

## ПЛЕЙОТРОПНЫЕ ЭФФЕКТЫ ГИББЕРЕЛЛИН-ЧУВСТВИТЕЛЬНЫХ И НЕЧУВСТВИТЕЛЬНЫХ ГЕНОВ КОРОТКОСТЕБЕЛЬНОСТИ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ В УСЛОВИЯХ ПРИЧЕРНОМОРЬЯ

Г.А. ЧЕБОТАРЬ, С.В. ЧЕБОТАРЬ, И.И. МОЦНЫЙ

Селекционно-генетический институт – Национальный центр семеноведения и сортоизучения, Одесса  
E-mail: s.v.chebotar@gmail.com

*Исследование плейотропных эффектов ГК-чувствительного (*Rht8*) и ГК-нечувствительных (*Rht-B1*, *Rht-D1*) генов короткостебельности и гена, определяющего реакцию растений на фотопериод (*Prp-D1*), проводили в течение трех лет в условиях южной степи Причерноморья на пяти различных генетических фонах. Помимо прямого влияния на высоту растений, детектированы плейотропные эффекты *Rht*-генов на все исследованные признаки, кроме количества фертильных колосков. Наличие генов короткостебельности в генотипе приводило к уменьшению длины стебля и колоса и увеличению плотности последнего. Количество колосков в колосе снижалось за счет стерильных колосков, при этом количество фертильных колосков не изменялось. Достоверное увеличение количества зерен в колосе происходило в результате повышения озерненности колоска. Количество и масса зерен с подгонов не снижались, хотя растения характеризовались меньшим количеством продуктивных стеблей. Наличие аллеля *Rht8x* на генетическом фоне сорта Степняк приводило к существенному уменьшению большинства показателей производительности растения по сравнению с *Rht8a*, однако в комплексе с аллелем *Prp-D1a* потенциал продуктивности растений с *Rht8x* увеличивался и превосходил форму с *Rht8a Prp-D1b*. Наличие аллеля *Rht-B1e* приводило к уменьшению массы зерен колоса и массы 1000 зерен, увеличению *l/h* и повышению стабильности количества зерен в колоске по сравнению с носителями *Rht8c*.*

**Ключевые слова:** мягкая пшеница, гены короткостебельности, гены чувствительности к фотопериоду, количественные признаки.

**Введение.** Высота растений и компоненты урожая – это комплексные количественные признаки, которые находятся под полигенным контролем [1–3]. Экспрессия основных генов короткостебельности (*Rht* – reduced height genes) и их эффекты на агрономические признаки различаются в зависимости от условий окружаю-

щей среды и генетического фона. Селекция по аллелям генов короткостебельности направлена на сочетание в одном генотипе преимуществ определенных аллелей или их комплексов с другими агрономически важными генами в специфических эколого-климатических условиях для улучшения продуктивности растений. Использование генов короткостебельности стало одной из составляющих стратегии селекции при выращивании высокоурожайных сортов пшеницы [4].

Так называемые нечувствительные к гибберелловой кислоте (ГК) растения с аллелями *Rht-B1b*, *Rht-B1e* и *Rht-D1b* уменьшают высоту вследствие снижения чувствительности вегетативных тканей к эндогенной ГК [5]. Это проявляется в уменьшении удлинения клеток почти всех вегетативных органов [6] и сопровождается не только снижением высоты взрослых растений, но и длины coleoptile, междоузлий и площади листа. Анализ молекулярной структуры названных аллелей показал, что мутации в *Rht-B1b* и *Rht-D1b* – это однонуклеотидные замены (С на Т в 64-м положении и G на Т в 61-м положении), которые переводят кодоны CGA и GGA соответственно в трансляционный стоп-кодон TGA [7]. В нуклеотидной последовательности аллеля *Rht-B1e* присутствует мутация, приводящая к образованию стоп-кодона TAG в результате замены А на Т в кодоне AAG в 61-м положении, располагающегося на три кодона раньше, чем кодон, затрагиваемый мутацией *Rht-B1b* [8].

Аллель *Rht8c* не связан с метаболизмом ГК, он относится к так называемым ГК-чувствительным генам короткостебельности, его наличие не приводит к уменьшению длины coleoptile и скорости удлинения листа [9]. Наличие в генотипе аллеля *Rht8c* дает преимуществ растениям, которые растут в регионах,

страдающих от ранней весенней засухи, где недостаток влаги препятствует успешному прорастанию и развитию растения с ГК-нечувствительным генотипом [9–11]. На сегодняшний день ген *Rht8* не секвенирован, хотя ведутся попытки его позиционного клонирования [12]. На молекулярном уровне аллельные варианты этого гена детектируют с помощью микросателлитного маркера *Xgwm261*, который расположен на расстоянии 1,95 сМ от гена [12].

Понимание плейотропного действия *Rht*-генов пшеницы на агрономически важные признаки необходимо для их дальнейшего эффективного использования с целью повышения урожая этой культуры. Различные гены короткостебельности по-разному влияют на прорастание зерен, высоту растений и продуктивность. Кроме генотипа по *Rht*-генам, на перечисленные признаки также влияют условия, характерные для зоны выращивания, и генетический фон, на основе которого проявляется наличие того или иного гена короткостебельности или их комбинации [13]. Исследования ряда ученых [14, 15] в условиях Северо-Запада России, Среднего и Нижнего Поволжья, Краснодарского края подтвердили влияние упомянутых генов на высоту растений. Однако плейотропные эффекты генов исследованы не были; эксперименты проводились в основном на яровых сортах, хотя наиболее показательным генетическим материалом для определения эффектов могут быть близко-изогенные линии.

Благодаря одинаковому генетическому фону близко-изогенные линии могут точно отражать эффекты различных генов короткостебельности, однако создание таких линий – достаточно длительная и сложная процедура. В 2011–2012 гг. на юге Украины из-за мороза ( $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) в течение нескольких дней без снежного покрова растения почти-изогенных линий, созданных на основе сорта *Mercia*, вымерзли (81 %) в полевых условиях СГИ–НЦНС. В то же время линии-аналоги с генами короткостебельности, созданные В.В. Хангильдиным на генетических фонах сортов украинской селекции, в большинстве своем (около 95 %) смогли преодолеть неблагоприятные условия среды (данные не опубликованы).

