comparison with lines – carriers of alleles Vrn-B1c and Vrn-B1a. In the field, the number and weight of grains from around the most productive plants were isogenic lines i: B1 Vrn-B1a and i: B1 Vrn-A1a. The same line was dominated by grain weight, number of grains with the rest of the ears; line i: B1 Vrn-B1a and topped by weight of grain from the ear. The other lines and varieties were significantly lower productivity.

Keywords: soft wheat, phases of development, productivity, alleles Vrn-B1

Важным фактором, определяющим адаптацию растений (в том числе, мягкой пшеницы) к условиям окружающей среды, является продолжительность фаз развития, особенно сроки наступления колошения [19, 23]. Фенологические фазы развития, определяющие жизненный цикл пшеницы, предполагают определение всходов, третьего листа, кушения, первого узла, выхода в трубку, флагового листа, колошения и спелости. При этом установлено, что в своем развитии пшеница до фазы «выход в трубку» находится в вегетативном периоде развития, от начала колошения до конца цветения – в генеративном, и от первой стадии созревания до полной спелости – в репродуктивном периоде [3]. Различные фазы определяют формирование определенных количественных показателей продуктивности [16]. Так, более продолжительный период «всходы–кушение» приводит к увеличению вегетативной массы растений (по Ф.М.

Куперман [3] – I–II этапы органогенеза) [20]. Продолжительность фазы «выход в трубку» (IV–VII этапы органогенеза) весьма важна, поскольку в этот период происходит формирование фертильных цветков, определяющих будущее число зерен в колосе [7, 18]. Во время периода «колошение–созревание» (IX–XII этапы органогенеза) происходят налив и увеличение массы зерна [17]. Показано, что время наступления и длительность различных фаз развития контролируются генетически [2].

Гены чувствительности к яровизации (Vrn) и фотопериоду (Ppd) и гены ранне-спелости (Eps) влияют на продолжительность жизненного цикла мягкой пшеницы. При этом гены Vrn определяют до 75% различий по длине вегетационного периода [9]. У мягкой пшеницы известно пять главных генов Vrn [11] – Vrn-A1, Vrn-B1, Vrn-D1, Vrn-D4, Vrn-B3, доминантный аллель хотя бы в одном из которых определяет яровой

тип развития, а рецессивные по всем этим генам – озимый тип развития [12]. За счет множественных аллелей доминантных локусов Vrn-1 возможно увеличение разнообразия мягкой пшеницы по длине вегетационного периода [5, 15, 22]. У двух генов – Vrn-A1 и Vrn-B1 обнаружено наличие множественных аллелей, которые влияют на различия во времени колошения [4, 6]. При проведении данных исследований эти аллели находились в разной генотипической среде, после чего был проведен анализ времени колошения и реакции на яровизацию различных сортов и линий.

Большую роль в изучении генов Vrn сыграли изогенные линии по доминантным генам Vrn, созданные на основе сорта Triple Dirk [11, 12]. Сам сорт Triple Dirk имеет два доминантных гена – Vrn-A1 и Vrn-B1. Изогенная линия Triple Dirk D имеет доминантный ген Vrn-A1, линия Triple Dirk B – ген Vrn-B1, линия Triple Dirk E – ген Vrn-D1, линия Triple Dirk F – ген Vrn-D4. Донорами генов Vrn-A1 и Vrn-B1 послужил сорт Triple Dirk, донором гена Vrn-D1 – сорт Logo, а донором гена Vrn-D4 – сорт Gabo. У изогенной линии Triple Dirk C все четыре гена Vrn – рецессивные. Донором рецессивных аллелей vrn послужил озимый сорт Winter Minflor [14, 21].

По фенотипическому проявлению доминантные гены Vrn в изогенных линиях сорта Triple Dirk располагаются в следующем порядке: Vrn-A1 > Vrn-D1 > Vrn-D4 ≥ Vrn-B1: изогенная линия Triple Dirk D с геном Vrn-A1 является самой раннеспелой, а линия Triple Dirk B с геном Vrn-B1 – самой позднеспелой; линия с геном Vrn-D4 не отличается достоверно по времени колошения от линии с геном Vrn-B1 [10].

Для изучения множественного аллелизма доминантного гена Vrn-B1 были созданы замещенные линии сорта Sava по хромосоме 5B и изогенные линии сорта Безостая 1 [14] (рис. 1). Донорами хромосом 5B с доминантными аллелями Vrn-B1c и Vrn-B1a и самих аллелей Vrn-B1c и Vrn-B1a для этих линий послужили замещенные линии C29/M808 5A и ДмII/M808 5A, полученные Майстренко (1992). При создании замещенных линий сорта Sava по хромосоме 5B моносомная линия сорта Sava по хромосоме 5B, предоставленная Э. Ворладном, была скрещена с замещенными линиями C29 (M808 5A) и Дм2 (M808 5A). Цитологически выделенные моносомные растения с хромосомой 5B от линий C29 (M808 5A) или Дм II (M808 5A) самоопыляли. С цитологически выделенными дисомными растениями проводили семь поколений беккроссов моносомной линией сорта Sava

