

Сравнительный анализ наследования высокой скорости развития линий Римакс и Рико яровой мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L.

DOI: 10.30901/2227-8834-2021-2-81-88

УДК: 633.11: 581.132.2

Поступление/Received: 20.08.2020

Принято/Accepted: 12.05.2021



Comparative analysis of the inheritance of a high development rate in the Rimax and Rico lines of spring bread wheat (*Triticum aestivum* L.)

Б. В. РИГИН*, Е. В. ЗУЕВ, А. С. АНДРЕЕВА,
И. И. МАТВИЕНКО, З. С. ПЫЖЕНКОВАB. V. RIGIN*, E. V. ZUEV, A. S. ANDREEVA,
I. I. MATVIENKO, Z. S. PYZHENKOVA

Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов
растений имени Н.И. Вавилова,
190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44
*✉ riginbv@mail.ru

N.I. Vavilov All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources,
42, 44 Bolshaya Morskaya Street,
St. Petersburg 190000, Russia
*✉ riginbv@mail.ru

Актуальность. Знание характера наследования признака «ультраскороспелость» у сортов мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) будет способствовать повышению эффективности селекционного процесса.

Материалы и методы. Исследовали ультраскороспелые линии Рико (к-65588, var. *erythrospermum* Koern.), Римакс (к-67257, var. *lutescens* (Alef.) Mansf.), а также сорта 'Мах' (к-57181, var. *lutescens*) и 'Ленинградская 6' (к-64900, var. *lutescens*). Линия Римакс была получена в результате скрещивания ультраскороспелой линии Рико с сортом 'Мах'. В родословную Рико входит СКФ (к-67258, var. *erythrospermum*) и АНК-17В (к-60314, var. *albium* Alef.). Аллели генов *Vrn* и *Ppd* идентифицировали с помощью ПЦР-анализа. Реакция растений на короткий день определена по методике ВИР.

Результаты. Линии Римакс и Рико характеризуются самой высокой скоростью развития от всходов до колошения среди образцов яровой мягкой пшеницы из коллекции ВИР. В генотипах Римакс и Рико обнаружены доминантные аллели генов *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1* и доминантный ген *Ppd-D1*. В линии Римакс выявлены разные аллели генов *Ppd-D1* и *Vrn-B1*. В условиях длинного дня (18 ч) в F_2 (F_3) гибридной комбинации Рико × Римакс наблюдали отношение фенотипов с высокой скоростью развития к растениям с низкой скоростью развития как 1 : 15 ($\chi^2_{1;15} = 0,64$). При выращивании на коротком дне (12 ч) в F_2 выделяли пять четко тестируемых групп в соотношении 1 : 4 : 6 : 4 : 1 ($\chi^2 = 3,03$; $\chi^2_{0,05} = 9,48$).

Заключение. Линии Римакс и Рико имеют по две пары независимых дублированных генов, детерминирующих высокую скорость развития. В условиях короткого дня эти гены могут взаимодействовать по типу кумулятивной полимерии. Линии Римакс и Рико за счет высокой скорости развития являются ценным исходным материалом для селекции на скороспелость.

Ключевые слова: ультраскороспелость, реакция на яровизацию, фотопериод, гены, взаимодействие, селекция.

Background. Development of early-ripening spring bread wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars is an important task for Russian breeders. Knowledge of the genetics of ultra-early varieties – sources of valuable genes that determine an earlier-maturing type of plant development – will be used to work out methods for obtaining source material for breeding.

Materials and methods. The ultra-early lines Rico (k-65588, var. *erythrospermum* Koern.) and Rimax (k-67257, var. *lutescens* (Alef.) Mansf.), and cvs. 'Max' (k-57181, var. *lutescens*) and 'Leningradskaya 6' (k-64900, var. *lutescens*) were studied. Alleles of the *Vrn* and *Ppd* genes were identified by PCR according to known publications, and genomic DNA was isolated from 3-day-old seedlings by the CTAB method.

Results. In the environments of Northwest Russia, the Rimax and Rico lines are characterized by the highest rate of development before heading among the spring wheat accessions from the VIR collection. In the Rimax and Rico genotypes, the *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1* and *Ppd-D1* genes were found. Genotypes with different alleles of *Ppd-D1* and *Vrn-B1* were identified in the Rimax line. Under conditions of a long day (18 hours), in the population of F_2 (F_3) Rico × Rimax hybrids, the ratio of phenotypes with a high development rate to all others was observed as 1 : 15 ($\chi^2_{1;15} = 0.64$). Under a short day (12 hours), 5 clearly tested groups were identified in F_2 with the ratio 1 : 4 : 6 : 4 : 1 ($\chi^2 = 3.03$; $\chi^2_{0.05} = 9.48$), which indicates the manifestation of cumulative polymerization.

Conclusion. Each of the Rimax and Rico lines has two pairs of independent duplicated genes that determine a high development rate. Under short-day conditions, these genes can interact like cumulative polymers. The Rimax and Rico lines, due to their high development rate, are valuable source material to be used in breeding for earliness.

Key words: ultra-earliness, reaction to vernalization, photoperiod, genes, interaction, breeding.

