

РІЗНОМАНІТТЯ *Ppd-1* ГЕНОТИПІВ СОРТІВ ЯРОЇ ТА ОЗИМОЇ М'ЯКОЇ ПШЕНИЦІ (*TRITICUM AESTIVUM* L.) УКРАЇНИ

В. Файт, І. Балашова

Селекційно-генетичний інститут
Національний центр насіннєзнавства та сортовивчення
Овідіопольська дорога, 3, Одеса 65036, Україна
e-mail: faygen@ukr.net, ibalashova@ukr.net

Охарактеризовані за алелями генів *Ppd-D1*, *Ppd-B1* і *Ppd-A1* стародавні й сучасні 183 сорти озимого та 23 ярого типу розвитку пшениці м'якої (*Triticum aestivum* L.) селекції українських державних установ і приватних компаній. Для ідентифікації носіїв алелів *Ppd-D1a*, *Ppd-D1b*, *Ppd-D1c*, *Ppd-D1d*, *Ppd-B1a*, *Ppd-B1c*, *Ppd-A1b* застосовували запропоновані у науковій літературі відомі алель специфічні молекулярні маркери. За результатами ПЛІР-аналізу найбільше поширення серед досліджених озимих сортів спостерігали у домінантного алеля *Ppd-D1a* (91,9 %) з варіюванням від 80,0 % у вибірці сортів Північного Сходу (Харків, Суми) до 95,0 % у південних сортів (Одеса, Херсон), а у ярих – рецесивного *Ppd-D1c* (43,5 %). Частка носіїв різних рецесивних алелів гена *Ppd-D1* серед ярих сортів сягає 73,9 %, а серед озимих – 8,1 % та, за винятком сортів Боровиця і Талісман, складається зі сортів, що створені до кінця 60-х – початку 70-х років минулого сторіччя. Частоти алелів *Ppd-B1a* і *Ppd-B1c* досить малі. Алель *Ppd-B1a* виявлений тільки у 3 ярих, а алель *Ppd-B1c* – у 5 озимих і ярого сорту Струна миронівська та, за винятком останнього, у всіх випадках разом з алелем *Ppd-D1a*. Ген *Ppd-A1* у всіх досліджених сортів наявний у рецесивному стані.

У досліджуваних сортів ідентифіковано сім різних гомозиготних *Ppd-1* генотипів. Вибірці озимих і ярих сортів суттєво різняться за кількістю і частотами певних *Ppd-1* генотипів. У ярих виявлено сорти з моногенно домінантним *Ppd-D1a* або *Ppd-B1c* контролем ознаки і дигенно домінантні *Ppd-D1a Ppd-B1a* генотипи, а у озимих – моногенно домінантні за *Ppd-D1a* і дигенно домінантні за *Ppd-D1a Ppd-B1c* генотипи. У ярих сортів більша у кілька разів, ніж у озимих, частка сортів – носіїв рецесивних алелів генів *Ppd-1* (69,6 %), а у вибірці озимих сортів, навпаки, – домінантних алелів (91,9 %). Такі відмінності частот генотипів зумовлені строками сівби і тривалістю природного дня на широті регіону вирощування під час вегетації озимих та ярих сортів.

Ключові слова: озима м'яка пшениця, фотоперіод, *Ppd-1* гени, генотип

Фотоперіодизм – реакція організмів на співвідношення світлого (тривалість дня) і темного (тривалість ночі) періодів доби, що має своє відображення у зміні процесів росту й розвитку відповідно до зміни комплексу сезонних умов клімату. Багато видів злаків, у тому числі пшениця м'яка, реагують на зміну тривалості дня прискоренням або затримкою розвитку. Сорти озимої та ярої пшениці можуть бути фотоперіод чутливими або фотоперіод нечутливими. Сорти, нечутливі до фотоперіоду, рано колосяться в умовах як скороченого, так і подовженого дня, на відміну від чутливих до фотоперіоду сортів, які затримують розвиток в умовах скороченого дня і потребують подовженого дня протягом тривалого часу для колосіння [25, 46]. Час колосіння у озимої пшениці безпосередньо

впливає на її здатність до адаптації та пов'язаний із формуванням урожаю зерна і його компонентів [43]. Вплив часу колосіння як чинника адаптації багато в чому залежить від регіональних кліматичних умов. Раннє колосіння сприяє більш ефективному використанню запасів вологи ранньою весною [8], униканню високих температур і посухи під час наливу зерна [12, 28], а в окремих випадках – ураження збудниками хвороб грибної етіології [44]. Навпаки, у регіонах із відносно вологим прохолодним літом пізнє колосіння буде сприяти максимальному урожаю [29, 47].

