

СИСТЕМИ КОНТРОЛЮ ПОЧАТКОВОГО РОЗВИТКУ СУЧАСНИХ СЕЛЕКЦІЙНИХ ЗРАЗКІВ ОЗИМИХ ЗЕРНОВИХ КОЛОСОВИХ КУЛЬТУР У СГІ – НЦНС

Селекційні програми Селекційно-генетичного інституту — Національного центру насіннезнавства та сортовивчення (СГІ – НЦНС) щодо зернових колосових культур стосуються тільки робіт з озимими генотипами, які на тлі рецесивного за системою генів *vrn* генотипу (що контролює потребу в яровизації та затримку диференціації точки росту перед зимівлею) розрізняються за тривалістю вказаної потреби і рівнем фотоперіодичної чутливості (системи *Vrd* і *Ppd* генів, відповідно). Ні у кого не викликають сумнівів факти, що колишні шедеври вітчизняної селекції пшениці м'якої — сорти Одеська 16 та Миронівська 808 — відзначалися високим ступенем морозо-, зимостійкості, що значною мірою було пов'язано з тривалою потребою в яровизації та сильною реакцією на фотоперіод [1, 2]. Наступний шедевр селекції Безоста 1 (переваги за врожайністю та стійкістю до хвороб) вже виявляв послаблену фотоперіодичну чутливість і скорочену потребу в яровизації, що неодмінно спричинило зниження рівня стійкості до негативних температур [3]. Але ж і явний позитивний вплив на продуктивність таких фізіологічних властивостей призвів до того, що більшість сучасних сортів озимої пшениці не відрізняються тривалою потребою в яровизації та сильною фотоперіодичною реакцією. У результаті темпи їх осіннього розвитку прискорилися, а рівень морозостійкості потребує покращення.

Еволюційне походження різноманіття пшениць за вказаними генетичними системами контролю темпів початкового розвитку призвело до позитивного взаємозв'язку їх ефектів (більша затримка розвитку при посиленні обох фізіологічних властивостей, які ще й позитивно корелюють між собою) — у результаті варіювання дати колосіння мінімальне після тривалої яровизації при вирощуванні на подовженому фотоперіоді [4]. Ячмені ж осіннього строку сівби (озимі та дворучки) були виведені селекційним шляхом, і ефекти їх систем контролю тривалості яровизації та фотоперіодичної реакції на темпи початкового розвитку наче компенсують один одного: у типо-

во озимих генотипів затримка осіннього розвитку обумовлена наявністю суттєвої потреби в яровизації при варіюванні послабленої фотоперіодичної, а у дворучок вона здійснюється лише за рахунок дуже сильної фотоперіодичної чутливості за відсутності значної потреби в яровизації [5].

На жаль, інтенсивне вивчення до 70-х років минулого сторіччя вказаних фізіологічних систем було майже повністю припинено з початком «подолання наслідків лисенківщини», хоча й досі ніхто не заперечує існування цих систем. І лише в останні роки провідні селекціонери знову дійшли до розуміння, що різноманіття даних систем виявляється дуже важливим при селекції на адаптивність до стресових умов певних зон вирощування [6]. При аналізі комбінацій кліматичних параметрів сезонної вологозабезпеченості та температурних режимів зимівлі 43 останніх роки були розташовані у 8 групах і виявилось, що в кожній групі за реальної врожайності мають переваги сорти з певними комбінаціями різноманіття систем контролю початкового розвитку: вони розрізняються між групами і схожі всередині них. Такі факти повністю відповідають сучасній теорії еколого-генетичної організації кількісних ознак рослин [7], за якою в певних умовах виявляється і реалізується різноманіття генетичних систем, що відповідають за рівень стійкості до стресових чинників при вирощуванні (закон лімітуючого фактора або «бочка Лібіха»).

І тому ми за поданням зразків з селекційних підрозділів інституту оцінюємо їх тривалість яровизаційної потреби та рівень фотоперіодичної чутливості, тобто фізіологічні системи, що впливають на темпи початкового розвитку, мають ефект на стійкість до кліматичних стресів та контролюються генетичним різноманіттям.