по хромосоме 5B для восстановления генотипа озимого сорта Sava, с цитологическим выделением после каждого беккросса моносомных и дисомных растений. В результате замещенные линии в генетическом фоне озимого сорта Sava, рецессивного по генам Vrn-1, содержали хромосомы 5B от яровых сортов Саратовская 29 и Диамант 2 с доминантными аллелями Vrn-B1c и Vrn-B1a [14]. При создании изогенных линий сорта Безостая 1 озимый сорт Безостая 1 скрещивали с линиями C29 (M808 5A) и Дм2 (M808 5A) и полученные растения беккроссировали 8 раз озимым сортом Безостая 1 для восстановления генотипа этого озимого сорта. В первом и третьем поколениях беккросса при помощи SSR-маркёров были отобраны растения, имевшие наименьшую вставку донорской хромосомы 5B, содержащей аллели гена Vrn-B1, которые использовали в следующих беккроссах. Полученные в результате изогенные линии в генетическом фоне озимого сорта Безостая 1, рецессивного по генам Vrn-1, имели аллели Vrn-B1c и Vrn-B1a от яровых сортов Саратовская 29 и Диамант 2 [14].

Изогенные линии сорта Безостая 1 с доминантными генами Vrn-A1 и Vrn-D4 были получены по аналогичной схеме (Ефремова Т. Т., неопубл.). Донором доминантного гена Vrn-A1 для изогенной линии i:Bez1Vrn-A1 послужила изогенная линия Triple Dirk D [12], а донором доминантного гена Vrn-D4 для изогенной линии i:B1Vrn-D4 – образец T. sphaerococcum Persiv. k-5498 из коллекции ВИР.

На время колошения, а также на связанные с ним компоненты урожайности гены Vrn влияют не только по отдельности, но и в комбинации друг с другом [19]. Так, сорта с двумя доминантными генами Vrn выколашиваются раньше сортов с одним геном Vrn, а сорта с тремя доминантными генами Vrn являются самыми раннеспелыми. Однако сорта с тремя доминантными генами Vrn имеют наименьшую продуктивность, так как у них снижены показатели компонентов урожайности и масса 1000 зёрен. Самыми высокоурожайными являются сорта с одним геном Vrn-A1 или двумя генами Vrn-A1 и Vrn-B1: они имеют хорошие показатели продуктивности, а раннеспелость позволяет им в полной мере пройти налив зерна. Сорта с доминантным геном Vrn-B1 или комбинацией Vrn-B1 Vrn-D1 имеют высокие показатели признаков продуктивности, но позднеспелость не позволяет им в достаточной степени пройти налив зерна, поэтому по продуктивности они уступают сортам с геном Vrn-A1 и двумя генами

Vrn-A1 и Vrn-B1. Носители доминантного гена Vrn-D1, одного, или в комбинации с генами Vrn-A1 или Vrn-B1, по продуктивности не превосходят перечисленные сорта, но имеют преимущество при выращивании растений в регионах со стрессовыми условиями в период налива зерна, такими, как засуха и высокая температура [13].

ко эти результаты были получены при выращивании в условиях теплицы, а в полевых условиях такие исследования не проводились. Поэтому остался ряд вопросов, связанных с поведением вышеописанных сортов и линий пшеницы в естественных условиях. Данные обстоятельства определили актуальность настоящего исследования.

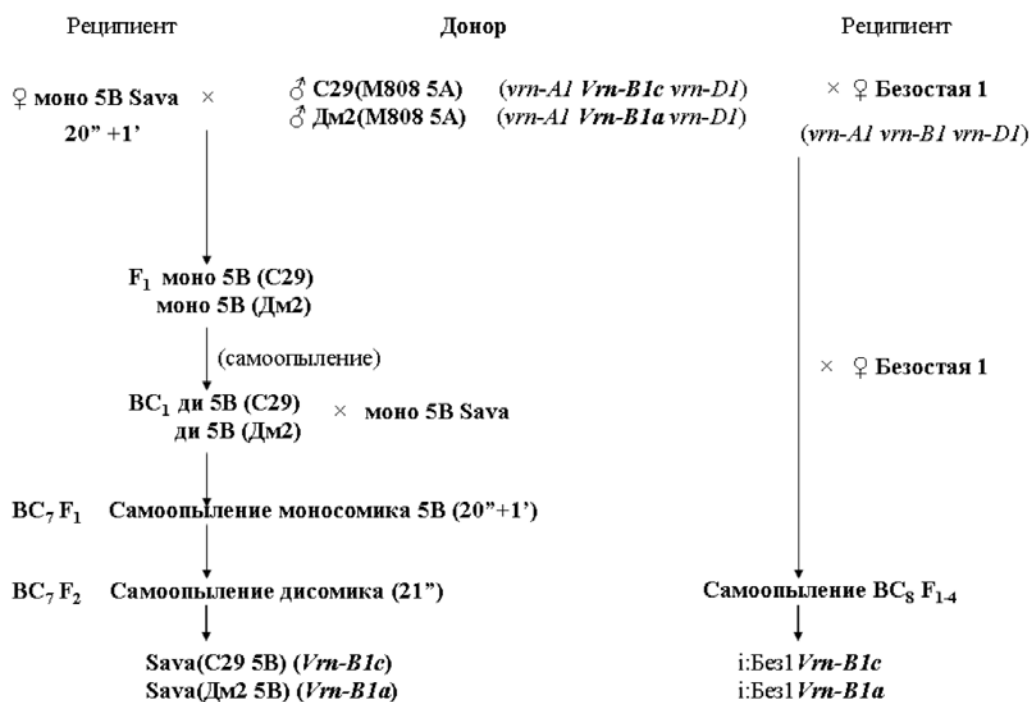


Рис. 1. Схемы получения замещённых линий озимого сорта Sava по хромосоме 5B и изогенных линий озимого сорта Безостая 1 с аллелями Vrn-B1c и Vrn-B1a [14]

