

Г.А. ЧЕБОТАРЬ¹, И.И. МОЦНЫЙ²,
С.В. ЧЕБОТАРЬ¹, Ю.М. СИВОЛАП¹

¹ Южный биотехнологический центр в растениеводстве НААН
Украины, Одесса

E-mail: gchebotar@rambler.ru

² Селекционно-генетический институт – Национальный центр
семеноводства и сортоизучения, Одесса

ПРЯМЫЕ ЭФФЕКТЫ ГЕНОВ КОРОТКОСТЕБЕЛЬНОСТИ НА ГЕНЕТИЧЕСКОМ ФОНЕ ИЗВЕСТНЫХ СОРТОВ ПШЕНИЦЫ ЮГА УКРАИНЫ



Исследованы влияния генов Rht8c, Rht-B1b, Rht-B1e и Rht-D1b на признак высота растений пшеницы, вариация которых существенно модифицируется генетическим фоном рекуррентных форм и условиями года. Сочетание аллелей Rht8c Rht-B1a Rht-D1b Ppd-D1a наиболее благоприятно для условий Юга Украины, так как обеспечивает оптимальную высоту растений в контрастных условиях разных годов исследования. Показано, что в генотипах ряда сортов существуют и не определяемые с помощью молекулярных маркеров ген(ы), достоверно снижающие высоту растений.

© Г.А. ЧЕБОТАРЬ, И.И. МОЦНЫЙ, С.В. ЧЕБОТАРЬ,
Ю.М. СИВОЛАП, 2012

Введение. В условиях рискованного земледелия Причерноморской степи Украины (малоснежные зимы, длительные оттепели, перемежающиеся резкими морозами, ледяная корка, частые осенне-весенние засухи) высокопродуктивные украинские сорта пшеницы не в полной мере реализуют потенциал продуктивности. В этой связи особую значимость приобретает направление селекции на восстановление у современных сортов пшеницы адаптационных показателей, характерных для степного экотипа [1]. Адаптивный потенциал таких выдающихся в прошлом сортов селекции Селекционно-генетического института – Национального центра семеноводства и сортоизучения (СГИ), как Кооператорка, Одесская 3, Одесская 16 и др., использован далеко не полностью. Хотя указанные сорта характеризуются сугубо степным экотипом, высокой устойчивостью к абиотическим факторам среды, неприхотливостью к агротехнике и приспособленностью к изменчивым условиям зоны рискованного земледелия, их включение в скрещивания весьма ограничено. Это вызвано высокорослостью, позднеспелостью, склонностью к полеганию и болезням [2].

Решению этой проблемы посвящено создание короткостебельных аналогов сортов – КАСС [2]. Однако вопрос о выборе наиболее пригодных для засушливых условий Юга Украины Rht-генов (*reduced height genes* – гены, уменьшающие высоту) и генотипов, их влиянии на агрономически ценные признаки озимой пшеницы остается до конца не выясненным. На практике селекционеры СГИ отказались от использования аллеля Rht-B1e в пользу Rht-B1b и Rht-D1b из-за отрицательного влияния Rht-B1e на отдельные показатели качества зерна [3–5].

Задача настоящего исследования – изучение прямых эффектов, идентифицированных с помощью молекулярно-генетических маркеров Rht-генов и их сочетаний, на генетическом фоне пяти известных сортов озимой мягкой пшеницы селекции СГИ в контрастных условиях Юго-Западного селекцентра.

Материал и методы. Оценка влияния Rht-генов и их сочетаний на высоту растений пшеницы выполнена на КАСС (СГИ, Одесса) разных периодов селекции, рекуррентных и родительских формах. Все КАСС получе-

ны по схеме Одесская полукарликовая (или Карлик 1) × R⁷ [6], причем рекуррентные формы (R) представлены линиями, выделенными из сортов оригинатором материала [2]. В статье используются авторские названия линий, *Rht*-генотипы которых установлены сочетанием молекулярно-генетического анализа и теста на чувствительность проростков к гибберелловой кислоте [7]. При этом идентифицированы следующие генотипы: *Rht8a Rht-B1a Rht-D1a Ppd-D1b* (Кооператорка, Гостианум 237, Одесская 3, Степняк 1), *Rht8x Rht-B1a Rht-D1a Ppd-D1b* (Одесская 16), *Rht8x Rht-B1a Rht-D1a Ppd-D1a* (Степняк 2), *Rht8c Rht-B1a Rht-D1a Ppd-D1a* (Безостая 1, Одесская 51, Кооператорка К-90, Степняк 3, Степняк 4), *Rht8c Rht-B1b Rht-D1a Ppd-D1a* (Одесская 3 К-75, Карлик 1), *Rht8c Rht-B1e Rht-D1a Ppd-D1a* (Кооператорка К-70, Одесская полукарликовая, Одесская 51 К-73), *Rht8c Rht-B1a Rht-D1b Ppd-D1a* (Степняк 2К, Альбатрос, Одесская 51 К-90).

