

СЕЛЕКЦИОННО - ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

На правах рукописи

**АВСЕНИН Вячеслав Иванович**

**ПРИНЦИПЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ  
МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ ПО СИСТЕМЕ ГЕНОВ VRN**

**03.00.15. - генетика**

**А В Т О Р Е Ф Е Р А Т**  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Одесса - 1993



00330608 (K)

373  
Работа выполнена в 1980 – 1991 гг. в  
логии растений Селекционно-генетического института.

Научный руководитель – доктор биологических наук  
А.Ф.Стельмах.

Официальные оппоненты:

- доктор сельскохозяйственных наук, профессор Пыльнев В.М.;
- кандидат биологических наук Рыбалка А.И.

Ведущее учреждение – Одесский государственный университет  
им. И.И.Мечникова.

Защита диссертации состоится *21 мая* 1993 г. в 14.00  
часов на заседании специализированного совета Д 020.08.01 в селе-  
кционно-генетическом институте.

Адрес: 270036, Одесса, 36, Овидиопольская дорога 3.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке института.

Автореферат разослан "20" апреля 1993 г.

Ученый секретарь специализированного  
совета, кандидат биологических наук

*А.А.Станкевич*

А.А.Станкевич

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. В генетическом контроле различий по скорости развития мягкой пшеницы преобладающую роль играет система генов  $Vrn$ , наиболее очевидным эффектом которой является определение конкретного типа развития или различий по реакции на яровизацию. Изучение и знание селекционной ценности тех или иных генов ярового типа развития в конкретной эколого-географической зоне и генетического разнообразия сортов по скорости развития позволит существенно повысить эффективность целенаправленного манипулирования указанной системой генов путем селекции, что должно способствовать созданию более оптимальных по скорости развития генотипов и получению стабильных гарантированных урожаев.

Цель и задачи исследований. Цель исследований заключалась в идентификации  $Vrn$  генотипов в наборах сортов из различающихся по условиям стран, сопоставлении частот генов и генотипов у сортов этих стран для выявления наличия или отсутствия преимущественного распространения того или иного гена или же определенного  $Vrn$  генотипа, а также предложения некоторых путей целенаправленного селекционно-генетического манипулирования изучаемой системой генов, в частности, получения озимых форм при скрещивании только яровых сортов и возможности расширения генетического разнообразия мягкой пшеницы по системе генов  $Vrn$  путем интрогрессии. В связи с указанными целями были поставлены следующие задачи:

-идентифицировать генотипы по системе генов  $Vrn$  набора яровых сортов мягкой пшеницы из Австралии и Мексики;

-сопоставить частоты  $Vrn$  генов (их аллелей) и генотипов для выявления их возможных селекционных преимуществ в указанных странах;

-провести идентификацию генотипов с редко упоминаемыми генами  $Vrn 4$  и  $Vrn 5$ ;

-обосновать возможность и совершенствовать способы целенаправленного получения озимых форм при скрещивании только яровых сортов;

-определить возможность интрогрессии в геном мягкой пшеницы доминантных генов ярового типа развития от других видов и родов *Triticaceae* без использования генетической системы 5В хромосомы;

-идентифицировать  $Vrn$  генотипы созданных линий мягкой пшеницы, яровость которых определяется интрогрессированными генами ярового типа развития.

Научная новизна и практическая ценность исследований:

-показаны существенные различия между частотой доминантных генов  $V_{rn}$  у изученных сортов яровой мягкой пшеницы Австралии и Мексики;

-у мексиканских сортов установлена повышенная частота доминантного аллеля гена  $V_{rn} 3$ ;

-разработаны методы получения озимых форм мягкой пшеницы при скрещивании только яровых сортов специально подобранных  $V_{rn}$  генотипов, позволяющие использовать в селекции озимой пшеницы разнообразие яровых сортов и селекционных линий;

-доказана возможность интрогрессии доминантных генов ярового типа развития различных образцов твердой и других видов пшениц, различных сортов тритикале, а также ржи путем отдаленной гибридизации без использования генетической системы 5В хромосомы и методов культуры *in vitro*

-в генотипе сорта Норе установлено отсутствие доминантного гена  $V_{rn} 5$  и присутствие неаллельного  $V_{rn} 1-3$  доминантного гена у линии Triple Dirk (№ интродукции ВИР 491Г7);

-идентифицированы новые доминантные гены  $V_{rn}$ , интрогрессированные от *T. sphaerococcum* и *S. cereale*, являющиеся неаллельными описанным в настоящее время у мягкой пшеницы.

Апробация работы. Результаты работы доложены на: XIV заседании научно-методического совета селекцентра ВСГУ (Одесса, 13-17 февраля 1984 г.), II и III Всесоюзной научной конференции по экологической генетике растений и животных (Кишинев, 1984 и 1987г.), Всесоюзной научной конференции "Частная генетика растений" (Киев, 1989 год), Всесоюзной научной конференции "Онтогенетика высших растений" (Кишинев, 1989 г.).

Публикации. Основное содержание диссертационной работы изложено в 18 работах.

Структура и объем диссертации. Диссертационная работа изложена на 175 страницах машинописного текста и состоит из введения, шести глав, выводов и предложений по использованию результатов исследований. В работе содержится 68 таблиц, из них 16 в приложениях. Список использованной литературы включает 250 источников, из них 91 на иностранном языке.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ  
МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

При идентификации  $V_{rn}$  генотипов избраны случайные наборы сор-

тов яровой мягкой пшеницы из Австралии (105 сортов) и Мексики (53 сорта) имевшиеся в коллекциях отделов и лабораторий ВСТИ, а также полученные из коллекции УкрНИИРСиГ им. В.Я.Држева от доктора с.-х. наук Рабинович С.В. В дальнейшем эти случайные наборы пополнялись, в основном, из коллекции ВНИИ растениеводства им. Вавилова Н.И.

В качестве тестеров при гибридологическом анализе  $V_{rn}$  генотипа яровых сортов использовали полученные из Австралии от профессора А. Т. Pugsley моногенно доминантные и рецессивную по  $V_{rn}$  1-3 локусам линии из набора почти изогенных по ним линий сорта Triple Dirk.

