

СТЕЛЬМАХ А.Ф.<sup>✉</sup>, ФАЙТ В.І., ЛИТВИНЕНКО М.А.*Селекційно-генетичний інститут – Національний центр насіннєзнавства і сортовивчення НААН України,**Україна, 65036, м. Одеса, Овідіопольська дорога, 3, ORCID: 0000-0003-1351-4249, 0000-0001-9994-341X, 0000-0002-8605-6587*<sup>✉</sup> *stegen@ukr.net*

## СИЛЬНИЙ РІВЕНЬ ФОТОЧУТЛИВОСТІ НЕ ЛІМІТУЄ ДОБІР ЩОДО ВИСОКОЇ УРОЖАЙНОСТІ В ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ М'ЯКОЇ

**Мета.** Метою є спроба перевірити обґрунтованість припущення вітчизняних селекціонерів, що сильна фоточутливість в озимій пшениці м'якої лімітує можливості селекційного підвищення продуктивності. **Методи.** Оцінка рівнів фоточутливості у сучасних високоврожайних іноземних сортів (переважно із Західної Європи) та в наборі гібридів F<sub>5</sub> з різноманіттям за фоточутливістю, які були дібрані тільки щодо високої врожайності. **Результати.** Серед сучасних високоврожайних іноземних сортів, які рекомендовано для вирощування в Україні, з достовірно високою частотою (до 33,3±0,75 %) ідентифіковано носіїв сильної фоточутливості. На відміну від завезених, практично всі сучасні вітчизняні сорти характеризуються слабким рівнем фоточутливості. Під час добору в умовах Одеси тільки кращих за врожайністю сімей та ліній із комбінацій схрещування, у яких батьки чітко розрізнялися за рівнями фоточутливості, у F<sub>5</sub> не виявлено зсуву у бік зменшення частоти сильно фоточутливих фенотипів. Вона статистично відповідала такій за випадкового варіювання без добору. **Висновки.** Сильна фоточутливість не обмежує зусилля селекціонерів щодо покращення потенціалу продуктивності озимій пшениці м'якої. А для певних умов вирощування цієї культури вона може бути чинником кращої адаптивності для отримання реального врожаю.

**Ключові слова:** озима пшениця м'яка, добір за врожайністю, рівні фоточутливості, відсутність зв'язку.

Загальновідомо, що первісно до доместикації пшениця м'яка траплялася як ярий вид у центрах її походження Близькосхідного регіону. Умовами для її природного існування було достатньо відсутності потреби в яровизації та явної фоточутливості. І такі фізіологічні особливості розвитку сформувалися як нормальний

домінантний генотип. Подальше еволюційне розширення ареалу м'якої пшениці із центрів її походження у більш помірні широти (з присутністю несприятливого для виживання зимового періоду) відбувалося через виникнення і підтримку спонтанних рецесивних мутацій, які дозволяли затримати початковий розвиток сходів осипаного насіння (за наявності вологи) на вегетативному етапі для виживання у несприятливий період. Так виникали і розповсюджувалися озимі генотипи. Після первісної доместикації у результаті тривалого добору сформувалися місцеві більш-менш гомозиготні сорти-популяції, пристосовані для регіональних умов вирощування. Для озимій пшениці м'якої найбільш відомі серед них так звані 'Банаткі' і 'Кримкі местніє'. Саме вони стали основними родоначальниками озимих пшениць на етапі цілеспрямованої селекції з використанням гібридизації не тільки в Європі, але й в Америці та Австралії (останні під назвою 'Туркі'). І для них були притаманні тривала потреба в яровизації та сильна фоточутливість як адаптивні властивості для перезимівлі сходів після скороченого осіннього фотоперіоду та колосіння в умовах подовженого весняно-літнього періоду.

