

УДК 633.11"324"575.113.477

© 2017

*В.І. Файт,**член-кореспондент НААН,
доктор біологічних наук**О.О. Погребнюк**А.Ф. Стельмах,**академік НААН, доктор
біологічних наук**Селекційно-генетичний
інститут — Національний
центр насіннізнавства та
сортівивчення*

ІДЕНТИФІКАЦІЯ ТА ЕФЕКТИ АЛЕЛІВ ГЕНА *Vrd2* ЗА ГОСПОДАРСЬКО ЦІННИМИ ОЗНАКАМИ ПШЕНИЦІ В УМОВАХ ПІВДЕННОГО СТЕПУ УКРАЇНИ

Мета. Ідентифікувати рекомбінантно-інбредні лінії пшениці комбінації схрещування Оренбурзька 48//Cappelle Desprez/2B Chinese Spring і оцінити ефекти алелів гена *Vrd2* на деякі господарсько цінні ознаки. **Методи.** Темпоральна яровизація, генетичний аналіз, біологічна статистика. **Результати.** Ідентифіковано генотип батьківських компонентів і рекомбінантно-інбредних ліній пшениці Оренбурзька 48//Cappelle Desprez/2B Chinese Spring за алельним станом гена *Vrd2*. Cappelle Desprez/2B Chinese Spring та 43 лінії є носіями домінантного алеля гена *Vrd2*, сорт Оренбурзька 48 і 18 ліній — рецесивного *vrd2*. Оцінено вплив алелів гена *Vrd2* на окремі господарсько цінні ознаки. **Висновки.** Порівняно з лініями-носіями рецесивного алеля *vrd2* наявність домінантного алеля *Vrd2* призводить до зменшення зимо-, морозостійкості, проте скорочується період до колосіння та збільшуються маса зерна з колоса і врожайність зерна.

Ключові слова: пшениця, алелі гена *Vrd2*, яровизація, генотип, колосіння, урожай, рекомбінантно-інбредні лінії.

Потреба в низькій температурі (яровизація) — один з найважливіших адаптивних механізмів, що надає можливості рослинам озимих культур помірного клімату перезимувати через затримку розвитку восени на вегетативній стадії розвитку та сформувати врожай за сприятливих умов весняно-літнього періоду вегетації. Триваліша потреба в яровизації зумовлює повільніший розвиток на початкових етапах, тому перехід до формування диференційованої точки росту і зачатків репродуктивних органів у таких генотипів відбувається значно пізніше [1]. Триваліша затримка переходу

до репродуктивного розвитку визначає як рівень стійкості рослин до негативних температур [2], так і тривалість періоду до початку зниження цієї стійкості [3].

У сортів пшениці озимої виявлено істотні відмінності за тривалістю потреби в яровизації — 15–60 і більше діб [4–6]. Для сортів конкретного регіону характерна певна тривалість потреби в яровизації, що свідчить про адаптивну цінність подібних генотипів для певних умов вирощування. Сучасним сортам пшениці озимої Південного Степу України (V–VII сортозіміна СГІ — НЦНС, м. Одеса) притаманна 30–40-добова потреба в яровизації [7]

на відміну від сортів II–IV сортозмін цього регіону типу Одеської 16 та Миронівської 808, яким для переходу до генеративного розвитку потрібна яровизація 50–60 діб. Це стало наслідком широкого використання в 50–60-ті роки минулого сторіччя в селекції пшениці озимої на півдні України ярих напівкарликових сортів Мексики, США, Індії, які є джерелом низки корисних ознак, що позитивно впливають на ритм та інтенсивність накопичення біологічного і фактичного врожаю [8].

Тенденція до скорочення потреби в яровизації спостерігається і у сортів центральної частини Лісостепу України [9]. Серед сортів Миронівського інституту пшениці імені В.М. Ремесла вже 76% зразків для переходу до генеративного розвитку достатньо 30–40 діб яровизації. І лише 24% колосяться після 50–60-добової яровизації. Водночас у Чехії після 2000 р. виявлено істотний зсув у напрямі селекції сортів з тривалішим періодом яровизації [10].