Реакція на фотоперіод рослин м'якої пшениці, в основному, контролюється генами ортологічної серії *Ppd-1*: *Ppd-D1*, *Ppd-B1* і *Ppd-A1*, що локалізовані на коротких плечах хромосом 2-ї гомологічної групи [38]. При цьому домінують алелі генів *Ppd-1* зумовлюють нечутливість, а рецесивні – навпаки, сильну чутливість до тривалості дня. Розробка алель специфічних ДНК-маркерів дала змогу ефективно виявляти широкі алельні варіації, наявні серед генів *Ppd-1*. У наш час ідентифіковано щонайменше п'ять різних алелів гена *Ppd-A1*, чотири з яких *Ppd-A1a.1*, *Ppd-A1a.2*, *Ppd-A1a.3*, *Ppd-A1a.4* зумовлюють нечутливість до фотоперіоду і характеризуються наявністю делеції розміром 1085 п.н. або 1027 п.н., або 1117 п.н., або 680 п.н. відповідно, у промоторній області [35, 36, 45]. При цьому тільки перший із них притаманний генотипам м'якої пшениці. Рецесивний алель *Ppd-A1b* подібних делецій не має. Аналогічним чином шість різних алелів гена *Ppd-B1* було ідентифіковано, що пов'язані з CNV мутаціями, які зумовлюють збільшення кількості копій функціонального гена й інсерцією в промоторній області. Відомі домінують дво-, три- та чотирикopiesні форми гена *Ppd-B1*, позначені як *Ppd-B1d*, *Ppd-B1a*, *Ppd-B1c* відповідно [14, 19]. Генотипи пшениці з однією копією алеля (*Ppd-B1b*) чутливі до фотоперіоду. Лише у двох селекційних ліній з Австралії ідентифіковано null алель, позначений як *Ppd-B1e* [14]. Домінують алель *Ppd-B1a.1* є наслідком порушення структури промотора за рахунок інсерції [36] та, скоріш за все, є унікальним для окремих споріднених японських сортів.

Ген *Ppd-D1* має, як мінімум, чотири різних алелі, що виникли в результаті різних мутацій. Так, Veales et al. [11] зазначали, що домінують алель гена *Ppd-D1a* відрізняється від рецесивного алеля делецією розміром 2089 п. н. у промоторній ділянці гена. Кілька інших мутацій визначено для диференціації різних фотоперіод чутливих гаплотипів гена *Ppd-D1* [17, 25]. Генотипи з делецією в екзоні 7 були класифіковані як носії *Ppd-D1d*. Генотипи, що містять алель *Ppd-D1c*, характеризуються наявністю в інтроні 1 транспозону типу *Mariner*, а генотипи, які не характеризуються як *Ppd-D1a*, *Ppd-D1c* або *Ppd-D1d*, було позначено як *Ppd-D1b* [14]. Цей алель вважають найдревнішим серед *Ppd-D1* пшениці, що успадкований від виду *Aegilops tauschii*.

За силою фенотипового прояву гени фотоперіодичної чутливості можна розташувати в такому порядку: *Ppd-D1* > *Ppd-B1* > *Ppd-A1* [13]. Домінують мутація *Ppd-D1a* справляє найбільший вплив на час колосіння у м'якої пшениці [48] і визначена як основне джерело ранньостиглості у сортів пшениці в усьому світі. Частка даного алеля у колекції озимих і ярих сортів становила 58 % [30]. Більш висока частота цього алеля нечутливості до тривалості дня відмічена для генотипів із Болгарії [31], Австралії [26], Китаю [17], Кореї [18] та півдня США [37]. Гени фотоперіодизму впливають на урожайність пшениці в різних умовах [34]. Позитивний ефект щодо скоростиглості та продуктивності алелів *Ppd-D1a* і *Ppd-B1c* відмічений також в умовах Півдня України [6, 9].

Мета дослідження – ідентифікувати генотипи озимих і ярих сортів пшениці м'якої української селекції й оцінити частоти алелів *Ppd-D1a*, *Ppd-D1d*, *Ppd-D1c*, *Ppd-D1b*, *Ppd-B1a*, *Ppd-B1c*, *Ppd-A1b*. Ідентифікація алелів цих генів і оцінка впливу їхніх комбінацій на ріст, дату колосіння та, в остаточному підсумку, на врожайність зерна сприятиме відбору сортів із широкою адаптивністю до певного середовища.

Матеріали та методи

Як вихідний матеріал використали стародавні та сучасні сорти пшениці м'якої (*Triticum aestivum* L.): 183 озимого та 23 ярого типу розвитку української селекції. У вибірках як озимого, так і ярого типу розвитку в більшості представлено сорти основних центрів селекції у країні. По озимій пшениці: Селекційно-генетичного інституту – Національного центру насіннєзнавства та сортовивчення (96 сортів); Інституту рослинництва ім. В. Я. Юр'єва (25 сортів); Миронівського інституту пшениці ім. В. С. Ремесла та Інституту фізіології і генетики НАН України (37 сортів), а по ярій: Інституту рослинництва ім. В. Я. Юр'єва (5 сортів); Миронівського інституту пшениці ім. В. С. Ремесла (5 сортів) і ННЦ «Інститут землеробства НААН» (5 сортів). В обох вибірках також представлено окремі сорти інших НДУ України, аграрних ВНЗ, дослідно-селекційних станцій і вітчизняних приватних компаній.