В качестве исходного материала для получения озимых форм из яровых использовали сорта, сведения о которых приведены в опубликованных каталогах сортов яровой мягкой пшеницы по генотипам системы локусов  $V_{rn}$  (Стельмах А.Ф. и др. 1967).

При интрогрессии доминантных генов ярового типа развития других видов и родов в геном мягкой пшеницы в качестве источника чужеродного гена  $V_{rn}$  использовали яровые формы *T. durum* (сорта: Арнаутка, Белотурка, Гарновка, Полтавка), *T. diococcum*, *T. timopheevi*, *T. aethiopicum*, *T. sphaerococcum*, *T. compactum*, *T. monococcum*, тритикале (сорта: Beagle, Drira, Armadillo PPV-13, Irone, Bruin 3), ржи (сорт Ленинградская яровая), а также *Aegilops vavilovii*. Все выше указанные источники были в разное время получены нами из ВИРа, лаборатории генетики и цитологии ВСТИ и отдела селекции пшениц ВСТИ. Реципиентами использовали озимые сорта мягкой пшеницы: Мироновская СВ8, Прибой, Скороспелка 36, Безостая I, Triple Dirk линия С. Они же использовались и в качестве рекуррентного родителя для восстановления генофона мягкой пшеницы путем насыщающих скрещиваний.

При идентификации  $V_{rn}$  генотипов изучаемый сорт скрещивали с четырьмя тестерами: Triple Dirk 0 (ТД С)-рецессив, Triple Dirk D (ТД Д)-носитель доминантного гена  $V_{rn}$  1, Triple Dirk B (ТД В)-носитель доминантного гена  $V_{rn}$  2 и Triple Dirk E (ТД Е)-носитель доминантного гена  $V_{rn}$  3.

Тестерные скрещивания проводили в полевых условиях. Растения  $F_1$  четырех тестероссов по каждому сорту выращивали в оранжевое фитотрона в осенне-зимний период для получения семян  $F_2$ , которые высевали весной на поливном участке по семьям в сроки, исключая воздействие пониженных яровизационных температур.

Анализ расщепления  $F_2$  по типу развития осуществляли путем учета яровых (выколосившихся или же находившихся "в трубке" растений

обычно через 85 суток после появления всходов) и озимых (не выкосявшихся за 100 и более суток после всходов) выщепенцев. Возможные ожидаемые отношения расщепления при трехгенном контроле яровости использовали при определении генотипа анализируемого сорта путем сопоставления фактически наблюдаемого с теоретически ожидаемым расщеплением по критерию  $\chi^2$  (Рокицкий П.Ф. 1973).

Частоту конкретных генотипов и аллелей выражали в процентах или в долях от единицы. Ошибки вычисленных частот, их достоверность, а также различия и их достоверность определяли по общепринятым формулам статистической обработки данных альтернативной изменчивости (Рокицкий П.Ф. 1973). Расчет теоретически ожидаемых частот конкретных генотипов по локусам  $V_{rn} 1-3$  проводили на основании экспериментально определенных частот соответствующих аллелей путем умножения их вероятностей.

Интрогрессия чужеродных доминантных локусов  $V_{rn}$  проводилась без использования системы 5B хромосомы путем отдаленной гибридизации. При скрещивании во всех случаях мягкую пшеницу использовали в качестве материнской формы. Полученные ргстения  $F_1$ , оказавшиеся яровыми вследствие присутствия доминантных локусов  $V_{rn}$  от других видов и практически полностью стерильными при самоопылении, без предварительной кастрации были опылены пыльцой соответствующих сортов озимой мягкой пшеницы. Среди выращенных лотомств  $BC_1$  и т.д. для проведения очередного насыщающего скрещивания отбирали носителей доминантных генов яровости, которые также использовались в качестве материнской формы с использованием искусственной кастрации. Гомозиготные потомства  $I_{2-3} BC_{2-3}$  со 100% завязываемостью семян возделали в гибридологический анализ для идентификации интрогрессированного гена.

Создание новых озимых форм осуществляли путем скрещивания яровых сортов, ранее идентифицированных по генам  $V_{rn}$  по специально обоснованным схемам, которые детально рассмотрены в экспериментальной части работы.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Идентификация генотипов по локусам системы генов  $V_{rn} 1-3$  в наборах яровых сортов мягкой пшеницы Австралии и Мексики. Анализируя данные результатов, приведенных в таблице I обнаруживается преимущественное распространение в Австралии дигенно доминантных сортов по первому и второму локусам и практически полное отсутст-

ние сортов с доминантным геном Vrn 3. В то же время в мексиканском наборе все разнообразие генотипов представлено практически близким количеством сортов (за исключением тройной доминантной гомозиготы).

Таблица I

Количество сортов принадлежащих к определенным генотипам системы генов Vrn 1-3

| Гомозиготный генотип | Страна  |           | всего        |           | Австралия    |           | Мексика |  |
|----------------------|---------|-----------|--------------|-----------|--------------|-----------|---------|--|
|                      | каталог | %         | всего сортов | %         | всего сортов | %         |         |  |
| Vrn1 vrn2 vrn3       | 125     | 25,9±2,00 | 14           | 13,3±3,31 | 12           | 22,6±5,74 |         |  |
| vrn1 Vrn2 vrn3       | 35      | 7,3±1,18  | 12           | 11,4±3,10 | 4            | 7,5±3,62  |         |  |
| vrn1 vrn2 Vrn3       | 18      | 3,7±0,86  | -            | 0,0±0,43  | 5            | 9,4±4,01  |         |  |
| Vrn1 Vrn2 vrn3       | 251     | 52,1±2,28 | 77           | 73,3±4,32 | 10           | 18,9±5,38 |         |  |
| Vrn1 vrn2 Vrn3       | 29      | 6,0±1,08  | 2            | 1,9±1,33  | 10           | 18,9±5,38 |         |  |
| vrn1 Vrn2 Vrn3       | 22      | 4,6±0,95  | -            | 0,0±0,93  | 11           | 20,8±5,58 |         |  |
| Vrn1 Vrn2 Vrn3       | 2       | 0,4±0,09  | -            | 0,0±0,93  | 1            | 1,9±1,88  |         |  |
| Всего                | 482     |           | 105          |           | 53           |           |         |  |

Наличие значительного количества сортов, изученных по генотипам системы локусов Vrn 1-3 (Австралия - 105 и Мексика - 53), позволяет провести сопоставление частот соответствующих генотипов и генов в наборах указанных стран. Здесь в качестве стандарта использованы соответствующие данные по набору сортов мировой селекции (табл. I), включенные во второе издание нашего каталога (Стедьмах А.Ф. и Авсенин В.И. 1985).