Відмінності за тривалістю потреби в яровизації впливають на тривалість періоду до колосіння, посухо-, зимо-, морозостійкість, масу зерна з колоса і урожай [11–14]. На півдні України скорочена потреба в яровизації сприяє достовірному зростанню врожаю зерна, але призводить до зниження зимо-, морозостійкості [15].

У пшениці озимої виявлено 3 гени (*Vrd1*, *Vrd2* і *Vrd3*) з неоднаковою експресивністю, що контролюють відмінності за тривалістю потреби в яровизації. Ген *Vrd1* локалізовано в хромосомі 4A, ген *Vrd2* — 5D, а *Vrd3* — на одній з хромосом 1A, 6A або 4B [16]. Для рецесивного за генами *Vrd* генотипу притаманна тривалість потреби в яровизації від 55–60 діб і більше, наявність домінантного гена *Vrd1* скорочує її до 25–35 діб, а *Vrd2* або *Vrd3* — до 35–45 діб. Під час створення нових морозостійкіших сортів для Південного Степу України рекомендовано використання домінантного алеля гена *Vrd2*, оскільки генотипи *vrd1*, *Vrd2*, *vrd3* зимо-, морозостійкіші і достовірно не відрізнялися за урожаем зерна від найпоширеніших на цей час у виробництві генотипів *Vrd1*, *vrd2*, *vrd3* та *Vrd1*, *Vrd2*, *vrd3*.

Мета досліджень — ідентифікація рекомбінантно-інбредних ліній пшениці комбінації схрещування Оренбурзька 48//Cappelle Desprez/2B Chinese Spring та оцінка ефектів

алелів гена *Vrd2* на деякі господарсько цінні ознаки.

Методи досліджень. Об'єктами досліджень є 64 рекомбінантно-інбредні лінії (РІЛ) $F_{2:9}$ від схрещування сорту Оренбурзька 48 і рекомбінантно-заміщеної за 2В хромосою лінії Cappelle Desprez/2B Chinese Spring. Сорт Оренбурзька 48 і лінія Cappelle Desprez/2B Chinese Spring розрізнялися у польових умовах за висотою рослин, даютою колосіння, кількістю колосків головного колоса, опушенням колоскових лусок та ін. Із більш ніж 190 РІЛ, створених методом ОСП (одне сім'я на потомство = SSD — single seed descent), були відібрані 64 лінії, для яких притаманні всі можливі комбінації цих відмінностей між батьками.

Гібридологічний аналіз за генами *Vrd* сорту пшениці Оренбурзька 48 та лінії Cappelle Desprez/2B Chinese Spring здійснено за методикою, розробленою у СГП — НЦНС. Тестерами були майже ізогенні лінії Еритроспермум 604-*Vrd1*, Еритроспермум 604-*Vrd2* та сорти Еритроспермум 604 і Миронівська 808 (обидва *vrd1*, *vrd2*). Для ідентифікації *Vrd*-генотипів 64 РІЛ 5-денні проростки кожної лінії яровизували протягом 40 та 30 діб у камері КНТ-1 за 2°C та освітлення 12 год інтенсивністю 3000 лк, а батьківський сорт Оренбурзька 48 та лінію Cappelle Desprez/2B Chinese Spring — ще й додатково протягом 50 діб. Після закінчення яровизації проростки висаджували (26 квітня) у 5-літрові посудини, по 10 рослин у кожній, і вирощували на вегетаційному майданчику в умовах природного (від 14 год 20 хв до 15 год 46 хв) дня. Для визначення тривалості періоду до колосіння (ТПК) на вегетаційному майданчику реєстрували дату колосіння індивідуальних рослин.

