

СТЕЛЬМАХ А. Ф.[✉], ЛИТВИНЕНКО Н. А., ФАЙТ В. И.

Селекционно-генетический институт – Национальный центр семеноведения и сортоизучения НААН Украины,

Украина, 65036, г. Одесса, Овидиопольская дорога, 3, e-mail: stegen@ukr.net

[✉] stegen@ukr.net, (098) 134-69-40

ЗАДЕРЖКА СКОРОСТИ НАЧАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ У СОВРЕМЕННЫХ ВЫСОКОПРОДУКТИВНЫХ СОРТОВ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ МЯГКОЙ ИЗ ЗАПАДНОЙ ЕВРОПЫ

Цель. Оценить продолжительность потребности в яровизации и фотопериодическую чувствительность в наборе современных высокопродуктивных сортов озимой пшеницы мягкой из Западной Европы, которые предлагаются для производства в Украине. **Методы.** Для учета дат колошения использовали выращивание на естественном и сокращенном фотопериодах искусственно яровизированных вариантов 5-дневных зеленых проростков. **Результаты.** Многие зарубежные сорта выявили длительную потребность в яровизации и / или сильную фотопериодическую чувствительность. Лишь немногие образцы характеризовались слабыми аналогичными физиологическими реакциями, которые были типичными для большинства современных сортов и селекционных линий Украины. **Выводы.** Полученные данные свидетельствуют об адаптивной ценности обсуждаемых свойств для специфических условий, которые являются сходными и для Украины, во многих зонах выращивания озимой пшеницы мягкой. И они отвергают предположение, что сильная фотопериодическая чувствительность и длительная потребность в яровизации ограничивают возможности улучшения потенциала урожайности селекционным путем.

Ключевые слова: озимая пшеница мягкая, потребность в яровизации, фотопериодическая чувствительность, современные сорта Западной Европы.

Особенности физиологических систем темпов начального развития озимой пшеницы мягкой определяются разнообразием генотипов (аллельного состава) минимум по трем локусам *Vrn* и *Vrd*, контролирующим эффекты наличия / отсутствия и продолжительности потребности в яровизации [1, 2], и минимум трем локусам *Ppd*, влияющим на степень (уровень) фотопериодической чувствительности [3]. Эволюция (естественный мутагенез)

не требующих яровизации и нейтральных к фотопериоду предковых образцов пшеницы в центрах их происхождения происходила по мере расширения их ареала в более высокие широты как механизм приспособления (адаптации) к более суровым условиям. При наличии зимы потребовался генетический механизм, обеспечивающий задержку начального развития прорастающих осыпавшихся после созревания семян, для успешной перезимовки всходов на недифференцированной фазе точки роста, не приступая к генеративной фазе развития, которая более чувствительна к повреждениям низкими температурами [4]. Так закреплялись рецессивные мутации у исходно доминантных («дикий тип») предковых генотипов. Полная рецессивность по системе *Vrn* генов обеспечивает наличие потребностей в яровизации пониженными температурами и задерживает осеннее развитие, а разнообразие генотипов по системе *Vrd* контролирует различия по продолжительности этой потребности. Дополнительная задержка развития обеспечивается рецессивными аллелями системы *Ppd* генов в условиях сокращенного осенне-весеннего фотопериода средних и высоких широт.

Именно поэтому первые примитивные образцы местных озимых пшениц (до начала целенаправленной селекции) характеризовались длительной потребностью в яровизации и сильной фотопериодической чувствительностью, как наиболее адаптивные. Примером этому могут служить так называемые Крымки местные, именно с них и начиналась селекция озимых пшениц не только в бывшем СССР, но и во всех странах Европы, в США и Канаде, где они известны под названием «Turkey». И первым шедеврам отечественной селекции (например, Одесская 16 и Мироновская 808) были присущи именно эти свойства. Дальнейшая история селекции озимых пшениц (особенно после созда-

ния сорта Безостая 1) подробно описана в статье Н. А. Литвиненко [5]. На сегодняшний день большинство украинских сортов озимой пшеницы характеризуются более сокращенной потребностью в яровизации и ослабленной фотопериодической чувствительностью [6]. Безусловно, они обладают в некоторых зонах рядом преимуществ: возможность более позднего срока посева с прохождением осенних дождей, более раннее весеннее отрастание, большая скороспелость для ускользания от летней засухи и проч. [7, 8]. И даже существует мнение, что более сильные такие физиологические реакции не могут обеспечить большой потенциал продуктивности [9], хотя никто не оспаривает положение, что в оптимальных (без стрессов) условиях наивысшие урожаи дают сорта с более продолжительным вегетационным периодом.