Для визначення алелів *Ppd-D1a* і *Ppd-D1b* застосовували мультиплексну ПЛР, розроблену на основі поліморфізму ДНК промоторної зони локусу *Ppd-D1*, зокрема, наявності чи відсутності делеції 2089 п. н. [11]. Маркером наявності делеції 2089 п. н. і, відповідно, доміантного алеля *Ppd-D1a* є фрагмент ДНК розміром 288 п. н., а її відсутності (інтактний стан промотора) і рецесивного алеля *Ppd-D1b* – 414 п. н. (табл. 1). Для детекції алеля *Ppd-D1d* використано ПЛР-тест, проведення якого дає змогу спостерігати або фрагмент 184 п. н., що вказує на інтактний стан екзон 7, або фрагмент 179 п. н., який маркує наявність делеції [17]. Визначення алеля *Ppd-D1c* проводили з використанням ПЛР, рекомендованої в роботі Show et. al. [40], де наявність мутантного алеля визначає фрагмент 727 п. н. Як референтний контроль використовували сорт Capelle-Desprez. Детекцію алеля *Ppd-B1c* (чотири копії гена) здійснювали за рекомендаціями [11], згідно з якими маркером є фрагмент ампліфікації 425 п. н. Для виявлення трикопійного гена *Ppd-B1a* застосовували варіант алель специфічної ПЛР, запропонований Chen [17]. Маркером даного гена є фрагмент ампліфікації розміром 223 п. н. В останніх двох випадках як контроль застосовували сорти Chinese Spring і Timstein, відповідно. Для детекції інтактного стану промотора гена *Ppd-A1* використовували ПЦР-тест, де фрагмент 452 п. н. вказує на рецесивний стан даного гена

Таблиця 1

Послідовності праймерів і очікувані розміри продуктів ПЛР для маркування генів *Ppd-D1a*, *Ppd-D1b*, *Ppd-D1c*, *Ppd-D1d*, *Ppd-B1a*, *Ppd-B1c*, *Ppd-A1b*

Ген	Праймер	Послідовність праймера	Розмір фрагмента, п. н.
<i>Ppd-D1a</i> / <i>Ppd-D1b</i>	Ppd-D1_F	acgcctcccactacactg	288 п. н. / 414 п. н. [11]
	Ppd-D1_R1	cactgggtgtagctgagatt	
	Ppd-D1_R2	tgttggtcaaacagagagc	
<i>Ppd-D1c</i>	2D_Mar_F1	acggactactcctccatcg	727 п. н. [40]
	2D_Mar_F2	ggcaccatttgacaggcag	
	2D_Mar_R1	cgggaggaagattggac	
<i>Ppd-D1d</i>	PpdD_7L	gtgtcctttgcaatcctt	179 п. н./181 п. н. [17]
	PpdD_7R	ttggagccttgctcatct	
<i>Ppd-B1c</i>	PpdB1_2copyL	taactgctcgtcaaatgctc	425 п. н. [11]
	PpdB1_2copyR	ccggaacctgaggatcatc	
<i>Ppd-B1a</i>	PpdB1son_L	ccaggcgagtgattacaca	223 п. н. [17]
	PpdB1son_R	gggcacgttaacacacctt	
<i>Ppd-A1b</i>	durum_Ag5del_F2	tgtcaccatgcactctgtt	452 п. н. [45]
	durum_Ag5del_R2	ctggctccaagaggaaacac	

[45]. Відсутність продукту ампліфікації дає можливість припускати наявність у промоторі делеції та присутність домінантного алеля гена *Ppd-A1*.

Екстракцію ДНК здійснювали за допомогою ЦТАБ-буфера із п'яти сухих зернівок або п'яти добових проростків. Реакційний буфер для проведення ПЛР містив: 50 мМКСІ; 20 мМТрис-НСІ, рН 8,4; 2,0 мМMgCl₂; 0,01 % Tween-20; 0,15 мМ кожного dNTP; 5 пМ кожного праймера; 20 нг ДНК і 1 од. Taq-полімерази. Об'єм реакційної суміші – 20 мкл. Ампліфікація: денатурація – 94 °С – 2 хв (початкова), далі 30 с; 60 °С – 30 с відпал, елонгація 72 °С – 50 с; 35 циклів, заключна елонгація – 72 °С – 3 хв. Для проведення ампліфікації використовували ампліфікатор «Терцик» («ДНК-технологія», Росія). Продукти ампліфікації фракціонували в 10 % поліакриламідному гелі, а їхню візуалізацію в ПААГ здійснювали забарвленням 0,012 М AgNO₃. Молекулярну масу продуктів ампліфікації визначали стосовно маркерів pUC19/MspI.