У яровых сортов Австралии с высокой и практически одинаковой частотой встречаются доминантные аллели локусов Vrn 1 и Vrn 2 при низкой частоте Vrn 3 (табл. 2). Эта тенденция сохраняется и у среднемирового набора. В то же время яровость сортов Мексики определяется доминантными аллелями любого из локусов системы генов Vrn 1-3. Их частоты высоко достоверны и показывают, что каждый из них встречается почти или больше чем у 50% сортов изученного набора.

Сопоставление частот доминантных аллелей различных локусов по каждому из изученных наборов показывает, что частоты Vrn 1 и Vrn 2 среди сортов Австралии ( $d=3,8\%$ ) достоверно отличаются от частот Vrn 3 (86,7 и 82,9% соответственно). В наборе же мексиканских сортов различия частот доминантных аллелей различных локусов, хотя и

Таблица 2

Частота доминантных аллелей генов Vrn 1-3 у наборов сортов яровой мягкой пшеницы Австралии и Мексики (%)

| Страна                 | сорта | локус          |                |                |
|------------------------|-------|----------------|----------------|----------------|
|                        |       | Vrn 1          | Vrn 2          | Vrn 3          |
| Всего<br>(по каталогу) | 482   | 84,4±1,65 ***) | 64,3±2,18 ***) | 14,7±1,61 ***) |
| Австралия              | 105   | 88,6±3,10 ***) | 84,8±3,50 ***) | 1,9±1,33       |
| Мексика                | 53    | 62,3±6,66 ***) | 49,2±6,87 ***) | 53,8±6,86 ***) |

\*\*\*) t больше 3,29 для P=0,001

наблюдаются, но в силу высоких ошибок, являются недостоверными. Сопоставляя полученные данные в обоих наборах с различиями частот по набору сортов мировой селекции, можно заключить, что яровость большинства сортов определяется присутствием у них гена Vrn 1, а также Vrn 1 и Vrn 2 одновременно. Таким образом, различия частот доминантных аллелей локусов Vrn 1-3 в наборах сортов Австралии и Мексики неодинаковы и отличаются от среднемировых тенденций. Эти тенденции еще более видны при сравнении частот конкретных аллелей между изученными наборами (табл.3). Среди сортов Австралии до-

Таблица 3

Различия частот определенных аллелей Vrn 1-3 генов между изученными наборами сортов Австралии и Мексики

| Сравниваемые наборы сортов | сравниваемые аллели |                 |                 |
|----------------------------|---------------------|-----------------|-----------------|
|                            | Vrn 1               | Vrn 2           | Vrn 3           |
| Всего-Австралия            | -4,2±3,51           | -20,5±4,12 ***) | 12,8±2,09 ***)  |
| Всего-Мексика              | 22,1±6,86 **)       | 15,2±7,21 *)    | -39,1±7,04 ***) |
| Австралия-Мексика          | 26,3±7,35 ***)      | 35,7±7,71 ***)  | -51,9±6,98 ***) |

\*) t больше 1,96 для P=0,05

\*\*\*) t больше 2,58 для P=0,01

\*\*\*) t больше 3,29 для P=0,001

стоверно чаще встречаются доминантные аллели локусов Vrn 1 и Vrn 2. Зато в Мексике достоверно выше частота Vrn 3. Сорта Австралии не отличаются по частоте Vrn 1 от среднемировых тенденций. Однако среди них достоверно выше частота Vrn 2 и гораздо реже распространен Vrn 3. Мексиканские сорта по частоте Vrn 1 и Vrn 2 уступают общему набору и с высокой степенью достоверности превосходят по частоте Vrn 3. Таким образом, на основании проведенного анали-

за частот доминантных аллелей локусов Vrn 1-3 у изученных наборов сортов Австралии и Мексики можно сделать вывод о достоверности различий этих частот.

Выявленные различия частот доминантных аллелей локусов Vrn 1-3 могут свидетельствовать о случайном подборе пар для скрещивания у которых встречаются те или иные аллели локусов Vrn 1-3 либо наблюдается преимущество одних генов над другими. С определенной уверенностью можно утверждать, что селекционеры конкретной зоны предполагают определенным генным пулом по данным локусам, в которых частота аллелей случайна, т.е. без всякого предпочтения одного генотипа другому, равно как и из гибридной комбинации Vrn 1-3 генотипы отбираются случайно.

На вопрос, какое же из двух предположений наиболее соответствует истине, в некоторой степени может ответить сопоставление фактических частот конкретных генотипов системы генов Vrn 1-3 в изученных наборах с теоретически ожидаемыми при предположении равноценности генов и случайности комбинирования соответствующих аллелей.

В наборе сортов Австралии (табл.4) теоретические величины час-

Таблица 4

Частота генотипов по локусам Vrn 1-3 у изученных наборов яровых сортов (%)

| Страны         | всего             |              | Австралия       |              | Мексика          |              |
|----------------|-------------------|--------------|-----------------|--------------|------------------|--------------|
|                | фактически        | теоретически | фактически      | теоретически | фактически       | теоретически |
| Vrn1 vrn2 vrn3 | 25,9              | 26,98        | 13,3            | 13,44        | 22,6             | 16,08        |
| vrn1 Vrn2 vrn3 | 7,3               | 8,98         | 11,4            | 9,63         | 7,5              | 9,38         |
| vrn1 vrn2 Vrn3 | 3,7               | 0,86         | 0,0             | 0,03         | 9,4              | 11,33        |
| Vrn1 Vrn2 vrn3 | 52,1              | 48,60        | 73,3            | 74,98        | 18,9             | 15,51        |
| Vrn1 vrn2 Vrn3 | 6,0               | 4,65         | 1,9             | 0,26         | 18,9             | 18,72        |
| vrn1 Vrn2 Vrn3 | 4,6               | 1,55         | 0,0             | 0,20         | 20,8             | 10,93        |
| Vrn1 Vrn2 Vrn3 | 0,4               | 8,38         | 0,0             | 1,51         | 1,9              | 18,06        |
|                | $\chi^2 = 114,09$ |              | $\chi^2 = 2,45$ |              | $\chi^2 = 14,37$ |              |

$$\chi^2_{0,05} = 12,59 \text{ при } df=6$$

тот различных генотипов оказались близкими к фактически наблюдаемым ( $\chi^2 = 2,45$ , меньше табличного 12,59 для  $P=0,05$  при  $df=6$ ). Правда, сопоставление фактических частот генотипов данного набора с факти-