В ходе многолетних исследований (около 20 лет) по оценке величин обсуждаемых параметров у селекционных и коллекционных образцов высказывалось мнение, что может быть новый «оборот спирали» в тенденциях селекции озимых пшениц на усиление указанных величин [10]. И поэтому в 2020 году мы специально сравнили оценки данных параметров в коллекции современных высокопродуктивных сортов зарубежной селекции (в основном из Западной Европы), которые испытываются и рекомендуются для выращивания в Украине.

Материалы и методы

Материалом для исследований служили семена коллекционных образцов озимой пшеницы мягкой. Стандартная методика, используемая на протяжении многих лет, включала: различные по продолжительности (55, 45, 35 суток) варианты предварительной яровизации (климатические камеры, температура + (1–2) °С, 12-часовое освещение) 5-дневных зеленых проростков, последующую их одновременную высадку в сосуды с почвой в конце апреля (при отсутствии яровизационных температур), уход за растениями (полив, подкормка и борьба с вредителями и заболеваниями), регистрацию дат колошения индивидуальных растений. Данные рассчитанных количеств дней от высадки до колошения подвергали дисперсионному анализу.

Сравнение этих величин для каждого образца между вариантами яровизации позволяло оценить его продолжительность потребности в яровизации, когда различия между смежными

по продолжительности вариантами уже были недостоверными (не выше 5 суток, расчеты по дисперсиям «образец×вариант»!). А выращивание варианта максимальной яровизации при естественном (на нашей широте 15–16 часов) и искусственно сокращенном (ежедневное накрывание сосудов темными кабинами с вентиляцией на промежуток времени с 17.00 до 7.00) днях позволяло оценить уровень фотопериодической чувствительности для каждого образца путем сравнения его темпов колошения между данными вариантами.

Для характеристики относительной «силы» оцениваемых параметров между образцами ежегодно использовали один и тот же набор контрольных линий, охватывающий практически весь размах вариации изучаемых признаков: по продолжительности яровизации (ПЯ) от 30 до 60 суток, а по фотопериодической чувствительности (ФПЧ) – от 5 до 30 суток. Такими образцами были почти изогенные и генно замещенные линии – носители аллелей генов *Vrd* и *Ppd*: полностью рецессивный по обоим системам сорт Мироновская 808 (М рецессив), его изогенные линии *Vrd 1*, М *Vrd 2*, М *Ppd-A1a* и линии с доминантными аллелями других генов для сортов Альбидум 114 (А *Vrd 3*), Ciano (С *Ppd-D1a*), Cappelle Desprez (CD *Ppd-B1c*).

Результаты и обсуждение

Весенне-летний сезон выращивания 2020 года по температурным условиям значительно отличался от большинства предыдущих годов: конец апреля и май характеризовались относительно низкими температурами (до 15 °С днем и даже до 6 °С ночью), а в июне температура резко повысилась и иногда превосходила даже 35 °С. Данные условия могли существенно повлиять на величины оцениваемых параметров вследствие дополнительной «дояровизации» опытного материала. Поэтому, прежде чем привести и обсудить результаты оценок опытного материала, следует сопоставить оценки контрольного набора образцов в данном сезоне и в предыдущие годы. За предыдущие 6 лет (табл. 1) средние величины показателя базовой скороспелости (= количество дней до колошения в варианте максимальной яровизации при выращивании на естественном фотопериоде) выявили общий размах от 39,7 до 59,9 суток. Причем эти величины были выше у линии М рецессив и ниже у линии CD *Ppd-B1c* и ранги различий между образцами сохранялись незави-

симо от года. Показатель ПЯ колебался от >30 до 60 суток также при сохранении рангов, он был максимальным у полностью рецессивного образца. Доминантные аллели *Vrd* генов частично ингибировали эту потребность с различной силой, а на ее величину у других линий существенно влиял и отличающийся генофон.