Навіть такі шедеври вітчизняної селекції 50–60 років минулого сторіччя, як 'Одеська 16' та 'Миронівська 808', характеризувалися названими властивостями [1]. Наприкінці 60 років вже отримана і розповсюджується широковідомою 'Безостая 1' зі скороченою потребою в яровизації та послабленою фоточутливістю, яка мала ряд переваг, хоча й виявляла меншу адаптивність щодо зимостійкості [2]. Із 70 років спостерігається селекційна тенденція на зниження висоти рослин (як чинник проти вилягання) спочатку у ярих пшениць (відома як «зелена революція» Н. Борлауга), а з часом і для озимих [3]. Це досягалося шляхом інтрогресії в озимий генофонд доміантних генів серії *Rht*, перш за

---

© СТЕЛЬМАХ А.Ф., ФАЙТ В.І., ЛИТВИНЕНКО М.А.

все гена *Rht8c* від ярих донорів. Такий ген є локалізованим на хромосомі 2D та тісно зчепленим із домінантним геном *Ppd-D1a* [4]. Алель *Ppd-D1a* розглядається як найпотужніша у забезпеченні нечутливості до фотоперіоду, за яким слідує *Ppd-B1* та *Ppd-A1* [5; 6]. У результаті головна частина сучасних вітчизняних сортів озимієї пшениці м'якої є слабо чутливою до фотоперіоду [7; 8], а, за даними молекулярно-генетичного маркування, ці сорти є в основному (до 90 %) моногенними носіями домінантної алелі *Ppd-D1a* [9; 10]. До речі, вони виявляють і скорочену потребу в яровизації як результат фізіолого-біохімічної взаємодії продуктів генів обох генетичних систем, так і через інтрогресію домінантних інгібіторів останньої системи [11]. Незважаючи на зниження показників адаптивності до конкретних лімітів середовища таких генотипів в окремих регіонах, ряд їх господарських переваг [12; 13] навів сучасних селекціонерів на думку, що посилені фізіологічні реакції затримки початкового розвитку в озимих пшеницях у якійсь мірі лімітують можливості селекційного підвищення їхнього потенціалу врожаю сучасного рівня.

Наскільки обґрунтована така позиція, спробуємо розібратися на двох прикладах експериментального матеріалу. Сумніви в цьому вже частково ґрунтувалися на наших попередніх розрахунках показників параметрів стабільності врожаїв сортів інституту за 3 роки на сортодільницях за Державного сортопробування [14]. Так, такі показники розрізнялися між сортами, але ці відмінності, скоріше за все, були зумовлені лише неоднаковою адаптивністю до умов вирощування, ніж особливостями їхнього генетичного потенціалу, оскільки багатофакторний дисперсійний аналіз величин врожаю виявляв відсутність достовірного впливу фактора «між сортами», а на відмінності врожаїв достовірно впливали лише кліматичні та агротехнічні фактори «між роками» і «між сортодільницями».

### Матеріали і методи

Для оцінки рівнів фоточутливості використано набір сортів іноземної селекції з колекції та останніх рекомендованих для вирощування в Україні (переважно з країн Західної Європи) у порівнянні з останніми сортами та селекційними лініями інституту, а також набір F<sub>5</sub> ліній від реціпрокних схрещувань 2 іноземних сортів (фоточутливі) з 3 сортами інституту (фотонейтральні). Ці зразки були дібрані тільки за показ-

ником кращої урожайності в умовах Одеси без будь-якої оцінки їхньої фоточутливості.

Використаний метод оцінки фоточутливості потребує окремого обговорення з погляду можливостей порівняння отриманих даних з даними інших авторів, а також з результатами, отриманими з використанням інших методів та в інших умовах. Головний принцип виявлення різноманіття за фоточутливістю полягає у визначенні величин різниці дат колосіння рослин зразка, що вирощуються після повної штучної яровизації проростків або сходів на двох варіантах фотоперіоду: штучно скорочений та штучно подовжений (або природно тривалий – базова скоростиглість). Але за реалізації цього принципу, крім різних умов штучної яровизації (температура, освітлення, замочене насіння, проростки або сходи), різні автори використовують неоднакові умови під час подальшого вирощування для реєстрації дат колосіння (температура, тривалість періодів освітлення). І все це впливає на темпи колосіння. Щоб мати можливість порівнювати результати для висновку, виявляти сильну або слабку реакцію, потрібно врахувати два нюанси. По-перше, завжди в будь-якому з таких експериментів має використовуватися один і той же набір контрольних зразків із можливими мінімальними та максимальними величинами реакцій, що дозволить оцінити розмах варіювання. Для нас таким набором є 7 ліній з ідентифікованими генами систем *Vrd* (тривалість яровизації) і *Ppd* (фоточутливість), серед яких різні лінії 'Миронівської 808' завжди сильно фоточутливі (рецесив), а лінія 'Ciano-D1a' завжди слабо чутлива (домінант). По-друге, порівнювати прямо абсолютні величини реакції через різницю кількості діб до колосіння з різних експериментів (навіть із різних років) некоректно через можливі відмінності самого розмаху варіювання від мінімуму до максимуму як наслідок відмінностей умов вирощування. Для цього використовується перерахунок розмаху абсолютних величин у рангові оцінки завжди з однаковою кількістю рангів у кожному розмаху (змінюється лише інтервал між ними).