Введение

Создание сортов яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.), скорость развития которых связана с агро-климатическими особенностями районов их возделывания, является одной из важнейших задач современной селекции этой культуры. Скороспелые сорта необходимы для сельского хозяйства России, которое функционирует преимущественно в зонах с неблагоприятными почвенно-климатическими условиями, отрицательно влияющими на зерновую продуктивность сортов и качество получаемой продукции. Селекция на скороспелость связана с необходимостью поиска нового исходного материала с ценными для селекции генами (Zuev, 2009). Источниками таких генов или их аллелей могут быть ультраскороспелые формы мягкой пшеницы, для которых характерны отсутствие реакции на яровизацию и слабая фотопериодическая чувствительность. Сорта с такой характеристикой способны обладать повышенной адаптивностью к различным факторам среды.

Время цветения мягкой пшеницы в основном детерминируется генами, определяющими реакцию на яровизацию (гены *Vrn*), фотопериод (гены *Ppd*) (Goncharov, 2003; Yoshida et al., 2010) и собственно скороспелость, или скороспелость *per se* (гены *Eps*). Признак «скороспелость *per se*» у мягкой пшеницы проявляется на фоне экспрессии генов, контролирующих тип развития и фотопериодическую реакцию растений. Гены *Eps* могут активизировать переход из вегетативной фазы развития к генеративной и иметь плеiotропный эффект на развитие признаков морфологии и продуктивности (Lewis et al., 2008; Zikhali et al., 2016). Возможно, ген *Eps*, определяющий скороспелость *per se*, является блоком полигенов (модификаторов) с малым эффектом, который идентифицируется методами генетического анализа. Разная скорость развития растений мягкой пшеницы и признаки продуктивности могут ассоциироваться с определенным сочетанием аллелей генов *Ppd* и *Vrn* (Potokina et al., 2012; Zaitseva, Lemesh, 2015).

Сроки цветения пшеницы зависят также от экспрессии генов, детерминирующих циркадные ритмы, действие фитогормонов и другие особенности растений (Kiseleva, Salina, 2018).

Линия яровой мягкой пшеницы Рико, созданная в отделе генетики ВИР, характеризуется отсутствием реакции на яровизацию и очень слабой фотопериодической чувствительностью (Rigin et al., 2019). Отсутствие реакции на яровизацию этой линии детерминируют три неаллельных доминантных гена *Vrn-A1*, *Vrn-B1a*, *Vrn-D1*. Кроме того, у Рико обнаружен доминантный аллель гена *Ppd-D1a*, ответственного за слабую фотопериодическую чувствительность (Vrazhnov et al., 2012; Rigin et al., 2019). Такая особенность генетического контроля адаптивных признаков в основном характерна для ультраскороспелых образцов яровой мягкой пшеницы (Rigin, Pyzhenkova, 2011). Однако существующая особенность линии Рико состоит в том, что она по скорости развития превосходит другие образцы яровой мягкой пшеницы коллекции генетических ресурсов растений ВИР (Уникальная научная установка – УНУ, регистрационный номер USU_505851) и другие ультраскороспелые формы яровой мягкой пшеницы.

Среди гибридов мягкой пшеницы Рико с 'Мах' нами выделена константная линия Римакс, которая по темпам развития от всходов до колошения, как и линия

Рико, относится к ультраскороспелым формам: линии незначительно различаются по продолжительности периода «посев – колошение», по реакции на низкие яровизирующие температуры и разный фотопериод.

Целью настоящего исследования является сравнительный анализ наследования признаков, определяющих адаптивность ультраскороспелых линий мягкой пшеницы Римакс и Рико. Такая информация имеет значение для генетической характеристики форм мягкой пшеницы с очень высокой скоростью развития, а также для разработки методов создания исходного материала при селекции мягкой пшеницы на скороспелость.

Условия, материалы и методы

Опыты проведены в 2017–2019 гг. в условиях Северо-Запада России (г. Санкт-Петербург, Пушкин) на научно-производственной базе «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР). Территория лабораторий ВИР располагается в зоне избыточного увлажнения: количество осадков – 550–850 мм в год. Лето прохладное, температура июля от +15 до +17,5°C. Продолжительность периода вегетации – 150–170 суток. Погодные условия 2017 г., по сравнению с 2018 и 2019 г., способствовали более продолжительному развитию испытуемых растений.

Исходным материалом явились ультраскороспелые линии яровой мягкой пшеницы Рико (к-65588, РФ, var. *erythrospermum* Koern.), Римакс (к-67257, РФ, var. *lutescens* (Alef.) Mansf.), а также сорта 'Мах' (к-57181, Германия, var. *lutescens*) и 'Ленинградская 6' (к-64900, РФ, var. *lutescens*), районированный в Северо-Западном регионе России. Родословная линии Римакс – Рико × Мах. В родословную Рико входят образец СКФ (к-67258, РФ, var. *erythrospermum*) и изогенная линия сорта 'Новосибирская 67' АНК-17В (к-60314, РФ, var. *albidum* Alef.). Ультраскороспелые линии СКФ и АНК-17В созданы соответственно Р. М. Карамышевым (Karamyshev, 1984) и С. Ф. Ковалем (Koval', 1997).

Для идентификации аллелей генов *Vrn-A1a*, *Vrn-B1* и *Vrn-D1*, контролирующих яровой тип развития, и гена *Ppd-D1a*, детерминирующего реакцию на фотопериод, использовали опубликованные в литературе аллель-специфичные праймеры (табл. 1).

Геномную ДНК для молекулярно-генетического анализа выделяли из трехдневных проростков СТАВ-методом (Granger et al., 1991). В анализ было включено по пять растений линии Римакс и по пять растений образца Рико, объединенных в две bulk-пробы.