Показатель величины ФПЧ выражен в относительных пяти Ф рангах размаха от 5 до 30 суток с интервалом 5 суток. Он во все годы был максимальным у рецессивных по генам *ppd* линий и существенно снижался у носителей доминантных аллелей. В данном случае мы не обсуждаем (как не имеющее принципиальное значение) возможное аддитивное взаимодействие обеих систем генов за счет биохимических их продуктов, влияющих на скорость роста и развития.

Размах величин базовой скороспелости в нетипичном по температуре сезоне 2020 года оказался несколько ниже, чем в предыдущие годы (табл. 2). При этом они оказались значительно выше у более скороспелых образцов (задержка низкими температурами в начале развития) и несколько ниже у позднеспелых

(ускорение развития высокими температурами в июне). Однако ранги генотипов практически не изменились по сравнению с предыдущими годами. Оцененные в данном сезоне величины продолжительности ПЯ контрольного набора выявили тенденцию к их снижению приблизительно на 5 суток вследствие «доярвизирующего» эффекта низких температур. И хотя ранги генотипов сохранились и в данном случае, но максимальной ПЯ других образцов при подобных условиях можно было считать менее 55 суток, в то время как в предыдущие годы она достигала 60 суток. Что касается абсолютных величин показателя уровня ФПЧ, то они изменились настолько существенно, что ранжирование Ф1-Ф5 по прежней шкале размаха от 5 до 30 суток (с интервалом в 5 суток) для всего контрольного набора могло выглядеть лишь как Ф1-Ф3. То есть фактическая разница между рангами в данном году значительно уменьшилась вследствие существенного ускорения развития растений высокими июньскими температурами в варианте выращивания при сокращенном фотопериоде.

Таблица 1. Размах средних величин изученных показателей в наборе контрольных образцов за 2014–2019 годы, сутки

Образец	Базовая скороспелость	Потребность в яровизации	Чувствительность к фотопериоду ¹⁾
М рецессив	47,0–59,9	60	Ф5
М <i>Vrd 1</i>	47,0–55,0	45–50	Ф5
М <i>Vrd 2</i>	47,2–55,1	50–55	Ф5
А <i>Vrd 3</i>	42,8–50,6	50–55	Ф4–Ф5
С <i>Ppd-D1a</i>	41,1–45,8	45	Ф1–Ф2
CD <i>Ppd-B1c</i>	39,7–45,6	30–35	Ф2–Ф3
М <i>Ppd-A1a</i>	50,0–55,0	50–55	Ф3–Ф4
<i>HCP</i> _{0,05}	0,22–0,36	0,24–0,35	0,26–0,37

Примечание. 1) – ранги при максимальном размахе вариации от 5 до 30 суток.

Таблица 2. Величины изученных показателей в контрольном наборе образцов при оценке в нетипичном 2020 году (сутки)

Образец	Базовая скороспелость	Яровизационная потребность	Чувствительность к фотопериоду ^{*)}
М рецессив	54,6	60	19,3 = Ф5*
М <i>Vrd 1</i>	52,1	45	17,9 = Ф5*
М <i>Vrd 2</i>	53,0	50	18,9 = Ф5*
А <i>Vrd 3</i>	49,2	55	16,8 = Ф4*
С <i>Ppd-D1a</i>	48,1	45	7,4 = Ф1*
CD <i>Ppd-B1c</i>	48,5	35	8,9 = Ф2*
М <i>Ppd-A1a</i>	49,4	50	12,4 = Ф3*
<i>HCP</i> _{0,05}	0,24	0,27	0,33

Примечание. *) – ранги при максимальном размахе вариации до 20 суток.

Максимальный уровень ФПЧ у контролей достигал лишь 20 суток, что потребовало изменить шкалу ранжирования путем снижения интервала между рангами до 3 суток. И тогда в ранг Ф1* попадают образцы с величинами ФПЧ от >5 до 8 суток, а в ранг Ф5* – >17–20 суток. В таком случае эти различия соответствуют размаху варьирования контрольного набора в предыдущие годы. Но это еще дает и ориентир для сравнения показателей у вновь оцениваемых образцов по относительной силе показателя, поскольку абсолютные показатели в днях задержки колошения по сезонам сильно различаются.