Для выяснения влияния разных аллелей на скороспелость и агрономические признаки необходимо было создать изогенные линии по двум аллелям гена Vrn-B1. Ими оказались две замещённые линии на основе озимого сорта Sava хромосоме 5B и две изогенные линии на основе озимого сорта Безостая 1 (Б1), обе несут аллели Vrn-B1c и Vrn-B1a от сортов Саратовская 29 (С29) и Диамант II (ДмII) [14]. Исследование выявило, что замещённые и изогенные линии с аллелем Vrn-B1c выколашиваются раньше, чем линии с аллелем Vrn-B1a. В то же время, на яровизацию сильнее реагируют линии с аллелем Vrn-B1a, чем с аллелем Vrn-B1c. Кроме того оказалось, что замещённые и изогенные линии с аллелем Vrn-B1c характеризуются достоверно меньшей продолжительностью периодов «кущение – первый узел» и «выход в трубку – колошение» и, следовательно, выколашиваются раньше [21]. Одна-

Целью работы являлось изучение продолжительности фаз развития у замещённых и изогенных линий мягкой пшеницы с разными аллелями гена Vrn-B1 при естественном длинном дне в условиях лесостепной зоны Приобья Новосибирской области.

Материалы и методы исследования

Объектом исследования послужили замещённые линии озимого сорта Sava по хромосоме 5B и изогенные линии озимого сорта Безостая 1 [14], а также другие линии и сорта из коллекции лаборатории хромосомной инженерии злаков ИЦиГ СО РАН (таблица 1).

У растений отмечались следующие фазы развития: всходы, появление, 3-го листа, кущение, появление первого узла, выход в трубку, колошение, созревание. Даты наступления фаз развития отмечались у каждого растения индивидуально и высчитывалось среднее значение. Каждой линии или сорта выращивалось от 10 до 40 растений.

Методика проведения эксперимента

Опыт проводился в течение полугода. Предшественником служил пар. Перед посевом было произ-

ведено внесение удобрения (Азофоска – N60P60K60) и боронование, а также разбивка и маркировка поля на яруса.

Схема посева: 50 см x 70 см (50 – ширина яруса, 70 – ширина дорожки). Расстояние между рядками – 25 см. Норма высева на погонный метр – 20–25 семян. Глубина заделки семян составляла 3–4 см. Дата посева – 13 мая. После посева было произведено уплотнение почвы и нарушение верхнего слоя с целью уменьшения испарения влаги из почвы. Защитное мероприятие по борьбе со шведской мухой – покрытие агрилом (нетканый укрывной материал).

лись в журнал наблюдений, а затем подверглись статистическому анализу.

Условия проведения эксперимента

Институт цитологии и генетики СО РАН расположен в лесостепной зоне, вблизи города Новосибирска, на берегу Обского водохранилища. Особенности климата Новосибирской области связаны с её положением в центре материка и характером рельефа этого региона. Ярко выраженный континентальный климат – это суровая продолжительная зима и короткое, жаркое, часто засушливое лето. Главное в климате – это высокий

Таблица 1

Материал исследования

Линия, сорт	Гаплоидный генотип по генам Vrn	Донор доминантного гена Vrn	Литературный источник
Sava(C29 5B)	vrn-A1 Vrn-B1c vrn-D1	Саратовская 29	–
Sava(ДмII 5B)	vrn-A1 Vrn-B1a vrn-D1	Диамант II	–
i:Без1Vrn-B1c	vrn-A1 Vrn-B1c vrn-D1	Саратовская 29	Efremova et al., 2011, Shcherban et al., 2012a
i:Без1Vrn-B1a	vrn-A1 Vrn-B1a vrn-D1	Диамант II	–
i:Без1Vrn-A1	Vrn-A1 vrn-B1 vrn-D1	Triple Dirk D	Ефремова (неопуб.)
i:Без1Vrn-D4	vrn-A1 vrn-B1 vrn-D1 vrn-D4	T. sphaerococcum Persiv. к-5498	–
C29/M808 5A	vrn-A1 Vrn-B1c vrn-D1	Саратовская 29	Майстренко, 1992
ДмII/M808 5A	vrn-A1 Vrn-B1a vrn-D1	Диамант 2	–
Саратовская 29	Vrn-A1 Vrn-B1c vrn-D1		–
Диамант II	Vrn-A1 Vrn-B1a vrn-D1		–
Mara	vrn-A1 Vrn-B1a vrn-D1		Shcherban et al., 2012a
Federation	vrn-A1 Vrn-B1c vrn-D1		–
Омская 9	vrn-A1 Vrn-B1c vrn-D1		–
Мильтурум 553	vrn-A1 Vrn-B1c vrn-D1		
Мильтурум 321	vrn-A1 Vrn-B1c vrn-D1		
T. sphaerococcum	Vrn-A1 Vrn-B1a vrn-D1		Гончаров, 2012
Цезиум 94	Vrn-A1 Vrn-B1c vrn-D1		
Gabo	vrn-A1 Vrn-B1 vrn-D1 Vrn-D4		Pugsley, 1972

Во время наступления фазы всходов, кущения, выход в трубку была произведена обработка растений препаратом «Актеллик» (10 мл на 10 л воды) от комплекса насекомых: шведская муха, крестоцветная блошка. Время от времени на поле производилось рыхление, с целью проникания воздуха в почву и прополка междурядий, дорожек и периметра поля, с целью уборки сорняков. После наступления фазы флаговый лист у всех растений на поле было произведено крепление этикеток с порядковым номером на каждое первое растение в рядке, для облегчения дальнейшей работы.