За период исследований (2008–2010 гг.) условия вегетации были контрастными для роста и развития озимой пшеницы. Осенние периоды были относительно теплыми с достаточным количеством осадков во второй половине сентября или первой декаде октября, поэтому всходы пшеницы и ее кушение были, как правило, своевременными. Перезимовка растений удовлетворительна благодаря мягким зимам, холодным оказался только январь 2010 г. Наличие снежного покрова (от 7 до 21 см) в этот период предотвратило вымерзание растений. Наиболее существенные различия между годами выражались в количестве осадков осеннего и весенне-летнего периодов, а также во времени наступления засухи (рис. 1).

Сельскохозяйственный 2007/2008 год характеризовался обилием дождей. В фазах весеннего кушения, трубкования и колошения осадки составляли 41,4; 52,4; 15,3 мм соответственно, а июль по количеству осадков превысил среднемноголетние данные. При этом весна 2008 г. была наиболее ранней и теплой из всех годов исследования – восстановление вегетации (29.02.2008) наступило на 10 дней раньше, чем в 2009 г., и на три недели раньше, чем в 2010 г. Повыше-

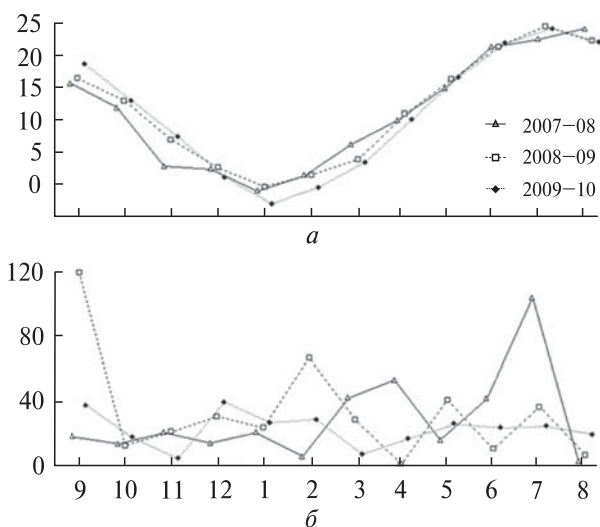


Рис. 1. Метеорологические условия за годы исследований: а – среднемесячная температура, °С; б – ежемесячная сумма осадков, мм; по горизонтали – месяцы

ние температуры происходило плавно и постепенно. Условия 2007/2008 г. были наиболее благоприятными для высоты растений (ВР) в течение всей вегетации, что обусловлено, в частности, прохладной дождливой погодой в конце июня – начале июля, особенно благоприятной для позднеспелых и высокорослых сортов (общее увеличение периода вегетации на 7–10 дней). Погодные условия 2008/2009 сельскохозяйственного года наиболее отрицательно сказались на ВР. Сравнительно небольшие осадки в течение периода вегетации распределялись крайне неравномерно: в период осеннего и особенно весеннего кушения, а в фазе выхода в трубку наблюдалась сильная засуха. В 2009/2010 сельскохозяйственном году наблюдалась продолжительная осенняя засуха (с третьей декады октября по первую декаду декабря включительно), а весенне-летний период, особенно в основные фазы – весеннего отрастания, кушения и трубкования (в марте, первой и третьей декаде апреля и начале мая), также характеризовался дефицитом влаги – 11,2; 1,9; 10,7 мм соответственно, хотя во второй и третьей декадах мая их выпало достаточно (20,8 и 52,9 мм соответственно). Весна 2010 г. бы-