Наприклад, за більшість попередніх років (температура вирощування в природних умовах після висадки наприкінці квітня поступово наростала від приблизно 16°C) розмах варіювання абсолютних величин фоточутливості у контрольному наборі (як і серед дослідних зразків) коливався від 4,3 до 33,7 діб до колосіння. Тоб-

то він дорівнював 29,4, і тому для прийнятих нами 6 можливих рангів фоточутливості інтервал між ними складав  $29,4/6=4,9$ . Якщо зразки в перших 2 рангах (Ф1 – від 4,3 до 9,2 і Ф2 – до 14,1) вважати за слабо чутливі, то останні 2 ранги (Ф5 – до 28,8 і Ф6 – до 33,7) можна віднести до групи сильно чутливих. І всі ті роки ранжування зразків у контрольному наборі не змінювалася, незважаючи на деякі відмінності абсолютних величин. Але в останні 2 сезони температурний режим вегетаційного періоду суттєво відрізнявся від попередніх років. Так, травень був значно прохолоднішим, ніж звичайно (вночі температура часто знижалася навіть до  $+(6-8)^{\circ}\text{C}$ , а протягом дня рідко перевищувала  $+20^{\circ}\text{C}$ ). Зате в червні-липні різко потеплішало (часто ночами було вище  $25^{\circ}\text{C}$ , а протягом дня навіть вище  $35^{\circ}\text{C}$ ). Це призвело до суттєвого збільшення базової скоростиглості (варіант достатньої яровизації) на 10–20 %, значного скорочення різниці між варіантами недояровизації (до 20 %) та суттєвого зменшення виявленого рівня фото чутливості, особливо у сильно реагуючих зразків (на 30–40 %, причому це зменшення було суттєвішим у зразків із найбільшою величиною базової скоростиглості), хоча слабо реагуючі зразки цього зменшення майже не показали. І тому в ці роки інтервал для 6 рангів щодо фоточутливості досягав лише 2,1 діб (від 5,1 до 17,6 діб). Тобто Ф1 і Ф2 ранги зі слабою чутливістю охоплювали зразки з рівнями різниць дат колосіння до 9,2 діб, а Ф5 і Ф6 ранги із сильною чутливістю – більше 13,4 діб відповідно. Проте такі зменшені ранги контрольних зразків за цими реакціями практично збереглися, як і в попередні роки дослідів за інших умов (фоточутливість від слабкої до сильної – ранги Ф1–Ф6).

### Результати та обговорення

Для початку наведемо та проаналізуємо результати дворічних оцінок рівнів фоточутливості іноземних сортів із колекції, яка включала в основному зразки з Франції, Німеччини та частково із США; більшість із них рекомендована в останні роки як високоврожайні для використання в Україні. У наборі таких оцінених 33 сортів сильний рівень фоточутливості виявлено для 11 зразків:  $33,3\pm 7,75\%$ . Для порівнян-

ня: аналогічні результати оцінок у наборі сортів і селекційних ліній пізніх генерацій інституту показали, що серед 78 оцінених зразків практично всі були слабо чутливими, лише для старого сорту ‘Одеська 16’ була характерна сильна чутливість на рівні Ф6. Отже, якщо сучасні селекціонери інституту надають явну перевагу створенню нового матеріалу тільки зі слабким рівнем фоточутливості, то практично третина новітніх сортів західної селекції зберігає сильний її рівень: Ф5-Ф6.

