

СИСТЕМА АДАПТАЦИИ СОРТОВ ПШЕНИЦЫ К РАЗЛИЧНЫМ УСЛОВИЯМ СРЕДЫ

(Казахский НИИ земледелия и растениеводства, АО «КАИ», МСХ РК)

Приведены результаты изучения роли главных генов яровизации, фотопериодизма и собственно скороспелости в адаптации сортов пшеницы к различным условиям среды. Генетическое разнообразие, которое было создано сочетанием генов *Vrn* с двумя другими системами – системой чувствительности к фото-периоду и собственно скороспелости привело к значительному фенотипическому разнообразию. Установлена возможность обеспечения определенного уровня выраженности признака «скорость развития до колошения» различной комбинацией генов *Vrn*, *Ppd*. *Eps*. Все это указывает на то, что может быть грандиозный потенциал приспособления по времени цветения пшеницы в зависимости от географического региона и условий среды внутри, обеспеченный многочисленными аллелями локусов 3-х генетических систем.

Введение. Пшеница – социально-экономически важная культура Республики Казахстан. Селекция культуры проводится в РК ≈ 100 лет, создано и реализовано порядка 110 сортов. В этой связи более 80% коллекций зерновых культур Казахстана представлено генофондом пшеницы [1]. Несмотря на то, что по пшенице в РК выполнено немало исследований, давших ответы на вопросы происхождения, эволюции, генетики, цитогенетики, биохимии, физиологии и иммунитета остается много проблем, связанных с целенаправленным использованием генетического материала, созданного на основе генофонда вида. В частности, это вопросы: системного изучения генофонда по хозяйственно-ценным признакам, генетически обоснованный подбор родительских пар в процессе селекции, поиски генов улучшающих такие свойства как адаптивность, продуктивность, качество продукта и т.д. [2-4]. Одна из наиболее трудных задач селекции – сочетание скороспелости с продуктивностью. Генетические ресурсы помогают решить эту проблему с минимальными потерями [5]. Повышение потенциала урожайности пшеницы было достигнуто в

большей степени манипуляцией нескольких больших генов генетической системы, контролирующей скорость развития, к которым отнесены – гены адаптации к фото-периоду (*Ppd*) и требовательности к яровизации (*Vrn*), которые играют важную роль в селекции пшеницы на адаптивность [6, 7]. В этой связи представляется необходимым изучить роль известных генетических систем в контроле разнообразия генофонда мягкой пшеницы по скорости развития, без решения, которых невозможно решить практический вопрос реализации потенциальных возможностей сорта в различных эколого-географических зонах. Управление генетическим разнообразием по скорости развития существенно снизит роль, не контролируемых температурно-световых факторов, и приведет к получению стабильных гарантированных урожаев. Это приоритетная область генетики пшеницы.

Материал и методы исследований

В качестве объекта исследований был материал питомника GAWYT – Global Adaptation Wheat Yield Trial (CIMMYT), который нес ключевые

комбинации генов фотопериодизма (*Ppd*), яровизации (*Vrn*) и собственно скороспелости (*Eps*). В составе питомника 30 линий, 28 из которых сорта CIMMIT, тестеры известных *Vrn* и *Ppd* генов и их композиции. Для нормативно-методической обеспеченности исследований, проведенных на материалах международных питомников, использованы протоколы IPGRI, CIMMYT/ICARDA/OSU, GTZ-СИММИТ [8-11].