ческими величинами для сортов из различных стран мира не достоверны ( $\chi^2=30,00$  при  $df=1$ ). Все это может свидетельствовать о том, что используемый в Австралии генный пул отличается от среднего мирового. Однако ни один из возможных генотипов не получил явного преимущества, т.е. практически все аллели локусов Vrn 1 и Vrn 2 на фоне рецессивности Vrn 3 и их комбинации с точки зрения их селекционного преимущества в наборе сортов Австралии равноценны.

В наборе сортов Мексики выявляются несколько иные закономерности. Во-первых, фактическое распределение генотипов высоко и достоверно отличается от среднемирового набора ( $\chi^2 = 69,72$  при  $df = 1$ ). Во-вторых, фактическое распределение генотипов статистически достоверно отличается от ожидаемого при их одинаковой селекционной ценности и прежде всего за счет фактического снижения доли тройной доминантной гомозиготы и возмещения гомозиготного генотипа Vrn2-Vrn3 ( $\chi^2=14,37$  при  $df=6$ ). Первое из указанных отличий может свидетельствовать в пользу предположения, что селекционеры Мексики при подборе пар для скрещивания отдадут предпочтение определенным генотипам по Vrn 1-3 локусам по сравнению с имеющимися в мировом наборе. Второе же отличие может указывать на предпочтительный отбор из гибридных комбинаций определенных по Vrn 1-3 генотипов. Поскольку вследствие незнания генотипов по локусам Vrn 1-3 вовлекаемых в скрещивание сортов отбор осуществлялся по комплексу различных хозяйственно ценных признаков, то такое предпочтение одних генотипов другим может свидетельствовать о неодинаковой роли различных аллелей локусов Vrn 1-3 в контроле не только различий по скорости развития но и по степени развития тех или иных хозяйственно ценных признаков.

При сравнении конкретных частот генотипов Австралии и Мексики можно с уверенностью утверждать, что в австралийском наборе достоверно больше встречается сортов гомозиготного генотипа Vrn1-Vrn2. Зато в последнем явное преимущество получили моногенно доминантные генотипы с Vrn 1 и Vrn 3 генами, а также дигенно доминантные с локусом Vrn 3. Таким образом, здесь выявляется очевидное селекционное преимущество яровых сортов у которых присутствует доминантный аллель локуса Vrn 3.

Другие редко встречающиеся гены ярового типа развития. Помимо наиболее распространенных у мягкой пшеницы генов Vrn 1-3 в литературе имеются сообщения о существовании иных генов Vrn неаллельных названным. В ряде работ утверждается о присутствии доминантного гена Vrn 4 (Ferguson A. T. 1971, 1972; Gotoh T. 1983) и гена Vrn5

у замешенной линии Chinese Spring 6/7 Норе (Гончаров Н.П., Ригин Б.В. 1989). Единственным источником последнего считали сорт Норе, являющийся прямым потомком гибрида мягкой пшеницы с *T. dicoccum*. Нами предпринята попытка определения *Vrn* генотипа линии Triple Dirk (№ интродукции 491317) предоставленной в наше распоряжение доктором биологических наук Мережко А.Ф. (ВИР).

Анализ расщепления  $F_2$  по типу развития от скрещивания линии Triple Dirk с тестерами показал неаллельность его доминантного гена ярового типа развития и аналогичных генов у использованных тестеров. Так, расщепление по типу развития  $F_2$  тесткроссов от скрещивания указанной линии с полными рецессивами (озимые сорта: Скороспелка 36, Безостая I и линия ТД С) достоверно соответствовало отношению 3:1. Расщепление же по типу развития  $F_2$  от скрещивания изучаемой линии с источниками доминантных генов *Vrn* 1, *Vrn* 2 и *Vrn* 3 достоверно соответствовало отношению 15:1. Поэтому вполне обоснованным может быть утверждение о присутствии у данной линии доминантного аллеля локуса *Vrn* 4, хотя у ранее полученной от А.Т. Pugsley аналогичной линии выявлено присутствие двух доминантных генов *Vrn* 1 и *Vrn* 2 (Стельмах А.Ф. и Авсенин В.И. 1983).

Анализ расщепления  $F_2$  по типу развития от скрещивания ярового сорта Норе с тестерами-носителями определенных генов *Vrn* 1-4 позволял заключить, что яровой тип его развития определяется присутствием двух доминантных генов *Vrn* 1 и *Vrn* 2 одновременно. Расщепление  $F_2$  от скрещивания сорта Норе с рецессивами показало отношение 15:1, указывающее на дигенный контроль его ярового типа развития. Расщепление  $F_2$  по типу развития от скрещивания сорта Норе с тестерами-носителями доминантных генов *Vrn* 3 и *Vrn* 4 достоверно соответствовало 63:1. В то время как у тесткроссов сорта Норе с носителями доминантных генов *Vrn* 1 и *Vrn* 2 расщепление по типу развития вообще отсутствовало.

Вывод о том, что яровой тип развития сорта Норе определяется присутствием двух доминантных генов *Vrn* 1 и *Vrn* 2 одновременно, подтверждается гибридологическим анализом 62 яровых линий полученных на основе гибридной комбинации (Норе x ТД С). Из них 34 и 22 линии оказались моногенно доминантными только по *Vrn* 1 или *Vrn* 2 (соответственно) и шесть линий, как и сам сорт Норе имел два указанных выше гена одновременно.