Цель настоящей работы – оценка плейотропного действия аллелей ГК-чувствитель-

ного (*Rht8*) и ГК-нечувствительных (*Rht-B1* и *Rht-D1*) генов короткостебельности, а также гена *Ppd-D1*, контролирующего чувствительность растений пшеницы к фотопериоду и сцепленно наследуемого с *Rht8*, на агрономические признаки мягкой пшеницы в зависимости от генетического фона рекуррентных сортов.

**Материалы и методы.** Материалом для исследования послужили короткостебельные линии-аналоги, родительские формы и доноры генов короткостебельности (табл. 1), различающиеся по высоте растений с идентифицированными при помощи молекулярных маркеров генами короткостебельности (табл. 2).

Линии-аналоги созданы в 90-х годах прошлого века В.В. Хангильдиным в СГИ – НЦНС (г. Одесса) скрещиванием родительских форм с донорами генов короткостебельности – Одесской полукарликовой или Краснодарским карликом и шестикратного беккроссирования рекуррентными формами [19]. Известно, что Краснодарский карлик 1 получен путем искусственного мутагенеза из сорта Безостая 1, поэтому в работе считали эти сорта аналогами. Линию сорта Одесская 16 исследовали как аналог линий, созданных на генетическом фоне сорта Степняк, так как она входит в родословную этого сорта.

Агрономические показатели сравнивали в трехлетнем полевом эксперименте (2008/2009, 2009/2010, 2010/2011 гг.) на поле СГИ – НЦНС ( $30^{\circ} 44$  в.д.,  $46^{\circ} 28'$  с.ш.). Посадку растительного материала осуществляли в середине октября, что является оптимальным периодом для посева пшеницы в Причерноморском регионе. Растения выращивали в широкорядном посеве – двурядные участки в трех повторностях (5 см между растениями внутри рядка и 27 см между рядками). Линии-аналоги располагали единым блоком для оценки влияния генов *Rht* на признаки: дата колошения (ДК), дата цветения (ДЦ), длина стебля (*h*), длина колоса (*l*), продуктивная кустистость (ПК), количество колосков в колосе (ККК), количество стерильных (крайних недоразвитых) колосков (КСК), количество фертильных колосков (КФК), количество зерен в колоске (ЗКк), количество зерен в колосе (ЗК), масса зерна с колоса (МЗК), количество зерен с подгонов (ЗП), масса зерен

с подгона (МЗП), масса 1000 зерен (МТЗ), плотность колоса ( $D$ ) и отношение длины колоса к длине стебля ( $l/h$ ). Данные агрономических признаков собирали со всех растений участка за исключением крайних.

Дальнейшие исследования проводили методом двухфакторного дисперсионного анализа (ANOVA) с использованием программного пакета Statistica 7 (Statsoft 2005). При проведении анализа была сформирована матрица данных

Таблица 1. Аллельная характеристика линий-аналогов по генам короткостебельности и *Ppd-D1*

| Линия                | Происхождение  | <i>Rht8</i>  | <i>Rht-B1</i>  | <i>Rht-D1</i>  | <i>Ppd-D1</i>  |
|----------------------|--|--------------|----------------|----------------|----------------|
| Кооператорка         | Отбор из Крымок  | <i>Rht8a</i> | <i>Rht-B1a</i> | <i>Rht-D1a</i> | <i>Ppd-D1b</i> |
| Кооператорка К-90    | [(Кооператорка/Одесская полукарликовая (ОПК))/Кооператорка <sup>6</sup> ] $F_{\infty}$ | <i>Rht8c</i> | <i>Rht-B1a</i> | <i>Rht-D1a</i> | <i>Ppd-D1a</i> |
| Кооператорка К-70    | [(Кооператорка/ОПК)/Кооператорка <sup>6</sup> ] $F_{\infty}$                           | <i>Rht8c</i> | <i>Rht-B1e</i> | <i>Rht-D1a</i> | <i>Ppd-D1a</i> |
| Одесская 3           | Кооператорка/Гостианум 237   | <i>Rht8a</i> | <i>Rht-B1a</i> | <i>Rht-D1a</i> | <i>Ppd-D1b</i> |
| Одесская 3 К-75      | [(Одесская 3 <sup>6</sup> /ОПК)/Одесская 3 <sup>6</sup> ] $F_{\infty}$                 | <i>Rht8c</i> | <i>Rht-B1b</i> | <i>Rht-D1a</i> | <i>Ppd-D1a</i> |
| Одесская 51          | Одесская 16/Безостая 1   | <i>Rht8c</i> | <i>Rht-B1a</i> | <i>Rht-D1a</i> | <i>Ppd-D1a</i> |
| Одесская 51 К-73     | (Краснодарский карлик 1/Одесская 51 <sup>7</sup> ) $F_{\infty}$                        | <i>Rht8c</i> | <i>Rht-B1e</i> | <i>Rht-D1a</i> | <i>Ppd-D1a</i> |
| Степняк 1            | Линии из сорта Степняк, отобранные с помощью молекулярных маркеров                     | <i>Rht8a</i> | <i>Rht-B1a</i> | <i>Rht-D1a</i> | <i>Ppd-D1b</i> |
| Степняк 2            |  | <i>Rht8x</i> | <i>Rht-B1a</i> | <i>Rht-D1a</i> | <i>Ppd-D1a</i> |
| Степняк 3            |  | <i>Rht8c</i> | <i>Rht-B1a</i> | <i>Rht-D1a</i> | <i>Ppd-D1a</i> |
| Степняк 2К           | [(Степняк 2/ОПК)//Степняк 2 <sup>7</sup> ] $F_{\infty}$                                | <i>Rht8c</i> | <i>Rht-B1a</i> | <i>Rht-D1b</i> | <i>Ppd-D1a</i> |
| Одесская 16          | Отбор из сорта Одесская 12   | <i>Rht8x</i> | <i>Rht-B1a</i> | <i>Rht-D1a</i> | <i>Ppd-D1b</i> |
| Безостая 1           | Отбор из сорта Безостая 4  | <i>Rht8c</i> | <i>Rht-B1a</i> | <i>Rht-D1a</i> | <i>Ppd-D1a</i> |
| Карлик 1 (UA0102183) | Мутант из Безостой 1   | <i>Rht8c</i> | <i>Rht-B1b</i> | <i>Rht-D1a</i> | <i>Ppd-D1a</i> |