Матеріали і методи

По 20 зелених 5-добових проростків у паперових рулонах кожного зразка в кожному варіанті дослідів піддавали штучній темпоральній яровизації з розрахунку одночасної висадки

(25–28 квітня в різні роки, коли природна температура майже не знижується до яровизаційного рівня) протягом 30–40–50 діб для озимих зразків м'якої пшениці (20–30–40 діб для ячменів) в кліматичних камерах при температурі +1–2 °С та 12-годинному освітленні. Варіант максимальної яровизації був повторений для наступного вирощування при штучно скороченому до 10 годин фотоперіоді (закривання темними кабінами з 17⁰⁰ до 7⁰⁰) і порівняння темпів колосіння з варіантом вирощування на природному фотоперіоді (15–17 годин). Висадку здійснювали по 10 проростків у 5-літрові посудини з ґрунтом, протягом вегетації вживали всіх необхідних заходів щодо поливу, підживлення та боротьби зі шкідниками і хворобами. Під час колосіння фіксували дату появи верхівки колоса на головному стеблі кожної рослини, яку трансформували в кількість діб від висадки до колосіння та згодом піддавали дисперсійному аналізу [8]. Тривалість яровизаційної потреби зразка визначали порівнянням середньої дати його колосіння у двох суміжних варіантах попередньої яровизації, коли затримка колосіння виявлялася вже несуттєвою. Різниця між середніми датами колосіння зразка після максимальної яровизації при вирощуванні на скороченому та природному фотоперіодах характеризувала рівень його фотоперіодичної чутливості.

Розмах рівнів фотоперіодичної чутливості умовно розподілено на 6 груп (за кількістю діб затримки колосіння на скороченому до 10 годин фотоперіоді протягом 6 тижнів після задовільної яровизації): 5–10 діб — слабка фотоперіодична реакція; 10–15 — середньослабка; 15–20 — середня; 20–25 — середньосильна; 25–30 — сильна; 30–35 — дуже сильна.

Майже ізогенні та заміщені лінії з ідентифікованими *Vrd* і *Ppd* генами, які головним чином і визначають різноманіття темпів розвитку пше-

ниць і ячменів осіннього строку сівби, використано як контролю для характеристики вивчених параметрів селекційних зразків, що надавалися для оцінки провідними селекціонерами інституту. Базова скоростиглість характеризувала кількість діб до колосіння від висадки на природному фотоперіоді після максимальної яровизації зелених 5-добових проростків, тільки для зразка Миронівська 808 рецесив — після 60 діб яровизації.

Результати та обговорення

Відмінності середніх показників базової скоростиглості між сезонами та зразками обумовлені середовищною варіацією режимів природної температури та інтенсивності освітлення і різноманіттям генофонів за системою мінорних генів складної системи генів *Eps* (скоростиглості *per se*). І тому вони вимагають обов'язкового використання однакового контрольного набору ліній при вивченні селекційних зразків у різні сезони для порівняння останніх між собою. Тим не менш, головні параметри, що вивчалися, тривалості яровизаційної потреби та рівня фотоперіодичної чутливості контрольних зразків у різні сезони були константними, що свідчить про їх доволі об'єктивну оцінку навіть при вивченні дослідного зразка в одному сезоні на тлі базової скоростиглості конкретного сезону (табл. 1).

Оскільки умови штучної яровизації (крім варіантів її тривалості) були однаковими для всіх зразків, як і умови догляду (полив та боротьба зі шкідниками та хворобами) при вирощуванні після одночасної висадки, то головними чинниками, які спричинили розмах варіювання дат колосіння між сезонами, були саме неоднакові природні інтенсивність освітлення та температурний режим вегетації.

Вони максимально прискорювали колосіння всіх зразків у 2011 р. та найбільш затримували

Таблиця 1

Характеристика показників контрольних ліній, 2011–2014 рр.