Начало даты уборки – 19 августа. Разметка поля, посев, уход за растениями в течение вегетации и уборка производились вручную. Обмолот экспериментального материала производился с помощью электрической колосковой молотилки МКС-1М.

Даты наступления и продолжительности каждой фазы развития для каждой отдельной линии заноси-

приход лучистой энергии и нехватка тепла. Продолжительность теплового периода с температурами выше 0°C составляет 185 – 195 дней. Осадков выпадает 300–350 мм в год. Наибольшее количество осадков обычно выпадает в июле – 60–80 мм. На зимний период приходится 17–20% годовой суммы осадков. Периодические засухи в весенне-летний период отрицательно сказываются на жизнедеятельности растений.

Почвы серые лесные, развивающиеся на породах, контактирующих с отложениями древней террасы реки Оби. По механическому составу почвы среднесуглинистые, с большим количеством фракции крупной пыли, бесструктурные, со слабой воздухо- и водопроницаемостью, быстрой осадкой и уплотнением после обработки, склонные к заплыванию и образованию корки. Реакция слабокислая. Агрохимический анализ показал, что почва содержит относительно небольшое количество гумуса (3,85%). Близость леса защищает от ветровой эрозии и выветривания снежного покрова.

Температура в год исследования практически не отличалась от среднееголетней нормы. В 2016 г. количество осадков за вегетационный период выпало ниже среднееголетнего, самым засушливым месяцем был август. В июле осадков выпало чуть больше нормы. Осадков за вегетационный период выпало 167 мм (на 53 мм меньше нормы).

Статистическая обработка данных выполнена с использованием программы Excel, версия: 14.0.7128.5000 (32-разрядная). Определялся характер распределения количественных признаков методом Колмогорова-Смирнова. В случае нормального распределения вычислялось среднее значение и стандартная ошибка среднего. Достоверность различия

Таблица 2

Температура воздуха и осадки за вегетационный период 2016 года по ГМС «Огурцово»

Месяц	Температура						Осадки					
	I декада	II декада	III декада	Ср. месяц	Норма	Откл. от нормы	I декада	II декада	III декада	Сумма за месяц	Норма	% от нормы
Май	6,5	8,7	15,8	10,3	10,9	-0,6	7	11	14	32	37	86,5
Июнь	17,5	20,5	21,1	19,7	16,9	2,8	0	28	10	38	55	69
Июль	19,9	21	19,8	20,2	19,4	0,8	47	16	14	77	61	126,2
Август	18,2	18	15,9	17,4	16,2	1,2	12	0	8	20	67	29,9