Таблица 2. Молекулярные маркеры к генам короткостебельности и *Ppd-D1*

| Локус/ген (хромосомная локализация) | Праймер                            | Последовательность праймеров (5'→3') | Размер продуктов амплификации, п.н. | Аллели генов короткостебельности | Ссылки |
|-------------------------------------|------------------------------------|--------------------------------------|-------------------------------------|----------------------------------|--------|
| <i>Xgwm261</i> (2D)                 | <i>Xgwm261L</i><br><i>Xgwm261R</i> | ctccctgtacgcctaaggc                  | 164                                 | <i>Rht8a</i>                     | [16]   |
|                                     |                                    | ctcgcgctactagccattg                  | 192                                 | <i>Rht8c</i>                     |        |
|                                     |                                    |                                      | 214                                 | <i>Rht8x</i>                     |        |
| <i>Rht-B1</i> (4B)                  | <i>MR1</i><br><i>BF</i>            | catccccatggccatctcgagcta             | 237                                 | <i>Rht-B1b</i>                   | [17]   |
|                                     |                                    | ggtaggaggcgagaggcgag                 |                                     |                                  |        |
| <i>Rht-B1</i> (4B)                  | <i>WR1</i><br><i>BF</i>            | catccccatggccatctcgagctg             | 237                                 | <i>Rht-B1a</i>                   | [17]   |
|                                     |                                    | ggtaggaggcgagaggcgag                 |                                     |                                  |        |
| <i>Rht-D1</i> (4D)                  | <i>MR2</i><br><i>DF</i>            | ccccatggccatctcgagctgcta             | 254                                 | <i>Rht-D1b</i>                   | [17]   |
|                                     |                                    | cgcgcaattattggccagagatag             |                                     |                                  |        |
| <i>Rht-D1</i> (4D)                  | <i>WR2</i><br><i>DF2</i>           | ggccatctcgagctgcac                   | 264                                 | <i>Rht-D1a</i>                   | [17]   |
|                                     |                                    | ggcaagcaaaagcttcgag                  |                                     |                                  |        |
| <i>Ppd-D1</i> (2D)                  | Ppd-D1_F<br>Ppd-D1_R1              | acgcctcccactacactg                   | 414                                 | <i>Ppd-D1b</i>                   | [18]   |
|                                     |                                    | gttggtcaaacagagagc                   |                                     |                                  |        |
| <i>Ppd-D1</i> (2D)                  | Ppd-D1_F<br>Ppd-D1_R2              | acgcctcccactacactg                   | 288                                 | <i>Ppd-D1a</i>                   | [18]   |
|                                     |                                    | cactggtgtagctgagatt                  |                                     |                                  |        |

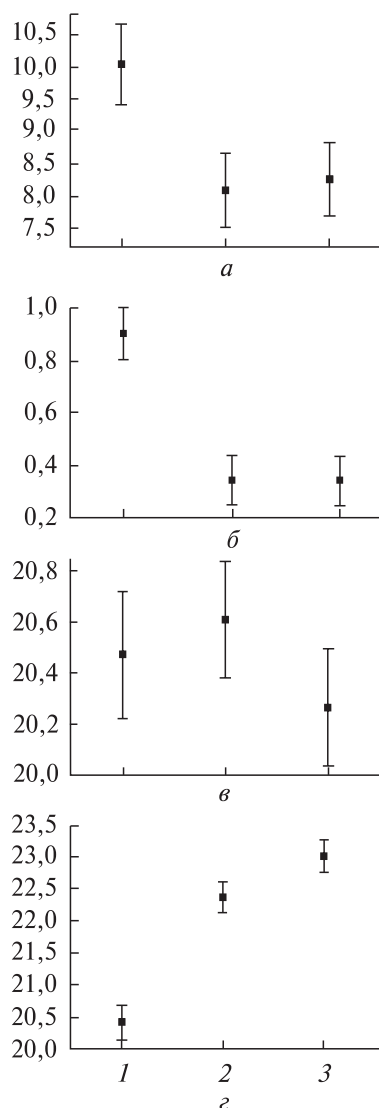
со средними значениями для каждой повторности каждого года. Для оценки влияния аллелей генов короткостебельности *Rht8*, *Rht-B1*, *Rht-D1* и гена *Ppd-D1* на агрономические признаки растений полученные за три года полевых исследований данные были разделены на группы в зависимости от генетического фона исходного сорта. Отдельно на каждом из имеющихся генетических фонов оценивали влияние той или иной комбинации аллелей генов короткостебельности на средние значения признаков. Достоверность различий определяли по НСР соответствующего уровня значимости для соответствующего фактора или

взаимодействия [20]. При расчете генотипических корреляций осуществляли преобразование по Скуридину [21] для устранения влияния фактора «год».

При проведении трехфакторного дисперсионного анализа на основе родственных связей объединили генетические фоны с целью получения полного дисперсионного комплекса. Для анализа по фактору «генотип линии» материал разделили на растения без *Rht*-генов, носителей одного и двух генов. Расчеты вели с учетом случайных градаций факторов «год» и «генофон», а также фиксированного фактора «генотип линии».

Таблица 3. Средние значения признаков для разных генотипов за три года исследований