Создание озимых форм мягкой пшеницы при гибридизации яровых сортов. Возможность получения озимых растений пшеницы после скрещива-

ния двух яровых сортов давно отмечалась в научной литературе. Так, N.H.Nilson Ehle еще в двадцатые годы (Ходьков Л.Е. 1941) в  $F_2$ , полученного от скрещивания двух яровых сортов, обнаружил озимые выщепцы. Т.Я.Зарубайло (1958, 1963), М.П.Аладова (1960), Р.М.Карамышев (1967), В.И.Свинарев (1958) в свою очередь обнаруживают в  $F_2$  при скрещивании яровых сортов озимые растения. Однако, несмотря на указанные факты вопрос о генетической природе данного явления оставался открытым. По мнению Н.И.Вавилова и Е.С.Кузнецовой (Лепин Т.К. 1960), а также Т.К.Лешина (1960), выявление озимых генотипов при скрещивании двух яровых форм объясняется тем, что озимый тип развития определяется несколькими парами рецессивных факторов, присутствующих и у яровых пшениц, но не проявляющихся вследствие наличия у последних доминантных факторов. И только выщепление в  $F_2$  гомозиготных по всем рецессивным факторам генотипов приводит их к озимому фенотипу.

Иного взгляда на указанное явление придерживались некоторые другие исследователи, получавшие озимые формы из яровых путем трансформации (переделки) ярового типа развития в озимый. Положительный эффект достигался подзимним посевом яровой мягкой пшеницы, при этом, "осенние условия воспитания расшатывали консерватизм наследственности" и позволяли уже на второй год формировать новый тип развития, свойственный озимым (Енчев Я. 1957; Лисенко Т.Д. 1958; Хитринский В.Ф. 1958; Райки Ш. 1963; Ремесло В.Н. 1962, 1963 и др.). В свое время была дана всесторонняя критическая оценка этих исследований (Лебедев Д.В. 1956; Скрипчинский В.В. 1957; Свинарев В.И. 1958; Березкин А.И. 1967, 1968; Агаев М.Г. 1969; Синкевич А.И. и Сулима Ю.Г. 1980 и др.) выражавшаяся в том, что "превращение яровых форм в озимые", является результатом естественной гибридизации и появления мутаций, вызванных несвойственными условиями произрастания, при последующем отборе, а не результатом адекватных их изменений.

Создание озимых форм путем скрещивания яровых сортов, обладающих неаллельными доминантными генами Угп 1-3. Факты выщепления в некоторых комбинациях при гибридологическом анализе озимых растений позволил сделать предположение о возможности целенаправленного получения рецессивных (озимых) генотипов при скрещивании специально подобранных по Угп генотипу яровых сортов. Это предположение основано на известных из учебников генетики фактах выщепления рецессивов при скрещивании типа ААВв х ааВВ. А также появлении трансгрессивных форм (озимых) при скрещивании яровых сортов (Свинарев В.И.

1958), ярвость которых определяется несколькими доминантными полимерными генами (Гуляев Г.В. 1964).

Так, при скрещивании двух ярких сортов, ярвость которых контролируется доминантными аллелями различных (неаллельных) генов, в  $F_2$  возможно выщепление рецессивных форм. Причем, численное их соотношение будет зависеть от количества доминантных генов, по которым различались скрещиваемые родительские формы. В обобщенном виде приведенные рассуждения представлены в таблице 5, где отмечены все воз-

Таблица 5

Вероятность выщепления озимых растений в  $F_2$  при скрещивании ярких сортов с различными по  $V_{rn}$  1-3 генотипами

| Генотип | II   | 22   | 33   | II22 | II33 | 2233 | II2233 |
|---------|------|------|------|------|------|------|--------|
| II      | 0    | 1/16 | 1/16 | 0    | 0    | 1/64 | 0      |
| 22      | 1/16 | 0    | 1/16 | 0    | 1/64 | 0    | 0      |
| 33      | 1/16 | 1/16 | 0    | 1/64 | 0    | 0    | 0      |
| II22    | 0    | 0    | 1/64 | 0    | 0    | 0    | 0      |
| II33    | 0    | 1/64 | 0    | 0    | 0    | 0    | 0      |
| 2233    | 1/64 | 0    | 0    | 0    | 0    | 0    | 0      |
| II2233  | 0    | 0    | 0    | 0    | 0    | 0    | 0      |

можные комбинации простых парных скрещиваний ярких гомозиготных генотипов, у которых в  $F_2$  не ожидается выщепления озимых форм (0), а также комбинации с расчетной вероятностью их выщепления (от 1/16 и до 1/64), при условии трехгенного генетического контроля различий по ярвому типу развития.

Для подтверждения изложенных предпосылок, нами на основании результатов гибридологического анализа ряда сортов яркой мягкой пшеницы отобраны для скрещивания шесть образцов различных теоретически возможных  $V_{rn}$  генотипов (кроме тройной доминантной гомозиготы). Полученные данные анализа расщепления  $F_2$  по типу развития полностью подтвердили выше приведенное предположение (табл.6). Абсолютно во всех гибридных комбинациях выявлено расщепление по типу развития; для комбинаций с участием двух моногенно доминантных сортов в отношении 15:1, для комбинаций в которых скрещивались дигенно доминантные сорта с моногенно доминантными - 53:1. Выявленные озимые растения были выкопаны, высажены в вегетационные сосуды и после 45 суток яр-визации при температуре +3, +4°C выращивали в оранжерее фитотрона. Принадлежность полученного материала к озимому генотипу осуществля-