ПЦР осуществляли в общем объеме пробы 20 мкл; в состав реакционной смеси входили следующие компоненты: 60 нг ДНК; 1х буфер для Taq-полимеразы (Евроген), содержащий 2,5 мМ MgCl₂; 150–500 мкмоль dNTPs; 0,1–0,5 мкмоль каждого из праймеров и 1 ед. Taq-полимеразы (Евроген). Концентрация dNTPs и праймеров зависела от анализируемого аллеля генов *Vrn-A1a*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1* и *Ppd-D1a* (Zlotina et al., 2012). Разделение фрагментов проводили электрофорезом в 2-процентных агарозных гелях, гели окрашивали бромистым этидием и фотографировали в проходящем УФ-свете с использованием системы гель-документации GelDoc XR производства BioRad. Для определения размеров фрагментов использовали маркер молекулярного веса GeneRuler 1 kbPlus DNA Ladder фирмы Thermo Scientific.

Таблица 1. Аллель-специфичные праймеры, опубликованные для генов *Ppd-D1* и *Vrn* мягкой пшеницы, использованные в анализе (по М. М. Zlotina et al., 2012)**Table 1.** Allele-specific primers, published for the *Ppd-D1* and *Vrn* genes of bread wheat, used in the analysis (from M. M. Zlotina et al., 2012)

Тестируемый аллель гена	Аллель-специфичные праймеры, использованные в ПЦР	Температура отжига, С°	Ожидаемый размер ДНК-фрагмента, пн	Литературный источник
<i>Ppd-D1a</i>	Ppd1_F ACGCCTCCCACTACACTG Ppd1_R1 GTTGGTTCAAACAGAGAGC Ppd1_R2 CACTGGTGGTAGCTGAGATT	54	288	Beales et al., 2007
<i>ppd-D1b</i>	Ppd1_F ACGCCTCCCACTACACTG Ppd1_R1 GTTGGTTCAAACAGAGAGC Ppd1_R2 CACTGGTGGTAGCTGAGATT	54	414	Beales et al., 2007
<i>Vrn-A1a</i>	VRN1AF GAAAGGAAAAATCTGCTCG VRN1-1R TGCACCTTCCCCGCCCCAT	55	715 + 624	Yan et al., 2004
<i>vrn-A1</i>	VRN1AF GAAAGGAAAAATCTGCTCG VRN1-1R TGCACCTTCCCCGCCCCAT	55	484	Yan et al., 2004
<i>Vrn-B1a</i>	Intr1/B/F CAAGTGGAACGGTTAGGACA Intr1/B/R3 CTCATGCCAAAAATGAAGATGA	58	709	Fu et al., 2005
<i>Vrn -B1c</i>	Intr1 ATCATCTTCTCCACCAAGGG Intr1/B/R3 CTCATGCCAAAAATGAAGATGA	58	700	Shcherban et al., 2012
<i>vrn-B1</i>	Intr1/B/F CAAGTGGAACGGTTAGGACA Intr1/B/R4 CAAATGAAAAGGAATGAGAGCA	58	1149	Fu et al., 2005
<i>Vrn-D1</i>	Intr1/D/F GTTGTCTGCCTCATCAAATCC Intr1/D/R3 GGTCACTGGTGGTCTGTGC	65	1671	Fu et al., 2005
<i>vrn-D1</i>	Intr1/D/F GTTGTCTGCCTCATCAAATCC Intr1/D/R4 AAATGAAAAGGAACGAGAGCG	63	997	Fu et al., 2005

Исследование характера наследования высокой скорости развития в продолжительности периода «посев – колошение» проведено путем гибридологического анализа в условиях поля и с использованием разного фотопериода в вегетационном опыте на фотопериодической площадке научно-производственной базы «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР». В качестве тестера высокой скорости развития растений была использована линия Рико с самой короткой фазой развития до

колошения среди всех изученных ранее образцов яровой мягкой пшеницы.

Реакция растений на короткий день определена в условиях 18-часового естественного и 12-часового короткого дня по методике, используемой в ВИР (Koshkin, 2012). Условия яровизации – 30 дней при 3°C. Скорость развития каждого растения оценивали в полевых условиях от посева до колошения, на фотопериодической площадке – от появления первого листа до колошения.

Статистическая обработка полученных данных выполнена с помощью программы Microsoft Excel 2010 по стандартной методике (Zaitsev, 1984). Вычисление средней арифметической по каждому признаку сопровождалось определением их доверительных интервалов, рассчитанных при уровне значимости 0,05. При вычислении показателя χ^2 класс вариационного ряда, содержащий менее трех наблюдений, объединяли с соседним классом.

Результаты и обсуждение

По наблюдениям в течение 10 лет в условиях Северо-Запада России, период от посева до колошения линии Римакс, в среднем равен $40 \pm 2,0$ суток, в отдельные годы колошение наступало через 36–46 суток. Корреляция между темпами развития Римакс и самой скороспелой линией Рико за этот период равна 0,97, то есть скорость развития этих линий до колошения была практически одинаковой. В отдельные годы с более высокой температурой воздуха Римакс колосится на 1–2 суток раньше Рико. В целом линия Римакс, как и Рико, была более скороспелой на 14–15 суток, чем районированный в регионе сорт яровой мягкой пшеницы 'Ленинградская 6', используемый в качестве контроля.

Линия Римакс, как, впрочем, и линия Рико, практически не реагирует на яровизацию как в условиях длинного, так и короткого дня (табл. 2). Не отмечено статистически значимой реакции этих растений и на короткий день, что согласуется с итогами прежних опытов (Rigin et al., 2019).