| Аллели генов <i>Rht8</i> , <i>Rht-B1</i> , <i>Rht-D1</i> , <i>Ppd-D1</i> | ДК | ДЦ | <i>h</i> | <i>l</i> | ПК   | ККК  | КСК | КФК  | ЗКк | ЗК   | МЗК | ЗП    | МЗП  | МТЗ  | <i>D</i> | <i>l/h</i> |
|--|----|----|----------|----------|------|------|-----|------|-----|------|-----|-------|------|------|----------|------------|
| <i>Кооператорка</i>  |    |    |          |          |      |      |     |      |     |      |     |       |      |      |          |            |
| <i>aaab</i>  | 19 | 24 | 112      | 10,3     | 10,7 | 21,0 | 1,0 | 20,0 | 2,5 | 50,4 | 1,7 | 291,0 | 8,2  | 28,8 | 19,6     | 0,09       |
| <i>caaa</i>  | 17 | 21 | 78       | 8,9      | 7,6  | 20,8 | 0,5 | 20,3 | 2,7 | 55,3 | 2,1 | 251,3 | 8,2  | 33,8 | 22,2     | 0,12       |
| <i>ceaa</i>  | 16 | 21 | 56       | 8,5      | 9,6  | 21,7 | 0,5 | 21,2 | 2,7 | 57,7 | 1,9 | 317,6 | 8,4  | 27,7 | 24,4     | 0,15       |
| НСР <sub>0,05</sub>  | 1  | 1  | 3        | 0,4      | 1,6  | 0,5  | 0,4 | 0,6  | 0,2 | 3,7  | 0,2 | —     | —    | 1,6  | 0,8      | 0,01       |
| <i>Одесская 3</i>  |    |    |          |          |      |      |     |      |     |      |     |       |      |      |          |            |
| <i>aaab</i>  | 22 | 26 | 97       | 97       | 9,5  | 22,6 | 1,3 | 21,3 | 2,5 | 2,5  | 2,1 | 266,4 | 8,5  | 32,7 | 22,8     | 0,10       |
| <i>cbaa</i>  | 17 | 21 | 67       | 67       | 8,5  | 21,6 | 0,3 | 21,3 | 2,8 | 2,8  | 2,2 | 281,1 | 8,0  | 30,1 | 25,0     | 0,12       |
| НСР <sub>0,05</sub>  | 1  | 1  | 4        | 4        | —    | —    | 0,5 | —    | 0,2 | 0,2  | —   | —     | —    | —    | 1,2      | 0,01       |
| <i>Степняк</i>   |    |    |          |          |      |      |     |      |     |      |     |       |      |      |          |            |
| <i>aaab</i>  | 19 | 23 | 99       | 10,1     | 10,8 | 21,6 | 0,3 | 19,6 | 2,6 | 54,8 | 2,3 | 356,1 | 12,9 | 37,2 | 20,3     | 0,10       |
| <i>xaab</i>  | 21 | 25 | 102      | 10,1     | 7,9  | 21,4 | 1,7 | 21,3 | 2,5 | 49,2 | 1,9 | 210,8 | 7,4  | 35,9 | 20,3     | 0,10       |
| <i>xaaa</i>  | 16 | 20 | 104      | 10,1     | 11,1 | 20,1 | 0,5 | 19,6 | 3,1 | 60,7 | 2,5 | 431,4 | 15,7 | 36,3 | 18,9     | 0,10       |
| <i>caaa</i>  | 18 | 21 | 83       | 9,3      | 8,9  | 20,8 | 0,2 | 19,5 | 2,6 | 53,9 | 2,3 | 289,7 | 10,6 | 37,2 | 21,4     | 0,11       |
| <i>caba</i>  | 18 | 23 | 66       | 8,8      | 7,5  | 20,0 | 0,6 | 20,7 | 2,9 | 57,1 | 2,2 | 239,4 | 7,4  | 32,3 | 21,6     | 0,13       |
| НСР <sub>0,05</sub>  | 1  | 1  | 4        | 0,3      | 1,3  | 0,4  | 0,2 | 0,5  | 0,2 | 3,6  | 0,2 | 58,6  | 2,5  | 2,4  | 0,6      | 0,01       |
| <i>Одесская 51</i>   |    |    |          |          |      |      |     |      |     |      |     |       |      |      |          |            |
| <i>caaa</i>  | 18 | 21 | 75       | 8,5      | 8,3  | 21,2 | 0,5 | 20,7 | 2,7 | 56,8 | 2,4 | 252,5 | 8,3  | 34,0 | 23,9     | 0,11       |
| <i>ceaa</i>  | 18 | 22 | 51       | 8,2      | 7,2  | 19,5 | 0,3 | 19,2 | 2,6 | 51,1 | 1,7 | 197,3 | 5,3  | 28,8 | 22,7     | 0,16       |
| НСР <sub>0,05</sub>  | —  | —  | 3        | —        | —    | 0,3  | —   | 0,4  | —   | —    | 0,4 | 39,0  | 1,3  | 2,2  | 0,7      | 0,01       |
| <i>Безостая 1</i>  |    |    |          |          |      |      |     |      |     |      |     |       |      |      |          |            |
| <i>caaa</i>  | 19 | 22 | 76       | 9,7      | 7,4  | 20,7 | 0,1 | 20,6 | 2,6 | 54,4 | 2,2 | 231,3 | 7,6  | 35,2 | 20,4     | 0,13       |
| <i>cbaa</i>  | 17 | 21 | 58       | 9,1      | 8,4  | 20,1 | 0,1 | 20,0 | 3,0 | 61,0 | 2,0 | 270,1 | 6,9  | 27,2 | 21,2     | 0,16       |
| НСР <sub>0,05</sub>  | —  | —  | 3        | 0,4      | —    | 0,4  | —   | 0,5  | 0,1 | 3,3  | —   | —     | —    | 2,5  | —        | 0,01       |



**Рис. 1.** Средние значения признаков (по вертикали): а – продуктивная кустистость, б – количество стерильных колосков в колосе, в – количество фертильных колосков в колосе, г – плотность колоса ( $D$ ) в зависимости от наличия одного и двух генов короткостебельности; 1 – без *Rht8c* и *Rht-Gai*; 2 – *Rht8c* без *Rht-Gai*; 3 – *Rht8c* + *Rht-Gai*. *Rht-Gai* обозначено наличие одного или двух ГК-нечувствительных аллелей *Rht*-генов

**Результаты исследований и их обсуждение.** В предыдущих исследованиях [13] с помощью трехфакторного дисперсионного анализа изучены прямые эффекты генов короткостебельности и их комплексов на генетических фонах известных сортов юга Украины в усло-

виях Причерноморской степи. В настоящей работе для оценки плейотропного влияния аллелей ГК-чувствительного (*Rht8*) и ГК-нечувствительных (*Rht-B1* и *Rht-D1*) генов короткостебельности, а также гена *Ppd-D1* полученные за три года полевых испытаний данные разделили на группы в зависимости от генетического фона исходного сорта (табл. 3).

Линии с аллелем *Ppd-D1a* (один из самых сильных по фенотипическому проявлению аллель нечувствительности к фотопериоду) колосились и зацветали достоверно раньше линии с *Ppd-D1b* независимо от генетического фона, что хорошо согласуется с данными Мокану и др. [22] о сокращении периода до колошения на 3–4 дня у растений пшеницы с аллелем *Ppd-D1a* в условиях юга Украины.

Для всех исследованных генетических фонов наличие генов короткостебельности снижало высоту растений из-за уменьшения длины стебля и колоса, причем у двухгенных карликов колос был короче, чем у ГК-чувствительных носителей аллеля *Rht8c* (табл. 3), что также согласуется с данными Мокроусова [15], полученными на сортах. Происходило увеличение  $l/h$  и  $D$  и уменьшение ПК у ГК-чувствительных и ГК-нечувствительных аналогов относительно высокорослых форм (рис. 1). Интересно, что по данным Мокроусова [15] особенностью сортов пшеницы с генотипом *Rht8 Rht11* (по современной номенклатуре *Rht8c Rht-B1e*) являлось наличие большего числа ПК, чем у групп сортов с другими генами короткостебельности, что не подтверждалось на нашем материале. По МЗК однозначной тенденции не наблюдалось.