Для оцінки ефектів алелів гена *Vrd2* насіння РІЛ і батьків висівали восени 2011–2013 рр. (22, 12 і 4 жовтня, відповідно) на ділянках площею 3 м² по 500 зерен на 1 м² на дослідній ділянці відділу загальної та молекулярної генетики СГП — НЦНС. Повторність дослідів — 3-разова. Морозостійкість проростків оцінювали за температури –12°C [17], а рослин у фазі кушіння — за –13...–14°C [18]. В останньому випадку в II декаді січня або в I декаді березня (залежно від наявності сніжного покриву) відбирали в полі по 75–90 рослин кожного

генотипу (по 25–30 рослин кожної повторності). Зимостійкість визначали у полі підрахунком рослин наприкінці жовтня та навесні (тих, що перезимували). Під час вегетації реєстрували дату колосіння за наявності на ділянці 75% рослин, що колосилися, яку трансформували (від дати 1 травня) в ТПК. Після збирання у 30 рослин кожної лінії (по 10 з повторності) оцінювали висоту рослин (ВР), продуктивне кущіння (ПК), кількість (КЗК) і масу (МЗК) зерен колоса, масу 1000 зерен (МТЗ), масу зерна та соломи рослини для розрахунку коефіцієнта господарського використання біомаси ($K_{\text{гос}}$), а також кількість продуктивних пагонів на одиницю площі (КПП) і урожай зерна (УЗ).

Метеорологічні умови за період проведення досліджень включали весь спектр можливих несприятливих чинників середовища, поширених у Степу України. Це дало змогу об'єктивно оцінити вихідний матеріал щодо середньої адаптованості для даних умов, а також провести диференціацію за різними алелями гена *Vrd2* батьків та РІЛ пшениці озимої за комплексом господарсько цінних ознак.

Статистичне оброблення даних здійснювали за загальноприйнятими методиками розрахунків середньої арифметичної, t - та χ^2 -критеріїв і дисперсійного аналізу [19].

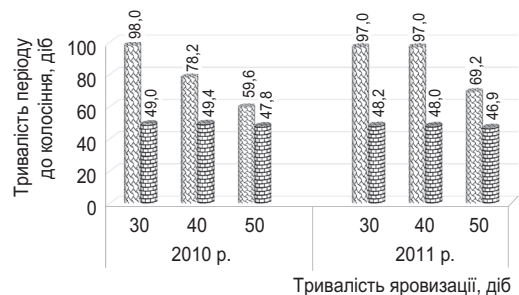
Результати досліджень. Сорт Оренбурзька 48 і рекомбінантно заміщена за 2В хромосомою лінія Cappelle Desprez/2B Chinese Spring розрізняються за тривалістю потреби в яровизації (рисунок). Для рослин лінії Cappelle Desprez/2B Chinese Spring притаманна 30-добова потреба в яровизації. Колосіння рослин цієї лінії після вказаної тривалості яровизації спостерігали на 49,0 і 48,2 добу в 2010 і 2011 рр. відповідно. Подальше збільшення тривалості попередньої яровизації до 40 або 50 діб не призводило до істотного скорочення ТПК лінії Cappelle Desprez/2B Chinese Spring. Рослинам сорту Оренбурзька 48, навпаки, для переходу до генеративного розвитку потрібна яровизація близько 50 діб. Рослини цього сорту колосилися після 50-добової яровизації на 59,6 і 69,2 добу в 2010 і 2011 рр. відповідно. За тривалості яровизації 40, а тим більше 30 діб рослини сорту Оренбурзька 48 до закінчення експерименту (на 97–98-му добу) були у фазі кущіння. Лише в умовах 2010 р. після 40-добової

яровизації спостерігали колосіння 6-ти з 10-ти рослин на 62–88-му добу.

Серед рослин F_2 популяції, одержаної від схрещування сорту Оренбурзька 48 та лінії Cappelle Desprez/2B Chinese Spring у 2012 р. виявили 53 рослини, що колосилися після 40-добової яровизації, і 20 рослин, що не колосилися. Це співвідношення достовірно відповідало теоретично очікуваному 54,75:18,25, за відмінностей алелів одного гена (3:1). Критерій відповідності $\chi^2_{3,1}$ дорівнює 0,77. У 2016 р. розщеплення в F_2 за цією комбінацією також становило 56 рослин, що колосилися, 13 рослин, що не колосилися, і відповідало моногенному ($\chi^2_{3,1}=1,40$), що дає змогу стверджувати про моногенну відмінність батьківських компонентів.