Статистичну обробку отриманих результатів проводили за загальновідомими методами [4] з використанням комп'ютерних програм «Microsoft Office Excel».

Результати і їхнє обговорення

Було ідентифіковано генотипи 183 сортів м'якої пшениці озимого та 23 – ярого типу розвитку. Локус *Ppd-A1* не мав жодної алельної варіації, тож усі 206 генотипів несли чутливий до фотоперіоду алель *Ppd-A1b*. Водночас як серед озимих, так і серед ярих сортів відмічено поліморфізм за алелями генів *Ppd-D1* та *Ppd-B1*. У вибірці озимих сортів зі значною частотою поширений алель *Ppd-D1a* – 91,9±2,01 %, або 168 сортів (табл. 2; рис. 1).



Рис. 1. Електрофореграма продуктів ДНК озимих сортів м'якої пшениці з використанням мультиплексної ПЛР: 1, 7–11, 13–19 – сорти пшениці м'якої, носії алеля *Ppd-D1a*: Харківська 105, Гордовита, Дорідна, Бужанка, Ладжинка, Каланча, Антонівка, Бригантина, Красень, Лановий, Лебідка, Пилипівка, Скарбниця; 2–5, 12 – носії рецесивного алеля: Боровиця, Талісман, Юр'ївка, Зенітка покращена, Одеська 3; 6 – маркер молекулярної ваги pUC19/MspI

Таблиця 2

Частоти алелів генів ортологічної серії *Ppd-1* у вибірках ярих і озимих сортів пшениці

Алель	Озимі		Ярі	
	n	$p \pm S_p$	n	$p \pm S_p$
<i>Ppd-B1b</i>	178	97,3±1,20	19	82,6±7,90
<i>Ppd-B1c</i>	5	2,7±1,20	1	4,3±4,23
<i>Ppd-B1a</i>	0	0,0±0,52	3	13,1±7,03
<i>Ppd-D1a</i>	168	91,9±2,01	6	26,1±9,16
<i>Ppd-D1b</i>	3	1,6±0,93	4,5	19,6±8,28
<i>Ppd-D1c</i>	9	4,9±1,59	10	43,5±10,34
<i>Ppd-D1d</i>	3	1,6±0,93	2,5	10,8±6,47
Всього	183	100	23	100

Примітка: n – кількість сортів у вибірці, p – частота алеля, S_p – стандартна похибка

Генотипи носії алеля *Ppd-D1a* превалюють незалежно від зони створювання озимих сортів. Більша їхня частка ($95,0 \pm 2,17\%$) відмічена у південних сортів (Одеса, Херсон), яка істотно ($d=1,4 \pm 4,62\%$; $t=0,30$ при $t_{0,05}=1,96$) не відрізняється від такої ($93,6 \pm 4,08\%$) у вибірці сортів із центральних регіонів країни (Київ, Черкаси, Біла Церква, Полтава) та суттєво вище на $15 \pm 7,10\%$ ($t=2,11$ при $t_{0,05}=1,96$) аналогічної ($80,0 \pm 6,76\%$) у вибірці сортів Північного Сходу (Харків, Суми). Останніх два регіони за частотою носіїв гена *Ppd-D1a* суттєво не відрізнялися між собою ($d=13,6 \pm 7,89\%$; $t=1,72$ при $t_{0,05}=1,96$).

У селекційних програмах з озимої пшениці в 60–70-х роках ХХ ст. спостерігали чіткий тренд щодо зниження висоти рослин з метою підвищення стійкості до вилягання. Цього досягали шляхом інтрогресії в озимий генофонд доміантних генів серії *Rht*, перш за все гена *Rht8c*, який локалізований на хромосомі 2D і тісно зчеплений з доміантним алелем гена *Ppd-D1a* [16], що сприяло широкому розповсюдженню гена *Ppd-D1a* в Північному Причорномор'ї. Перші слабо чутливі до фотоперіоду сорти СГІ-НЦНС (Одеська 51, Одеська напівкарликова та ін.) успадкували алель *Ppd-D1a* від російського сорту Безоста 1 і його мутанта Карлик 1. Сорт Безоста 1 був донором гена *Ppd-D1a* і в селекційних програмах Болгарії [31]. Для одеських сортів Обрій, Ольвія, Знахідка одеська як донор гена *Ppd-D1a* виступали ярі короткостеблові сорти СІММУТ і споріднений із ними ярий американський сорт Red River 68. Алель *Ppd-D1a* останніми роками значно поширений у рамках всесвітніх селекційних програм унаслідок широкого використання гермоплазми СІММУТ. За даними різних авторів, частка гена *Ppd-D1a* у вибірці сортів СІММУТ сягає 87–91 % [20, 50]. Використання зародкової плазми СІММУТ після 1973 р. в селекційних програмах сприяло значному поширенню зазначеного гена на Австралійському континенті [13, 22]. Своєю чергою, сорти Бригантіна, Лузанівка одеська й низка інших успадкували ген *Ppd-D1a* від сортів колишньої Югославії, зокрема, Zlatna dolina. У більшості слабо чутливих до фотоперіоду сортів Європи реакція на скорочення тривалості дня в основному зумовлена геном *Ppd-D1a* [30, 32]. Вважається, що *Ppd-D1a* інтрогресований у європейську гермоплазму від японського сорту Akakomugi через італійські селекційні програми Strampelli на початку ХХ ст. [46]. Унаслідок використання зазначених груп донорів гена *Ppd-D1a* різного географічного походження майже всі сорти, створені в Україні з кінця 60-х – початку 70-х років минулого століття до сьогодення, є носіями даного алеля гена *Ppd-D1*.