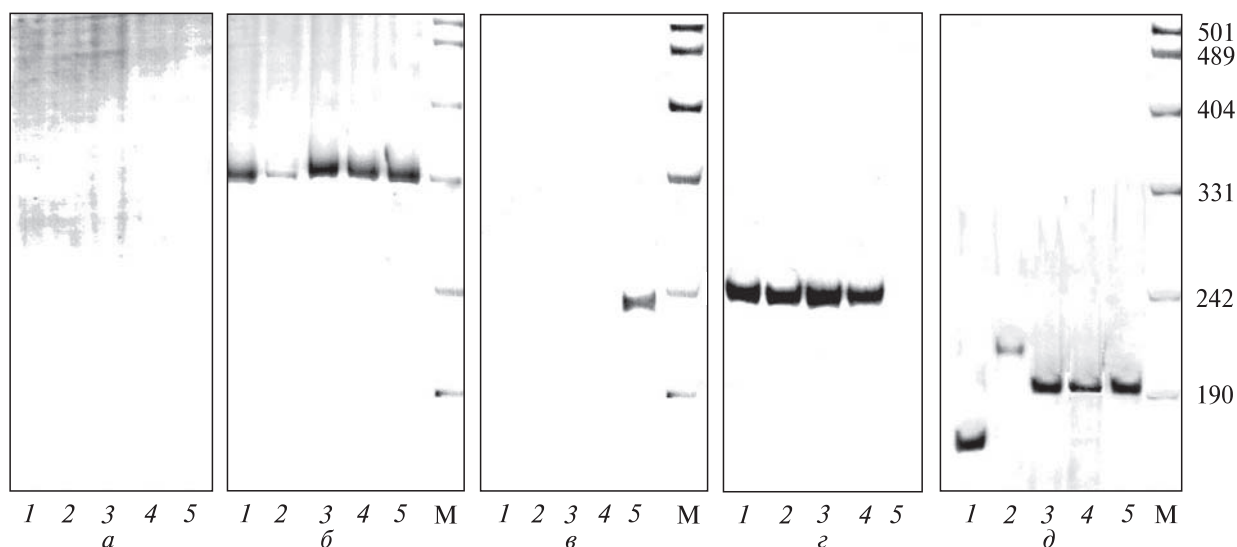


Рис. 2. Электрофорез фрагментов амплификации ДНК в 7%-ном неденатурирующем ПААГ с праймерами к локусам *Rht-B1* (а, б), *Rht-D1* (в, г) и *Xgwm261* (д): а – аллель *Rht-B1b*; б – аллель *Rht-B1a*; в – аллель *Rht-D1b*; г – аллель *Rht-D1a*; на дорожках геля представлены продукты амплификации линий: 1 – Степняк 1; 2 – Степняк 2; 3 – Степняк 3; 4 – Степняк 4; 5 – Степняк 2К

ла наиболее поздней и холодной, что вызвало задержку роста растений, а лето отличилось ранней засухой в начале июня (максимальная температура на поверхности почвы варьировала от 56,8 до 62,0 °С), резко обрвавшей вегетацию растений.

Растения выращивали единым блоком в широкорядном посеве по типу селекционного питомника. Каждую линию высевали в трех повторностях в рандомизированном порядке. Агротехника типичная для Юга Украины. Предшественник – черный пар. Ранневесеннюю подкормку растений осуществляли аммиачной селитрой (N30 кг/га) по мерзлоталой почве. Статистическую обработку данных выполняли методом дисперсионного анализа [8]. Показатель p^{in} (%) использовали для определения доли влияния фактора на дисперсию признака ВР [8]. Достоверность различий определяли по НСР соответствующего уровня значимости для соответствующего фактора или взаимодействия [9].

Результаты исследований и их обсуждение. Исходя из родословной, сорт Краснодарский карлик 1 (Карлик 1) получен в результате индивидуального отбора из обработанных нитрозэтилмочевинной растений популяции

сорта Безостая 1 [10]. Кроме рецессивного гена короткостебельности от Безостой 1 (*Rht8c* – согласно современной номенклатуре), этот сорт несет еще ген *Rht-B1e* рецессивного или слабодоминантного типа, возникший вследствие мутагенеза [11]. Согласно исследованиям Беспаловой [10], *Rht-B1e* на генетическом фоне сорта Безостая 1 снижает ВР на 27–31 %. С помощью аллель-специфичной ПЦР с праймерами к гену *Rht-B1* (4В), а также диагностического микросателлитного маркера *Xgwm261* к гену *Rht8* в генотипе образца Карлик 1 (UA0102183)* идентифицированы аллели *Rht8c* от Безостой 1 и *Rht-B1b*. Наличие последнего, вероятно, можно объяснить спонтанной гибридизацией мутантов Безостой 1 с производными сорта No-gin 10, несущими указанный аллель. По отношению к Безостой 1 влияние гена *Rht-B1b* на ВР составляло 20–25 %, что соответствует литературным данным [12].

При изучении рекуррентных форм обнаружено, что у сорта Степняк выщепляются остистые растения. С помощью молекулярных

* Получен из Национального центра генетических ресурсов растений Украины Института растениеводства им. В.Я. Юрьева, Харьков.