Зразок	Базова скоростиглість	Яровизаційна потреба	Фотоперіодична чутливість
Миронівська 808 рецесив	46,3–53,0	60	сильна
Миронівська 808 <i>Vrd 1</i>	46,8–55,9	50	сильна
Миронівська 808 <i>Vrd 2</i>	46,9–56,2	55	сильна
Альбідум 114 <i>Vrd 3</i>	42,5–45,1	50–55	сильна
Ciano <i>Ppd-D1a</i>	43,0–47,3	45	слабка
Cappelle Desprez <i>Ppd-B1c</i>	39,2–39,7	30–35	середньослабка
Миронівська 808 <i>Ppd-A1a</i>	44,0–50,2	50–55	середньосильна
НІР _{0,05}	0,29–0,37		

його у 2013 р., не впливаючи між сезонами на рівень параметрів, що оцінювалися. Так, тривалість потреби в яровизації виявилася завжди від максимальної у Миронівської 808 рецесивного генотипу до мінімальної у лінії Cappelle Desprez з домінантним алелем *Ppd-B1c*, охоплюючи генетичне різноманіття даної ознаки від 60 до 30–35 діб. Оцінка ж фотоперіодичної чутливості вказаних контрольних зразків виявила постійно розмах варіювання її рівня від слабкого у лінії Сіано з домінантним алелем *Ppd-D1a* до сильного у всіх носіїв тільки рецесивних генів даної системи, хоча вони й розрізнялися за алелями генів системи *Vrd*, які контролюють відмінності тривалості яровизаційної потреби.

Виходячи з цього ми мали всі підстави узагальнити за роками результати оцінок показників, що вивчалися, для різних зразків протягом всіх 4 років досліджень. Конкретні дані щодо рівнів яровизаційної потреби та фотоперіодичної чутливості для кожного з 319 оцінених зразків наведені в річних звітах відділу генетики, що надавалися відділенню рослинництва НААНУ, а тут розглянемо лише узагальнений розподіл кількості конкретних зразків різних наукових підрозділів інституту в окремих групах за рівнями оцінених показників. Аналізуючи дані табл. 2, можна констатувати, що розмах варіювання показника базової скоростиглості серед зразків лабораторії селекції інтенсивних сортів пшениці (різниця 16,5 діб) суттєво перевищував рівень середовищної варіації даного показника в межах конкретних ліній (різниця від 0,5 до 9,3 доби).

Скоріш за все це було обумовлено більш широким різноманіттям генетичних систем «ско-

ростиглості *per se*» у даному наборі, ніж у контрольному та двох інших наборах. Серед ліній пшениці, які були виділені селекціонерами за врожайністю після конкурсного сортовипробування і надані нам для аналізу, переважна більшість в наборах відділу селекції і насінництва пшениці та лабораторії селекції інтенсивних сортів пшениці виявила скорочену потребу в яровизації (40–45 діб) і слабше середнього рівень фотоперіодичної чутливості. І лише рослинам одиничних ліній була притаманна тривала потреба в яровизації (55 і > діб) та сильна фотоперіодична реакція. Можливо, це вказувало на переваги селекційної цінності такого поєднання фізіологічних реакцій прискорення початкового розвитку, але ж зовсім не відкидаються факти цілеспрямованого підходу авторів в останні десятиріччя до підбору вихідного матеріалу для схрещувань, який перш за все і був носієм подібних генів. Про це деякою мірою свідчать результати аналізу набору ліній (хоч і меншого за обсягом) з відділу генетичних основ селекції, процентні частки вказаних комбінацій фізіологічних характеристик тут майже протилежні. І скоріш за все причиною цьому був зовсім інший вихідний матеріал, який використано зі світової колекції для створення принципово нових за показниками якості генотипів спеціального призначення. А ось частка неоднорідних зразків з виявленням субліній за вивченими показниками виявилася майже однаковою в усіх наборах.

Досліджені характеристики фізіологічних систем початкового розвитку ячменю осіннього строку сівби (табл. 3) значною мірою відрізняються від таких, що були наведені для пше-

Таблиця 2

Кількість зразків пшениць різних підрозділів інституту з відповідними рівнями показників, 2011–2014 рр.