В таблице 3 суммированы результаты оценки изучаемых параметров в данном сезоне у 24 селекционных линий СГИ-НЦСС и 27 сортов СГИ-НЦСС и других НИИ Украины. Все селекционные линии СГИ-НЦСС характеризовались низкой ПЯ и слабой ФПЧ. Среди изученных 23 сортов оказались несколько таких с повышенными реакциями. Значительная ПЯ и сильная ФПЧ были присущи двум старым сортам: Одесская 16 и Мироновская 808. И для одного современного сорта (Новосмуглянка) была характерна длительная ПЯ и слабая реакция на изменение продолжительности дня. Остальным изученным современным отечественным сортам характерны обе реакции, аналогичные таковым селекционных линий.

И на этом фоне очень важными оказываются отличия результатов оценок обсуждаемых параметров у образцов коллекционного набора современных зарубежных сортов, которые предлагаются для выращивания в Украине (табл. 4). Обе слабые изучаемые физиологические реакции выявлены у чешского сорта Юлия. Сильная ФПЧ после очень низкой ПЯ была присуща канадскому сорту Леннокс, что вообще характерно как для двуручек пшениц [11], так и для ячменей альтернативного типа развития. В целом в данном наборе 28 зарубежных сортов длительная ПЯ (55–60 суток) выявлена у 11 образцов, а относительно непродолжительная (40–45 суток) – только у 7 образцов. Сильный

уровень ФПЧ (Ф5* и даже выше) проявили 6 образцов, а слабый (Ф1*–Ф2*) – только 4 образца. И все они преимущественно созданы в Германии и Франции, климатические условия которых во многом близки к таковым во многих зонах Украины, для которых они и предлагаются как высокопродуктивные. Эти факты, видимо, развеивают сложившееся убеждение, что сильные физиологические реакции задержки начального развития у озимых пшениц Украины ограничивают рост потенциальной продуктивности (и реальной урожайности) для основных зон возделывания в нашей стране.

Следует только добавить, что присутствующие в коллекции как 2 разных образца Реформ и Реформ эрли скорее всего являются представителями одного и того же сорта (судя по очень близким величинам их оценок). А фигурирующие с очень близкими по написанию (и звучанию, предположительно вследствие ошибки при поступлении в коллекцию) названиями Артис и Артист, скорее всего, представляют разные образцы, поскольку выявляют неодинаковые ранги уровней оцениваемых показателей.

Выводы

При оценке величин продолжительности яровизационной потребности и фотопериодической чувствительности зерновых культур осеннего срока посева в неодинаковых условиях (и особенно разными методиками) даже один и тот же образец выявляет существенные различия абсолютных величин показателей, что не позволяет судить об относительной степени (рангах) этих величин и сопоставлять, насколько сильной или слабой является эта реакция. Избежать данной коллизии возможно лишь при постоянном включении в исследуемый набор образцов нескольких контрольных линий, охватывающих заведомо известный размах от слабого до максимального варьирования исследуемого показателя. Это позволит выразить оцениваемую величину в относительных рангах, которые сопоставимы для разных методик и условий.

Таблица 3. Обобщенная характеристика изученных показателей в различных наборах отечественного материала (2020 год), сутки

Количество образцов, шт.	Базовая скороспелость	Потребность в яровизации	Чувствительность к фотопериоду
Селекционные линии СГИ-НЦСС			
24	42,7–50,8	35–45	Ф1*–Ф2*
сорт СГИ-НЦСС и других НИИ Украины			
23	48,8–57,6	40–55	Ф1*–Ф5*

Таблица 4. Величины изученных показателей в наборе современных сортов иностранной селекции (2020 год), сутки