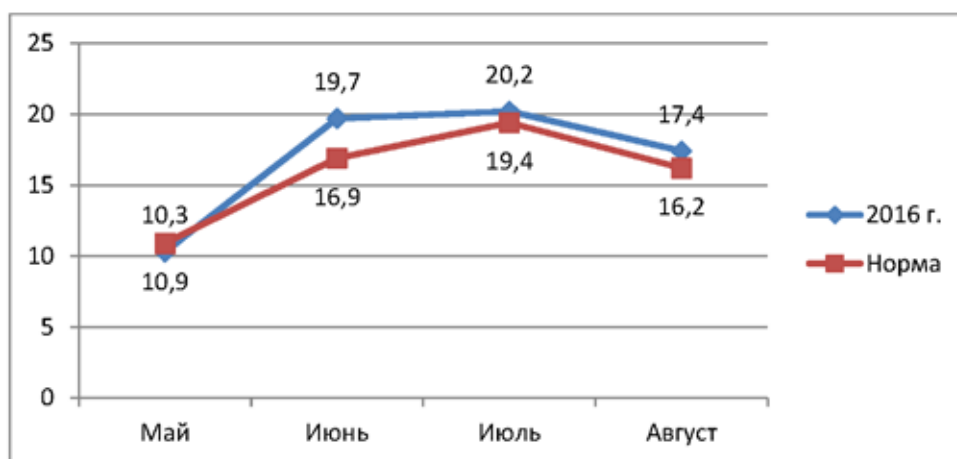


Рис. 2. Температура за вегетационный период

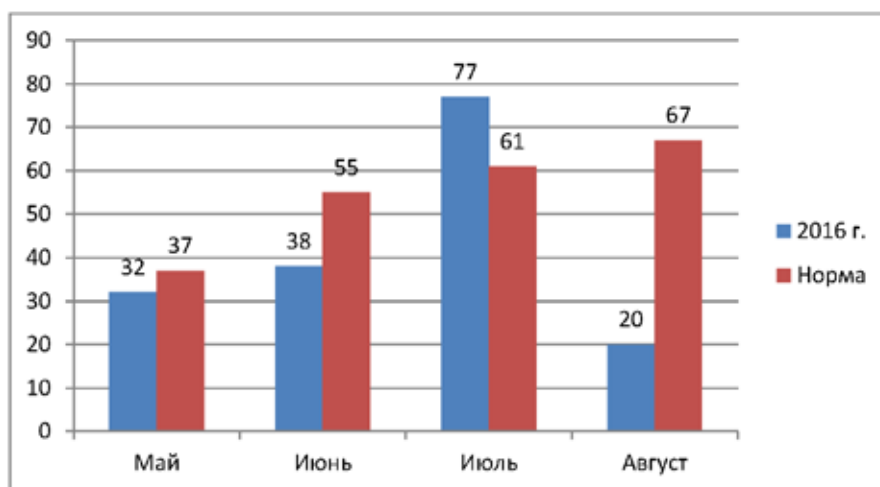


Рис. 3. Осадки за вегетационный период

показателей оценивали по критериям Стьюдента, Пирсона (при нормальном распределении), в случаях отклонения распределения от нормального использовались непараметрические критерии (U-критерий Манна-Уитни, Колмогорова-Смирнова). Во всех процедурах статистического анализа критический уровень значимости нулевой гипотезы (p) принимался равным 0,05.

Результаты исследования и их обсуждение

Продолжительность фаз развития у сортов мягкой пшеницы, изогенных и замещенных линий с разными аллелями локуса *Vrn* в условиях лесостепной зоны Новосибирской обл. (посев 13 мая 2016 г.) представлен в таблице 3.

Анализ данных, представленных в таблице 3, выявил, что наиболее скороспелыми были сорта и линии с доминантным геном *Vrn-A1*, которые выколашивались в интервале 38–41 дней: Саратовская29, Диамант II, Gabo, Мильтурум553. Полученные результаты согласуются с данными по выращиванию изогенной линии *Vrn-A1* в условиях длинного дня, где данная линия оказалась самой раннеспелой, она выколосилась на 41 день, на 11 дней раньше, чем изогенная линия с аллелем *Vrn-B1c* ($P>0,999$) [21]. Оказалось, что сорта и линии с одним доминантным геном

Vrn-B1 более позднеспелые и выколашиваются в интервале 44–52 дней: C29/5A M808, ДмII/5AM808, Омская 9, Federation, Mara, Sava/5B C29, Sava/5B ДмII, T. sphaerococum, Мильтурум 321, Цезиум 94. Более длительные сроки колошения изогенных линий с аллелем *Vrn-B1a* были установлены при выращивании в условиях теплицы (на 69-й день от всходов, $P>0,999$ [21]).

Вместе с тем, выявилось, что замещенные и изогенные линии с аллелем *Vrn-B1c* выколашиваются раньше, чем линии с аллелем *Vrn-B1a* на 2–3 дня. В то же время, в условиях длинного дня, по данным Емцевой М.В. и соавт., различие во времени колошения между изогенными линиями соответствовало 17 дням [21].

Длительность периода «всходы – кущение» у изогенных и замещенных линий практически не различалась. Анализ продолжительности фаз развития установил, что основные различия по прохождению фаз развития у линий с разными аллелями локуса *Vrn* начинаются с фазы «кущение-выход в трубку». Период «кущение-выход в трубку» является критическим и определяет продолжительность всего вегетационного периода от всходов до колошения и созревания растений [21].

Таблица 3

Продолжительность фаз развития замещенных и изогенных линий мягкой пшеницы с разными аллелями локусов *VRN1*

Линия, сорт	Число изученных растений	Продолжительность фаз развития, сутки						
		Всходы – 3-й лист	Всходы – кущение	Всходы – 1-й узел	Всходы – выход в трубку	Всходы – флаговый лист	Всходы – колошение	Всходы-восковая спелость
i:B1 <i>Vrn-B1c</i>	39	5,10±0,64	10,28±1,88	27,51±1,17	30,95±1,37	35,18±1,65	44,46±1,55	88,82±0,39
i:B1 <i>Vrn-B1a</i>	18	5,18±0,88	11,07±1,71	28,33±1,62	32,33±2,20	36,78±1,76	46,92±1,98	88,26±0,45
i:B1 <i>Vrn-D4</i>	35	5,57±0,96	11,42±1,89	28,11±1,13	32,14±1,14	38,26±2,54	48,79±2,27	94,65±0,77
i:B1 <i>Vrn-Ala</i>	26	5,33±0,68	10,88±1,37	23,88±1,24	27,50±1,24	31,73±2,44	41,81±2,81	88,54±0,51
ДмII/5AM808	26	5,92±1,72	11,38±1,96	31,61±1,02	35,73±1,34	41,88±1,27	50,80±1,15	92,64±0,49
C29/5A M808	33	5,70±0,77	10,61±1,32	25,39±1,98	29,24±1,73	36,10±1,53	44,72±2,00	88,61±0,50
Sava/5B ДмII	32	5,26±1,44	10,65±2,25	34,19±1,69	38,53±2,00	43,75±3,40	51,32±2,90	94,84±0,37
Sava/5B C29	17	5,00±1,09	10,75±2,10	32,56±2,28	36,56±2,70	41,06±3,84	49,87±3,26	94,62±0,50
Мильтурум 553	13	5,57±1,65	9,93±2,52	21,93±2,43	26,38±2,29	31,77±2,77	39,77±2,59	88,00±0,00
Омская 9	14	5,00±0,00	10,86±1,35	24,43±2,41	28,86±0,28	34,64±2,17	44,00±2,63	88,00±0,00
Цезиум 94	13	5,14±0,53	10,23±1,64	24,15±2,11	28,38±1,94	35,00±2,16	44,46±2,33	88,00±0,00
Мильтурум 321	8	5,33±1,00	9,67±1,41	22,25±2,12	26,87±2,17	32,87±5,54	41,50±4,67	88,00±0,00
T. sphaerococum	24	5,79±1,25	11,17±2,26	31,67±1,81	35,87±2,25	40,79±3,55	48,46±4,23	94,17±1,01
Mara	8	6,55±1,94	13,62±1,30	29,25±1,75	33,62±1,99	36,87±3,23	44,71±3,20	87,57±1,13
Federation	13	5,07±1,54	10,08±1,93	32,61±2,18	37,15±1,52	42,46±1,81	52,67±3,58	87,75±0,87
Gabo	26	6,58±1,63	11,15±1,62	22,81±1,30	25,96±1,11	30,36±1,41	38,44±1,87	88,68±0,48
ДиамантII (ДмII)	25	5,76±0,97	9,56±2,24	20,36±1,22	24,48±0,96	28,33±1,27	38,12±1,94	88,46±1,06
Саратовская 29 (C29)	18	9,52±1,83	13,61±0,98	20,55±1,79	24,33±1,37	30,50±3,88	38,55±2,59	88,44±0,51