характерно наличие только одного аллеля каждого гена (см. рисунок). Вероятно, аллели *Ppd-D1a* и *Vrn-B1a* были получены от сорта 'Мах', однако делать заключение о происхождении таких аллелей пока преждевременно, поскольку сорт 'Мах' в этом опыте не был изучен молекулярно-генетическими методами.

Таким образом, линии Римакс и Рико имеют доминантные аллели генов, контролирующих яровой тип развития (*Vrn-A1a*, *Vrn-B1a*, *Vrn-D1*), что хорошо коррелирует с результатами исследований реакции на яровизацию (см. табл. 2). Обе линии имеют рецессивный аллель *ppd-D1a*, детерминирующий реакцию на фотопериод; у bulk-пробы линии Римакс одновременно выявлен ПЦР-продукт размером 288 пн, соответствующий доминантному аллелю *Ppd-D1a*. Однако линия Римакс, так же как и Рико, характеризуется отсутствием фоточувствительности (см. табл. 2), то есть доминантным проявлением признака. Можно предположить, что в линии Римакс как в менее отселектированной остаются генотипы – носители доминантного аллеля *Ppd-D1a* или что фрагмент 288 пн в данном случае имеет другую природу, например амплифицируется с последовательностью псевдогена.

В условиях полевого опыта период «посев – колошение» у линий Рико и Римакс был равен соответственно $42,4 \pm 1,1$ и $41,7 \pm 1,9$ суток, у гибридов F_1 Рико × Римакс равен $45,2 \pm 1,2$ суток, то есть различия по этому признаку у родителей и гибридов были не достоверны. В других экспериментах у гибридов F_1 Рико с разными по скорости развития образцами яровой мягкой пшеницы не было отмечено полного доминирования ультраскороспелости,

Таблица 2. Реакция сортов и линий яровой мягкой пшеницы на яровизацию и короткий день

(Пушкин, вегетационный опыт, 2017 г.)

Table 2. Response of spring bread wheat cultivars and lines to vernalization and short-day conditions
(vegetative experiment, Pushkin, 2017)

Линия, сорт	Вариант	Период от всходов до колошения, сутки		
		18-часовой естественный день	12-часовой день	Реакция на короткий день
Римакс	без яровизации	$29,8 \pm 0,31$	$32,3 \pm 0,30$	$2,5 \pm 0,42$
	с яровизацией	$31,7 \pm 0,35$	$33,5 \pm 0,27$	$1,8 \pm 0,44$
Рико	без яровизации	$29,5 \pm 0,30$	$32,5 \pm 0,30$	$3,0 \pm 0,42$
	с яровизацией	$30,7 \pm 0,37$	$31,5 \pm 0,27$	$0,8 \pm 0,46$
Ленинградская 6	без яровизации	$36,8 \pm 0,29$	$51,36 \pm 0,56$	$14,5 \pm 0,62$
	с яровизацией	$36,5 \pm 0,36$	$53,3 \pm 0,76$	$16,8 \pm 0,8$
Мах	без яровизации	$41,5 \pm 0,31$	$64,7 \pm 0,85$	$23,2 \pm 0,90$

Растения сорта 'Мах', наследственный потенциал которого входит в родословную линии Римакс, имеют сильную фотопериодическую реакцию, равную таковой у сорта 'Ленинградская 6'.

Согласно молекулярно-генетическому анализу, реакцию на яровизацию ультраскороспелых линий Римакс и Рико контролируют три неаллельных доминантных гена *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1* (рисунок).

У линии Римакс (Рико × Мах) были выявлены одновременно два аллеля генов *Ppd-D1* (*ppd-D1b* 414 пн и *Ppd-D1a* 288 пн) и *Vrn-B1* (*Vrn-B1c* 1100 пн и *Vrn-B1a* 700 пн), в то время как для родительской формы Рико было ха-

рактерной для линии Рико: величина периода «посев – колошение» у гибридов была промежуточной по сравнению с родительскими формами с небольшим уклонением в сторону позднеспелого родителя (Rigin, Pyzhenkova, 2011).

Второе поколение гибридов Рико × Римакс в нашем эксперименте получено от двух растений F_1 , которые выколосились соответственно через 47 и 45 суток. Тест на однородность показал отсутствие статистически значимого различия по скорости развития между распределениями в F_2 гибридов в потомствах этих растений, равных 70 и 61 особи ($\chi^2 = 1,26$; $\chi^2_{0,05} = 9,45$), что позволило их