Таблица 6

Расщепление по типу развития в  $F_2$  от скрещивания яровых сортов мягкой пшеницы с неаллельными  $Vrn$  1-3 генотипами

| Название гибридной комбинации | номера доминантных аллелей у родителей | растений $F_2$ |        | отношение |
|-------------------------------|--|----------------|--------|-----------|
|                               |  | яровых         | озимых |           |
| Protor x Goudveld             | II x 22                                | 227            | 19     | 15:1      |
| Фонтан x Mexique 120          | - " -                                  | 104            | 8      | - " -     |
| Goudveld x Saitana 27         | 22 x II                                | 206            | 20     | - " -     |
| Norin 29 x Безенчукская 128   | - " -                                  | 357            | 27     | - " -     |
| Ariana 8 x Norin 61           | II x 33                                | 232            | 21     | - " -     |
| Saitana 27 x Jupateco 73      | - " -                                  | 65             | 5      | - " -     |
| Jupateco 73 x Protor          | 33 x II                                | 22             | 3      | - " -     |
| Bonsa 55 x Protor             | - " -                                  | 65             | 5      | - " -     |
| Goudveld x Norin 61           | 22 x 33                                | 138            | 15     | - " -     |
| Tama x Norin 29               | 33 x 22                                | 289            | 19     | - " -     |
| Quadrat x Santa Catalina      | II22 x 33                              | 283            | 6      | 63:1      |
| Эритроспермум 841 x Timgalen  | II33 x 22                              | 177            | 5      | - " -     |
| Kentana 48 x Фонтан           | 2233 x II                              | 311            | 8      | - " -     |

лась путем весеннего посева части их семенного потомства. Все полученные потомства без яровизации не выколосились, тем самым подтвердив их озимую природу.

На выше приведенный способ автору данной работы, совместно со Стельмахом А.Ф. в 1986 г. выдано авторское свидетельство № 1340676.

Создание озимых форм путем скрещивания яровых сортов, обладавших аллельными доминантными генами  $Vrn$  1-3. Из ранее приведенной таблицы 5 видно, что в большинстве случаев возможных гибридных комбинаций между двумя яровыми генотипами в  $F_2$  невозможно получение озимых растений. Так, из 49 теоретически возможных реципрокных комбинаций простых гибридов между яровыми сортами в 37 (75,5%) не будет наблюдаться в  $F_2$  расщепление по типу развития. Таким образом, для получения озимых растений теряется значительная часть гибридов, яровых сортов и селекционных линий, возможно обладающих уникальными хозяйственно-биологическими свойствами. В связи с этими причинами нами усовершенствован выше описанный способ, позволяющий полностью использовать имеющийся генофонд яровых форм. При этом есть возможность получения озимых потомков при скрещивании яровых генотипов об-

ладающих одним или несколькими общими (аллельными) доминантными генами  $Vrn$ .

Суть способа заключается в необходимости дополнительного этапа скрещивания полученных гибридов  $F_I$  с яровыми сортами, если яровость их определяется доминантными локусами, которые у  $F_I$  были в рецессивном и/или гетерозиготном состоянии. При соблюдении указанного требования к  $Vrn$  генотипу избираемого для второго этапа скрещивания ярового родителя все или же часть ( $1/2$  или  $1/4$ ) потомков такого  $F_{I.1}$  (условно обозначенного) поколения окажется носителями рецессивных аллелей (хотя бы в гетерозиготном состоянии) по всем  $Vrn$  локусам. В результате при самоопылении в  $F_{I.2}$  поколения таких растений с соответствующей вероятностью ожидается выщепление озимых генотипов.

Для подтверждения выше сказанного по каталогу (Стельмах А.Ф. и Авсенин В.И. 1985) отобраны семь яровых сортов, принадлежащих к семи возможным яровым генотипам по локусам системы генов  $Vrn$  1-3: Фонтан -  $Vrn$  1, Bledsol -  $Vrn$  2, Santa Catalina -  $Vrn$  3, Quadrat -  $Vrn$  12, Эритроспермум 84I -  $Vrn$  13, Kentana 48 -  $Vrn$  23 и линия Triple Dirk -  $Vrn$  123. При скрещивании для получения  $F_I$  использовали только сорта, в генотипе которых присутствовали один или два аллельных доминантных гена  $Vrn$ . В результате было получено  $F_I$  15 теоретически возможных гибридных комбинаций (без трех обратных) в генотипе которых присутствовали один или два доминантных гена в гомозиготном состоянии или же один или два доминантных гена  $Vrn$  в гетерозиготном состоянии (II2, II223, II23). Для получения в последующих поколениях озимых выщепенцев такие  $F_I$  скрестили на втором этапе с сортами, яровость которых определялась доминантными локусами, которые у  $F_I$  были в рецессивном и/или гетерозиготном состоянии. Генотип  $F_I$  - II2 скрестили с сортом Bledsol ( $Vrn$  2), генотип  $F_I$  - II223 скрестили с сортом Santa Catalina ( $Vrn$  3) и генотип  $F_I$  - II23 скрестили с сортом Kentana 48 ( $Vrn$  23). В результате у полученного  $F_{I.1}$ , как минимум, половина потомств (два генотипических класса ди и тригетерозигот) в следующем самоопыляющемся поколении ( $F_{I.2}$ ) с определенной частотой выщепится определенная часть озимых растений.

Анализ расщепления  $F_{I.2}$  по типу развития у 30 гибридных комбинаций, последовательно скрещенных трех яровых сортов определенного  $Vrn$  генотипа, полностью подтвердил теоретически ожидаемые расчеты. Во всех гибридных комбинациях выявленное фактическое отношение рас-

щепления достоверно соответствовало теоретически ожидаемому. Кроме того, соотношение семей по двум генотипическим классам гетерозигот также соответствовало теоретически ожидаемому.

Обобщая результаты исследований по получению озимых растений при скрещивании яровых сортов предложена универсальная схема скрещиваний всех теоретически возможных по локусам  $V_{rn}$  1-3 генотипов при помощи которой можно прогнозировать:

1) Генотипы яровых сортов, избираемых для второго этапа скрещиваний с  $F_1$  поколением, в результате которого в  $F_{1.2}$  у указанной части генотипов с определенной частотой выщепляются озимые растения.

2) Генотипы исходно скрещиваемых родительских форм, которые в  $F_2$  выщепляют озимые растения и их частоту.

3) Генотипы яровых сортов для заключительного скрещивания с  $F_{1.1}$  (полученным при скрещивании II2233 x II2233 с любым яровым сортом кроме II2233 генотипа), в результате которого у указанной доли генотипов с определенной частотой выщепляются озимые растения.

На выше приведенное усовершенствование способа получения озимых форм автору данной работы совместно со Стельмахом А.Ф. выдано авторское свидетельство № I58I240.