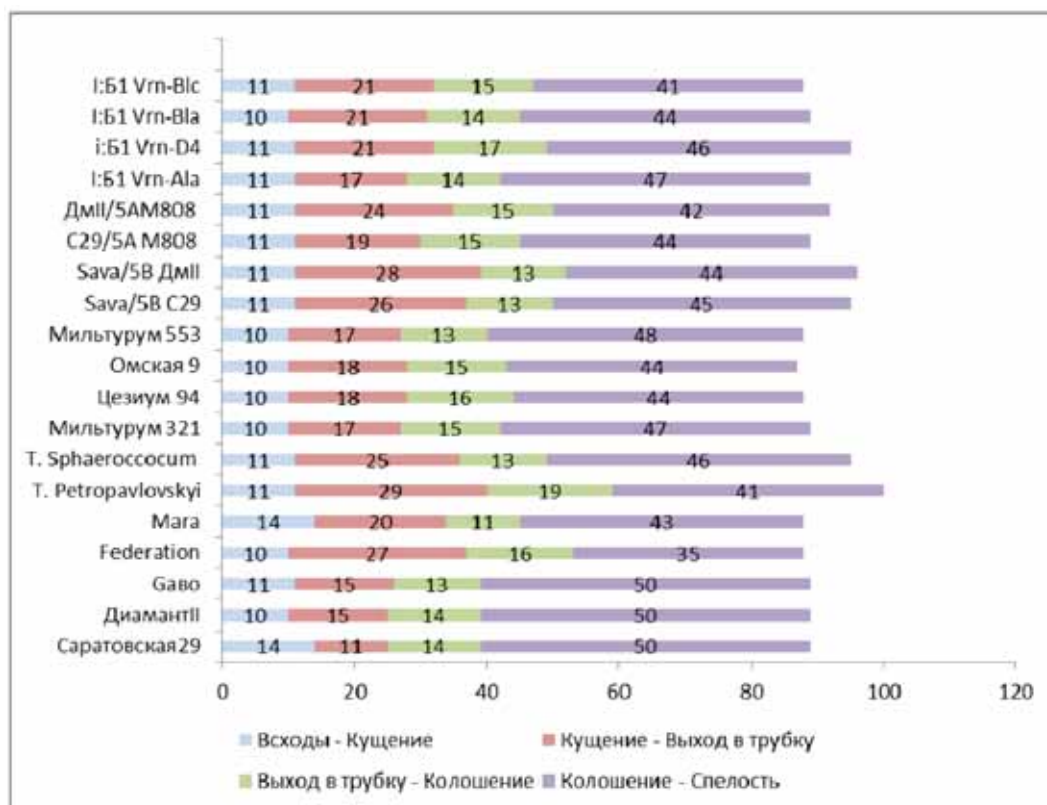


Рис. 4. Длительность фаз развития у изогенных, замещённых линий и сортов мягкой пшеницы при выращивании в условиях естественного дня (май – август 2016 г.)

Установлено, что замещённые, изогенные линии и сорта с аллелем Vrn-A1 имеют меньшую длину фазы «кущение» по сравнению с линиями – носителями аллелей Vrn-B1c и Vrn-B1a, и поэтому выколашиваются раньше. Кроме эффекта аллелей Vrn-B1c и Vrn-B1a наблюдается также влияние генетического фона сортов Sava и Безостая 1. Разница в начале фаз развития от кущения до колошения между линиями с аллелями Vrn-B1c и Vrn-B1a в генотипе сорта Sava является большей, чем в генотипе сорта Безостая 1. Замещённые линии сорта Sava были более позднеспелыми, чем изогенные линии по сорту Безостая 1. Исследование Емцевой М.В. и соавт. показало, что при отсутствии яровизации и при длинном дне замещённые и изогенные линии с аллелем Vrn-B1c имеют меньшую длину фазы «кущение» по сравнению с линиями – носителями аллеля Vrn-B1a и поэтому выколашиваются раньше [21].

Известно, что при длинном дне и неблагоприятных условиях (засуха, высокие температуры и др.) фазы развития и вегетационный период проходят быстрее, при этом закладывается меньше элементов продуктивности, а при благоприятных условиях и коротком дне развитие задерживается на III

этапе органогенеза, при этом закладывается больше элементов продуктивности [1, 10].