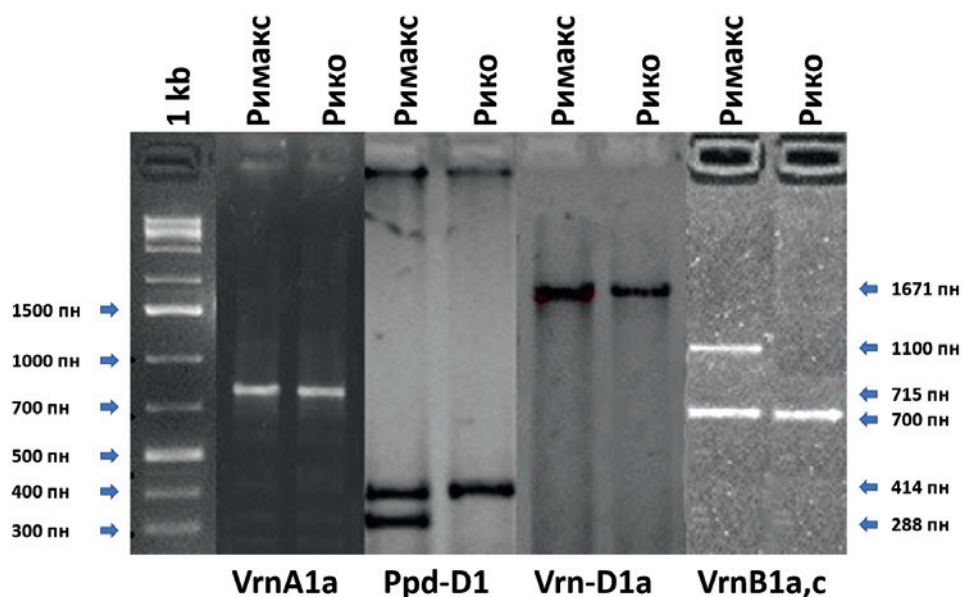


Рисунок. Электрофорез продуктов амплификации ДНК ультраскороспелых образцов яровой мягкой пшеницы с аллель-специфичными праймерами: **Vrn-D1a** (доминантный) 1671 пн; **Ppd-D1a** (доминантный) 288 пн; **ppd-D1b** (рецессивный) 414 пн; **Vrn-A1a** (доминантный) 715 пн; **Vrn-B1c** (доминантный) 1100 пн и **Vrn-B1a** (доминантный) 700 пн

Figure. Electrophoresis of DNA amplification products in ultra-early spring bread wheat accessions employing allele-specific primers: **VrnD1a** (dominant), 1671 bp; **Ppd-D1a** (dominant), 288 bp; **ppd-D1b** (recessive), 414 bp; **Vrn-A1a** (dominant), 715 bp; **Vrn-B1c** (dominant), 1100 bp; **Vrn-B1a** (dominant), 700 bp

объединить и рассматривать как одну выборку. Среди 131 растения F_2 суммарной выборки было отмечено 4 более скороспелых растения, чем родительские линии, которые в условиях 2018 г. колосились в среднем на 37–38-й день после посева. В F_3 гибридов было испытано потомство 10 самых скороспелых растений F_2 (2019 г.). Среди них достоверно скороспелее, чем линии Рико и Римакс, оказались семьи с периодом «посев – колошение» равным $35,2 \pm 0,52$; $35,7 \pm 0,60$; $35,03 \pm 0,50$; $36,33 \pm 0,53$ суткам. В таком случае в F_2 фактическое отношение числа трансгрессивных растений ко всем остальным растениям равно 4 к 127, что соответствует теоретически ожидаемому 1 : 15 ($\chi^2_{1:15} = 3,28$). Величина периода до колошения остальных 6 исследованных семей F_3 находилась в пределах $36,43 \pm 0,50$ – $39,77 \pm 0,18$ суток. Таким образом, наличие четырех трансгрессивных растений среди популяции F_2 позволяет предположить различие генетических систем, определяющих высокую скорость развития до фазы «колошение» линий Римакс и Рико, причем каждая линия имеет по одной паре таких генов.

В вегетационном опыте в условиях длинного дня среди 70 растений F_2 комбинации скрещивания Рико × Римакс обнаружено 6 более скороспелых растений, чем родительские формы. В F_3 гибридов было изучено потомство 12 растений с быстрым развитием до колошения, в том числе 6 уже выделенных в F_2 по скороспелости. Как оказалось, у потомств 6 растений период до колошения (размах варьирования: $25,8 \pm 0,26$ – $27,3 \pm 0,97$ суток) достоверно меньше величины этого признака у линий Римакс ($27,8 \pm 0,60$) и Рико ($28,2 \pm 0,57$). Вариация величины периода «всходы – колошение» потомств других 6 исследованных потомств растений F_2 была в пределах изменчивости признака родительских форм. То есть выделение в F_2 более скороспелых растений по отношению к остальным фенотипам популяции F_2 Рико × Римакс являлось правомерным. Отношение объемов двух классов,

6 : 64, достоверно не отличается от ожидаемого $4,38 : 65,62$ ($1 : 15$; $\chi^2_{1:15} = 0,64$) при взаимодействии двух независимых генов. Такой вывод не противоречит результатам анализа F_2 и F_3 гибридов комбинации скрещивания Рико × Римакс в полевом эксперименте.

Согласно родословной линии Римакс, источником высокой скорости развития до колошения является генотип линии Рико. В результате рекомбинации у гибридов Рико × Мах ген, отвечающий за высокую скорость развития линии Римакс, оказался в другой группе сцепления, чем у Рико, или в одной, но на расстоянии, чтобы мог проходить кроссинговер. В этом смысле гены высокой скорости развития Рико и Римакс можно определить как дублицированные.