На відміну від озимих, частка ярих сортів, що мають у своєму генотипі доміантний алель *Ppd-D1a*, становить лише $26,1 \pm 9,16\%$ (шість сортів). Про досить низьку частоту цього алеля у вибірці ярих сортів Європи повідомлялося і раніше [42].

Незначна частка озимих (15 зразків, або 8,2 %) і більшість ярих сортів (17 зразків, або 73,9 %) є носіями різних рецесивних алелів гена *Ppd-D1*. Серед озимих, за винятком сучасних сортів Лісостепу України Боровиця і Талісман, усі інші створені до 70-х років ХХ ст. У озимих сортів Зенітка покращена, Мільтурум 120, Боровиця й у ярого сорту Торчинська відмічено наявність делеції довжиною 5 п. н. у екзоні 7, тобто вони є носіями рецесивного алеля *Ppd-D1d* (рис. 3, А). Така мутація призводить до утворення передчасного стоп-кодону, що зумовлює ушкодження важливого білкового домену і дисфункції Ppd-білка. Слід зазначити, що білки Ppd є індукторами генів *FT* (*VRN3*), які контролюють цвітіння [41]. У більшості сортів даної групи як озимих, так і ярих ідентифіковано алель *Ppd-D1c* (рис. 3, Б), який виник унаслідок інсерції транспозона в інтрон 1 гена *Ppd-D1*. Така мутація призводить до суттєвого зниження рівня експресії і також може зумовлювати виникнення передчасного стоп-кодону й утворення нефункціонального білка [40]. У озимих сортів Кримка місцева, Чайка, Юр'ївка та ярих Вітка, Срібнянка, Світанок у генотипі наявний

найдревніший у гексаплоїдній пшениці алель *Ppd-D1b*. Чотири ярі сорти Краса Полісся, Стависька, Скороспілка 98, Харківська 26 виявилися поліморфними. Кожен із них складається з двох різних за рецесивними алелями гена *Ppd-D1* генотипів.

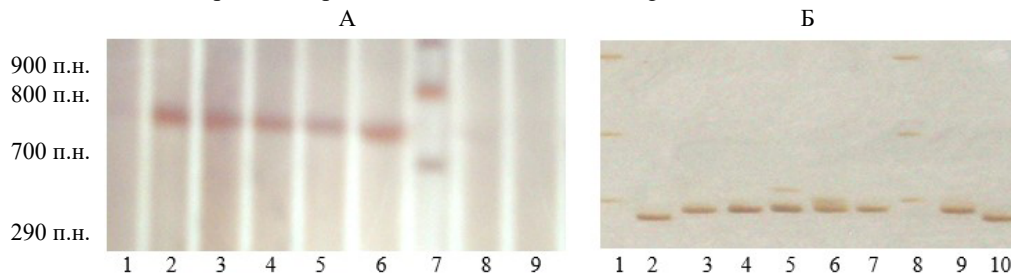


Рис. 3. Детекція алеля *Ppd-D1c* (А) та алеля *Ppd-D1d* (Б) у сортів пшениці м'якої озимої: (А) 1 – Юр'ївка; 2 – Одеська 16; 3 – Одеська 3; 4 – Лютесценс 238; 5 – Феррогеніум 1239; 6 – Capelle-Desprez (контрольний зразок); 7 – маркер мол. ваги Ledder 100; 8 – Чайка; 9 – Мільтурум 120; (Б) 2 – Зенітка покращена, 10 – Мільтурум 120 – мутація в екзоні 7; 3 – Миронівська 808, 4 – Мільтурум 238, 5 – Юр'ївка, 6 – Чайка, 7 – Гордовита, 9 – Пилипівка; 1, 8 – маркер мол. ваги pUC19/MspI

Лише в генотипі п'яти озимих сортів (2,7 % від загальної вибірки озимих сортів): Бригантина, Веснянка, Експромт, Полянка, Сміла та ярого сорту Струна миронівська ідентифіковано алель *Ppd-B1c* (рис. 2). При цьому в озимих сортів він наявний додатково з геном *Ppd-D1a*. У трьох сортів ярого типу розвитку: Ажурна, Елегія миронівська, Етюд виявлено наявність у генотипі алеля *Ppd-B1a* (13,1±7,03 %) також у поєднанні з геном *Ppd-D1a*.