Результаты и обсуждение

По современным представлениям [12-14] продолжительность периода всходы – колошения контролируется 3 системами, которые регулируют: 1 – реакцию растений на низкие температуры (*Vrn* гены); 2 – фотопериод (*Ppd* гены); 3 – комплекс менее изученных факторов (собственно скороспелость – гены *Eps*). Международный питомник CIMMIT - GAWYT – Global Adaptation Wheat Yield Trial был создан с целью, улучшить понимание роли главных генов яровизации, фотопериодизма и собственно скороспелости в адаптации сортов пшеницы к различным условиям среды. Ставилась задача выяснить, как различные комбинации указанных генов родственны друг другу в различных условиях среды. Испытание было проведено в 3-х эколого-географических зонах, различающихся по температурному и световому режиму. В качестве стандартов были взяты рано и поздно – колосящиеся сорта местной селекции – «Памяти Азиева» и «Омская 29» (СибНИИСХ); «Целинная 24» и «Целинная юбилейная» (НПЦЗХ); «Казахстанская 4» и «Казахстанская 10» (КазНИИЗиР). Порядка 75% наследственной вариации длины вегетационного периода обусловлено системой *Vrn* генов [15] в этой связи за основу исследований был взят анализ по генетической системе *Vrn*-генов. Вторая по значимости генетическая система локусов *Ppd* 1-3 генов, обеспечивающая до 30% разнообразия мягкой пшеницы по скорости развития и третья система (гены *Eps*) на которую падает до 5% оставшихся различий, рассматривались как комбинирующие. Оценка признака «скорость развития до колошения» была проведена по отношению к тестерным линиям в качестве которых были использованы изогенные линии Triple Dirk - (TD) - TDD (*Vrn* 1); TDB (*Vrn* 2); TDE (*Vrn* 3) с нейтральной реакцией на фото-период и не ускоряющие развитие при повышении температуры. Изначальное разделение

материала питомника по реакции растений на температуру позволило у линий, не ускоряющих развитие при повышении температуры, рассмотреть скорость развития с позиций 2-х генетических систем – *Vrn* и *Ppd*, не усложняя анализ третьей системой (гены *Eps*), также участвующей в регуляции темпов развития, но генетически недостаточно изученной. Во всех пунктах изучения эффекты *Vrn* 1 и *Vrn* 3 генов изогенной серии TD были одинаковыми и большими чем у *Vrn* 2 гена. Самый скороспелый генотип набора – Sonora 64 (*Vrn* 13) был на уровне TDE и TDD и местных рано – колосящихся стандартов в Шортандах и Омске. Во всех 3-х зонах Sonora 64 была достоверно (на 7, 12, 11 дней в СибНИИСХ, НПЦЗХ и КазНИИЗР соответственно) скороспелее TDB (*Vrn* 2) и поздно – колосящихся стандартов. Отмечен полиморфизм по количеству дней до колошения между сортами, имеющими один и тот же *Vrn* генотип, который объясним с позиции гибкости генетической системы, контролирующей тип развития: множественный аллелизм [16], либо дозовый эффект [17] (в частности, ген *Vrn* 3 полностью ингибирует отзывчивость на яровизацию только в 4-х дозах). Группу линий значительно ускоряющих развитие при повышении температуры рассматривали с позиций 2-х генетических систем – системы, регулирующей реакцию растений на яровизацию и собственно скороспелости. Действием генов собственно скороспелости можно объяснить характерное для группы отсутствие достоверного различия по длине периода до колошения между генотипами, различающимися по комбинациям определенных *Vrn* генов. Группу отличал меньший наполовину (8-9 дней) размах изменчивости между крайними вариантами по сравнению с первой группой линий, не ускоряющих развитие при повышении температуры. Среди 9 линий группы выделена скороспелая линия – CLT/H471.71A/3*CLT/4/CLTH471.71A/2*CLT/3/-PVN. По количеству дней до колошения линия входит в одну группу спелости (раннюю) со скороспелым сортом первой группы – Sonora 64 с однотипным генотипом (*Vrn*13). Выделение в обеих группах в качестве скороспелого материала генотипов с *Vrn* 13 свидетельствует о значении данного *Vrn* генотипа в ускорении колошения и равнозначности эффектов генов скороспелости и адаптации к фотопериоду. Две группы яровых линий: фоточувствительные, фотонейтральные и фитоультративная