Несколько иной результат получен в условиях короткого 12-часового дня (табл. 3). В этом случае отмечен иной характер распределения фенотипов гибридной популяции F_2 Рико × Римакс: по сравнению с вариантом «длинный день» оно оказалось несколько сдвинутым в сторону позднеспелых форм и при том обнаружилось, как и в первом варианте, пять четко тестируемых групп фенотипов с разным объемом (см. табл. 2). С формальной точки зрения, соотношение этих групп удовлетворяет теоретическому отношению $3,6 : 14,5 : 21,7 : 14,5 : 3,7$ ($1 : 4 : 6 : 4 : 1$; $\chi^2 = 3,03$; $\chi^2_{0,05} = 9,48$), что можно интерпретировать как проявление кумулятивной полимерии (Tikhomirova, 1990). Необходимо отметить, что в условиях длинного естественного дня среди 70 растений F_2 Рико × Римакс можно выделить 5 четких групп фенотипов в соотношении 6 : 35 : 21 : 4 : 4, но это соотношение достоверно различается с ожидаемым $4,4 : 17,6 : 26,4 : 17,6 : 4,4$ ($1 : 4 : 6 : 4 : 1$; $\chi^2 = 29,41$; $\chi^2_{0,05} = 9,48$)

Полученные результаты позволяют сделать заключение, что условия короткого фотопериода влияют на взаимодействие генов Римакс и Рико, детерминирующих высокую скорость их развития.

Таблица 3. Распределение растений F_2 Рико × Римах и родителей по продолжительности периода «всходы – колошение» в условиях длинного 18-часового и короткого 12-часового дня (Пушкин, вегетационный опыт, 2018 г.)

Table 3. Distribution of F_2 Rico × Rimax plants and parents according to the length of the period from germination to heading under the conditions of a long 18-hour and short 12-hour day (vegetative experiment, Pushkin, 2018)

Вариант	Линия, гибрид	Всего растений	в том числе с периодом «всходы – колошение», суток						
			28	29	30	31	32	33	34
Длинный день	Рико	29	–	13	14	2	–	–	–
	Римах	25	–	14	10	1	–	–	–
	F_2 Рико × Римах / F_2 Rico × Rimax	70	6	35	21	4	4	–	–
Короткий день	Рико	13	–	–	–	4	7	2	–
	Римах	16	–	–	–	5	9	2	–
	F_2 Рико × Римах / F_2 Rico × Rimax (фактическое)	58	–	–	6	18	19	12	3
	F_2 Рико × Римах (теоретическое)	58	–	–	3,6	14,5	21,7	14,5	3,7

Особенности морфологии и элементов продуктивности линий Римах и Рико в целом характерны для ультраскороспелых образцов яровой мягкой пшеницы: средняя высота растений и длина колоса, невысокая зерновая продуктивность (табл. 4).

кой скоростью развития в период до колошения среди всех изученных образцов коллекции генетических ресурсов яровой пшеницы ВИР. Линии на 14–15 суток скороспелее районированного по региону сорта Ленинградская 6'.

Таблица 4. Элементы морфологии и продуктивности ультраскороспелых линий мягкой пшеницы в сравнении с сортом Ленинградская 6' (Пушкин, 2017–2019)

Table 4. Elements of morphology and productivity in ultra-early bread wheat lines compared with cv. 'Leningradskaya 6' (Pushkin, 2017–2019)

Номер по каталогу ВИР	Линия, сорт	Высота растения, см	Длина колоса, см	Число зерен в колосе, шт.	Масса 1000 зерен, г	Масса зерен с колоса, г
67257	Римах	68	6,1 ± 0,18	27,7 ± 1,5	39,3 ± 1,7	1,11 ± 0,01
65588	Рико	73	6,4 ± 0,17	23,4 ± 1,5	46,2 ± 1,6	1,11 ± 0,01
64900	Ленинградская 6	92	9,1 ± 0,37	40,4 ± 2,8	42,2 ± 2,4	1,72 ± 0,14

Линия Рико, в отличие от линии Римах, имеет более крупное зерно и по этому признаку превосходит сорт Ленинградская 6'. Предыдущими исследованиями гибридов F_2 – F_7 Рико с 'Forlani Roberto' (к-42641, var. *erythroleucum*, Италия) показана возможность преодоления отрицательной корреляции между скороспелостью и высокой продуктивностью, отобраны ультраскороспелые линии Рифор (к-67120, 67121, 67249 ... 67256), которые в определенных условиях среды могут конкурировать с сортом Ленинградская 6' (Rigin et al., 2018).

Таким образом, линии Римах и Рико, как ультраскороспелые образцы, являются ценным исходным материалом для селекции мягкой пшеницы на скороспелость.

Заключение

В условиях Северо-Запада России (Ленинградская область) линии Римах (к-67257, var. *lutescens*) и Рико (к-65588, var. *erythrospermum*) характеризуются самой высо-

Есть большая вероятность, что такая особенность этих линий связана с экспрессией гена *Eps*, контролирующего скороспелость *per se*, и что в генотипах Римах и Рико этот ген присутствует.

В генотипах Римах и Рико обнаружены три неаллельных доминантных гена *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, контролирующих реакцию на яровизацию, и аллель *Ppd-D1*, ответственный за фотопериодическую нечувствительность. В линии Римах, как менее отселектированной формы, чем Рико, найдены подлинники, которые характеризуются наличием разных аллелей генов *Ppd-D1* и *Vrn-B1*.

В условиях естественного длинного дня в популяции гибридов F_2 (F_3) Рико × Римах наблюдали отношение фенотипов с высокой скоростью развития к более позднеспелым растениям как 1 : 15. Таким образом, ультраскороспелые линии Римах и Рико имеют две пары независимых дублированных генов, которые локализованы в разных хромосомах или в одной, но на дальнем рас-

стоянии. На фоне короткого фотопериода гены Римахс и Рико, детерминирующие высокую скорость развития, могут взаимодействовать по типу кумулятивной полимерии.