Анализ продуктивности замещённых и изогенных линий с разными аллелями локуса Vrn в условиях лесостепной зоны Новосибирской обл. (посев 13 мая 2016 г.) (таблица 4) показал, что наиболее продуктивными по количеству зёрен, массе зерна со всего растения оказались линии i:Б1 Vrn-B1a и i:Б1 Vrn-Ala ($p < 0,001-0,05$). Эти же линии преобладали по массе зерна, числу зерен с остальных колосьев. Линия i:Б1 Vrn-B1a лидировала и по массе зерна с колоса, однако, второй по данному параметру оказалась линия I:Б1 Vrn-B1c, заметно превосходя i:Б1 Vrn-Ala. Число зерен в колосе оказалось достоверно больше в линиях Sava (C29 5B), i:Б1 Vrn-B1, по количеству колосков в колосе на первых позициях были линии Sava (C29 5B) и Sava (ДмII 5B). Установлено, что наибольшей длина растения с колосом была у линий I:Б1 Vrn-B1a и I:Б1 Vrn-B1c, а длина колоса оказалась максимальной в линиях Sava (C29 5B) и Sava (ДмII 5B).

Суммируя все параметры, можно сделать вывод, что наиболее продуктивными оказались линии i:Б1 Vrn-B1a и i:Б1 Vrn-Ala по сравнению с другими, принявшими участие в эксперименте.

Таблица 4

Продуктивность замещённых и изогенных линий с разными аллелями локуса *Vrn* в условиях лесостепной зоны Новосибирской области (посев 13 мая 2016 г.).

Линия, сорт	Длина растения с колосом	Длина колоса	Число колосков в колосе	Число зёрен в колосе	Масса зерна с колоса	Число продуктивных побегов без главного	Число зёрен с остальных колосьев	Масса зерна с остальных колосьев	Число зёрен со всех колосьев	Масса зерна со всех колосьев	Число продуктивных побегов
I:Б1 Vrn-B1a	72,44±3,81	8,54±0,48	15,89±1,08**	37,00±5,21	1,41±0,26	9,00±2,75	236,22±72,51	8,81±2,75	273,22±74,07	10,22±2,80	10,00±2,75
I:Б1 Vrn-B1c	70,42±4,54	8,90±0,53	18,04±1,52	32,46±8,95	1,14±0,40**	8,12±3,97	206,58±95,88	7,06±3,31 т1	239,04±98,53	8,19±3,46 т1	9,12±3,97
I:Б1 Vrn-A1a	64,73±5,44**	8,44±0,55	15,08±1,85^^	33,20±9,05	1,02±0,42 т2	9,40±4,19	242,96±135,51	7,49±4,49	276,16±141,66	8,51±4,70	10,40±4,19
i:Б1 Vrn-D4	69,25±3,30* §	7,74±0,51*** §§	17,22±1,53** §§	31,52±6,52*	0,97±0,31*** ^	9,74±5,09	232,63±116,51	7,02±3,47	264,15±117,71	7,98±3,54	10,74±5,09
Sava (C29 5B)	60,13±3,25 §	9,76±0,57	21,20±2,34^^^	38,60±10,67 #	0,99±0,32**	8,40±6,93	213,13±171,08	5,14±4,06*	251,73±175,30	6,13±4,23*	9,40±6,93
Sava (ДМП 5B)	69,00±2,85* §	9,23±0,61 \$ @@ т1	19,54±2,15*** # @	35,68±7,91 т4	0,92±0,24*** ^	8,32±3,14	214,23±88,64	5,55±2,55*	249,91±94,48	6,47±2,73*	9,32±3,14

Примечания:

* – достоверность отличия от I:Б1 Vrn-B1a, где: * – p<0,05; ** – p<0,01; *** – p<0,001;
 ^ – достоверность отличия от I:Б1 Vrn-B1c, где: ^ – p<0,05; ^^ – p<0,01; ^^ – p<0,001;
 § – достоверность отличия от I:Б1 Vrn-A1a, где: \$ – p<0,05; §§ – p<0,01; §§§ – p<0,001;
 # – достоверность отличия от i:Б1 Vrn-D4, где: # – p<0,05; ## – p<0,01; ### – p<0,001;
 @ – достоверность отличия от Sava5B Cap29, где: @ – p<0,05; @@ – p<0,01; @@@ – p<0,001;
 т – тенденция к наличию различий.

Заключение

В полевых условиях разница во времени колошения замещённых и изогенных линий с аллелями *Vrn-B1a* и *Vrn-B1c* составила 2–3 дня. При этом замещённые и изогенные линии с аллелем *Vrn-B1c* выколашиваются раньше, чем линии с аллелем *Vrn-B1a*. В целом замещённые линии сорта Sava были более позднеспелыми, чем изогенные линии по сорту Безостая 1. Наиболее скороспелыми были сорта и линии с доминантным геном *Vrn-A1*, которые выколашивались в интервале 38–41 дней. Замещённые, изогенные линии и сорта с аллелем *Vrn-A1* имеют меньшую длину фазы «кущение» по сравнению с линиями – носителями аллелей *Vrn-B1c* и *Vrn-B1a*.