Интрогрессия доминантных генов  $V_{rn}$  в мягкую пшеницу. Существующее разнообразие мягких пшениц по генетической системе контроля ярового типа развития определяется, в основном, комбинациями двух аллелей по трем генам  $V_{rn}$  1,  $V_{rn}$  2 и  $V_{rn}$  3. Проведенный к настоящему времени гибридологический анализ около 1000 сортов не обнаружил генотипов с неаллельными существующими  $V_{rn}$  генами (Ригин Б.В. и др. 1965; Стельмах А.Ф. и др. 1967). Выявленные иные неаллельные им гены:  $V_{rn}$  4 (линия Triple Dirk F) и  $V_{rn}$  5 (линия с межсортным замещением Chinese Spring/Hope) присутствовали только у единичных источников. Биологическая и хозяйственная важность указанных локусов  $V_{rn}$  не ограничивается их прямыми эффектами на скорость развития вследствие различий по уровню яровизационной отзывчивости. Установленные факты различий их генетических эффектов по адаптивным реакциям (Стельмах А.Ф. 1980; Воронин А.Н. и Стельмах А.Ф. 1985) и по уровню развития элементов структуры урожая и конечной продуктивности (Воронин А.Н. и Стельмах А.Ф. 1985) выдвигают задачу необходимости расширения генетического разнообразия по указанной системе с целью поиска генов, обладающих уникальной ценностью по конкретным признакам хотя бы для отдельных зон. И одним из путей такого расширения генетического разнообразия может быть интрогрессия в геном мя-

гкой пшеницы аналогичных локусов родственных видов и родов путем отдаленной гибридизации.

В качестве доноров генов контролирующих яровый тип развития, использовали яровые образцы тритикале, некоторых других видов пшениц и рожь. В результате насыщающих скрещиваний и отбора яровых потомков со 100% завязываемостью при самоопылении, удалось создать яровые линии типичной мягкой пшеницы являющиеся носителями чужеродных доминантных генов ярового образа жизни. Гибридологический анализ генотипа по генам *Vrn* показал, в основном, моногенно доминантную природу контроля их ярового типа развития (табл.7) преимущественно с

Таблица 7

Количество линий мягкой пшеницы у которых интрогрессированный ген ярового типа развития аллелен/неаллелен имеющимся

| Источник гена <i>Vrn</i> | изучено<br>линий | линий с геном аллельным |              |              |              |
|--------------------------|------------------|-------------------------|--------------|--------------|--------------|
|                          |                  | <i>Vrn</i> 1            | <i>Vrn</i> 2 | <i>Vrn</i> 3 | <i>Vrn</i> X |
| Тритикале                | 79               | 63                      | 10           | 6            | -            |
| <i>T. durum</i>          | 67               | 67                      | 2            | 3            | -            |
| <i>T. sphaerococcum</i>  | 8                | 2                       | -            | -            | 6            |
| <i>T. compactum</i>      | 4                | 4                       | -            | -            | -            |
| <i>T. dicoccum</i>       | 8                | 7                       | -            | 1            | -            |
| <i>S. cereale</i>        | 153              | 90                      | 3            | 22           | 38           |
| Всего                    | 319              | 233                     | 13           | 29           | 44           |

$Vrn\ X = Vrn\ 6^{Sc}, Vrn\ 7^{Sc}, Vrn\ 8^{Ts}$

доминантным геном аллельным *Vrn* 1. Кроме линий с аллельными *Vrn* 2 и *Vrn* 3 генами выявлены линии яровость которых определялась иными доминантными генами, неаллельными имеющимся в настоящее время у мягкой пшеницы (источники гена *Vrn* рожь и *T. sphaerococcum*). Генетический анализ генотипа линий с неидентифицированными генами *Vrn* позволил выявить три группы линий гены *Vrn* которых были также неаллельны и друг другу. Учитывая сведения о возможном существовании *Vrn* 5, они нами обозначены *Vrn* 6<sup>Sc</sup>, *Vrn* 7<sup>Sc</sup> (источник генов *Secale cereale*) и *Vrn* 8<sup>Ts</sup> (источник гена *T. sphaerococcum*).

Таким образом, доказана возможность расширения генетического разнообразия по системе генов *Vrn* путем интрогрессии генов ярового типа развития близких родов и видов *Triticeae* в геном мягкой пшеницы при отдаленной гибридизации.

## ВЫВОДЫ

1. Среди сортов яровой мягкой пшеницы из Австралии и Мексики обнаружены достоверные различия по частотам доминантных аллелей и конкретным генотипам системы генов *Vrn*, что может иметь важное значение для селекционных целей. Яровость сортов Австралии определяется преимущественно доминантными *Vrn 1* и *Vrn 2* аллелями, главным образом в дигенно гомозиготном состоянии. В мексиканском наборе сортов существенно выше частота доминантного аллеля *Vrn 3* и среди них встречаются практически все возможные комбинации *Vrn 1-3* генотипов.

2. В генотипе ярового сорта Норе отсутствует доминантный аллель *Vrn 5* и его генотип соответствует гомозиготе по генам *Vrn1 Vrn2-vrn3 vrn4*.

3. Яровость линии Triple Dirk (№ интродукции ВИР 491317) контролируется доминантной гомозиготой по локусу *Vrn 4*.

4. Разработаны и усовершенствованы способы получения озимых форм мягкой пшеницы;

- при гибридизации яровых генотипов с неаллельным контролем яровости в  $F_2$  выщепляются с вероятностью 6,25 или 1,56 % типично озимые генотипы (Авторское свидетельство № 1340676);

- для получения озимых форм из комбинаций скрещиваний с одним или двумя общими генами яровости, необходим дополнительный этап скрещиваний с рецессивной гомозиготой или гетерозиготой по этим генам (Авторское свидетельство № 1581240).

5. Путем отдаленной гибридизации, без использования системы генов 5В хромосомы и методов культуры *in vitro* проведена интрогрессия в геном озимой мягкой пшеницы доминантных генов ярового типа развития твердой и других видов пшениц, тритикале и ржи, а также получены гомозиготные интрогрессивные линии;

- у 44 линий выявлены гены яровости, которые оказались неаллельными по отношению к известным локусам *Vrn*;

- новые выявленные гены ярового типа развития распределились в трех неаллельных друг другу группах и обозначены символами *Vrn 6<sup>Sc</sup>* и *Vrn 7<sup>Sc</sup>* (от ржи *S. cereale*) и *Vrn 8<sup>Ts</sup>* (от *T. sphaerococcum*).