Нагадаємо, що за аналогічних оцінок розмах дат колосіння (поява верхівки колоса з піхви верхнього листа на головному стеблі) окремих із 20 рослин у абсолютної більшості зразків (як і в матеріалі інституту) складав 3–4 дні в межах кожного варіанта. Правда, у варіантах із суттєвою недояровизацією (для оцінки тривалості потреби в яровизації) він міг бути більшим, але завжди графічне зображення цього розмаху було параболічним, що свідчило про нормальний розподіл через випадкове варіювання і однорідність матеріалу. Лише у поодиноких зразків цей розмах був значно ширшим, іноді навіть із перервою між двома параболою в окремих варіантах (але майже у всіх варіантах для цього зразка), що вказувало на неоднорідність матеріалу за оцінюваними параметрами і наявність у ньому як мінімум двох субпопуляцій.

Саме така ситуація була характерною для більшості зразків у поколінні  $F_5$  гібридів від схрещування батьків, що розрізнялися за рівнями оцінених фізіологічних реакцій. Такі гібриди були отримані у реципрокних схрещуваннях фоточутливих іноземних сортів ‘Колонія’ і ‘Самурай’ зі слабо чутливими сортами інституту ‘Ватажок’, ‘Годувальниця’ і ‘Мелодія’. Якщо перші відносилися до повних рецесивів щодо системи *Ppd* генів, то останні є моногенно домінантними носіями алелі *Ppd-D1a*. Для послідовних пересівів наступних поколінь в умовах Одеси здійснювали постійний добір сімей із кращою врожайністю без оцінки параметрів фізіологічних реакцій затримки темпів розвитку. 51 лінія  $F_5$  трьох реципрокних комбінацій схрещування була залучена до оцінки параметрів фізіологічних реакцій затримки темпів розвитку, зокрема рівня фотоперіодичної чутливості (табл).

Таблиця. Узагальнені результати ідентифікації *Ppd* фенотипів у F<sub>5</sub> гібридів

Комбінація схрещування	Кількість зразків	Кількість фенотипів	З них <i>ppd</i> рецесивів
'Ватажок' × 'Самурай'	7	12	5
'Самурай' × 'Ватажок'	10	18	10
'Годувальниця' × 'Колонія'	11	20	9
'Колонія' × 'Годувальниця'	11	21	7
'Мелодія' × 'Колонія'	6	10	4
'Колонія' × 'Мелодія'	6	11	9
Загалом	51	92	44

Виявлена наявність розщеплення в цьому матеріалі свідчить про генетичні відмінності батьківських компонентів схрещування. Відсутність чітких реципрокних відмінностей між гібридами дозволяє оцінювати комбінацію загалом без урахування напряму схрещування. А наведене вище припущення щодо моногенності відмінностей між батьками гібридів у кожній комбінації дозволяє об'єднати їх в один загальний набір для сумарного висновку.

Загалом серед оцінених (відібраних як кращі за врожайністю) зразків лише 10 поки що в цьому поколінні були однорідними щодо фізіологічних реакцій (це стосується не тільки фоточутливості, а і з урахуванням даних загального експерименту щодо оцінки й тривалості потреби в яровизації). Якщо добір за врожайністю починали з F<sub>2</sub> (і продовжували пересівом відібраних сімей), то в цьому поколінні за незалежного успадкування генів *Ppd* та *Vrd* очікується 1/8 дігомозиготних рослин (1/16 домінантних + 1/16 рецесивних) та 1/8 рекомбінантних гомозигот, які й були родоначальниками 1/4 частки з 51 зразка, що виявилось у їхній фенотиповій однорідності. У рештки рослин мала бути рекомбінація рецесивних і домінантних алелей обох систем, що під час пересівів могло призвести до неоднорідності відповідних зразків. І реально ми спостерігали однорідних зразків 10 з 51, що статистично не відрізняється від очікуваного 1/4 ( $\chi^2=0,25$ ).