На всех исследованных генетических фонах ККК было достоверно больше у ГК-чувствительных карликов (*Rht8c*), чем у линий с двумя *Rht*-генами, и наблюдалась тенденция к уменьшению ККК по сравнению с растениями без генов короткостебельности. Только на генетическом фоне сорта Кооператорка количество колосков в колосе было достоверно больше у линий с генами *Rht8c* + *Rht-B1e*, чем у моногенных карликов (*Rht8c*) или высокорослых растений дикого типа.

В то же время КСК уменьшалось у моно- и дигенных карликов на большинстве генетических фонов по сравнению с высокорослыми



линиями, за исключением линии Степняк 1 *Rht8a* *Rht-B1a* *Rht-D1a* *Ppd-D1b* (табл. 1). Очевидно, на IV этапе органогенеза высокорослые линии закладывают больше колосовых бугорков, которые затем частично редуцируются под воздействием жестких условий среды (засуха). Уменьшение ККК у одно- и двухгенных карликов происходит за счет уменьшения КСК, а для КФК при этом не наблюдается однонаправленной тенденции (табл. 1 и рис. 1, б, в). Наши результаты согласуются с данными Мокроусова [15] о том, что снижение ККК в зависимости от количества генов короткостебельности в генотипе не приводило к уменьшению ЗК, а наблюдалось даже некоторое повышение продуктивности колоса. У растений – носителей аллелей *Rht-B1b* и *Rht-D1b* по сравнению с растениями – носителями аллелей дикого типа количество колосков в колосе не меняется, но количество зерен возрастает [6, 23], что приводит к увеличению количества зерен с единицы площади и вообще к повышению урожая [24].

Более выраженная тенденция к увеличению ЗК проявлялась у растений – носителей одного и двух генов короткостебельности по сравнению с высокорослыми аналогами на всех генетических фонах. По данным Rebetzke et al. [25] увеличение на 6 % числа зерен на 1 м<sup>2</sup> наблюдалось у растений носителей двух генов короткостебельности, а также ЗК у носителей генов *Rht8c* или *Rht-D1b*. Увеличение ЗК происходило за счет ЗКк ( $r = 0,88$ ,  $p = 0,001$ ; рис. 2). Большая озерненность колосков в колосе у короткостебельных форм может быть связана с тем, что более короткая плодоножка требует меньшего количества ассимилянтов для удлинения, и это способствует тому, что ассимилянты остаются доступными для цветков, развивающихся в то же время [26]. Большое количество доступных ассимилянтов повышает жизнеспособность цветков, что увеличивает потенциальное количество зерен в колоске [25].

Не наблюдалось достоверных различий по ЗП и МЗП между линиями с разными генотипами по генам короткостебельности. Только на генетическом фоне сорта Одесская 51 наличие аллеля *Rht-B1e* приводило к достоверному уменьшению ЗП и МЗП по сравнению с растениями – носителями аллеля *Rht8c*. Одинаковыми тенденциями для аллеля *Rht-B1e*, на-

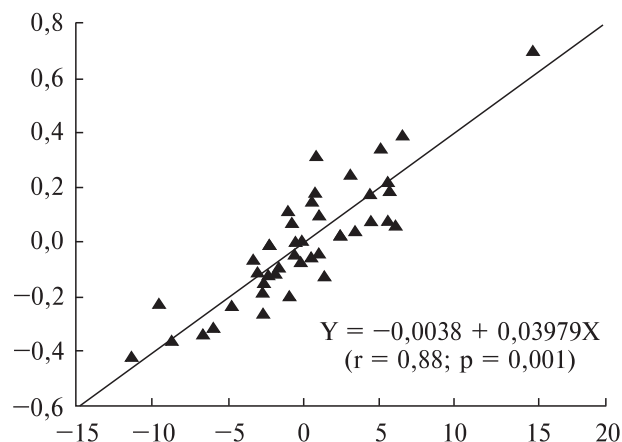


Рис. 2. Корреляция между признаками количество зерен с главного колоса (по горизонтали) и озерненность колоска (по вертикали)

блюдавшимися на обоих генетических фонах, были уменьшение МЗК и МТЗ, увеличение  $l/h$  и стабильность ЗКк.

Согласно предварительным исследованиям [13] на генетическом фоне сорта Степняк замена аллеля дикого типа *Rht8a* на *Rht8x* увеличивала высоту растений в среднем на 5 см. Изучение плейотропного действия этого гена показало, что наличие *Rht8x* приводит к более позднему цветению и колошению растений по сравнению с растениями дикого типа, а также уменьшает ЗК, МЗК, ЗП, МЗП, ПК и увеличивает КСК, что свидетельствует об уменьшении потенциала продуктивности растений с таким генотипом, хотя этот аллель и не влияет на МТЗ. Однако при сочетании *Rht8x* с аллелем *Ppd-D1a* растениям удавалось преодолеть негативное влияние аллеля *Rht8x* и даже превзойти высокорослую родительскую форму по всем перечисленным признакам. На генетическом фоне сорта Степняк наличие аллеля *Rht8c* уменьшало ЗП, однако не влияло на их массу по сравнению с растениями дикого типа. Аллель *Rht-D1b* приводил к еще большему уменьшению ЗП по сравнению с высокорослой формой, однако по этому признаку растения с геном *Rht-D1b* не отличались от растений с *Rht8c* на том же генетическом фоне. Наличие этого аллеля в генотипе также приводило к существенному уменьшению МЗП по сравнению с формами – носителями аллеля *Rht8c* и растениями дикого типа.

С помощью трехфакторного дисперсионного анализа показано (табл. 4), что фактор «год» не влиял на общую вариацию по признакам *l*, ПК, ЗП, МЗП, *D*. Фактор «генотип линии» не оказывал влияния только на КФК, а фактор «генофон» влиял только на *l* и *D*. Взаимодействие факторов «год» × «генофон» было достоверным только для ЗК. Взаимодействие «год» × «генотип линии» достоверно влияло на вариацию признаков ДК, *l*, ПК, МТЗ, *D*. На общую вариацию всех признаков также влияло взаимодействие факторов «генофон» × «генотип линии». Влияние тройного взаимодействия факторов «год» × «генофон» × «генотип линии» было достоверным на вариацию по признакам ДЦ, *h*, ККК, ЗП, МЗП, *l/h* (табл. 4).