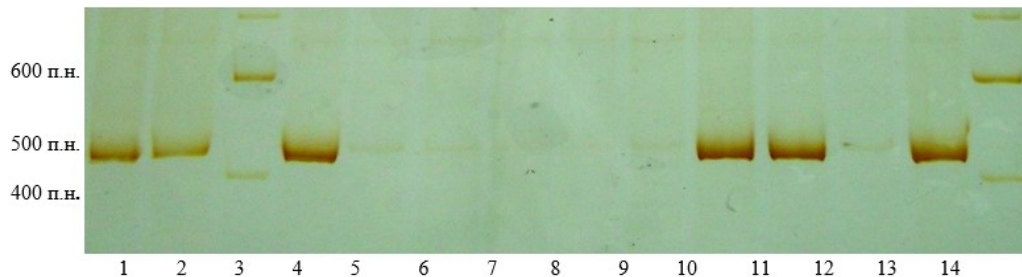


Рис. 2. Маркування алеля *Ppd-B1c* в українських сортів пшениці озимої м'якої: 1, 2, 4, 10, 11, 13 – наявність домінантного алеля у сортів Chinese Spring (контроль), Бригантина, Експромт, Веснянка, Сміла, Полянка; 5-9 – сорти Приваблива, Харківська 105, Левада, Ольвія, Обрій; 3, 14 – маркер молекулярної ваги Ledder 1000

На основі аналізу родоводів можна констатувати, що алель *Ppd-B1c* сорт Бригантина успадкував від сербського сорту Zlatna dolina, який одержано за участі італійських сортів, зокрема, Villa Glori. У обох ідентифіковано дигенно домінантний *Ppd-D1a Ppd-B1c* генотип [23]. Своєю чергою, вони отримали зазначену комбінацію домінантних алелів від японського сорту Akakomugi. Сорт Експромт, скоріш за все, успадкував алель *Ppd-B1c* від болгарського сорту Trakia, в родоводі якого також наявні італійські пшениці [1]. З усіх сортів, що створені за участі сортів Бригантина (Бриз, Федорівка, Фрегат, Символ одеський) і Експромт (Колумбія, Золотоколоса, Ясногірка, Славна) та проаналізовані в даному дослідженні, лише сорти Струна миронівська і Веснянка успадкували від останнього домінантний алель *Ppd-B1c*, причому другий разом із геном *Ppd-D1a*. Алель

Ppd-B1a сорт Етюд успадкував від ярого мексиканського сорту Турасо, що має дигенно домінуючий *Ppd-D1a Ppd-B1a* генотип [10]. Відсутність серед українських озимих сортів моногенно домінуючих за геном *Ppd-B1a* або *Ppd-B1c* і дигенно домінуючих *Ppd-D1a Ppd-B1a* генотипів і мала частота дигенно домінуючих *Ppd-D1a Ppd-B1c* сортів, за майже абсолютного поширення сортів із моногенно домінуючим *Ppd-D1a* контролем, може свідчити, з одного боку, про низьку селекційну цінність генотипів з наявністю генів *Ppd-B1a* або *Ppd-B1c* для умов України. З іншого боку, скоріш за все, є наслідком використання у селекційних програмах з озимою пшеницею як донорів певних ознак лише сортів-носіїв тільки гена *Ppd-D1a*.

У даній роботі не проводили ідентифікації інших домінуючих алелів *Ppd-B1a.1* та *Ppd-B1d*. На жаль, на сьогодні немає надійних ефективних ПЛР-тестів для детекції двокопійного алеля *Ppd-B1d*. Виходячи з аналізу родоводів українських сортів, імовірність виявлення алеля *Ppd-B1a.1*, що притаманний поодиноким спорідненим озимим сортам Японії [36], досить мала. Попередній аналіз кількох десятків українських ярих і озимих сортів не виявив у жодного з них алеля *Ppd-B1a.1* [7, 15]. Досить низьку частоту домінуючих алелів гена *Ppd-B1* у озимих сортів Європи відзначали Langer et al. [32]. За даними авторів, із 410 зразків озимої м'якої пшениці тільки у 21 сорту, переважно з південних країн, в генотипі наявні дві (*Ppd-B1d*), а у п'яти – три копії (*Ppd-B1a*) гена *Ppd-B1*, тобто разом близько 6,3 %. Водночас Kiss et al. [30] вказують на трохи вищу частку (17 %) домінуючих алелів гена *Ppd-B1* у вибірці ярих і озимих сортів країн Європи.