фоточувствительная линия были получены при перемещении генов Vrn и Ppd основного генотипа в озимый фото-чувствительный сорт Stephens с генотипом vrnppd (рецессивная гомозигота). Как показал анализ, фоточувствительность полученных линий зависела: 1) от степени фоточувствительности внедряемого генотипа и 2) внедрения наряду с генами Vrn доминантных генов Ppd. Яровые фоточувствительные линии – V1NB и V3CS, полученные при внедрении в озимый фоточувствительный генотип доминантных Vrn1 и Vrn 3 генов, как на фоточувствительной (High Bury), так и фотонейтральной (Chinese Spring) основах, не отличались от донора Vrn генов по скорости колошения. Это указывает на возможность получения и отбора яровых фоточувствительных линий на основе озимого фоточувствительного сорта независимо от фоточувствительности сорта – донора Vrn генов. При одновременном внедрении в озимый фоточувствительный сорт Stephens доминантных генов Vrn и Ppd были получены яровые фотонейтральные линии – V3P2CS и V3P1TDE. Внедрение доминантного гена Ppd 2 ускорило развитие линии V3P2CS до 7 дней по сравнению с яровой линией V3CS с фотопериодической чувствительностью на Юго-Востоке РК и от 3 до 6 дней в Шортандах и Омске соответственно. Линия V3P1TDE созданная на основе озимого фото-чувствительного сорта Stephens при внедрении Vrn 3 гена TDE и сильного гена Ppd 1 по ПДК была на уровне TDE, несущего гены Vrn 3 в фото нейтральной среде. При перемещении слабого Vrn 2 гена TDB из фотонейтральной среды в фоточувствительный генофон озимого сорта была получена факультативная фоточувствительная линия V2TDB выколовывающаяся от 4 до 8 дней (в зависимости от зоны) позже исходной линии – TDB. В каждой эколога-географической зоне генотипы были ранжированы по длине периода до колошения на группы с классовым промежутком в 4 дня. Основу (55,5 и 40,7%) вариационного ряда в СибНИИСХ и НПЦЗХ составили среднеранние генотипы, 51,9% сортообразцов питомника GAWYT в КазНИИЗиР были отнесены к среднеспелым. Генетическое разнообразие, которое было создано сочетанием генов Vrn с системами Ppd и Eps привело к значительному фенотипическому разнообразию. Размах изменчивости Vrn 11 генотипов лежал в пределах средне – ранней и средней

группы скорости до колошения, Vrn 22 генотипов с охватывал все группы скорости до колошения, кроме ранней. Диапазон изменчивости Vrn 33 генотипов в комбинации с доминантными Ppd и Eps генами включал все группы скорости развития до колошения, кроме поздней. Изменчивость периода до колошения Vrn 1122 генотипов варьировалась в пределах размаха изменчивости местных стандартов в Омске и Шортандах. Отмеченное согласуется с известными публикациями [18] о распространении сортов данного генотипа в Западной Сибири и Северном Казахстане в связи с их адаптивностью. Размах изменчивости Vrn 1133 генотипов лежал в пределах ранней и средне-ранней групп скорости развития. Местные стандарты (рано/поздно-колосящиеся) занимали различные позиции по отношению к испытуемому материалу. Размах изменчивости стандартов лежал в пределах ранней, средне-ранней и средней групп скорости развития. В СибНИИСХ и НПЦЗХ отмечено соответствие ПДК большинства генотипов питомника местным стандартам, что представляет особую ценность для анализа и дальнейшего практического использования выделенного материала. Наиболее склонные к раннему колошению генотипы проявили наибольшую близость к местному материалу. При ранжировании средних данных ПДК была получена следующая последовательность генотипов (от рано- до поздно-колосящихся): Vrn 1133- Vrn 1122 - Vrn 2233- Vrn 11- Vrn 33- Vrn 22 (указанны номера присутствующих доминантных аллелей). Согласно А. Ф. Стельмах [19] генотипы, обеспечивающие своей скоростью развития в тех или иных условиях переживание стрессовых воздействий, будут обеспечивать более близкий к потенциальному урожай. В Омске установлена существенная положительная корреляция между количеством дней до колошения и вегетационным периодом, т.е. скорость до колошения однозначно определяла общую скорость развития. Отмечена сопряженность средней степени между количеством дней до колошения и высотой растений. Подтверждено не прямое, но косвенное влияние скорости развития на величину урожая. В НПЦЗХ также установлено наличие связей между вегетационным периодом и урожайностью с делянки внутри групп с определенной скоростью развития. На Юго-Востоке Казахстана выявлена корреляция средней степени ($r = 0,42$) между периодом