За результатами гібридологічного аналізу можна зробити висновок, що лінія Cappelle Desprez/2B Chinese Spring є носієм доміантного гена *Vrd2* (табл. 1). Цей висновок ґрунтується на наявності моногенних відмінностей рослин, що колосилися і не колосилися після 40-добової яровизації, в популяції F_2 від схрещування вказаної лінії з рецесивним за генами *vrd* тестером. Водночас спостерігали відсутність розщеплення (усі рослини виколосилися) в комбінації схрещування лінії Cappelle Desprez/2B Chinese Spring з доміантним за геном *Vrd2* тестером і наявність дигенних відмінностей у комбінаціях схрещування з доміантним за геном *Vrd1* або *Vrd3* тестерами.

На відміну від лінії Cappelle Desprez/2B Chinese Spring за схрещування сорту



Тривалість періоду до колосіння сорту Оренбурзька 48 та лінії Cappelle Desprez/2B Chinese Spring після яровизації різної тривалості у 2010 і 2011 рр.: ▨ — Оренбурзька 48; ▩ — Cappelle Desprez/2B Chinese Spring

Оренбурзька 48 з рецесивним за генами *Vrd* тестером розщеплення в F_2 після 40-добової яровизації немає. Усі рослини були у фазі куштиння. Водночас у F_2 популяціях за схрещування цього сорту з моногенно домінантними за генами *Vrd1*, *Vrd2* або *Vrd3* виявили розщеплення на рослини, які колосилися або не колосилися, що не завжди відповідало теоретично очікуваному за дигенних відмінностей батьків. Проте сам факт наявності розщеплення на рослини, що колосилися або не колосилися, вважаємо, може свідчити про наявність генетичних відмінностей сорту Оренбурзька 48 і тестерів-носіїв гена *Vrd1* у 2012 р. або *Vrd3* у 2012 та 2016 рр. Отже, сорт Оренбурзька 48 є рецесивним генотипом за генами *Vrd*.

Оскільки відмінності за тривалістю потреби в яровизації між сортом пшениці Оренбурзька 48 (50 діб) і лінією *Cappelle Desprez/2B Chinese Spring* (30 діб) зумовлені лише алельними відмінностями за геном *Vrd2* (*vrd2* або *Vrd2*, відповідно), то використання 40- і 30-добової яровизації дасть змогу ідентифікувати генотип рекомбінантно-інбредних ліній за геном *Vrd2*. Наявність домінантного алеля гена *Vrd2* у генотипі лінії сприятиме ранньому колосінню (скороченню періоду до колосіння), а алеля *vrd2* навпаки — стримуватиме розвиток, що фенотипово виявляється у збільшенні ТПК ліній з цим алелем.

РІЛ за 40- і 30-добової яровизації істотно відрізнялися за ТПК (табл. 2). Так, розмах варіювання періоду до колосіння

РІЛ за яровизації 40 діб становив від 47,2 (лінія 58) — до 88,7 доби (лінія 139) та 57,6–91,5 доби за яровизації 30 діб, відповідно лінії 58 та 177. В обох варіантах тривалості яровизації спостерігали лінії, що не колосилися. Критерієм розподілу популяції РІЛ на носіїв домінантного або рецесивного алеля гена *Vrd2* використовували дату колосіння (62 доби) за 40-добової яровизації першої рослини сорту Оренбурзької 48 — носія рецесивного алеля *vrd2*. Тому лінії 58, 50, 10, 96, 44, 60, 17, 33, 23, 45, 131, 105, 24, 92, 28, 148, 71, 97, 59, 74, 57, 164, 117, 98, 165, 121, 80, 112, 166, 151, 89, 146, 90, 185, 177, що колосилися, як і лінія *Cappelle Desprez/2B Chinese Spring* після 30- та 40-добової яровизації можуть характеризуватися як носії гена *Vrd2*. Водночас лінії, які не колосилися за 30-добової, але колосилися за 40-добової яровизації на 51,8–57,2 доби (лінії 94, 13, 39, 40, 29, 56, 5, 14), були також зараховані до носіїв домінантного гена *Vrd2*. Інші лінії цієї групи (36, 111, 77, 109, 65, 124, 133, 35, 118, 143, 38, 140, 108, 122, 139, 152, 153, 161), які колосилися через 59,8–88,7 доби або не колосилися взагалі, можна охарактеризувати як носіїв рецесивного алеля *vrd2*.