Прямые эффекты генов короткостебельности на генетическом фоне

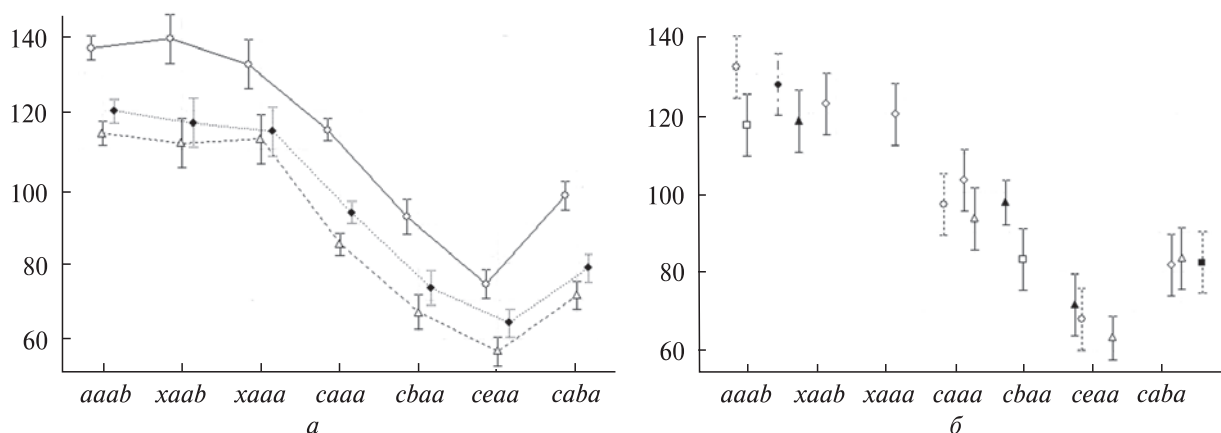


Рис. 3. Высота растений (по вертикали, см) в зависимости от их генотипа и года исследования (а) и генотипа и генетического фона (б): *aaab* – *Rht8a Rht-B1a Rht-D1a Ppd-D1b*; *xaab* – *Rht8x Rht-B1a Rht-D1a Ppd-D1b*; *xaax* – *Rht8x Rht-B1a Rht-D1a Ppd-D1a*; *xaax* – *Rht8c Rht-B1a Rht-D1a Ppd-D1a*; *cbaa* – *Rht8c Rht-B1b Rht-D1a Ppd-D1a*; *ceaa* – *Rht8c Rht-B1e Rht-D1a Ppd-D1a*; *caba* – *Rht8c Rht-B1a Rht-D1b Ppd-D1a*; ○ – Кооператорка; □ – Одесская 3; ◇ – Одесская 16; △ – Одесская 51; ● – Гостианум 237; ■ – Альбатрос одесский; ▲ – Степняк

маркеров выявлена гетерогенность этого сорта по микросателлитному локусу *Xgwm261* (маркер гена *Rht8*) и гену *Ppd-D1* (рис. 2). Методом индивидуального отбора, сопровождаемого молекулярно-генетическим контролем, из исходного сорта Степняк выделены четыре константные линии с определенным аллельным составом генов *Rht8* и *Ppd-D1*: Степняк 1 (безостый, ВР = 113 ± 2 см в условиях 2010 г.) – *Rht8a Ppd-D1b*; Степняк 2 (остистый, ВР = 116 ± 1 см) – *Rht8x Ppd-D1a*; Степняк 3 (безостый, ВР = 99 ± 2 см) – *Rht8c Ppd-D1a*; Степняк 4 (остистый, ВР = 102 ± 1 см) – *Rht8c Ppd-D1a* (рис. 2). Соз-

данная В.В. Хангильдиным линия Степняк 2К – остистая, имеет аллельный состав *Rht8c Rht-D1b Ppd-D1a* и ее ВР = 79 ± 1 см.

Анализ результатов исследований с помощью трехфакторного дисперсионного анализа показал достоверное влияние факторов «год», «генотип» и их взаимодействия на вариацию признака (табл. 1). Условия года (табл. 2) оказывали сильное влияние на ВР (F = 51,9 при P = 99,9 %; $p^{in} = 59,8$ %), однако реакции генотипов линий на изменяющиеся условия среды были однонаправленными (рис. 3, а), тройного взаимодействия обоих генетических факторов со средовыми не на-

Таблица 1

Результаты дисперсионного анализа изменчивости высоты растений

Источник вариации	df	SS	mS	F	p^{in} , %
Год	2	28 653	14 327	51,9 *	59,8
Генотип	12	85 102	7092	13,9 *	19,4
Генетический фон	6	751	125	0,4	–
Год × генотип	24	5434	226	15,2 *	4,0
Год × генетический фон	12	818	68	4,6 *	0,7
Генотип × генетический фон	5	1517	303	20,3 *	10,9
Год × генотип × генетический фон	10	177	18	1,2	–
Остаточная	162	2420	15		5,2
Всего	233	12 4873			

Примечание. p^{in} – доля влияния фактора [8] или взаимодействия. * Достоверно при $p = 0,001$.

блюдалось, и таким образом влияние *Rht*-генов и их комбинаций также отчетливо проявилось. Кроме того, выявляются достоверные эффекты совместного влияния особенностей потомств от разных рекуррентных форм и условий года (взаимодействие «год × генетический фон», рис. 3, а) или сочетаний генов короткостебельности (взаимодействие «генотип × генетический фон», рис. 3, б).

Если влияние на агрономические признаки генов *Rht8c*, *Rht-B1b* и *Rht-D1b* как наиболее пригодных для селекции изучено и широко обсуждается в мировой литературе [12–17], то влияние идентифицированных нами аллелей *Rht8x* и *Rht-B1e* [7] на уровне изогенных линий изучено мало или (в случае *Rht8x*) вообще не изучено. Исследования генетических детерминант высоты растений пшеницы часто велись без идентификации генов с помощью молекулярных маркеров, и соответственно привязка данных к современной номенклатуре вызывала затруднение [10, 12, 18]. Кроме того, в большинстве работ, где изучали влияния генов *Rht8c* или *Ppd-D1a*, в том числе на ВР [19, 20], эти влияния не разграничивались из-за отсутствия рекомбинантных линий между указанными генами. Известно, что привнесение гена короткостебельности от Краснодарского карлика 1 (Карлик 1) в генетический фон сортов СГИ укорачивает стебель на 30–40 %. В условиях достаточного влагообеспечения полученные линии характеризовались высокой урожайностью (на 7–50 % выше, чем рекуррентная форма), продуктивной кустистостью, устойчивостью к полеганию, приемлемой мо-

розостойкостью, но были слишком низкорослые (72–78 см), отставали в темпах роста после выхода в трубку, поражались болезнями и характеризовались низкими мукомольными и хлебопекарными качествами [4, 18, 21].

