

УДК 633.11:633.14:631.547:631.524.84

## АНАЛИЗ ВРЕМЕНИ КОЛОШЕНИЯ И ПРОДУКТИВНОСТЬ ПШЕНИЧНО-РЖАНЫХ 5R(5A) ЗАМЕЩЕННЫХ ЛИНИЙ

<sup>1</sup>Жукова И.М., <sup>1</sup>Чуманова Е.В., <sup>2</sup>Кондратьева И.В., <sup>1</sup>Ефремова Т.Т.

<sup>1</sup>Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения РАН, Новосибирск, e-mail: efremova@bionet.nsc.ru;

<sup>2</sup>Новосибирский государственный аграрный университет, Новосибирск

Продолжительность вегетационного периода – важнейший агрономический признак, определяющий адаптацию злаков к конкретным условиям выращивания. Примером адаптации может служить разделение мягкой пшеницы на яровую и озимую. У пшеницы гены чувствительности к яровизации и зимостойкости расположены в 5 гомеологической группе. Предполагают, что 5R хромосома играет основную роль в реализации признака морозостойкости у озимой ржи, она наиболее зимостойкая в сравнении с другими злаками. Направленное замещение хромосом позволит определить их влияние на важные адаптивные признаки. В лаборатории хромосомной инженерии злаков Института цитологии и генетики СО РАН были получены пшенично-ржаные замещенные линии, у которых хромосомы 5A двух озимых сортов мягкой пшеницы Филатовка и Ульяновка замещены на хромосому 5R ржи Вьетнамская местная. Результат, полученный в ходе эксперимента, показывает, что новые пшенично-ржаные линии зимуют в условиях лесостепи Новосибирской области. Чужеродное замещение хромосом повлияло на увеличение длины колоса и показатели продуктивности колоса. Анализ продолжительности межфазных периодов у замещенных линий показал, что различий между линиями и озимыми сортами не наблюдалось.

**Ключевые слова:** пшенично-ржаные замещенные линии, тип развития, фазы развития, колошение, продуктивность

## FLOWERING TIME AND PRODUCTIVITY OF WHEAT-RYE 5R(5A) SUBSTITUTED LINES

<sup>1</sup>Zhukova I.M., <sup>1</sup>Chumanova E.V., <sup>2</sup>Kondrateva I.V., <sup>1</sup>Efremova T.T.

<sup>1</sup>Federal Research Center Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, e-mail: efremova@bionet.nsc.ru;

<sup>2</sup>Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk

The length of the growing season is the most important agronomic feature that determines the adaptation of cereals to specific growing conditions. An example of adaptation is the division of common wheat into spring and winter wheat. In wheat, the genes for sensitivity to vernalization and winter hardiness are located in the fifth homeological group. It is assumed that the 5R chromosome plays a major role in the realization of the sign of frost resistance in winter rye; it is the most winter-hardy in comparison with other cereals. Directed chromosome substitution will allow us to determine their effects on important adaptive traits. In the laboratory of chromosomal engineering of cereals of the Institute of Cytology and Genetics of the SB RAS, wheat-rye substituted lines were obtained, in which chromosomes 5A of two winter varieties of common wheat Filatovka and Ul'ynovka were replaced by chromosome 5R of Vietnamese Mestnaya. The result obtained during the experiment shows that the new wheat-rye lines overwinter in the forest-steppe conditions of the Novosibirsk region. Alien substitution of chromosomes affected the increase in the length of the spike and the spike productivity. Analysis of the duration of interphase periods in the substitution lines showed that there were no differences between the lines and winter varieties.

**Keywords:** wheat-rye substituted lines, growth habit, developmental phases, heading, productivity

Продолжительность вегетационного периода, в том числе время колошения зерновых культур, является важнейшим агрономическим признаком, определяющим адаптацию злаков к конкретным условиям выращивания. Примером широкой адаптации может служить разделение мягкой пшеницы на яровые и озимые формы в зависимости от генов чувствительности к яровизации (*Vrn*), которые регулируют и инициируют начало репродуктивного развития растений. Озимые генотипы высевают осенью, они зимуют и выколашиваются

весной следующего года. Яровым растениям для перехода к цветению не требуется яровизация [1].

У пшеницы (*Triticum aestivum* L.) гены чувствительности к яровизации, *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, и гены морозоустойчивости, *Fr* (*Frost resistant*), расположены на хромосомах 5-й гомеологической группы, а именно, на хромосомах 5A, 5B и 5D соответственно [2–4]. Ген *Vrn-D4* локализован в хромосоме 5D и *Vrn-B3* – в хромосоме 7BS [1]. У ржи (*Secale cereale* L.) ген *Vrn-R1*, определяющий тип развития, локализован

в хромосоме 5R [5]. Предполагают, что 5R хромосома играет основную роль в реализации признака морозостойкости у озимой ржи [2, 3].