до колошения и высотой растений, которая в свою очередь высоко коррелирует с массой 1000 зерен ($r = 0,62$). Оценка генетического разнообразия генофонда яровой мягкой пшеницы по скорости развития до колошения в Казахстанско-Сибирском международном питомнике улучшения яровой пшеницы (КАСИБ) подтвердила, что распределение материала по длительности периода от всходов до колошения было уникальным внутри конкретного пункта изучения. Более 60,0% образцов проходили фазу «всходы – колошение» в относительно среднем темпе, характерном для вида в целом. Доминируют 2 ранга «скорости развития до колошения» – средне-ранний и 5 – средний (в 92,8 и 78,8% случаях соответственно). Исследования представляют интерес при определении направления селекции культуры по длине вегетационного периода в конкретном пункте, так и при географическом её размещении.

Выводы. Изучением роли главных генов яровизации (Vrn), фотопериодизма (Ppd) и собственно скороспелости (Eps) в 3-х эколога – географических зонах (Западная Сибирь, Омск; Северный Казахстан, Шортанды; Юго-восточный Казахстан, Алматы) на материале международного питомника GAWYT установлена возможность обеспечения определенного уровня выраженности признака «дни до колошения» различной комбинацией генов Vrn , Ppd , Eps . Генетическое разнообразие, которое было создано сочетанием генов Vrn с двумя другими системами – системой чувствительности к фото-периоду и собственно скороспелости привело к значительному фенотипическому разнообразию. Все это указывает на то, что может быть грандиозный потенциал приспособления по времени цветения пшеницы в зависимости от географического региона и условий среды внутри, обеспеченный многочисленными аллелями локусов 3-х генетических систем. Исследования показывают также, что все 3 генетические системы имеют плей-отропный эффект на другие аспекты развития растений, которые имеют важные последствия на селекцию пшеницы по продуктивности и специфической адаптивности.