Показники		Підрозділ інституту	ВСіНП*	ЛСІСП*	ВГОС*
Усього зразків			93	95	12
Серед них з сублініями			9	9	2
Базова скоростиглість	Ліміти		39,9–48,3	39,5–56,0	44,5–52,9
	НІР _{0,05}		0,25–0,38	0,25–0,35	0,27
Яровизаційна потреба	40–45		61	53	2
	45–50		24	35	7
	55 і >		8	7	3
Фотоперіодична реакція	< середньої		82	78	3
	середня		3	8	3
	сильна		8	9	6

Примітка: * ВСіНП — відділ селекції і насінництва пшениці; ЛСІСП — лабораторія селекції інтенсивних сортів пшениці; ВГОС — відділ генетичних основ селекції.

Таблиця 3

Кількість зразків ячменю різних підрозділів інституту з відповідними рівнями показників, 2011–2014 рр.

Показники	Підрозділ інституту	Відділ селекції та насінництва ячменю		Відділ генетичних основ селекції
		сорта	лінії КСВ	
Усього зразків		32	40	47
Серед них з сублініями		5	9	13
Базова скоростиглість	Ліміти	39,0–66,0	29,0–54,0	36,4–68,8
	НІР _{0,05}	0,25–0,29		0,27–0,31
Яровизаційна потреба	< 20	9	23	25
	30–35	13	13	12
	40 і >	10	4	10
Фотоперіодична реакція	дуже сильна	13	20	4
	сильна	6	16	18
	слабше сильної	13	4	25

ниці м'якої. Перш за все, можна наочно бачити зростання частки неоднорідних зразків щодо вивчених показників, які виявляються навіть не тільки серед селекційних ліній, але й у наборі сортів (використаних як вихідний матеріал та/або вже переданих до державного випробування). Подібне зростання в наборі зразків відділу генетичних основ селекції могло бути й не чимось надзвичайним, тому що ця програма створення голозерного та *ваху* типу ячменю для осіннього строку сівби була розпочата зовсім недавно, лінії ще не дійшли до розсадників конкурсного сорто-випробування і не завершили гомозиготизацію. Але ж такий факт у матеріалі з відділу селекції та насінництва ячменю, скоріш за все, вказує на труднощі ідентифікації різноманіття даних систем у ячменю в природних умовах (осіння сівба значно нівелює відмінності ефектів різних генотипів щодо темпів колосіння), для виявлення різноманіття за окремими системами потрібне дослідження в модельованих умовах.

В усіх наборах зразків ячменю спостерігали також суттєве зростання розмаху варіювання за базовою скоростиглістю у порівнянні з пшеницею (або через значний вплив систем «скоростиглості *per se*», або, скоріш за все, внаслідок післядії ефектів систем *Vrd* і *Ppd* генів ячменю саме в умовах над'яровизації при вирощуванні на природному фотоперіоді — ячмінь ближче до короткоденних культур). І тому такий розмах варіювання досягав рівнів фізіологічних реакцій. Значна кількість зразків із зовсім низькою потребою в яровизації (менше 20 діб) в усіх наборах була притаманна дворучкам, у яких затримка темпів осіннього розвитку компенсувалася дуже сильним рівнем фотоперіодичної чутливості (хоча серед зразків відділу генетичних основ се-

лекції виявилось, що багато ліній на ранніх етапах селекції при «переводі» *ваху* та голозерних генотипів на озимий генофон ще зберігали більш слабку фотоперіодичну реакцію і могли бути віднесені до типово ярих). А серед типово озимих зразків з суттєвою яровизаційною потребою (навіть більше 40 діб, що доволі рідко для ячменів і вселяє надію на задовільний рівень їх морозостійкості) були виявлені навіть такі, що характеризуються сильною фотоперіодичною чутливістю не тільки серед зразків у наборі вихідних сортів, але й серед перспективних селекційних ліній КСВ. Подібного селекційного матеріалу не виявлялося ще 5–10 років тому назад, хоча й досі зберігається привілей щодо селекції дворучок ячменю, а не типово озимих генотипів.

Висновки

Провідні селекціонери озимих зернових колосових культур знову повертаються до оцінок генетичного різноманіття щодо тривалості яровизаційної потреби та рівня фотоперіодичної чутливості як важливих селекційних властивостей, які обумовлюють темпи початкового розвитку і перехід до диференціації точки росту рослин, впливаючи на рівень адаптивності, тобто стійкості до (або на можливість обминути) стресових лімітів середовища.