Таким образом, хромосомы пятой гомеологической группы несут гены, оказывающие значительное влияние на время колошения, тип развития и морозостойкость мягкой пшеницы. Поэтому направленное замещение хромосом позволит определить их эффекты на важные адаптивные признаки.

Среди злаков наибольшей морозостойкостью обладает озимая рожь [6], но экспериментальных данных о переносе в пшеницу генов устойчивости к низким температурам от ржи не получено. Поэтому проведение работ по направленному введению 5R хромосомы ржи, несущей целевой локус, для повышения морозостойкости пшеницы является перспективным направлением для получения новых морозостойких форм мягкой пшеницы.

В лаборатории хромосомной инженерии злаков Института цитологии и генетики СО РАН были получены пшенично-ржаные замещенные линии, у которых хромосомы 5A двух озимых сортов мягкой пшеницы Филатовка и Ульяновка замещены на хромосому 5R ржи Вьетнамская местная. Целью работы являлось изучение времени колошения линий с чужеродным замещением хромосом 5R(5A) и сравнительный анализ признаков продуктивности в условиях лесостепи Новосибирской области.

#### Материалы и методы исследования

В работе были исследованы пшенично-ржаные 5R(5A) замещенные линии и озимые сорта реципиенты (табл. 1). В замещенных линиях хромосома 5A сортов реципиентов пшеницы была замещена на хромосому 5R ржи Онохойская (Онох.) и Вьетнамская местная (Вьет).

**Таблица 1**  
Исходный материал эксперимента

Линии, сорта	Ссылки
Rang – Онох. 5R(5A)	[7]
Мироновская крупнозерная – Онох. 5R(5A)	[7]
Филатовка – Вьет. 5R(5A)	Ефремова (неопубл.)
Ульяновка – Вьет. 5R(5A)	Ефремова (неопубл.)
сорт Филатовка	
сорт Ульяновка	

Опыт проводился на опытных полях Института цитологии и генетики СО РАН. Предшественником служил пар. Перед посевом было произведено внесение удобрения (Азофоска – N60P60K60) и боронование. Схема озимого посева: делянки 100 см×100 см, ширина дорожки между делянками 100 см. На каждой делянке 5 рядков. Расстояние между рядками – 20 см. Норма высева 100 семян в рядок. Глубина заделки семян составляла 3–4 см. Посев производился вручную в делянки 31 августа 2017 г. в двух повторностях. Уборка озимых 6–7 августа 2018 г.

Институт цитологии и генетики СО РАН расположен в лесостепной зоне, вблизи г. 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.

Сведения о метеорологических условиях в период роста растений 2017/2018 гг. приведены на рис. 1 и 2. Осень была теплой и сухой, по температуре и количеству осадков незначительно отличалась от нормы. В декабре осадков выпало в среднем больше нормы. Январь был холоднее обычного (на 4 °С). Температура в феврале и марте соответствовала норме. Количество осадков составило норму, кроме февраля (выпало менее 28% от нормы). Апрель был незначительно теплее нормы (на 1 °С). В мае установилась холодная погода (на 4 °С ниже нормы), а сумма осадков превысила норму на 219%.

Во время вегетации 2017/2018 гг. отмечали прохождение следующих фенологических фаз развития [8]: всходы, появление 2–4 листа, кущение, первый узел, выход в трубку, колошение, цветение и созревание. Полная фаза отмечалась при наличии 75% растений с соответствующим признаком. Зимостойкость определяли путем учета растений весной в начале мая как процент перезимовавших растений от числа взошедших.

Для структурного анализа признаков продуктивности колоса анализировали 25 колосьев. Измеряли длину колоса (ДК), число зерен колоса (ЧЗК), число колосков в колосе (ЧКК) и массу зерна колоса (МЗК). Для оценки значимости различий между средними значениями двух выборочных совокупностей использовали критерий Стьюдента. Статистическую обработку полученных данных проводили с помощью программы Microsoft Excel 2013.