ЛИТЕРАТУРА

1. Country report on the state of plant genetic resources for food and agriculture in the Kazakhstan Republic. FAO, 2008. 78 p.
2. Уразалиев Р.А., Есимбекова М.А. и др. Kazakhstan: Country Report to the FAO international technical conference on plant genetic resources // International Conference and Program for Plant Genetic Resources, ФАО, IPGRI, Leipzig, 1996. 22 р.
3. Уразалиев Р.А., Есимбекова М.А., Орманбекова Г.Ш. К созданию генофонда мягкой озимой пшеницы: состояние, перспективы его использования // Мат-лы междунар. совещ. «Генбанк растений и его использование в селекции». Алматы: Бастау, 1995. С. 39-46.
4. Уразалиев Р.А., Нурпеисов И.А., Есимбекова М.А. Genetic Resources and Results of Wheat Breeding in Kazakhstan // Proceeding of the Kazakhstan – CIMMYT Conference «Spring Wheat in Kazakhstan: Current Status and Future Directions» CIMMYT / NACAR RK, 22-24.09, 1997. P. 63-65.
5. Merezhko A.F. Impact of plant genetic resources on wheat breeding // Proceedings of the 5th Inter. Wheat Conference «Wheat: Prospects for Global Improvement». 1996. P. 361-371.
6. Сковманд Б., Рейнолдс М., Лэйдж Д. Сбор и управление генетическими ресурсами пшеницы и использование коллекции исходного материала для поиска полезных признаков // 1 Центрально-Азиатская конф. по пшенице. Алматы, 2003. С. 13-14.
7. Skovmand B., Rajaram J., Ribaut and Hede A.R. Wheat genetic resources: the foundation germplasm for the twenty-first century // Advanced Wheat Improvement Training Course. Mexico, D.F., 2000. 21 pp.
8. Scientific Management of germplasm: characterization, evaluation and enhancement. IPGRI, 1998.
9. Technical guidelines for the management of field and in vitro germplasm collection. IPGRI, 2004.
10. «Instructions for the Management and Reporting the Results» // CIMMYT/ICARDA/OSU, 2000. 14 p.
11. Прескот Дж.М., Буркетт П.А., Сари Е.Е. и др. Руководство для полевого определения «Болезни и вредители пшеницы» // ГТЦ-СИММит. 2002. 135 с.
12. Yang F.P., Zhang X.K., Xia X.C., et all. Distribution of the photoperiod insensitivity $Ppd-D1a$ fltl in Chinese wheat cultivars // Euphytica. 2009. V. 165. P. 445-452.
13. Khlestkina E.K., Glura A., Roder M.S., Borner A. A new gene controlling the flowering response to photoperiod in wheat // Euphytica. 2009. V. 165. P. 579-585.
14. Addisu M., Snape J.M., Simmonds J.R., Gooding M.J. Reduced height (Rht) and photoperiod insensitivity (Ppd) allele associations with establishment and early growth of wheat in contrasting production systems // Euphytica. 2009. V. 166. P. 249-267.
15. Стельмах А.Ф. Генетика типа развития и продолжительность вегетационного периода мягких пшениц // Селекция и семеноводство. Киев, 1981. Вып. 48. С. 8-14.
16. Koval S.F., Goncharov N.P. Multiple allelism at Vrn 1 locus of common wheat // Acta Agronomica hungarica. 1998. V. 46, N 2. P. 113-119.
17. Halloran G.M. Gene dosage and vernalization response homoeologous group 5 of *Triticum aestivum* // Genetics. 1967. V. 57, N 2. P. 401-407.
18. Мусеева Е.А., Гончаров Н.П. Генетический контроль ярового типа развития у стародавних и местных сортов мягкой пшеницы Сибири // Генетика. 2007. Т. 43, № 4. С. 469-476.
19. Стельмах А.Ф. Генетические манипуляции различиями по типу и скорости развития у мягкой пшеницы // Сб. науч. тр. ВСГИ. 1988. С. 5-12.

Резюме

Мақала GAWYT – Global Adaptation Wheat Yield Trial (CIMMIT), халықаралық питомниктерінің анализіне арналған. Баяндалған бидай сорттарының әртүрлі жағдайдағы қыстап шығу (vrg) негізгі гендерінің және фотокезеңіне (ppd) бейімделгені туралы түсінікті қалыптастыру деген мақсатпен құрылған. Генотиптердің салыстырмалы талдаудында аллельді қосылыстарда үш жүйе қалыптасты. Өсу қарқындылығын бақылау, байқалған питомниктің егу жағдайына қарамастан генотиптерінің арасында масақтану кезеңінде бір қалыпты және біркелкі болды.

Summary

In article studying genetic variability of a trait «period up to heading» in the international nursery GAWYT – Global Adaptation Wheat Yield Trial is resulted. By relative analysis of the genotypes including possible allelic combinations of three systems, supervising speed of development, it was established, that the genetically diversity which has been created by a combination of Vrn genes with two other systems - system of photoperiod requirement and intrinsic earliness has led to significant phenotypic diversification.