У підсумку в досліджуваних сортах ідентифіковано сім різних гомозиготних *Ppd-I* генотипів (табл. 3): моногенно рецесивні за генами *Ppd-D1b* або *Ppd-D1c* або *Ppd-D1d*, моногенно домінуючі за *Ppd-D1a* або *Ppd-B1c* і дигенно домінуючі за *Ppd-D1a Ppd-B1c* або *Ppd-D1a Ppd-B1a* генами. При цьому у вибірці ярих сортів виявлено шість зі семи вищезазначених генотипів, а озимих – тільки п'ять. В обох вибірках не виявлено моногенно домінуючих за геном *Ppd-B1a* генотипів. Водночас порівнянням ярих і озимих сортів можна визначити кілька відмінностей частот певних *Ppd-I* генотипів.

По-перше, у ярих виявлено сорти з моногенно домінуючим *Ppd-B1c* контролем ознаки, які відсутні в українських озимих. По-друге, в українських озимих трапляються тільки дигенно домінуючі *Ppd-D1a Ppd-B1c*, а у ярих – тільки *Ppd-D1a Ppd-B1a* генотипи. По-третє, і це головна відмінність між двома вибірками, у ярих більша, ніж у озимих, у кілька разів, частка носіїв рецесивних алелів генів *Ppd-I* (69,6 % проти 8,2 % відповідно) або навпаки – у озимих суттєво більша частка моно- та дигенно домінуючих сортів порівняно з ярими (91,8 та 30,1 % відповідно). Аналогічну закономірність спостерігали Seki M. et al. [39] у вибірці сортів острова Хоккайдо. Серед сортів озимої пшениці, проаналізованих авторами, 41,4 % і 24,1 % були носіями алелів *Ppd-A1a* і *Ppd-D1a* відповідно. А більшість ярих сортів (90 %), навпаки, мали у генотипі чутливі до фотоперіоду алелі.

Попередні генетичні дослідження озимих і ярих сортів довели більш високу концентрацію нечутливих до фотоперіоду алелів *Ppd-D1a* і *Ppd-B1d*, *Ppd-B1a* та *Ppd-B1c* у південних регіонах Європи [30, 32, 42], а в інших частинах Європи фотоперіод чутливі алелі *Ppd-D1b* та *Ppd-B1b* були більш поширеними. Grogan et al. [24] відмічали у сортів озимої пшениці більш високу частоту чутливих до фотоперіоду алелів *Ppd-A1b*, *Ppd-B1b* і *Ppd-D1b* у північних районах Великих рівнин США порівняно з центральними та південними.

Результати, наведені у даній роботі, демонструють значну частку домінуючого алеля *Ppd-D1a* у вибірці озимих сортів, особливо південних. Ріст і розвиток озимих сортів