Більшість досліджених ліній колосилися у межах 3-х діб. Водночас варіювання за тривалістю періоду до колосіння індивідуальних рослин ліній 181, 31 та 136 становило 30–39 діб. Тому ці 3 лінії охарактеризовано як можливі популяції за алелями гена *Vrd2* (*Vrd2/vrd2*). Отже, ідентифіковані

1. Співвідношення розщеплення F_2 популяцій на рослини, що колосяться або не колосяться, від схрещування сорту пшениці Оренбурзька 48 та лінії *Cappelle Desprez/2B Chinese Spring* з тестерами генів *Vrd* після 40-добової яровизації

Сорт, лінія	Рік	Тестер			
		Рецесив	<i>Vrd1</i>	<i>Vrd2</i>	<i>Vrd3</i>
<i>Cappelle Desprez/2B Chinese Spring</i>	2012	63:12*	59:7**	77:0	66:4**
	2013	56:12*	69:8**	73:0	71:4**
	2015	67:15*	72:8**	77:0	72:3**
	2016	65:13*	88:3**	–	–
Оренбурзька 48	2012	0:36	24:38	52:13*	39:30
	2013	0:54	43:11*	65:20*	49:17*
	2016	–	60:19*	49:18*	52:28

* $\chi^2_{3;1} < 3,84$; ** $\chi^2_{15;1} < 3,84$.

**2. Генотипи за алелями гена *Vrd2* та тривалість періоду до колосіння рекомбінантно-ін-
бредних ліній пшениці Оренбурзька 48//Cappelle Desprez/2B Chinese Spring після 30- та
40-добової яровизації, діб**