Особенности морфологии и элементов продуктивности линий Римахс и Рико в целом характерны для ультраскороспелых образцов яровой мягкой пшеницы: средняя высота растений и длина колоса, невысокая зерновая продуктивность. Линия Рико имеет более крупное зерно и по этому признаку превосходит сорт-стандарт 'Ленинградская 6'.

Особенности генетической структуры Римахс и Рико, определяющей высокую скорость развития (разная локализация генов, детерминирующих этот признак, наличие различных аллелей *Ppd-D1* и *Vrn-B1* в генотипе Римахс), использование каждой из них в качестве исходного материала в селекции, вполне возможно, приведет к разным результатам рекомбинационного процесса и выходу хозяйственно ценных ультраскороспелых рекомбинантов.

Ультраскороспелые линии Римахс и Рико за счет высокой скорости развития в период до колошения являются ценным исходным материалом для селекции мягкой пшеницы.

Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № 0662-2020-0006 «Поиск, поддержание жизнеспособности и раскрытие потенциала наследственной изменчивости мировой коллекции зерновых и крупяных культур ВИР для развития оптимизированного генбанка и рационального использования в селекции и растениеводстве».

The research was performed within the framework of the State Task according to the theme plan of VIR, Project No. 0662-2020-0006 "Search for and viability maintenance, and disclosing the potential of hereditary variation in the global collection of cereal and groat crops at VIR for the development of an optimized genebank and its sustainable utilization in plant breeding and crop production".

References / Литература

- Beales J., Turner A., Griffiths S., Snape J., Laurie D. A pseudo-response regulator is misexpressed in the photoperiod insensitive *Ppd-D1a* mutant of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*. 2007;115(5):721-733. DOI: 10.1007/s00122-007-0603-4
- Fu D., Szucs P., Yan L., Helguera M., Skinner J.S., von Zitzewitz J. et al. Large deletions within the first intron in *VRN-1* are associated with spring growth habit in barley and wheat. *Molecular Genetics and Genomics*. 2005;273(1):54-65. DOI: 10.1007/s00438-004-1095-4
- Goncharov N.P. Genetics of growth habit (spring vs winter) in common wheat: Confirmation of the existence of dominant gene *Vrn4*. *Theoretical and Applied Genetics*. 2003;107(4):768-772. DOI: 10.1007/s00122-003-1317-x
- Graner A., Jahoor A., Schondelmaier J., Siedler H., Pillen K., Fischbeck G. et al. Construction of an RFLP map of barley. *Theoretical and Applied Genetics*. 1991;83(2):250-256. DOI: 10.1007/BF00226259
- Karamyshev R.M. Inheritance of the period from germination to earing in F_1 and F_2 when crossing ultra-early ripening varieties of spring bread wheat of different geographic origin (short messages). *Bulletin of Applied Botany, Genetics and Plant Breeding*. 1984;85:97-98. [in Russian] (Карамышев Р.М. Наследование периода от всходов до колошения в F_1 и F_2 при скрещивании ультраскороспелых сортов яровой мягкой пшеницы разного географического происхождения (краткие сообщения). *Сборник научных трудов по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1984;85:97-98).
- Kiseleva A.A., Salina E.A. Genetic regulation of common wheat heading time. *Russian Journal of Genetics*. 2018;54(4):375-388. DOI: 10.1134/S1022795418030067
- Koshkin V.A. Methodical approaches of diagnosis of photoperiodical sensitivity and earliness of plants. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2012;170:118-129. [in Russian] (Кошкин В.А. Методические подходы в диагностике фотопериодической чувствительности и скороспелости растений. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2012;170:118-129).
- Koval' S.F. The catalog of near-isogenic lines of Novosibirskaya-67 common wheat and principles of their use in experiments. *Russian Journal of Genetics*. 1997;33(8):995-1000.
- Lewis S., Faricelli M.E., Appendino M.L., Valárik M., Dubcovsky J. The chromosome region including the earliness *per se* locus *Eps-A^{m1}* affects the duration of early developmental phases and spikelet number in diploid wheat. *Journal of Experimental Botany*. 2008;59(13):3595-3607. DOI: 10.1093/jxb/ern209
- Potokina E.K., Koshkin V.A., Alekseeva E.A., Matvienko I.I., Filobok V.A., Besspalova L.A. The combination of the *Ppd* and *Vrn* gene alleles determines the heading date in common wheat varieties. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2012;2(4):311-318. DOI: 10.1134/S2079059712040089
- Rigin B.V., Pyzhenkova Z.S. The genes controlling vernalization response and earliness *per se* in ultra-early forms of spring bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Bulletin of Applied Botany, Genetics and Plant Breeding*. 2011;168:39-49. [in Russian] (Ригин Б.В., Пыженкова З.С. Гены, контролирующие реакцию на яровизацию и скороспелость *per se* ультраскороспелых форм яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.). *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2011;168:39-49).
- Rigin B.V., Zuev E.V., Andreeva A.S., Pyzhenkova Z.S., Matvienko I.I. The line Rico is the earliest maturing accession in the VIR collection of spring bread wheat. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2019;180(4):94-98. [in Russian] (Ригин Б.В., Зуев Е.В., Андреева А.С., Пыженкова З.С., Матвиенко И.И. Линия Рико – самая скороспелая среди представителей коллекции яровой мягкой пшеницы ВИР. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2019;180(4):94-98). DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-94-98
- Rigin B.V., Zuev E.V., Tyunin V.A., Shreyder E.R., Pyzhenkova Z.S., Matvienko I.I. Breeding and genetic aspects of creating productive forms of fast-developing spring bread wheat. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2018;179(3):194-202. [in Russian] (Ригин Б.В., Зуев Е.В., Тюнин В.А., Шрейдер Е.Р., Пыженкова З.С., Матвиенко И.И. Селекционно-генетические аспекты создания продуктивных форм мягкой яровой пшеницы с высокой скоростью развития. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2018;179(3):194-202). DOI: 10.30901/2227-8834-2018-3-194-202