В нашем исследовании определение влияния трех *Rht*-генов и их сочетаний, проведенное в 2008–2010 гг. при контрастных уровнях резульативного признака (табл. 3), показало, что разные гены низкорослости по-разному снижают ВР. В широко-рядном посеве привнесение гена *Rht8c* (и сцепленного с ним *Ppd-D1a*) в генетический фон высокорослых сортов уменьшало величину резульативного признака в среднем на 18 см (16 %). При этом размах вариации указанного эффекта главным образом определялся особенностями года исследования (14–20 %). Максимальное снижение ВР отмечено в засушливом 2009 г. – наименее благоприятном для формирования признака. Согласно данным, полученным на рекомбинантно-инбредных линиях F₅ Одесская 16/Безостая 1, наличие аллеля *Rht8c* приводило к снижению ВР на 5–8 см по сравнению с аналогичными линиями, несущими аллель *Rht8a* [19]. Привнесение аллелей *Rht-B1b*, *Rht-B1e* или *Rht-D1b* в генотип *Rht8c Rht-B1a Rht-D1a Ppd-D1a* снижало ВР в среднем на 19, 31, 16 % соответственно (табл. 3). Характерно, что сила влияния первого и третьего больше варьировала по генетическим фонам (соответственно 14–24 и 13–21 % при 16–21 и 15–19 % по годам), а второго – по годам (27–35 %; по генетическим фонам 30–31 %). Таким образом, кроме выбора того или иного аллеля *Rht*-гена или их сочетания эффект на снижение ВР определяют как генотипические особенности рекуррентных форм, так и условия года.

Согласно данным Worland et al. [22], ген *Rht8c* уменьшает ВР на 8 см, а ген *Ppd-D1a* на 10 см за счет сокращения периода вегетации на неделю. В наших условиях на генетическом фоне сортов Одесская 3 и Одесская 16 привнесение аллеля *Ppd-D1a* от Безостой 1 вместо *Ppd-D1b* снижало ВР в среднем на 3,8 см (0,2–6,3 % в разные годы) и ускоряло сроки колошения и цветения на 4 дня. Мак-

Таблица 2

Параметры статистики высоты растений в годы исследования, см

Год	X	σ	Лимиты *
2008	111	21,3	73–148
2009	84	19,6	52–121
2010	95	20,3	63–129
НСР _{0,001} по фактору «год»	2		

* Средние значения ВР у линий с минимальной и максимальной выраженностью признака.

симальное снижение ВР (7 см; $p = 0,05$) зафиксировано в неблагоприятном 2009 г. (табл. 3). Наши наблюдения подтверждаются литературными данными. Так, на генетическом фоне сорта Сіано-67 аллель *Ppd-D1a* в условиях г. Одессы ускорял развитие растений пшеницы на 3 дня [20]. В аналогичных условиях на генетическом фоне рекомбинантно-инбредных линий F₅ Одесская 16/Безостая 1 наличие аллеля *Ppd-D1a* приводило к сокращению периода до колошения на 3 дня и снижению ВР на 4 см [23]. Таким образом, влияние аллеля *Rht8c* (без *Ppd-D1a*) составляло в среднем 17 см (14 %). Замена аллеля *Rht8a* на *Rht8x* несколько повышала ВР – в среднем на 5 см (4,6 %; $p = 0,05$). Размах вариации по годам составлял 2–7 %. На генетическом фоне сорта Степняк аллельные различия одновременно по генам *Rht8* (аллели *Rht8a* и *Rht8x*) и *Ppd-D1* нивелировались слабыми разнонаправленными влияниями указанных аллелей и не оказывали достоверного влияния на ВР ни в один из годов исследования (табл. 3), а сокращение периода вегетации у генотипов с *Rht8x* и *Ppd-D1a* составляло всего 4 дня. Согласно исследованиям Файта [24] в сорте Безостая 1 присутствует ген *Vrd1*. Привнесение гена *Vrd1* от Безостой 1 в генотип старых высокорослых позднеспелых сортов сокращало период до колошения на 3 дня и оказывало разнонаправленное воздействие на ВР: от –7 см (5 %; $p = 0,05$) в благоприятном 2008 г. до +8 см (8 %; $p = 0,05$) в неблагоприятном 2009 г. Аналогичная ситуация описана в литературе на изогенных по *Vrd1* линиях сортов Мироновская 808 и Эритроспермум 604 [24]. На рекомбинантно-инбредных линиях Одесская 16/Безостая 1 аллель *Vrd1* снижал ВР на 3 см и способствовал скороспелости линий [23]. Совместное влияние генов *Vrd1* и *Ppd-D1a* укорачивало стебель в среднем на 1,7 см (размах вариации 2,5–7,1 см), однако в 2009 и 2010 гг. на генетическом фоне сортов Одесская 3 и Одесская 16 отмечалась противоположная тенденция, хотя различия недостоверны (табл. 3). Согласно [23], совместное влияние аллелей *Vrd1* и *Ppd-D1a* способствовало снижению ВР на 5 см.