## ПРЕДЛОЖЕНИЯ ПО ИСПОЛЬЗОВАНИЮ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЙ

1. Расширить использование в селекционных программах по яровой мягкой пшенице доноров доминантного гена *Vrn 3*, как имеющего специфическую ценность для зон с высокой температурой, складывающейся

в период налива зерна.

2. Для создания принципиально нового исходного материала по озимой пшенице использовать разработанные и модифицированные способы получения озимых форм путем скрещивания специально подобранных по системе генов Vrn генотипов яровых сортов или перспективных селекционных линий.

3. С целью расширения генетического разнообразия мягкой пшеницы по локусам Vrn и другим генетическим системам, влияющих на скорость развития, использовать методы интрогрессии аналогичных генов родственных видов и родов.

#### ПО МАТЕРИАЛАМ ДИССЕРТАЦИИ ОПУБЛИКОВАНЫ СЛЕДУЮЩИЕ РАБОТЫ

1. Стельмах А.Ф., Авсенин В.И. Существует ли ген Vrn 4? // Научно-технический бюллетень ВСГИ. — Одесса. — 1983. — №1(47). — С.43-48.

2. Стельмах А.Ф., Авсенин В.И., Кучеров В.А., Воронин А.Н. Адаптивная роль генетических различий по скорости развития мягких пшениц // Тезисы докладов II Всесоюзной конференции: "Экологическая генетика растений и животных". — Кишинев: Штиинца. — 1984. — С.58.

3. Стельмах А.Ф., Авсенин В.И. Распространение аллелей и генотипов по локусам Vrn 1-3 мягкой пшеницы // Научно-технический бюллетень ВСГИ. — Одесса. — 1981. — №4(54). — С.16-21.

4. Стельмах А.Ф., Авсенин В.И. Каталог сортов яровой пшеницы по генотипам системы локусов Vrn (чувствительность к яровизации). Издание второе, дополненное. — Одесса. — 1985. — 72с.

5. Стельмах А.Ф., Авсенин В.И. Закономерности распространения аллелей и генотипов по локусам Vrn 1-3 мягкой пшеницы // Тезисы докладов У съезда УОГИС. — Умань. — 1986. — 3. — С.38-39.

6. Стельмах А.Ф., Авсенин В.И. Способ получения озимых форм мягкой пшеницы из яровых // Авторское свидетельство № 1340676. — 1986.

7. Стельмах А.Ф., Авсенин В.И. Способ получения озимых форм мягкой пшеницы при гибридизации только яровых // Сборник: Изучение, рациональное использование и охрана природных ресурсов. — Рига. — 1987. — С.139-140.

8. Авсенин В.И., Стельмах А.Ф. Интрогрессия доминантных аллелей чужеродных локусов Vrn в мягкую пшеницу // Тезисы докладов III Всесоюзной конференции: "Экологическая генетика растений и животных". — Кишинев: Штиинца. — 1987. — С.232.

9. Авсенин В.И. Интрогрессия в мягкую пшеницу доминантных аллелей Vrn от родственных видов и родов// Тезисы докладов У съезда ВОГИС им. Н.И.Вавилова. - 1987. М. - 4. - часть I. - С.7-8.

10. Стельмах А.Ф., Авсенин В.И., Кучеров В.А., Воронин А.Н. Изучение роли генетических систем Vrn и Prd у мягкой пшеницы// Сборник: "Вопросы генетики и селекции зерновых культур". - КОЦ СЭВ. Одесса СССР. - НийР Прага-Рузине (ЧССР). - 1987. - вып.3. - С.125-132.

11. Стельмах А.Ф., Авсенин В.И., Воронин А.Н. Каталог сортов яровой мягкой пшеницы по генотипам системы локусов Vrn (чувствительность к яровизации). Издание III дополненное. - ВСГИ. - Одесса. - 1987. 110с

12. Авсенин В.И. Методика получения озимых форм мягкой пшеницы путем скрещивания только яровых сортов// Прикладные аспекты генетики, цитологии и биотехнологии с.-х. растений. - Сборник научных трудов. - Одесса. - 1988. - С.21-30.

13. Авсенин В.И., Воронин А.Н., Стельмах А.Ф., Файт В.И. Выявление неаллельного Vrn 1-3 доминантного гена ингибитора отзывчивости на яровизацию// Научно-технический бюллетень ВСГИ. - Одесса. - 1988. - №3 (69). - С.17-20.

14. Авсенин В.И., Стельмах А.Ф. Генетический контроль типа развития ярового сорта Норе // Тезисы докладов конференции: "Частная генетика растений". - Киев. - 1989. - I. - С.3.

15. Авсенин В.И., Стельмах А.Ф. Генотипы чужеродно интрогрессированных по Vrn локусам линий мягкой пшеницы// Тезисы докладов Всесоюзной конференции: "Онтогенетика выспих растений". Кишинев: Штиинца. - 1989. - С.5-6.

16. Стельмах А.Ф., Авсенин В.И. Способ получения озимых форм мягкой пшеницы из яровых// Авторское свидетельство № 1581240. - 1990.

17. Стельмах А.Ф., Авсенин В.И. Генотипы чужеродно интрогрессированных линий мягкой пшеницы по системе генов Vrn // Тезисы докладов IV Всесоюзной конференции: "Экологическая генетика растений, животных, человека". - Кишинев: Штиинца. - 1991. - С.185-186.

18. Stelmakh A.F., Avsyenin V.I. Introgression of alien Vrn loci into bread wheat// EWAC Newsletter: Proc. EWAC conf. 1987. - Martonvasar. - 1987. - С.57-59.

Подп. к печати 29.03.93г. Формат 60x84 1/16.  
Объем 0,8уч.изд.л. 1,25п.л. Заказ № 579. Тираж 100экз.  
Гортипография Одесского управления по печати, цех №3.  
Ленина 49.





AB 27.310

**AB 27.310**