В полевых условиях по числу и массе зёрен со всего растения самыми продуктивными оказались изогенные линии i:Б1 *Vrn-B1a* и i:Б1 *Vrn-A1a*. Эти же линии преобладали по массе зерна, числу зерен с остальных колосьев; линия i:Б1 *Vrn-B1a* лидировала и по массе зерна с колоса. Остальные линии и сорта оказались достоверно ниже по продуктивности.

Таким образом, в ходе проведения эксперимента было проанализировано поведение замещённых и изогенных линий

мягкой пшеницы с разными аллелями гена *VRN-B1* в естественных условиях в условиях лесостепной зоны Приобья Новосибирской области, установлены самые продуктивные изогенные линии i:Б1 *Vrn-B1a* и i:Б1 *Vrn-A1a*.

Список литературы

1. Гончаров Н.П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей. – М.: Наука, 2012. – 185 с.
2. Емцева М.В., Ефремова Т.Т., Арбузова В.С.. Влияние аллелей *Vrn1 B1a* и *Vrn1 B1c* на продолжительность фаз развития замещённых и изогенных линий мягкой пшеницы // Генетика. – 2013. – Т. 49. – № 5. – С. 632–640.
3. Куперман Ф.М., Ржанова Е.И., Мурашев В.В. и др. Биология развития культурных растений: учеб. пособие для студентов биол. спец. вузов; [под ред. Ф.М. Купермана]. – М.: Высш. Школа. – 1982. – 343 с.
4. Майстренко О.И. Использование цитогенетических методов в исследовании онтогенеза мягкой пшеницы / Онтогенетика высших растений: Сб. науч. тр. Ин-т генетики Республ. Молдова. – Кишинев: Штиинца. – 1992. – С. 98–114.
5. Ригин Б.В. Генетика совместимости мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. с представителями трибы *Triticeae* Dum. // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. – 1989а. – Т. 128. – С. 13–31.
6. Efremova T.T., Arbutzova V.S., Leonova I.N., Makhmudova K. Multiple allelism in the *Vrn-B1* locus of common wheat // *Cereal Res. Commun.* – 2011. – V. 39. – No 1. – P. 12–21.
7. González F.G., Slafer G.A., Miralles D.J. Grain and floret number in response to photoperiod during stem elongation in fully and slightly vernalized wheats // *Field Crops Research.* – 2003. – V. 81. – P. 17–27.

8. Koval S.F., Goncharov N.P. Multiple allelism at the VRN1 locus of common wheat // *Acta Agron. Hung.* – 1998. – V. 46. – No 2. – P. 113–119.
9. Law C.N., Worland A.J. Genetic analysis of some flowering time and adaptative traits wheat // *New Phytologist.* – 1997. – V. 137. – P. 19–28.
10. McMaster G.S. Development of the wheat plant // *Wheat: Science and Trade.* – Ed. Carver B.F. Blackwell Publ. – 2009. – P. 31–50.
11. Pugsley A.T. Additional genes inhibiting winter habit in wheat // *Euphytica.* – 1972. – V. 21. – P. 547–552.
12. Pugsley A.T. A genetic analysis of the spring-winter habit of growth in wheat // *Aust. J. Agr. Res.* 1971. V. 22. P. 21–23.
13. Redmon L.A., Krenzer E.G., Bernardo D.J., Horn G.W. Effect of wheat morphological stage at grazing termination on economic return // *Agron. J.* – 1996. – V. 88. – P. 94–97.
14. Roberts D.W.A., McDonald M.D. Evidence for the multiplicity of alleles at Vrn1, the winter-spring habit locus in common wheat // *Can. J. Genet. Cytol. (Genome).* – 1984. – V. 26. – P. 191–193.
15. Shcherban A.B., M.V. Emtseva, T.T. Efremova Molecular genetical characterization of vernalization genes Vrn-A1, Vrn-B1 and Vrn-D1 in spring wheat germplasm from Russia and adjacent regions // *Cereal Research Communications.* – 2012. – V. 40. – № 3. – P. 425–435.
16. Slafer G.A., Abeledo L.G., Miralles D.J. et al. Photoperiod sensitivity during stem elongation as an avenue to raise potential yield in wheat // *Euphytica.* – 2001. – V. 119. – P. 191–197.
17. Slafer G.A., Rawson H.M. Sensitivity of wheat phasic development to major environmental factors: Areexamination of some assumptions made by physiologists and modelers // *Austral. J. Plant Physiology.* – 1994. – V. 21. – P. 393–426.
18. Snape J.W., Law C.N., Worland A.J. Chromosome variation for loci controlling ear emergence time on chromosome 5A of wheat // *Heredity.* – 1976. – V. 37. – P. 335–340.
19. Stelmakh A.F. Genetic effects of Vrn genes on heading date and agronomic traits in bread wheat // *Euphytica.* – 1993. – V. 65. – P. 53–60.
20. Stelmakh A.F. Genetic systems regulating flowering response in wheat // *Euphytica.* – 1998. – V. 100. – P. 359–369.
21. Tsunewaki K., Jenkins C. Monosomic and conventional gene analyses in common wheat, II. Growth habit and awnedness // *Japan. J. Genet.* – 1961. – V. 36. – No. 9–12. – P. 428–443.
22. Whitechurch E.M., Slafer G.A. Responses to photoperiod before and after jointing in wheat substitution lines // *Euphytica.* – 2001. – V. 118. – P. 47–51.
23. Worland A.J. The influence of flowering time genes on environmental adaptability in European wheats // *Euphytica.* – 1996. – V. 89. – P. 49–57.