Лінія	Генотип	40 діб	30 діб	Лінія	Генотип	40 діб	30 діб	Лінія	Генотип	40 діб	30 діб
58	<i>Vrd2</i>	47,2±0,80	57,6±2,16	164	<i>Vrd2</i>	60,8±1,24	65,5±2,25	36	<i>vrd2</i>	59,8±2,43	н/к
50	<i>Vrd2</i>	48,2±0,20	54,3±1,11	117	<i>Vrd2</i>	61,2±0,80	84,5±7,80	111	<i>vrd2</i>	61,0±1,58	н/к
10	<i>Vrd2</i>	49,0±1,26	52,0±0,89	98	<i>Vrd2</i>	62,0±0,95	81,4±6,96	77	<i>vrd2</i>	62,0±5,10	н/к
96	<i>Vrd2</i>	49,2±1,20	55,8±2,13	165	<i>Vrd2</i>	62,0±1,14	84,2±5,64	109	<i>vrd2</i>	62,8±3,20	н/к
CD*	<i>Vrd2</i>	49,4±0,51	49,0±1,76	121	<i>Vrd2</i>	64,0±1,61	75,2±1,96	65	<i>vrd2</i>	63,4±2,62	н/к
44	<i>Vrd2</i>	50,2±1,39	58,6±1,72	80	<i>Vrd2</i>	64,6±2,62	71,6±0,98	124	<i>vrd2</i>	63,5±2,40	н/к
60	<i>Vrd2</i>	51,6±1,54	58,6±2,16	112	<i>Vrd2</i>	64,8±3,66	91,8±6,20	133	<i>vrd2</i>	65,7±1,90	н/к
17	<i>Vrd2</i>	53,6±1,17	82,3±10,27	166	<i>Vrd2</i>	65,6±1,25	74,5±1,50	35	<i>vrd2</i>	66,0±1,05	н/к
33	<i>Vrd2</i>	53,8±0,20	72,6±6,76	151	<i>Vrd2</i>	65,7±0,67	73,3±0,85	118	<i>vrd2</i>	66,0±0,58	н/к
23	<i>Vrd2</i>	54,0±0,63	63,0±2,08	89	<i>Vrd2</i>	66,0±1,58	84,8±8,14	143	<i>vrd2</i>	66,0±1,00	н/к
45	<i>Vrd2</i>	54,8±2,84	65,8±8,07	146	<i>Vrd2</i>	67,0±1,00	82,8±8,83	38	<i>vrd2</i>	68,0±0,70	н/к
131	<i>Vrd2</i>	54,8±0,86	67,2±8,12	90	<i>Vrd2</i>	67,7±1,33	93,6±4,40	140	<i>vrd2</i>	69,3±1,31	н/к
105	<i>Vrd2</i>	55,0±0,89	58,0±0,91	185	<i>Vrd2</i>	68,0±0,45	86,5±6,64	108	<i>vrd2</i>	70,0±3,03	н/к
24	<i>Vrd2</i>	55,4±0,98	60,2±0,97	177	<i>Vrd2</i>	72,5±5,50	91,5±6,50	122	<i>vrd2</i>	75,5±7,50	н/к
92	<i>Vrd2</i>	55,8±1,80	75,8±7,07	94	<i>Vrd2</i>	51,8±0,58	н/к**	Op.*	<i>vrd2</i>	78,2±8,14	н/к
28	<i>Vrd2</i>	56,6±1,29	61,0±0,89	13	<i>Vrd2</i>	52,0±0,77	н/к	139	<i>vrd2</i>	88,7±9,33	н/к
148	<i>Vrd2</i>	57,0±1,10	66,2±2,22	39	<i>Vrd2</i>	54,5±1,19	н/к	152	<i>vrd2</i>	н/к	н/к
71	<i>Vrd2</i>	57,0±0,58	92,2±5,80	40	<i>Vrd2</i>	56,0±0,95	н/к	153	<i>vrd2</i>	н/к	н/к
97	<i>Vrd2</i>	57,2±0,49	67,0±2,10	29	<i>Vrd2</i>	56,2±1,32	н/к	161	<i>vrd2</i>	н/к	н/к
59	<i>Vrd2</i>	58,0±1,22	82,2±6,46	56	<i>Vrd2</i>	56,8±1,55	н/к	136	<i>vrd2/Vrd2</i>	73,4±10,2	н/к
74	<i>Vrd2</i>	58,4±1,94	76,5±3,50	5	<i>Vrd2</i>	57,0±2,26	н/к	31	<i>vrd2/Vrd2</i>	78,6±8,4	н/к
57	<i>Vrd2</i>	59,0±0,41	73,0±8,38	14	<i>Vrd2</i>	57,2±1,16	н/к	181	<i>vrd2/Vrd2</i>	90,5±7,5	н/к

* CD — Cappelle Desprez/2B Chinese Spring; Op. — Оренбурзька 48; ** н/к — рослини в цьому варіанті не колосилися.

**3. Результати 2-факторного дисперсійного аналізу впливу умов року, генотипу та їхньої
взаємодії на варіацію ознак РІЛ Оренбурзька 48//Cappelle Desprez/2B Chinese Spring за
алелями гена *Vrd2* (2011 – 2013 рр.)**

Ознака	Рік	Генотип	Взаємодія	Випадкові чинники
df	2	1	2	180
Зим.	4,5***	1,4**	0,4	0,2
ТПК	1664,8***	26,6*	0,7	5,1
ВР	18326***	7	59	74
ПК	0,644***	0,001	0,127	0,091
КЗК	2370,4***	33,4	3,9	10,4
МЗК	5,415***	0,090*	0,037	0,019
МТЗ	381,9***	11,5	7,3	8,8
КПП	664887***	293	3485	3288
$K_{\text{гос}}$	1,33***	0,02	0,01	0,01
УЗ, кг/м ²	0,026***	0,015*	0,001	0,003

* Достовірно за $P \leq 0,05$; ** за $P \leq 0,01$; *** за $P \leq 0,001$.