Для більшості селекційних зразків озимої пшениці м'якої характерна послаблена фотоперіодична реакція і частково скорочена потреба в яровизації. Зв'язок таких характеристик з перевагами за врожайністю (при зниженні адаптивності під час зимівлі) потребує подальшого вивчення, оскільки серед перспективних ліній останніх років знову почали виявлятися зразки з сильною фотоперіодичною чутливістю та трива-

люю потребою в яровизації. Можливо, при новому оберті спіралі селекційного процесу (до цього після Безостої 1 та інтенсивного використання майже фотонейтрального вихідного матеріалу вся селекція базувалася на подібному генофоні) введення в сучасний підвищений за продуктивністю генофон минулих характеристик темпів початкового розвитку приведе ще й до покращення адаптивних властивостей майбутнього селекційного матеріалу.

При селекції ячменю для осіннього строку сівби й досі перевага надається дворучкам, за тримка початкового розвитку яких обумовлена дуже сильною фотоперіодичною реакцією на тлі короткої потреби в яровизації. Але виявлення в останні роки типово озимих генотипів з суттєвою потребою в яровизації, яка у них вже комбінується з сильною фотоперіодичною чутливістю, може слугувати підставою для перегляду точки зору на зазначену перевагу дворучок.

ЛІТЕРАТУРА

1. Стельмах А. Ф. Физиолого-генетические аспекты продуктивности с точки зрения генетики развития мягких пшениц // Теоретические и прикладные аспекты селекции и семеноводства пшеницы, ржи, ячменя и тритикале. — Одесса, 1981. — С. 112–113.
2. Файт В. І. Ідентифікація і ефекти алелів генів темпів розвитку пшениці: автореф. дис. ... д-ра біол. наук: спец. 03.00.15 «Генетика». — Одеса, 2009. — 39 с.
3. Мусич В. Н. Фотопериодическая чувствительность и морозостойкость современных сортов озимой пшеницы // НТБ ВСГИ. — 1983. — № 2 (48). — С. 21–24.
4. Стельмах А. Ф., Файт В. І. Разнообразие генотипов современных сортов озимой мягкой пшеницы по потребности в яровизации и фоточувствительности // Молекулярная и прикладная генетика. — 2011. — 12. — С. 15–18.
5. Стельмах А. Ф., Лінчевський А. А., Файт В. І. Зв'язок реакцій яровизації та фоточутливості у дворучок і озимих сортів ячменю // Зб. наук. праць СГІ. — Одеса. — 2006. — 10. — С. 3–12.
6. Литвиненко М. А. Особисте повідомлення.
7. Драгавцев В. А. Уроки эволюции генетики растений // Биосфера. — 2012. — 4, № 3. — С. 251–260.
8. Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. — М.: Колос, 1973. — 327 с.

STELMAKH A.F., FAYT V.I.

Plant Breeding and Genetics Institute — NCSCI of NAASU, Ukraine, 65036, Odessa, Ovidiopol'skaya road, 3, e-mail: stegen@ukr.net

SYSTEMS OF INITIAL DEVELOPMENT CONTROL IN MODERN CEREAL BREEDING SPECIMENS AT PBGI-NCSCI

Aims. To evaluate breeding lines and cultivars on their vernalization requirement duration and photosensitivity level. **Methods.** Heading date registration after various duration of artificial vernalization and planting in long and short daylength. **Results.** The majority of modern winter bread wheat lines showed lowered vernalization requirement and weak photosensitivity, possibly relating to higher yield. And only solitary stocks revealed stronger reactions, although they relate to frost resistance improvement. The lines of alternative barley revealed very strong photoreactions which compensate their losses in autumn initial development delay due to almost full absence of vernalization requirement. The last characteristic was expressed (even pronounced — more than 40 days) in typical winter stocks, what allows to expect sufficient frost resistance when it is followed by strong photosensitivity, although the last was revealed in rare winter lines yet. **Conclusions.** Leading breeders of cereals are again interested in evaluation of physiological systems influencing initial development as having adaptive value.

Keywords: winter wheat and barley, modern breeding lines, vernalization requirement duration, level of photosensitivity.