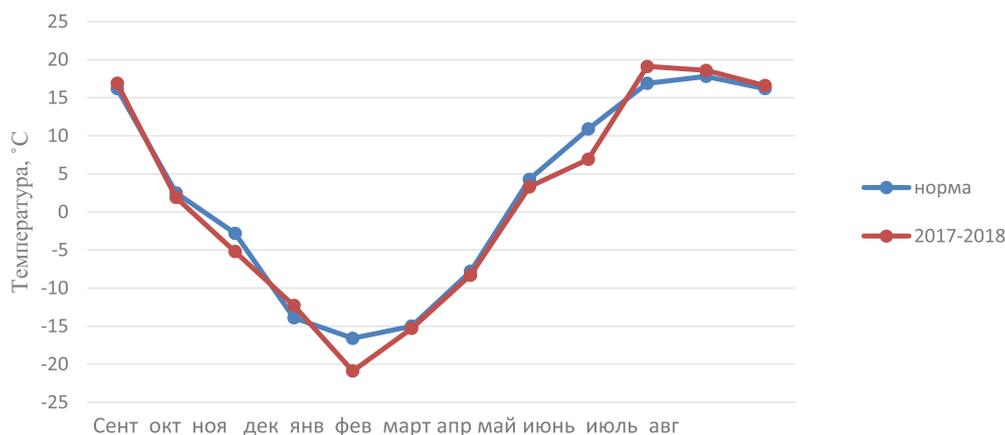


Рис. 1. Температура за вегетационный период 2017/2018 гг.

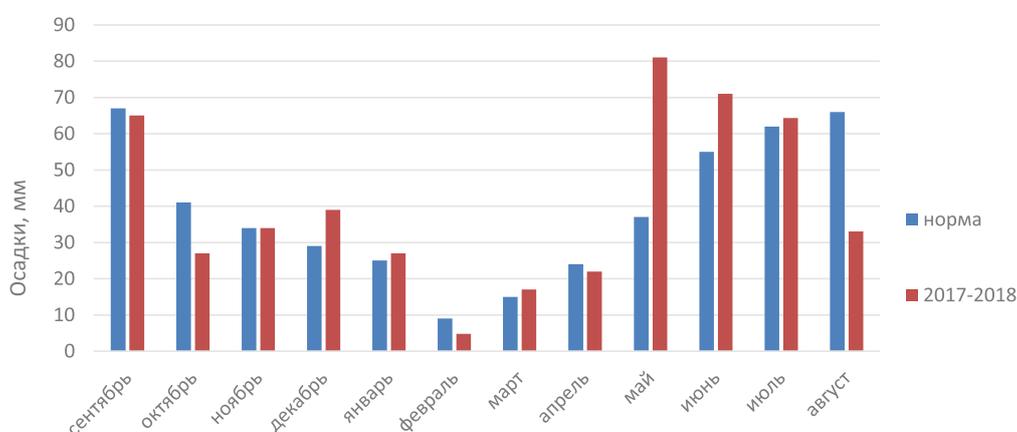


Рис. 2. Осадки за вегетационный период 2017/2018 гг.

### Результаты исследования и их обсуждение

Ранее было показано, что пшенично-ржаные 5R(5A) замещенные линии по сортам Мироновская крупнозерная (Мир) и Rang имеют озимый тип развития и зимуют в условиях лесостепи Новосибирской области. Новые пшенично-ржаные 5R(5A) замещенные линии по озимым сортам пшеницы Ульяновка и Филатовка были изучены впервые во время вегетации 2017/2018 гг. Необходимо отметить, что зимние погодные условия складывались благоприятно для развития озимых (рис. 1–2). По данным табл. 2 можно заметить, что все пшенично-ржаные линии перезимовали на 90% и выше. После зимы 2017/2018 г. лучше всего перезимовали пшенично-ржаные линии Ульяновка – Вьет. 5R(5A) (100–90%) и Мир. – Онох. 5R(5A) (97–95%). Результат, полученный в ходе эксперимента, показывает, что новые пшенично-ржаные линии Ульяновка – Вьет. 5R(5A) и Филатовка – Вьет. 5R(5A) зимуют в условиях лесостепи

Новосибирской области на уровне своих сортов реципиентов, которые отличаются высокой зимостойкостью.

**Таблица 2**  
Зимостойкость (%) растений пшенично-ржаных 5R(5A) замещенных линий и озимых сортов пшеницы (г. Новосибирск, 2017/2018 гг.)

Линии, сорта	% перезимовавших растений
Rang – Онох. 5R(5A) 1 пов.	89
Rang – Онох. 5R(5A) 2 пов.	86
Мир. – Онох. 5R(5A) 1 пов.	97
Мир. – Онох. 5R(5A) 2 пов.	95
Филатовка – Вьет. 5R(5A) 1 пов.	90
Филатовка – Вьет. 5R(5A) 2 пов.	90
Ульяновка – Вьет. 5R(5A) 1 пов.	100
Ульяновка – Вьет. 5R(5A) 2 пов.	90
Филатовка	95
Ульяновка	88

Для изучения особенностей развития чужеродных замещенных линий изучили этапы развития растений. Первые дружные всходы озимых были отмечены 7 сентября 2017 г., продолжительность этой фазы составила 5 дней. Для нормального осеннего развития озимых осадков было достаточно, и запаса влаги хватало для хороших всходов. В фазу 4-го листа растения ушли под снег, эта фаза началась с 22 сентября.