4. Середні значення господарсько цінних ознак груп РІЛ Оренбурзька 48//Cappelle Desprez/2В Chinese Spring, різних за алелями гена *Vrd2*

Ознака	<i>Vrd2</i>	<i>vrd2</i>	F _{розр}	HIP _{0,05}	
Зимостійкість, %	76,0	84,0	6,20	1,2	
Морозостійкість, %	січень 2011, –14°C	28,3	39,0	1,11	
	січень 2013, –14°C	54,6	70,3	1,51	
	березень 2011, –13°C	43,2	56,7	3,16	
	березень 2012, –13°C	80,8	90,5	5,97	1,8
	Паростки 2012, –12°C	13,4	21,2	1,74	
	» 2013, –12°C	9,1	14,1	2,47	
ТПК, діб	15,6	16,5	5,20	0,7	
ВР, см	109	109	0,10		
ПК, шт.	1,7	1,7	0,02		
КЗК, шт.	26,7	25,8	3,20		
МЗК, г	0,940	0,891	4,72	0,043	
МТЗ, г	32,7	32,2	1,30		
КПП, шт./м ²	432	429	0,09		
K _{гос}	0,50	0,47	2,66		
УЗ, кг/м ²	0,336	0,316	4,94	0,015	
Примітка: F _{табл} = 3,84 при P ≤ 0,05.					

Vrd2 генотипи 64 РІЛ F₉ комбінації схрещування Оренбурзька 48//Cappelle Desprez/2В Chinese Spring: 43 лінії є носіями алеля *Vrd2*, 18 — *vrd2* і *vrd3* — можливі популяції за цим геном.

Результати дисперсійного аналізу ліній вивченого набору, що оцінені нами у 2011–2013 рр. за комплексом господарсько цінних ознак свідчать про істотну роль (табл. 3) з високою вірогідністю генетичних відмінностей між субнаборами ліній-носіїв алеля *Vrd2* або *vrd2* для 4-х ознак: зимостійкість (P < 0,01), тривалість періоду до колосіння, маса зерна з колоса, урожай зерна (усі за P < 0,05).

Наявність у генотипі РІЛ домінантного алеля *Vrd2* достовірно зменшувала зимостійкість на 8%, ТПК скорочувала на 0,9 дня,

масу зерна колоса збільшувала на 0,049 г порівняно з лініями-носіями рецесивного алеля *vrd2* (табл. 4). Урожайність зерна РІЛ — носіїв алеля *Vrd2* становила 0,336 кг/м² і перевищувала такий на 0,020 кг/м² ліній-носіїв алеля *vrd2* (0,316 кг/м²). За іншими ознаками відмінності РІЛ Оренбурзька 48//Cappelle Desprez/2В Chinese Spring виявилися неістотними, хоча спостерігалась і деяка тенденція збільшення кількості зерен колоса, маси 1000 зерен та K_{гос} у ліній з алелем *Vrd2*.

Штучне проморожування у фазі паростків і кушніння не виявило переваги того або іншого алеля гена *Vrd2* за морозостійкістю, за винятком проморожування за –13°C на початку березня 2012 р., коли лінії генотипу *vrd2* виявилися більш морозостійкими, ніж генотипу *Vrd2*.

Висновки

Ідентифіковано генотипи 64 РІЛ F₉ Оренбурзька 48//Cappelle Desprez/2В Chinese Spring, що розрізнялися за алелями гена *Vrd2*. Наявність у генотипі РІЛ домінантного алеля *Vrd2* призводить

до зменшення зимо-, морозостійкості, протє скорочується період до колосіння та збільшується маса зерна з колоса і урожайність зерна порівняно з лініями-носіями рецесивного алеля *vrd2*.