Для 41 зразка виявлялися як мінімум 2 фенотипи, тобто всього за чутливістю до фотоперіоду разом із 10 однорідними зразками ідентифіковано 92 фенотипи. Із них для 44 була характерна сильна фоточутливість на рівні Ф5–Ф6, як і в контрольному наборі для рецесивних за генами *Ppd* ліній. Теоретично за моногенних відмінностей і відсутності добору в F<sub>5</sub> очікується розщеплення за генотипом у співвідношенні 46,875 % домінантних гомозигот : 6,250 % гетерозигот : 46,875 % рецесивних гомозигот, що за

фенотипом складає 53,125 % домінантів та 46,875 % рецесивів. Якщо здійснюваний штучний (цілеспрямований) та/або природний добір є спрямованим проти однієї з алелей, то має спостерігатися відповідний зсув у бік суттєвого зменшення її частоти. Фактично було виявлено 44 рецесивні фенотипи із загальної кількості 92, що, безумовно, відповідає теоретичній гіпотезі ( $\chi^2=0,02$ ) без добору будь-якої з алелей. Отже, постійний добір у цьому матеріалі тільки за показником кращої урожайності не вплинув на випадковий розподіл частот алелей *Ppd* генів, які контролюють відмінності щодо рівня фотоперіодичної реакції.

### Висновки

Серед рекомендованих для застосування в Україні сучасних високо врожайних сортів озимої пшениці м'якої іноземної селекції (переважно західноєвропейської) зі статистично достовірною вірогідністю виявлена суттєва частка носіїв сильного рівня фоточутливості, на відміну від її слабого рівня в абсолютній більшості сучасних сортів України (й інституту зокрема).

У процесі схрещування батьківських компонентів, які генетично розрізняються за системою генів *Ppd* (контроль відмінностей за фоточутливістю), здійснюваний протягом пересівів поколінь добір до F<sub>5</sub> тільки за врожайністю (в умовах Одеси) не призвів до зсуву частот як фенотипів щодо фоточутливості, так і алелей цієї системи генів.

Обидва факти вказують на те, що посилені фізіологічні реакції затримки початкового розвитку не лімітують підвищення селекційним шляхом потенціалу продуктивності озимої пшениці м'якої на сучасному рівні. Ці властивості успадковуються незалежно. А в реальному застосуванні такі реакції для певних регіонів у помірних широтах можуть виявляти суттєву адаптивну перевагу.

Під час планування селекційних програм щодо озимої пшениці м'якої не слід уникати залучення до них батьківських компонентів

схрещування, які є носіями рецесивних генів посиленних реакцій затримки початкового розвитку.