Работа по наблюдению за растениями возобновилась весной с 08.05.2018. Первый узел у большинства линий начал формироваться 28.05 – 30.05. У линии Ульяновка – Вьет. 5R(5A) фаза появления первого узла начиналась в среднем на двое суток позже, чем у других линий (30.05 – 1.06). Фаза выхода в трубку прошла у всех сортов и линий с разным промежутком времени (с 1.06 до 6.06), в среднем через 22–24 дней после весеннего кущения (рис. 3). Флаговый лист появился через 32–39 дней после весеннего кущения. Колошение у линий и сортов началось в интервале 18.06 – 24.06, а продолжительность фазы «трубкование – колошение» составила 18–19 дней (рис. 3). Начало цветения отмечено 22.06 – 25.06. Восковая спелость всех сортов и линий наступила через 31–33 дней после весеннего кущения. Уборка озимого посева проходила 6–8 августа, продолжительность фазы «колошение – созревание» составила 47–49 дней. Весь вегетационный период (всходы – колошение) составил 333–336 дней. Таким образом, анализ продолжительности межфазных периодов у замещенных ли-

ний показал, что различий между линиями и озимыми сортами не наблюдалось.

Изучено влияние хромосомы 5R ржи, находящейся в геноме мягкой пшеницы, на продуктивность растений. Пшенично-ржаные замещенные линии Ульяновка – Вьет. 5R(5A) и Филатовка – Вьет. 5R(5A) характеризовались достоверно большей ДК, примерно на 2 см по сравнению с сортами-реципиентами Ульяновка и Филатовка соответственно (табл. 3). Это связано с отсутствием хромосомы 5A пшеницы, в которой локализован ген *Q*, ингибитор спельтоидности, который оказывает плеiotропный эффект на удлинение колосового стержня. В результате растения пшенично-ржаных замещенных линий имеют более длинный колос спельтоидной формы, что указывает на отсутствие гена *Q* у ржи. Увеличение ДК не повлияло на признак ЧКК, все замещенные линии существенно не различались как между собой по этому признаку, так и с озимыми сортами. При этом пшенично-ржаные линии достоверно превосходили сорта реципиенты по признакам ЧЗК и МЗК, кроме линии Филатовка – Вьетнамская 5R(5A), у которой не обнаружили различий по МЗК. Озимые линии Rang – Онох. 5R(5A) и Мир. – Онох. 5R(5A) по ДК, ЧКК и МЗК не отличались от линий по сортам Филатовка и Ульяновка, но по ЧЗК обнаружено уменьшение средних значений.

Таким образом, по ЧЗК и МЗК озимые пшенично-ржаные по сортам Филатовка и Ульяновка замещенные линии достоверно превышали сорта-реципиенты даже при практически одинаковом ЧКК.

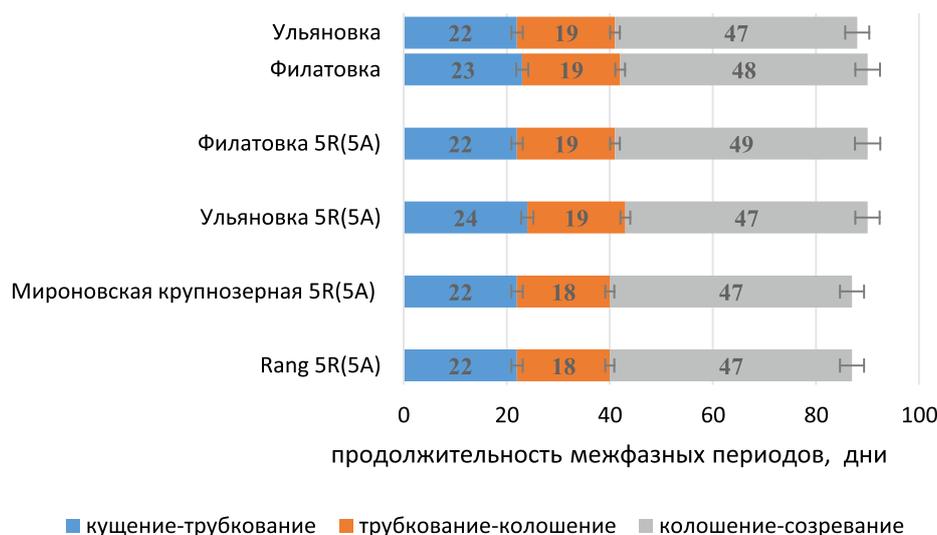


Рис. 3. Продолжительность межфазных периодов (дни) у пшенично-ржаных 5R(5A) замещенных линий и озимых сортов (средняя за весенне-летний период 2018 г.)