Бібліографія

1. Prasil I.T. Relationships among vernalization shoot apex development and frost tolerance in wheat/I.T. Prasil, P. Prasilova, K. Pankova//Annals of Botany. — 2004. — V. 94. — P. 413–418.
2. Prasil I.T. The relationship between vernalization requirement and frost tolerance in substitution lines of wheat/I.T. Prasil, P. Prasilova, K. Pankova//Biologia Plantarum. — 2005. — V. 49(2). — P. 195–200.
3. Mahfoozi S. Influence of vernalization and photoperiod responses on cold hardiness in winter cereals/S. Mahfoozi, A.E. Limin, D.B. Fowler//Crop Science. — 2001. — № 41. — P. 1006–1011.
4. Долгушин Д.А. Мировая коллекция пшениц на фоне яровизации/Д.А. Долгушин. — М.: Сельхозгиз, 1935. — 110 с.
5. Vernalization studies with Pacific Northwest wheat/D.M. Baloch, R.S. Karow, E. Marx et al.//Agron. J. — 2003. — V. 95. — P. 1201–1208.
6. Уразалиев Р.А. Селекционно-генетические исследования зерновых культур в Казахстане/Р.А. Уразалиев, А.С. Абсаттарова//Вестн. ВОГиС. — 2005. — Т. 9, № 3. — С. 415–422.
7. Стельмах А.Ф. Разнообразие генотипов современных сортов озимой мягкой пшеницы по потребности в яровизации и фоточувствительности/А.Ф. Стельмах, В.И. Файт//Молекулярная и прикладная генетика. — 2011. — Т. 12. — С. 15–18.
8. Литвиненко Н.А. Влияние ярового компонента на формирование биологического и хозяйственного урожая у ярово-озимых гибридов пшеницы/Н.А. Литвиненко, Р.В. Соломонов//Scientific J. «ScienceRise». — 2015. — № 3/1(8). — С. 87–94.
9. Булавка Н.В. Яровизационная потребность современных сортов пшеницы мягкой озимой (*Triticum aestivum* L.)/Н.В. Булавка, Л.Н. Голик//Сортовивчення та охорона прав на сорти рослин. — 2007. — № 6. — С. 54–59.
10. Petr J. Changes in requirements on vernalization of winter wheat varieties in the Czech republic in 1950–2000/J. Petr, F. Hnilicka//Rostl. Vyroba. — 2002. — V. 48, № 4. — P. 148–153.
11. Tas B. Determination of vernalization responses in some winter wheat varieties grown in temperate regions/B. Tas, N. Celik//Asian J. of Plant Sciences. — 2008. — № 7. — P. 607–610.
12. Gorafi Y.S.A. Alteration of wheat vernalization requirement by alien chromosome-mediated transposition of MITE/Y.S.A. Gorafi, A.E. Eltayeb, H. Tsujimoto//Breeding Science. — 2016. — V. 66. — P. 181–190.
13. Košner J. Vernalisation response of some winter wheat cultivars (*Triticum aestivum* L.)/J. Košner, K. Pánková//Czech J. Genet. Plant Breed. — 2002. — № 38 (3–4). — P. 97–103.
14. Есимбекова М.А. Система ефективного управління ознаковою колекцією пшениці «озимість-яровість» в умовах юго-востока Казахстану/М.А. Есимбекова//Вестн. КазНУ. — Серия экологическая. — 2014. — № 2 (41). — С. 193–198.
15. Файт В.І. Морозостійкість і урожайність окремих сортів озимої пшениці/В.І. Файт//Вісн. аграр. науки. — 2005. — № 11. — С. 25–29.
16. Chromosomal location of genes for vernalization requirement duration (*Vrd*) in winter bread wheat/V.I. Fayt, L.K. Symonenko, N.V. Mokuhanu et al.//Russian J. of genetics. — 2007. — V. 43, № 2. — P. 143–148.
17. ДСТУ 7970–2015. Пшениця озима. Метод визначення морозостійкості через проморожування в рулонах/С. Гаврилов, В. Долгополова, В. Іванова, В. Кириченко, В. Петренкова, Н. Рябчун, П. Феоктістов, О. Четверик, Г. Хірна. — Введ. 2017–01–01.
18. Методологічні принципи оцінки озимої пшениці на терморезистентність в умовах півдня України/П.О. Феоктістов, С.В. Гаврилов, А.К. Ляшок та ін. — К.: Вид. центр НАУ, 2006. — 36 с.
19. Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика/П.Ф. Рокицкий. — М.: Колос, 1973. — 327 с.

Надійшла 10.03.2017.