По мнению Литвиненко [18], в зоне рискованного земледелия Северо-Западного Причерноморья можно определить оптимальную высоту растений пшеницы. В деланочном посеве при определении ВР по самым высоким растениям это 91–100 см, что соответствует 80–90 см, вычисленным по средним в широкорядном посеве, которая независимо от агрофона обеспечивает высокую устойчивость к полеганию и воздействию неблагоприятных условий среды, и отклонения от которой в ту или иную сторону сопряжены со снижением урожайности. Исходя из величины резульативного признака у исследованных нами генотипов в достаточно контрастных условиях 2008–2010 гг. (рис. 3, а) можно заключить, что независимо от генетического фона оптимальная высота детерминирована генотипом *Rht8c Rht-B1a Rht-D1b Ppd-D1a* (рис. 3, б). Очевидно, такое сочетание аллелей наиболее благоприятно для степи Юга Украины, так как обеспечивает оптимальную ВР в разные годы выращивания культуры и подтверждается результатами идентификации этого аллельного состава у большинства современных сортов селекции СГИ [25].

Стоит отметить, что идентичные по данным ПЦР-анализа генотипы, особенно высокорослые линии, нередко фенотипически различаются между собой. Так, в среднем за три года исследования линии Гостианум 237 (127 ± 2 см) и Кооператорка (132 ± 4 см) были достоверно выше, чем Одесская 16 (122 ± 4 см), которая в свою очередь превышала Одесскую 3 (117 ± 5 см). При этом Кооператорка и Гостианум 237 достоверно ($p = 0,05$) различались только в 2008 г., наиболее благоприятном для формирования признака. Согласно фенологическим наблюдениям линия сорта Кооператорка обладает наименьшей потребностью в яровизации среди всех исследованных высокорослых и позднеспелых форм. В условиях мягких зим она раньше начинает весеннее отрастание, выходит в трубку и, соответственно, на 2–3 дня раньше колосится. При одинаковых генотипах (*Rht8c Rht-B1a Rht-D1a Ppd-D1a*) линии Одесская 51 (94 ± 5 см) и Безостая 1 (94 ± 3 см) в 2008 г. значимо ($p = 0,05$) уступали Кооператорке К-90 (97 ± 6 см) по

Влияние генов и генотипов на высоту растений, см

Ген, генотип	В среднем	Год исследования			Размах вариации по генетическим формам
		2008	2009	2010	
<i>Rht8x</i>	+5,4 ** (4,6 %)	+3,2 (2,4 %)	+7,7 ** (7,1 %)	+5,4 * (4,8 %)	+5,3 *...+5,5 * (4,5–4,7 %)
<i>Rht8c</i>	-16,5 *** (14,0 %)	-14,6 *** (10,9 %)	-20,0 *** (18,9 %)	-14,6 *** (13,0 %)	-11,5 ***... -21,1 *** (9,8–18,0 %)
<i>Rht-B1b</i>	-18,3 *** (18,9 %)	-22,4 *** (19,6 %)	-17,4 *** (20,6 %)	-15,0 *** (16,3 %)	-13,8 ***... -22,2 *** (14,2–23,6 %)
<i>Rht-B1e</i>	-29,1 *** (30,5 %)	-40,3 *** (35,0 %)	-22,7 *** (27,8 %)	-24,3 *** (27,2 %)	-29,0 ***... -29,2 *** (29,8–31,2 %)
<i>Rht-D1b</i>	-15,6 *** (16,0 %)	-16,8 *** (14,6 %)	-13,7 *** (16,1 %)	-18,3 *** (19,4 %)	-12,3 ***... -21,3 *** (13,3–20,7 %)
<i>Ppd-D1a</i>	-3,8 * (3,1 %)	-0,2 (0,2 %)	-7,0 * (6,3 %)	-4,0 (3,5 %)	-3,7...-3,8 (3,0–3,2 %)
<i>Vrd1</i>	+1,1 (0,9 %)	-6,5* (4,8 %)	+8,2 ** (7,9 %)	+1,6 (1,4 %)	–
<i>Rht8x Ppd-D1a</i>	+1,7 (1,4 %)	+3,0 (2,3 %)	+0,7 (0,6 %)	+1,4 (1,2 %)	–
<i>Ppd-D1a Vrd1</i>	-1,7 (1,4 %)	-4,3 * (3,1 %)	+1,3 (1,3 %)	-2,0 (1,8 %)	-7,1 **...+2,5 (2,1–6,1 %)
<i>Rht8c Ppd-D1a Vrd1</i>	-18,3 *** (15,5 %)	-18,7 *** (14,1 %)	-21,0 *** (19,5 %)	-15,2 *** (13,5 %)	-17,0 ***... -19,5 *** (14,5–16,5 %)
<i>Rht8c Rht-B1b Ppd-D1a</i>	-42,4 *** (35,5 %)	-35,9 *** (26,7 %)	-49,1 *** (45,0 %)	-42,1 *** (36,9 %)	-35,0 ***... -46,4 *** (29,9–39,3 %)
<i>Rht8c Rht-B1e Ppd-D1a</i>	-56,7 *** (47,6 %)	-57,1 *** (42,4 %)	-60,5 *** (55,5 %)	-52,2 *** (46,1 %)	-50,1 ***... -65,9 *** (42,4–53,8 %)
<i>Rht8c Rht-D1b Ppd-D1a</i>	-39,5 *** (33,1 %)	-34,3 *** (25,5 %)	-45,7 *** (41,9 %)	-38,5 *** (33,8 %)	-34,7 ***... -47,0 *** (29,4–38,4 %)

Примечания. «+» или «-» – повышение или снижение ВР в сравнении с соответствующим аллелем рекуррента. Достоверно при * $p = 0,05$, ** $p = 0,01$, *** $p = 0,001$. Достоверность влияния генов и генотипов определена по НСР соответствующего уровня значимости для соответствующего фактора или взаимодействия [9].