## References

1. Fait V.I. Frost resistance and yield of some winter bread wheat cultivars. *Bulletin of Agricultural Science*. 2005. № 11. P. 25–29. [In Ukrainian]
2. Musich V.M., Pylnev V.V., Nefodov O.V., Rabinovich S.V. Photoperiodic sensitivity and adaptability of various winter wheat cultivars in the south of Ukraine: *Realizatsiia potentsiinykh mozhlyvostei sortiv ta hibrydiv Selektiino-henetychnoho instytutu v umovakh Ukrainy*. Odesa. 1996. P. 76–83. [In Ukrainian]
3. Lytvynenko M.A. 100-year history of the development of winter bread wheat breeding programs. *Plant Varieties Studying and Protection*. 2016. № 2. P. 75–82. [in Ukrainian]
4. Chebotar G.O., Chebotar S.V., Motsnyy I.I., Sivolap Yu.M. Clarification of the *Rht8 - Ppd-D1* genes linkage on the 2D chromosome of winter bread wheat. *Cytol. & Genet.* 2013. Vol. 47 (2). P. 70–74. doi: 10.3103/S0095452713020047.
5. Worland A.J. The influence of flowering time genes on environmental adaptability in European wheats. *Euphytica*. 1996. Vol.89. P. 49–57. doi: 10.1007/BF00015718.
6. Chen F., Gao M., Zhang J., Zuo A., Shang X., Cui D. Molecular characterization of vernalization and response genes in bread wheat from the Yellow and Huai Valley of China. *BMC Plant Biol.* 2013. Vol. 13. P. 199. doi: 10.1186/1471-2229-13-199.
7. Stelmakh A.F., Fayt V.I. Winter bread wheat adaptability may be improved by increasing photosensitivity and vernalization requirement. *Zbirnyk naukovykh prats SHI – NTsNS*. 2016. № 27. P. 103–108. [in Russian]
8. Pirykh A.V., Bulavka N.V., Yurchenko T.V. Photoperiodic sensitivity and vernalization requirement of winter wheat cultivars (*Triticum aestivum* L.) of Myronivka breeding. *Grain Crops*. 2018. Vol. 2 (2). P. 261–266. doi: 10.31867/2523-4544/0034. [in Ukrainian]
9. Chebotar G., Bakuma A., Filimonov V., Chebotar S. Haplotypes of *Ppd-D1* gene and alleles of *Ppd-A1* and *Ppd-B1* in Ukrainian bread wheat varieties. *News of the Lviv University. Series Biology*. 2019. № 80. P. 82–89. doi: 10.30970/vlubs.2019.80.10.
10. Fayt V.I., Balashova I.A., Fedorova V.R., Balvinska M.S. Identification of bread wheat *Ppd*-genotypes by genetic and STS-PCR analysis. *Fiziologiya rastenii i genetika*. 2014. Vol. 46 (4). P. 325–336. [in Russian]
11. Fayt V.I. Identification of winter bread wheat (*Triticum aestivum* L.) gene pool for the genes of vernalization requirement duration (*Vrd*). *Genetični resursi roslin*. 2012. № 10/11. P. 212–219. [in Ukrainian]
12. Worland A.J., Börner A., Korzun V., Li W.M., Petrovic S., Sayers E.J. The influence of photoperiod genes on the adaptability of European winter wheat. *Euphytica*. 1998. Vol. 100 (1). P. 385–394. doi: 10.1023/A:1018327700985.
13. Grogan S.M., Brown-Guedira G., Haley S.D., McMaster G.S., Reid S.D., Smith J., Byrne P.F. Allelic variation in developmental genes and effects on winter wheat heading date in the US Great Plains. *PLOS One*. 2016. Vol. 11 (4). e 0152852. doi: 10.1371/journal.pone.0152852.
14. Stelmakh A.F., Lytvynenko M.A., Lamari N.P., Fait V.I., Khomenko T.M. On the informativeness of yields estimates in winter bread wheat cultivars at the state varietal testing. *The Newest Agritechnologies: Proc. 1st Int. Applied Sci. Conf. Kyiv, September 10, 2020*. Vinnytsia: TOV «TVORU», 2020. P. 23–24. [in Russian]

## STELMAKH A.F., FAIT V.I., LITVINENKO M.A.

*Plant Breeding and Genetics Institute – National Center of Seed and Cultivar Investigations of Nat. Acad. Agric. Sci. of Ukraine, Ukraine, 65036, Odesa, Ovidiopolska road, 3*

## STRONG PHOTOSENSITIVITY LEVEL DOESN'T LIMIT SELECTION FOR HIGH YIELD IN WINTER BREAD WHEAT

**Aim.** The aim is to test the validity of home breeders assumption that strong photosensitivity in winter bread wheat limits the possibility of breeding improvement for productivity. **Methods.** Estimation of photosensitivity levels in modern high-yielding foreign cultivars (mainly from Western Europe) and in the set of F<sub>5</sub> hybrids with photosensitivity diversity, which were selected only for relatively high yields. **Results.** Among the modern high-yielding foreign cultivars recommended for cultivation in Ukraine, carriers of strong photosensitivity have been identified with a significantly high frequency (up to 33.3 ± 0.75 %). In contrast, almost all modern Ukrainian cultivars are weakly photosensitive. When selecting in Odessa environment only the best-yielding families and lines from hybrid combinations, in which parents clearly differed in photosensitivity levels, F<sub>5</sub> did not show a shift towards reducing the frequency of highly photosensitive phenotypes. It was statistically consistent with random variation without selection. **Conclusions.** High photosensitivity does not limit the efforts of breeders to improve the productivity potential of winter bread wheat. And for certain growing regions of this crop, it can be a factor in better environmental adaptability to get a real yield.

**Keywords:** winter bread wheat, selection for yield, photosensitivity level, lack of connection.