Образец ¹⁾	Базовая скороспелость	Яровизационная потребность	Чувствительность к фотопериоду
Колония	51,2	55	24,9 = >Ф5*
Самурай	49,8	50	23,4 = >Ф5*
Муза	51,3	50	7,9 = Ф1*
Этана	55,4	60	15,5 = Ф4*
Торрилд	56,6	60	13,8 = Ф3*
Джерси	56,2	45–50	15,4 = Ф4*
Балетка	55,0	60	11,8 = Ф3*
Ротакс	55,9	55	15,9 = Ф4*
Ленокс (<i>двуручка</i>)	48,4	<25	19,2 = Ф5*
Артис	50,3	45–50	7,9 = Ф1*
Юлия	51,0	45	4,0 = <Ф1*
Турандот	52,9	45	17,8 = Ф5*
Аркеос	51,2	50	9,7 = Ф2*
Реформ	54,9	60	16,2 = Ф4*
Артист	56,0	60	14,6 = Ф3*
Мулан	54,1	45–50	12,9 = Ф3*
Тобак	54,6	45	15,9 = Ф4*
Скаген	55,3	55	15,7 = Ф4*
Эмил	53,6	45–50	15,6 = Ф4*
Ронин	54,6	45	16,4 = Ф4*
Мачбол	52,2	45–50	14,3 = Ф4*
Акратос	49,9	40	20,4 = >Ф5*
Румор	55,0	45	14,5 = Ф4*
Понтикус	52,3	55–60	12,0 = Ф3*
Фаустус	51,8	50–55	18,4 = Ф5*
Глаукус	55,6	45	13,3 = Ф3*
Реформ эрли	54,0	60	15,6 = Ф4*
Рэбел	51,4	45–50	15,7 = Ф4*
<i>HSP_{0,05}</i>	0,22	0,27	0,31

Примечание. 1) – названия образцов транслитерированы с латиницы.

Для большинства современных украинских сортов (и селекционных линий) озимой пшеницы мягкой характерны относительно непродолжительная потребность в яровизации и слабый уровень фотопериодической чувствительности. У многих же современных высокопродуктивных сортов из Западной Европы, которые рекомендуются для выращивания в Украине, выявляются сильные уровни данных фи-

зиологических реакций. Во-первых, это свидетельствует об их адаптивной ценности для конкретных условий выращивания, а во-вторых, показывает, что такие сильные реакции не являются лимитом для роста потенциальной продуктивности (и реальной урожайности в определенных условиях) при селекции данной культуры.

References

1. Trevaskis B. The central role of the *VERNALIZATION1* gene in the vernalization of cereals. *Funct. Plant Biol.* 2010. Vol. 37. P. 479–487. doi: 10.1071/FP10056.
2. Fayt V. I., Symonenko L. K., Moku N. V., Popova N. V. Chromosomal location of genes for vernalization requirement duration (*Vrd*) in winter bread wheat. *Russian Journal of Genetics.* 2007. Vol. 43 (2). P. 143–148. doi: 10.1134/S1022795407020081.
3. Worland A. J., Borner A., Korzun V., Li W. M., Petrovic S., Sayers E. J. The influence of photoperiod genes to the adaptability of European winter wheats. *Euphytica.* 1998. Vol. 100. P. 385–394. doi: 10.1023/A:1018327700985.
4. Limin A. E., Fowler D. B. Low-temperature tolerance and genetic potential in wheat (*Triticum aestivum* L.): response to photoperiod, vernalization, and plant development. *Planta.* 2006. Vol. 224. P. 360–366. doi: 10.1007/s00425-006-0219.