высоте растений, которая в 2009 и 2010 гг. была достоверно ($p = 0,05$) ниже линий Степняк 3 (101 ± 3 см) и Степняк 4 (103 ± 4 см). Следует отметить, что линии Кооператорка К-90, Степняк 3 и Степняк 4 на 2–3 дня колосились раньше, чем Одесская 51 и Безостая 1. Однако при одинаковых сроках колосения и цветения линии Карлик 1 (72 ± 3 см) и Одесская 3К-75 (83 ± 5 см), обладающие одинаковым генотипом (*Rht8c Rht-B1b Rht-D1a Ppd-D1a*), достоверно ($p =$

$= 0,001$) различались по величине результирующего признака (ВР) во все годы исследования, т.е., кроме установленных молекулярно-генетическим анализом главных генов, обладающих сильным проявлением, в материале фигурируют и другие гены со слабым разнонаправленным влиянием на ВР, действие которых искажает влияние *Rht*-генов.

Выводы. Образец UA0102183 сорта Карлик 1 из коллекции НЦГРРУ ИР им. В.Я. Юрьева несет ген низкорослости *Rht-B1b* от Norin

10 и является следствием переопыления, а не мутации. Сорт Степняк гетерогенен по локусам *Xgwm261* и *Ppd-D1*. Выделены константные линии из сорта Степняк, различающиеся по высоте растений, продолжительности периода вегетации и аллельному составу этих локусов. Влияние на ВР генов *Rht8c*, *Rht-B1b*, *Rht-B1e* и *Rht-D1b* составляет в среднем 14, 18, 31 и 16 % соответственно, однако их вариация существенно модифицируется генетическим фоном рекуррентных форм и условиями года. Сочетание аллелей *Rht8c Rht-B1a Rht-D1b Ppd-D1a* наиболее благоприятно для условий Юга Украины, так как обеспечивает оптимальную высоту растений в контрастных условиях разных годов. Кооператорка имеет дополнительные аллели, способствующие высокорослости, а выделенные в расщепляющейся популяции от скрещивания Кооператорка × Гостианум 237 сорта Одесская 3, Одесская 16 и их производные, очевидно, являются трансгрессивными по высоте растений формами и содержат не идентифицированный(е) нами ген(ы), снижающий(е) высоту растений во все годы исследования. Для более полной информации, характеризующей влияние генов низкорослости на высоту растений, необходимо иметь данные, учитывающие разнообразие генетических фонов.

G.A. Chebotar, I.I. Motsnyy, S.V. Chebotar, Yu.M. Sivolap

EFFECTS OF DWARFING GENES
ON THE GENETIC BACKGROUND
OF WHEAT VARIETIES
OF THE SOUTH UKRAINE REGION

Effects of the *Rht8c*, *Rht-B1b*, *Rht-B1e* and *Rht-D1b* genes on the plant height of wheat have been investigated. Variations of these effects are significantly modified by genetic background and year conditions. Complex of the alleles *Rht8c Rht-B1 a Rht-D1b Ppd-D1a* is advantageous for the conditions of the South Ukraine region. There are gene(s) in the genotypes of some varieties which significantly decrease height and are unidentified by molecular markers in our investigation.

G.O. Chebotar, I.I. Moцний, C.B. Чеботар, Ю.М. Сиволан

ПРЯМІ ЕФЕКТИ ГЕНІВ
КОРОТКОСТЕБЛОВОСТІ НА ГЕНЕТИЧНОМУ
ФОНІ ВІДОМИХ СОРТІВ ПШЕНИЦІ
ПІВДНЯ УКРАЇНИ

Досліджено вплив генів *Rht8c*, *Rht-B1b*, *Rht-B1e* та *Rht-D1b* на ознаку висота рослин пшениці,