Таким образом, кроме прямого воздействия на высоту растений [13], ГК-чувствительные и

ГК-нечувствительные гены короткостебельности оказывают плеiotропное влияние на все исследованные признаки, за исключением КФК (табл. 4; рис. 1, в). Независимо от генетического фона наличие ГК-чувствительного аллеля (*Rht8c*) отдельно или вместе с ГК-нечувствительными (*Rht-B1e*, *Rht-B1b*, *Rht-D1b*) приводит к уменьшению продуктивного кущения (рис. 1, а), количества стерильных колосков (рис. 1, б) и увеличению числа зерен в колоске, а также плотности колоса (рис. 1, г). Наличие *Rht8c* незначительно увеличивает МТЗ по сравнению с высокорослыми растениями и двухгенными карликами. Такие изменения в целом повышают потенциал продуктивности растений. В свою очередь у двухгенных карликов происходит уменьшение МТЗ относительно носителей одного гена короткостебельности и вы-

Таблица 4. Результаты дисперсионного анализа вариации признаков

| Признак    | Источник вариации, mS |                  |                        |                        |                              |                                  |   | Остаточная дисперсия (df = 85) |
|------------|-----------------------|------------------|------------------------|------------------------|------------------------------|----------------------------------|---|--------------------------------|
|            | Год (df = 2)          | Генофон (df = 4) | Генотип линии (df = 2) | Взаимодействие         |                              |                                  |   |                                |
|            |                       |                  |                        | год × генофон (df = 8) | год × генотип линии (df = 4) | генофон × генотип линии (df = 8) | год × генофон × генотип линии (df = 15) |                                |
| ДК         | 246,67*               | 15,59            | 66,89***               | 1,59                   | 7,09**                       | 21,39***                         | 2,34                                    | 1,41                           |
| ДЦ         | 145,03**              | 6,71             | 66,90***               | 0,95                   | 7,74                         | 20,21*                           | 2,72***                                 | 0,92                           |
| <i>h</i>   | 525,2*                | 648,9            | 19208,9***             | 19,0                   | 18,4                         | 249,6*                           | 26,3***                                 | 12,8                           |
| <i>l</i>   | 0,72                  | 3,72*            | 22,07***               | 0,15                   | 0,76**                       | 0,44*                            | 0,27                                    | 0,21                           |
| ПК         | 38,2                  | 9,12             | 53,16***               | 2,59                   | 14,68***                     | 8,61**                           | 2,15                                    | 2,66                           |
| ККК        | 6,99*                 | 8,79             | 4,92***                | 1,63                   | 0,59                         | 4,42*                            | 0,78*                                   | 0,43                           |
| КСК        | 1,44***               | 1,56             | 4,53***                | 0,17                   | 0,21                         | 0,84***                          | 0,13                                    | 0,10                           |
| КФК        | 8,79***               | 6,81             | 1,38                   | 1,11                   | 0,87                         | 4,12***                          | 0,79                                    | 0,59                           |
| ЗКк        | 0,72***               | 0,25             | 0,41***                | 0,09                   | 0,096                        | 0,30***                          | 0,06                                    | 0,05                           |
| ЗК         | 325,5*                | 100,7            | 145,4**                | 65,2*                  | 50,2                         | 114,6**                          | 42,9                                    | 31,5                           |
| МЗК        | 5,3***                | 0,73             | 1,05***                | 0,16                   | 0,01                         | 0,34**                           | 0,16                                    | 0,098                          |
| ЗП         | 14723                 | 31250            | 44109***               | 6810                   | 24219                        | 25308*                           | 8088*                                   | 4325                           |
| МЗП        | 27,96                 | 66,82            | 114,71***              | 11,54                  | 31,39                        | 37,99*                           | 10,45*                                  | 5,47                           |
| МТЗ        | 756,0*                | 93,5             | 382,0***               | 7,7                    | 25,9**                       | 26,8***                          | 8,0                                     | 6,7                            |
| <i>D</i>   | 22,40                 | 49,74*           | 74,67***               | 0,92                   | 3,69***                      | 7,69***                          | 1,01                                    | 0,71                           |
| <i>l/h</i> | 0,00058*              | 0,0019           | 0,024***               | 0,00004                | 0,00007                      | 0,00068***                       | 0,00012*                                | 0,00006                        |

Примечание. Достоверно при \* p = 0,05, \*\* p = 0,01; \*\*\* p = 0,001; достоверность влияния факторов «год», «генофон», «генотип линии» и их взаимодействия определена по F-критерию для соответствующего фактора или взаимодействия [20].

сокорослых форм. В то же время в деляночном посеве [15, 25] не наблюдалось однозначного уменьшения МТЗ с увеличением количества генов короткостебельности в генотипе.

Изменяющиеся климатические условия делают урожайность злаков менее предсказуемой. Аллели генов *Rht-B1b* и *Rht-D1b* в благоприятных условиях выращивания с высоким уровнем добавления удобрений и ирригации приводят к значительному увеличению урожая. Однако такое повышение урожая является необязательным при менее урожайных условиях окружающей среды, когда такие факторы, как высокие температуры или засуха, подавляют рост растений и уменьшают урожай [27]. Именно поэтому определенные аллели генов короткостебельности имеют большое значение как для улучшения генетического потенциала урожая в динамике, так и для разработки стратегий селекции в условиях недостатка влаги на различных этапах вегетации злаков [28]. Flintham et al. [24] обращали внимание на то, что использование генов короткостебельности должно вестись с учетом специфического генетического и экологического контекста, в котором эти растения будут эксплуатироваться. В климатических условиях юга Украины селекция на повышение урожайности, очевидно, привела к отбору аллелей короткостебельности для сочетания преимуществ, которые проявляются при наличии аллеля *Rht8c*, сцепленного с *Ppd-D1a* [29] и дополнительной короткостебельностью, которая детерминирована наличием аллеля *Rht-B1b* или *Rht-D1b*. Такие комбинации, вероятно, отвечают за стабильность урожая в меняющихся условиях зоны рискованного земледелия Юго-Западного Причерноморья.