5. Lytvynenko M. A. The main landmarks of development of bread winter wheat breeding programs in 100-years history in wheat breeding department of Plant Breeding and Genetic Institute (review). *Zbirnyk naukovykh prats SHI – NTsNS*. 2016. Vol. 27. P. 3–22. [in Ukrainian]
6. Stelmakh A. F., Lytvynenko N. A., Fayt V. I. Vernalization requirement and photosensitivity of modern winter bread wheat genotypes. *Zbirnyk naukovykh prats SHI – NTsNS*. 2004. Vol. 5. P. 118–127. [in Ukrainian]
7. Siroshant A. A., Kavunets V. P., Bulavka N. V. Vernalization requirements of bread winter wheat varieties. *Myronivka Bulletin*. 2016. Vol. 3. P. 148–159. [in Ukrainian]
8. Gorash A., Armonienė R., Liatukas Ž. And Brazauskas G. The relationship among freezing tolerance, vernalization requirement, *Ppd* alleles and winter hardiness in European wheat cultivars. *The Journal of Agricultural Science*. 2017. Vol. 155 (9). P. 1–18. doi: 10.1017/S0021859617000521.
9. Bazalii V. V., Babenko D. V. Yields of winter wheat varieties with different environmental focus under irrigation under the conditions of the southern steppe. *Tavriiskyi naukovyi visnyk*. 95. P. 3–9. [in Ukrainian]
10. Stelmak A. F., Fayt V. I. Winter bread wheat adaptivity may be improved by increasing photosensitivity and vernalization requirement. *Zbirnyk naukovykh prats SHI – NTsNS*. 2016. Vol. 27. P. 103–108. [in Russian]
11. Rigin B. V. Spring type of common wheat (*Triticum aestivum* L.) development: phenological and genetical aspects. *Proceedings on applied botany, genetics and breeding*. 2012. Vol. 170. P. 17–34. [in Russian]

STELMAKH A.F., LITVINENKO N.F., FAIT V.I.

Plant Breeding and Genetics Institute – National Center of Seed and Cultivar Investigations of NAAS of Ukraine, Ukraine, 65036, Odesa, Ovidiopol'skaya road, 3, e-mail: stegen@ukr.net

INITIAL DEVELOPMENTAL RATE DELAY IN MODERN HIGHLY PRODUCTIVE CULTIVARS OF WINTER BREAD WHEAT FROM WEST EUROPE

Aim. To evaluate the vernalization requirement duration and sensitivity to photoperiod in the set of modern high yielding winter bread wheat cultivars from West Europe which are proposed for production in Ukraine. **Methods.** Planting in natural and shortened photoperiods followed by artificial vernalizing variants of 5-days green seedlings have been used for heading dates registration. **Results.** Many foreign cultivars revealed the durable vernalization requirement and strong photosensitivity. Few stocks were characterized by the week analogous physiological reactions, which are typical in most modern Ukrainian cultivars and breeding lines. **Conclusions.** Reveled data confirmed the adaptive value of discussed properties for specific environment which are similar to Ukrainian one in many zones of winter wheat cultivation. And they refute the assertion that strong photosensitivity and durable vernalization requirement limit the improvement of yield potential by selection.

Keywords: winter bread wheat, vernalization requirement, photosensitivity, modern cultivars from West Europe.

СТЕЛЬМАХ А. Ф., ЛИТВИНЕНКО Н. А., ФАЙТ В. І.

Селекційно-генетичний інститут – Національний центр насіннєзнавства і сортовивчення НААН України, Україна, 65036, м. Одеса, Овідіопольська дорога, 3, e-mail: stegen@ukr.net

ЗАТРИМКА ТЕМПІВ ПОЧАТКОВОГО РОЗВИТКУ У СУЧАСНИХ ВИСОКПРОДУКТИВНИХ СОРТІВ ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ М'ЯКОЇ ЗАХІДНОЇ ЄВРОПИ

Мета. Оцінити тривалість потреби в яровизації та чутливість до фотоперіоду в наборі сучасних високопродуктивних сортів озимої пшениці м'якої із Західної Європи, які пропонуються для виробництва в Україні. **Методи.** Для обліку дат колосіння використовували вирощування на скороченому та природному фотоперіодах штучно яровизованих варіантів 5-денних зелених проростків. **Результати.** Багато іноземних сортів виявили тривалу потребу в яровизації та / або сильну фоточутливість. Мало зразків характеризувалися слабкими аналогічними фізіологічними реакціями, що були типовими для більшості сучасних сортів і селекційних ліній України. **Висновки.** Отримані дані вказують на адаптивну цінність обговорюваних властивостей для специфічних умов, які є аналогічними й для України у багатьох зонах вирощування озимої пшениці м'якої. І вони заперечують припущення, що сильна фоточутливість та тривала потреба в яровизації обмежують можливості покращення потенціалу врожайності шляхом селекції.

Ключові слова: озима пшениця м'яка, потреба в яровизації, фотоперіодична чутливість, сучасні сорти Західної Європи.