варіація яких істотно модифікується генетичним фоном та умовами року. Сполучення алелів *Rht8c Rht-B1a Rht-D1b Ppd-D1a* найбільш сприятливе для умов Півдня України, бо забезпечує оптимальну висоту рослин в контрастних умовах різних років досліджень. Встановлено, що у генотипах ряду сортів існують ген(и), що достовірно знижують висоту рослин та не визначаються за допомогою молекулярних маркерів.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Артюшенко П.Н., Артюшенко Н.П. Каталог сортов озимой пшеницы. – Одесса, 2006. – 15 с.
2. Хангильдин В.В. Создание аналогов старых селекционных сортов как метод консервации генов адаптивности для использования в селекции // Изогенные линии и генетические коллекции : Материалы II совещания. – Новосибирск, 1993. – 194 с.
3. Лыфенко С.Ф. Полукарликовые сорта озимой пшеницы. – Киев : Урожай, 1987. – 192 с.
4. Абакуменко А.В. Результаты использования конвергентных скрещиваний в селекции озимой пшеницы // Науч.-техн. бюл. СГИ (Одесса). – 1992. – № 1 (81). – С. 4–10.
5. Нефедов А.В. Прогресс селекции озимой пшеницы на Юге Украины // Науч.-техн. бюл. СГИ. – 1991. – № 1 (78). – С. 13–15.
6. Чеботар Г.О., Моцний І.І., Чеботар С.В. та ін. Визначення повноти відновлення генофону рекуррентних форм у короткостеблових аналогах старих сортів озимой пшениці // Синтетическая теория эволюции: состояние, проблемы, перспективы : Материалы Междунар. конф. – Луганск : Елтон-2, 2009. – С. 85–87.
7. Чеботарь Г.А., Чеботарь С.В., Моцний И.И. и др. Молекулярно-генетический анализ линий-аналогов мягкой пшеницы, различающихся по высоте растений // Вестн. ОНУ. – 2009. – 14, вып. 8. – С. 61–71.
8. Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика. – Минск : Высшейш. шк., 1973. – 319 с.
9. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. – М.: Колос, 1973. – 336 с.
10. Беспалова Л.А. О наследовании высоты растений гибридами озимой мягкой пшеницы // Селекция и генетика пшеницы : Сб. статей. – Краснодар, 1982. – С. 103–120.
11. Лыфенко С.Ф., Ериняк Н.И. Селекция сортов озимой пшеницы полукарликового типа для условий Юга Украины // Селекция и сортовая агротехника озимой пшеницы. – М., 1979. – С. 110–118.
12. Лобачев Ю.В. Эффекты генов низкорослости у

- яровой мягкой пшеницы в Поволжье : Автореф. дис... канд. биол. наук. — Одесса, 1988. — 18 с.
13. Мережко А.Ф., Писарева Л.А., Прилюк Л.В. Генетический контроль высоты растений // Генетика. — 1986. — 22, № 5. — С. 725–732.
 14. Flintham J.E., Börner A., Worland A.J. et al. Optimizing wheat grain yield: effects of *Rht* (gibberellin-insensitive) dwarfing genes // J. Agric. Sci. Camb. — 1997. — 128. — P. 11–25.
 15. Rebetzke G.J., Richards R.A. Gibberellic acid-sensitive dwarfing genes reduce plant height to increase kernel number and grain yield of wheat // Austral. J. Agricult. Res. — 2000. — 51, № 2. — P. 235–245.
 16. Addisu M., Snape J.W., Simmonds J.R., Gooding M.J. Reduced height (*Rht*) and photoperiod insensitivity (*Ppd*) allele associations with establishment and early growth of wheat in contrasting production systems // Euphytica. — 2009. — 166. — P. 249–267.
 17. Voss H.-H. Inheritance of quantitative resistance and aggressiveness in the wheat/*Fusarium* pathosystem with emphasis on *Rht* dwarfing genes : Diss. zur Erlangung des grades eines Doktors der Agrarwissenschaften. — Stuttgart — Hohenheim, 2010. — 56 p.
 18. Литвиненко М.А. Теоретичні основи та методи селекції озимої м'якої пшениці на підвищення адаптивного потенціалу для умов степу України : Автореф. дис. ... д-ра с.-г. наук. — Київ, 2001. — 46 с.
 19. Файт В.И., Чеботарь С.В., Мокану Н.В. и др. Эффекты аллелей гена *Rht8* по агрономическим признакам у озимой мягкой пшеницы в условиях степи юга Украины // Цитология и генетика. — 2007. — 41, № 2. — С. 30–36.
 20. Файт В.И., Федорова В.Р. Влияние различных генов *Ppd* на адаптацию и урожай в условиях юга степи Украины // Цитология и генетика. — 2007. — 41, № 6. — С. 26–33.
 21. Хангильдин В.В. Оценка короткостебельного аналога линии сорта озимой пшеницы Одесская 51 по компонентам урожая и мукомольно-хлебопекарным качествам // Науч.-техн. бюл. ВСГИ. — 1990. — № 3 (77). — С. 19–22.
 22. Worland A.J., Sayers E.J., Korzun V. Allelic variation at the dwarfing gene *Rht8* locus and its significance in international breeding programmes // Wheat in Global Environment. — Netherlands : Kluwer Acad. Publ., 2001. — P. 747–753.
 23. Мокану Н.В., Файт В.И. Различия эффектов аллелей генов *Vrd1* и *Ppd-D1* по зимо-морозостойкости и урожаю у озимой пшеницы // Цитология и генетика. — 2008. — 42, № 6. — С. 28–35.
 24. Файт В.И. Эффекты генов контроля продолжительности яровизации (*Vrd*) по агрономическим признакам у озимой мягкой пшеницы // Цитология и генетика. — 2007. — 41, № 5. — С. 18–26.
 25. Чеботарь С.В. Молекулярно-генетический анализ генофонда озимой мягкой пшеницы Украины : Дис. ... д-ра биол. наук. — Одесса, 2009. — 400 с.

Поступила 17.03.11