- Shcherban A.B., Efremova T.T., Salina E.A. Identification of a new *Vrn-B1* allele using two near-isogenic wheat lines with difference in heading time. *Molecular Breeding*. 2012;29(3):675-685. DOI: 10.1007/s11032-011-9581-y
- Tikhomirova M.M. Genetic analysis (Geneticheskiy analiz). Leningrad: Leningrad State University; 1990. [in Russian] (Тихомирова М.М. Генетический анализ. Ленинград: ЛГУ; 1990).
- Vrazhnov V.A., Koshkin V.A., Rigin B.V., Potokina E.K., Tyunin V.A., Shreider E.R. et al. Ecological testing of ultra-early common wheat forms under various photoperiod conditions. *Russian Agricultural Sciences*. 2012;28(2):79-85. DOI: 10.3103/S106836741202022X
- Yan L.D., Helguera M., Kato K., Fukuyama S., Sherman J., Dubcovsky J. Allelic variation at the *VRN1* promoter region in polyploid wheat. *Theoretical and Applied Genetics*. 2004;109(8):1677-1686. DOI: 10.1007/s00122-004-1796-4
- Yoshida T., Nishida H., Zhu J., Nitcher R., Distelfeld A., Akashi Y. et al. *Vrn-D4* is a vernalization gene located on the centromeric region of chromosome 5D in hexaploid wheat. *Theoretical and Applied Genetics*. 2010;120:543-552. DOI: 10.1007/s00122-009-1174-3
- Zaitsev G.N. Mathematical statistics in experimental botany (Matematicheskaya statistika v eksperimentalnoy botanike). Moscow: Nauka; 1984. [in Russian] (Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. Москва: Наука; 1984).
- Zaitseva O.I., Lemesh V.A. Allelic composition in the *VRN-A1*, *VRN-B1*, and *VRN-B3* genes of double haploid lines of hexaploid triticale. *Russian Journal of Genetics*. 2015;51(7):653-660. DOI: 10.1134/S1022795415070145
- Zikhali M., Wingen L.U., Griffiths S. Delimitation of the *Earliness per se D1 (Eps-D1)* flowering gene to a subtelomeric chromosomal deletion in bread wheat (*Triticum aestivum*). *Journal of Experimental Botany*. 2016;67(1):287-299. DOI: 10.1093/jxb/erv458
- Zlotina M.M., Kiseleva A.A., Potokina E.K. The use of allele-specific markers of the *VRN* and *PPD* genes for express diagnostics of photoperiodic sensitivity and the need for vernalization of bread wheat and barley (Ispolzovaniye allel-spetsifichnykh markerov genov *VRN* i *PPD* dlya ekspress-diagnosticski fotoperiodicheskoy chuvstvitelnosti i potrebnosti v yarovizatsii myagkoy pshenitsy i yachmenya). St. Petersburg: VIR; 2012. [in Russian] (Злотина М.М., Киселева А.А., Потокина Е.К. Использование аллель-специфичных маркеров генов *VRN* и *PPD* для экспресс-диагностики фотопериодической чувствительности и потребности в яровизации мягкой пшеницы и ячменя. Санкт-Петербург: ВИР; 2012).
- Zuev E.V., Brykova A.N., Nikonov V.I., Zakharov V.G., Terexhin M.V., Potokina S.A. et al. The results of the spring bread wheat collection screening for earliness in Russian breeding centers. *Bulletin of Applied Botany, of Genetics and Plant Breeding*. 2009;166:101-106. [in Russian] (Зуев Е.В., Брыкова А.Н., Никонов В.И., Захаров В.Г., Терехин М.В., Потокина С.А. и др. Результаты изучения коллекции яровой мягкой пшеницы на скороспелость в селекционных центрах России. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2009;166:101-106).

Прозрачность финансовой деятельности / The transparency of financial activities

Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The authors declare the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования / How to cite this article

Ригин Б.В., Зуев Е.В., Андреева А.С., Матвиенко И.И., Пыженкова З.С. Сравнительный анализ наследования высокой скорости развития линий Римакс и Рико яровой мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2021;182(2):81-88. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-2-81-88

Rigin B.V., Zuev E.V., Andreeva A.S., Matvienko I.I., Pyzhenkova Z.S. Comparative analysis of the inheritance of a high development rate in the Rimax and Rico lines of spring bread wheat (*Triticum aestivum* L.). Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2021;182(2):81-88. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-2-81-88

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы / The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация / Additional information

Полные данные этой статьи доступны / Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2021-2-81-88>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы / The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Авторы одобрили рукопись / The authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

ORCID

Rigin B.V. <https://orcid.org/0000-0001-9848-5795>
 Zuev E.V. <https://orcid.org/0000-0001-9259-4384>
 Andreeva A.S. <https://orcid.org/0000-0002-6754-2897>
 Matvienko I.I. <https://orcid.org/0000-0001-8233-5047>
 Pyzhenkova Z.S. <https://orcid.org/0000-0003-3533-0352>