**Выводы.** Кроме прямого влияния на высоту растений [13], ГК-чувствительные и ГК-нечувствительные гены короткостебельности оказывают плейотропное влияние на все исследованные признаки, кроме КФК. При наличии этих генов в генотипе происходит уменьшение *l*, *h*, ПК и увеличение *l/h* и *D*. Уменьшение ККК происходит за счет стерильных (крайних недоразвитых) колосков, а увеличение ЗК у моно- и дигенных карликов – за счет ЗКк. Наличие гена *Rht8x* приводит к более позднему цветению и колошению растений по сравнению с растениями дикого типа, а также уменьшает

ЗК, МЗК, ЗП, МЗП, ПК и увеличивает КСК, что свидетельствует об уменьшении потенциала продуктивности растений с таким генотипом. Одинаковыми тенденциями, которые показали влияние аллеля *Rht-B1e* на генетических фонах Кооператорки и Одесской 51, были уменьшение МЗК и МТЗ, увеличение *l/h* и стабильность ЗКк. При проведении объединения генетических фонов для создания полного дисперсионного комплекса перечисленные тенденции подтвердились, однако наблюдалось достоверное уменьшение МТЗ у двухгенных карликов по сравнению с носителями ГК чувствительно-го гена *Rht8c* или высокорослыми растениями.

PLEIOTROPIC EFFECTS  
OF GIBBERELLIN-SENSITIVE  
AND GIBBERELLIN-INSENSITIVE  
DWARFING GENES IN COMMON WHEAT OF  
THE SOUTHERN STEP REGION OF BLACK SEA

G.A. Chebotar, S.V. Chebotar, I.I. Motsnyy

Plant Breeding and Genetics Institute – National  
Center of Seed and Cultivar Investigation, Odessa  
E-mail: s.v.chebotar@gmail.com

Investigations of the pleiotropic effects of GA-sensitive (*Rht8*) and GA-insensitive (*Rht-B1*, *Rht-D1*) dwarfing genes and a gene that determines the response of plants to photoperiod – *Ppd-D1* were carried out for three years in the southern step region of Black Sea bank on five different genetic backgrounds. It is shown that in addition to direct effects on plant height GA-sensitive and GA-insensitive dwarfing genes have pleiotropic effects on all studied traits except the number of fertile spikelets. Presence of the dwarfing genes in the genotype of tall forms led to the decrease of stem and ear length, and at the same time to the increase of ear density. The number of spikelets per spike decreased due to sterile spikelets, whereas the number of fertile spikelets did not change. There was a significant increase in the number of grains per ear as a result of increasing of spikelets in ears. The number and weight of grains did not decrease, even though the plants were characterized by a smaller number of productive stems. The presence of *Rht8x* allele on genetic background of variety Stepnyak resulted in a significant decrease of plants productivity. However, in combination with *Ppd-D1a* allele plants with *Rht8x* increased the potential productivity and surpassed the parental form (*Rht8a Ppd-D1b*). The presence of *Rht-B1e* allele resulted in reduction of grain mass per spike and 1000-grain weight, increase of *l/h*, and left the number of grains per spike stable in comparison with *Rht8c*.



ПЛЕЙОТРОПНІ ЕФЕКТИ ГІБЕРЕЛІН-ЧУТЛИВИХ ТА НЕЧУТЛИВИХ ГЕНІВ КОРОТКОСТЕБЛОВОСТІ М'ЯКОЇ ПШЕНИЦІ В УМОВАХ ПРИЧОРНОМОР'Я

Г.О. Чеботар, С.В. Чеботар, І.І. Моцний

Дослідження плейотропних ефектів ГК-чутливого (*Rht8*) і ГК-нечутливих (*Rht-B1*, *Rht-D1*) генів короткостебловості та гена, що визначає реакцію рослин на фотоперіод (*Ppd-D1*), проводили протягом трьох років в умовах південного степу Причорномор'я на п'яти різних генетичних фонах. Окрім прямого впливу на висоту рослин, детектовано плейотропні ефекти *Rht*-генів на всі досліджені ознаки, за виключенням кількості фертильних колосків. Наявність генів короткостебловості в генотипі спричиняла зменшення довжини стебла та колоса і збільшення щільності останнього. Кількість колосків в колосі зменшувалася за рахунок стерильних колосків, при цьому кількість фертильних колосків не змінювалася. Достовірне збільшення кількості зерен в колосі відбувалося в результаті підвищення озерненості колоска. Кількість і маса зерен з підгонів не знижувалася, хоча рослини характеризувалися меншою кількістю продуктивних стебел. Наявність алеля *Rht8x* на генетичному фоні сорту Степняк приводило до істотного зменшення більшості показників продуктивності рослини у порівнянні з *Rht8a*, проте в комплексі з алелем *Ppd-D1a* потенціал продуктивності рослин з *Rht8x* підвищувався і перевершував форму з *Rht8a Ppd-D1b*. Наявність алеля *Rht-B1e* приводила до зменшення маси зерен колоса і маси 1000 зерен, збільшення *l/h* і підвищення стабільності кількості зерен у колоску в порівнянні з носіями *Rht8c*.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Quarrie, S.A., Pekic-Quarrie, S., Radosevic, R., Rancic, D., Kaminska, A., Barnes, J.D., Leverington, M., Ceoloni, C. and Dodig, D. Dissecting a wheat QTL for yield present in a range of environments: from the QTL to candidate genes, *J. Exp. Bot.*, 2006, vol. 57, no. 11, pp. 2627–2637.
2. Kuchel, H., Williams, K., Langridge, P., Eagles, H.A. and Jefferies, S.P. Genetic dissection of grain yield in bread wheat. 1. QTL analysis, *Theor. Appl. Genet.*, 2007, vol. 115, pp. 1029–1041.
3. Wang, Z., Wu, X., Ren, Q., Chang, X., Li, R. and Jing, R. QTL mapping for developmental behavior of plant height in wheat (*Triticum aestivum* L.), *Euphytica*, 2010, vol. 174, pp. 447–458.
4. Ahmad, M. and Sorrells, M.E. Distribution of microsatellite alleles linked to *Rht8* dwarfing gene in wheat, *Euphytica*, 2002, vol. 123, pp. 235–240.
5. Keyes, G.J., Paolillo, D.J. and Sorrells, M.E. The

effects of dwarfing genes *Rht1* and *Rht2* on cellular dimensions and rate of leaf elongation in wheat, *Ann. Bot.*, 1989, vol. 64, pp. 683–690.