Таблица 3

Характеристика продуктивности колоса пшенично-ржаных 5R(5A) замещенных линий и озимых сортов (осенний посев 2017 г.)

Длина стебля, см	Длина колоса (ДК), см	Число колосков (ЧКК), шт.	Число зерен с колоса (ЧЗК), шт.	Масса зерен с колоса (МЗК), г
Rang – Онохойская 5R(5A)				
111,83 ± 7,13	12,84 ± 1,20	16,87 ± 1,17	40 ± 7,28	1,52 ± 0,32
Мироновская крупнозерная – Онохойская 5R(5A)				
117,79 ± 4,13	13,7 ± 0,98	16,87 ± 1,17	38,66 ± 7,73	1,88 ± 0,32
Филаговка – Вьетнамская 5R(5A)				
117,63 ± 4,07	12,43 ± 1,17***1	18,60 ± 0,9	46,70 ± 9,26**1, *4	1,69 ± 0,37.
Филаговка				
112,23 ± 4,69	9,35 ± 0,80	17,77 ± 1,54	30,54 ± 7,40	1,48 ± 0,45
Ульяновка – Вьетнамская 5R(5A)				
119,19 ± 4,35	12,11 ± 0,74**2	17,77 ± 1,12	47,48 ± 9,02***2 *4	1,8 ± 0,45**2
Ульяновка				
115,8 ± 2,96	10,23 ± 0,98	17,27 ± 1,28	34,87 ± 7,19	1,21 ± 0,40

Примечание. Достоверные отличия: 1 – от сорта «Филаговка»; 2 – от сорта «Ульяновка»; 3 – от Rang – Онох. 5R(5A); 4 – от Мир. – Онох. 5R(5A). \*p < 0,05, \*\*p < 0,01, \*\*\*p < 0,001.

### Выводы

1. Установлен озимый образ жизни у пшенично-ржаных 5R(5A) замещенных линий мягкой пшеницы по сортам Филаговка и Ульяновка. Эти линии перезимовывали при осеннем посеве в районе г. Новосибирска от 90 до 100 % и не отличались от своих сортов-реципиентов по зимостойкости.

2. Анализ продолжительности межфазных периодов у замещенных линий показал, что различий между линиями не обнаружено. Период до колошения у всех линий был практически одинаковым.

3. Установлено влияние чужеродного замещения хромосом на увеличение длины колоса и показатели продуктивности колоса.

Работа выполнена при поддержке бюджетного проекта 0259-2021-0018.

### 1. Список литературы

1. Гончаров Н.П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей. Новосибирск: Гео, 2012. 523 с.
2. Shi C., Zhao L., Zhang X., Lv G., Pan Y., Chen F. Gene regulatory network and abundant genetic variation play critical roles in heading stage of polyploidy wheat. BMC Plant Biology. 2019. Vol. 19. № 6. P. 6.
3. Dhillon T., Pearce S.P., Stockinger E.J., Distelfeld A., Li C., Knox A.K., Vashegyi I., Vágújfalvi A., Galiba G., Dubcovsky J. Regulation of freezing tolerance and flowering in temperate cereals: the *Vrn-1* connection. Plant Physiol. 2010. Vol. 153. No. 4. P. 1846–1858.
4. Liu W., Maurer H. P., Li G., Tucker M.R., Gowda M., Weissmann E.A., Hahn V., Würschum T. Genetic architecture of winter hardiness and frost tolerance in Triticale. PLOS ONE. 2014. Vol. 9. No. 6. e99848.
5. McIntosh R.A., Yamazaki Y., Dubcovsky J., Rogers W.J., Morris C., Appels R., Xia X.C. Catalogue of gene symbols for wheat. 2013. [Electronic resource]. URL: <https://wheat.pw.usda.gov/GG3/wgc> (date of access 22.04.2021).
6. Козлов В.Е. Сравнение способов получения генетического разнообразия для селекции пшеницы на зимостойкость в условиях Сибири // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2012. Т. 16. № 1. С. 232–239.
7. Hyles J., Bloomfield M.T., Hunt J.R., Trethowan R.M., Trevaskis B. Phenology and related traits for wheat adaptation. Heredity. 2020. Vol. 125. P. 417–430.