6. Miralles, D.J., Calderini, D.F., Pomar, K.P. and D'Ambrogio, A. Dwarfing genes and cell dimensions in different organs of wheat, *J. Exp. Bot.*, 1998, vol. 49, pp. 1119–1127.
7. Peng, J., Richards, D.E., Hartley, N.M., Murphy, G.P., Devos, K.M., Flintham, J.E., Beales, J., Fish, L.J., Worland, A.J., Pelica, F., Sudhakar, D., Christou, P., Snape, J.W., Gale, M.D. and Harberd, N.P. 'Green revolution' genes encode mutant gibberellin response modulators, *Nature*, 1999, vol. 400, pp. 256–261.
8. Pearce, S., Saville, R., Vaughan, S.P., Chandler, P.M., Wilhelm, E.P., Sparks, C.A., Al-Kaff, N., Korolev, A., Boulton, M.I., Phillips, A.L., Hedden, P., Nicholson, P. and Thomas, S.G. Molecular characterization of *Rht-1* dwarfing genes in hexaploid wheat, *Plant Physiol.*, 2011, vol. 157, no. 4, pp. 1820–1831.
9. Ellis, M.H., Rebetzke, G.J., Chandler, P., Bonnett, D., Spielmeyer, W. and Richards, R.A. The effect of different height reducing genes on the early growth of wheat, *Funct. Plant Biol.*, 2004, vol. 31, pp. 583–589.
10. Rebetzke, G.J. and Richards, R.A. Gibberellic acid-sensitive dwarfing genes reduce plant height to increase kernel number and grain yield of wheat, *Australian J. Agric. Res.*, 2000, vol. 51, no. 2, pp. 235–245.
11. Botwright, T.L., Rebetzke, G.J., Condon, A.G. and Richards, R.A. Influence of the gibberellin-responsive *Rht8* dwarfing gene on leaf epidermal cell dimensions and early vigour in wheat (*Triticum aestivum* L.), *Ann. Bot.*, 2005, vol. 95, pp. 631–639.
12. Gasperini, D., Greenland, A., Hedden, P., Dreos, R., Harwood, W. and Griffiths, S. Genetic and physiological analysis of *Rht8* in bread wheat: an alternative source of semi-dwarfism with a reduced sensitivity to brassinosteroids, *J. Exp. Bot.*, 2012, vol. 63, no. 12, pp. 4419–4436.
13. Chebotar, G.A., Motsnyy, I.I., Chebotar, S.V. and Sivolap, Yu.M. Effects of dwarfing genes on the genetic background of wheat varieties in Southern Ukraine, *Cytology and Genetics*, 2012, vol. 46, no. 6, pp. 366–372.
14. Лобачев Ю.В. Проявление генотипов низкорослости у яровых пшениц в Нижнем Поволжье, Саратов, 2000, 263 с.
15. Mokrousov V.V. Genetic polymorphism of Krasnodar varieties of winter wheat on *Rht* genes, Sc. D. Thesis. Krasnodar, 2010, 23 p.
16. Korzun, V., Röder, M.S., Ganal, M.W., Worland, A.J. and Law, C.N. Genetic analysis of the dwarfing gene (*Rht8*) in wheat. 1. Molecular mapping of *Rht8* on the short arm of chromosome 2D of bread wheat (*Triticum aestivum* L.), *Theor. Appl. Genet.*, 1998, vol. 96, pp. 1104–1109.

17. Ellis, M.H., Spielmeier, W., Gale, K.R., Rebetzke, G.J. and Richards, R.A. «Perfect» markers for the *Rht-B1b* and *Rht-D1b* dwarfing genes in wheat, *Theor. Appl. Genet.*, 2002, vol. 105, pp. 1038–1042.
18. Beales, J., Turner, A., Griffiths, S., Snape, J.W. and Laurie, D.A. A pseudo-response regulator is misexpressed in the photoperiod insensitive *Ppd-D1a* mutant of wheat (*Triticum aestivum* L.), *Theor. Appl. Genet.*, 2007, vol. 115, no. 5, pp. 721–733.
19. Хангильдин В.В. Создание аналогов старых селекционных сортов как метод консервации генов адаптивности для использования в селекции, *Мат. II совещания «Изогенные линии и генетические коллекции»*, Новосибирск: ИЦИГ СО РАН, 1993, 194 с.
20. Доспехов Б.А. *Методика полевого опыта*, Москва, Колос, 1973, 336 с.
21. Скуридин, Г.М., Коваль, С.Ф. Идентификация генотипа по фенотипу с помощью корреляций признаков, *Информ. вестн. ВОГуС*, 2002, № 19, с. 12–18.
22. Moku, N.V. and Fayt, V.I. Differences in the effects of alleles of the genes *Vrd1* and *Ppd-D1* with respect to winter hardiness, frost tolerance and yield in winter wheat, *Cytol. Genet.*, 2008, vol. 42, no. 6, pp. 384–390.
23. Nizam Uddin, M. and Marshall, D.R. Effects of dwarfing genes on yield and yield components under irrigated and rainfed conditions in wheat (*Triticum aestivum* L.), *Euphytica*, 1989, vol. 42, pp. 127–134.
24. Flintham, J.E., Börner, A., Worland, A.J., and Gale, M.D. Optimizing wheat grain yield: effects of *Rht* (gibberellin-insensitive) dwarfing genes, *J. Agric. Sci Camb.*, 1997, vol. 128, pp. 11–25.
25. Rebetzke, G.J., Bonnett, D.G., and Ellis, M.H. Combining gibberellic acid-sensitive and insensitive dwarfing genes in breeding of higher-yielding, sesqui-dwarf wheats, *Field Crop. Res.*, 2012, vol. 127, pp. 17–25.
26. Youssefian, S., Kirby, E.J.M., and Gale, M.D. Pleiotropic effects of the GA-insensitive *Rht* dwarfing genes in wheat: Effects on leaf, stem, ear and floret growth, *Field Crop. Res.*, 1992, vol. 28, pp. 191–210.
27. Rebetzke, G.J., Ellis, M.H., Bonnett, D.G., Mickelson, B., Condon, A.G. and Richards, R.A. Height reduction and agronomic performance for selected gibberellin responsive dwarfing genes in bread wheat (*Triticum aestivum* L.), *Field Crop. Res.*, 2012, vol. 126, pp. 87–96.
28. Landjeva S., Karceva T., Korzun V. and Ganeva G. Seedling growth under osmotic stress and agronomic traits in Bulgarian semi-dwarf wheat: comparison of genotypes with *Rht8* and/or *Rht-B1* genes, *Crop & Pasture Sci.*, 2011, vol. 62, pp. 1017–1025.
29. Chebotar, G.O., Chebotar, S.V., Motsnyy, I.I. and Sivolap, Yu.M. Clarification of the *Rht8-Ppd-D1* gene linkage on the 2D chromosome of winter bread wheat, *Cytol. Genet.*, 2013, vol. 47, no. 2, pp. 70–74.

Поступила 28.11.14