Таблиця 3

Ppd-1 генотипи сортів озимої та ярої м'якої пшениці різних регіонів України

Генотип	Сорт	n	$p \pm S_p$	
<i>Ppd-D1a</i>	Озимі: Альбатрос одеський, Антонівка, Безмежна, Борвій, Бриз, Бунчук, Буревісник одеський, Ватажок, Вдала, Ветеран, Вимпел одеський, Віген, Відповідь одеська, Вікторія одеська, Годувальниця одеська, Господиня, Гурт, Дальницька, Дарунок, Доброчин, Еритроспермум 127, Еритроспермум 604, Єдність, Жарвій, Журавка одеська, Заможність, Звитяга, Землячка одеська, Зірка, Зиск, Злагода, Знахідка одеська, Золотава, Зорепад, Істина одеська, Княгиня Ольга, Красень, Красуня одеська, Куяльник, Лада одеська, Лан, Лановий, Леля, Литанівка, Лузанівка одеська, Любава одеська, Максима одеська, Мудрість одеська, Нагорода одеська, Небокрай, Нива одеська, Ніконія, Нота одеська, Обрій, Одеська 51, Одеська 66, Одеська 162, Одеська 265, Одеська 266, Одеська 267, Одеська напівкарликова, Одеська чорвоноколоса, Одом, Ольвія, Пересвіт, Пилипівка, Писанка, Південна зірка, Повага, Подяка, Порада, Прибій, Прима одеська, Прометей, Світанок 1, СГП-100, Селянка, Символ одеський, Сирена одеська, Скарбниця, Струмок, Тира, Традиція одеська, Турунчук, Ужинок, Федорівка, Фрегат, Хвиля, Херсонська безоста, Червона, Шестопалівка, Щедрість одеська, Ювілейна 75, Юннат одеський, Якір одеський, Балада миронівська, Бужанка, Вежа миронівська, Вінок Поділля, Волошкова, Грація миронівська, Диканька, Економка, Єсенія, Здоба київська, Зелений гай, Золото України, Золотоколоса, Каланча, Калинова, Київська остиста, Колос Миронівщини, Колумбія, Коляда, Краснопілка, Ладжинка, Левада, Легенда миронівська, Либідь, Лютенка, Маланка, МІП Валенсія, МІП Княжна, Монолог, Монотип, Орійка, Перлина Лісостепу, Радиславка, Розквіт, Славна, Спасівка, Унікум, Ясногірка, Ясочка, Ятрань 60, Альянс, Астет, Білосніжка, Васирина, Верден, Воздвиженка, Гордовита, Дорідна, Досконала, Еритроспермум 308-10, Запашна, Іванівська остиста, Монтрей, Полукарлик 3, Приваблива, Розкішна, Світанкова, Сонячна, Статна, Фермерка, Харківська 11, Харківська 63, Харківська 81, Харківська 96, Харківська 105, Харківська 106, Харківська 107, Харус	163	89,1±2,30	
	<i>Ppd-B1c Ppd-D1c</i>	Ярі: Катюша, Рання 93, Скороспілка 99	3	13,1±7,03
	<i>Ppd-B1c Ppd-D1a</i>	Ярі: Струна миронівська	1	4,3±4,23
	<i>Ppd-B1a Ppd-D1a</i>	Озимі: Бригантина, Експромт, Веснянка, Полянка, Сміла	5	2,7±1,20
	<i>Ppd-D1b</i>	Ярі: Ажурна, Елегія миронівська, Етюд	3	13,1±7,03
		Озимі: Кримка місцева, Чайка, Юр'ївка	3	1,6±0,93
	<i>Ppd-D1c</i>	Ярі: Вітка, Срібнянка, Світанок	3	13,1±7,03
		Озимі: Одеська 3, Одеська 16, Кооператорка, Миронівська 808, Талісман, Лютеценс 238, Ферогінеум 1239, Харківська 4, Харківська 20	9	4,9±1,59
	<i>Ppd-D1d</i>	Ярі: Аншлаг, Героїня, Євдокія, Колективна 3, Миронівська яра, Скороспілка 95, Сьюта, Харківська 30	8	34,8±9,86
		Озимі: Боровиця, Зенітка покращена, Мільтурум 120	3	1,6±0,93
	<i>Ppd-D1b/d</i>	Ярі: Торчинська	1	4,3±4,23
	<i>Ppd-D1c/b</i>	Ярі: Краса Полісся, Стависька	2	8,7±5,88
	<i>Ppd-D1d/c</i>	Ярі: Скороспілка 98	1	4,3±4,23
		Ярі: Харківська 26	1	4,3±4,23

припадає на осінньо-зимовий і ранньовесняний періоди, коли тривалість природного дня у всіх регіонах нашої країни є недостатньою для розвитку пшениці. Унаслідок цього перехід до колосіння у чутливих до фотоперіоду сортів відбувається досить пізно. Наявність у генотипі домінантних алелів генів *Ppd-1*, навпаки, за підвищення температури навесні за скороченого дня одразу приводить до значного прискорення розвитку (скорочує тривалість періоду до колосіння) та сприяє кращому використанню весняних запасів вологи і більш інтенсивному накопиченню біологічного врожаю [2], а також дає змогу уникати жарких і посушливих літніх днів [27] та біотичних стресових факторів [44]. Отже, слабка фотоперіодична чутливість абсолютної більшості озимих сортів України зумовлена наявністю в генотипі гена *Ppd-D1a*. Його разом з *Ppd-B1c* можна розглядати як одну з необхідних умов для реалізації потенціалу врожаю. Яру пшеницю вирощують в Україні, як правило, у північних регіонах. Основні етапи розвитку таких посівів припадають на пізню весну та літо з більш тривалим природним днем, що значною мірою нівелює відмінності за ефектами генів фотоперіоду. У таких умовах генотипи з наявністю домінантних алелів генів *Ppd-1* вже не мають суттєвих переваг за урожаєм зерна. Показана недоцільність використання гена *Ppd-D1a* в селекції ярої пшениці в умовах північних широт Північної Америки [21], а в умовах півночі від 50° північної широти вказаний алель виявляє навіть негативний вплив на урожай зерна ярої пшениці [33].

Отже, за використання молекулярних маркерів ідентифіковано носії алелів *Ppd-A1b*, *Ppd-D1a*, *Ppd-D1b*, *Ppd-D1c*, *Ppd-D1d*, *Ppd-B1a*, *Ppd-B1c* у 183 озимих та 23 ярих сортів м'якої пшениці селекції українських державних установ і приватних компаній.

Серед озимих сортів найбільш поширений домінантний алель *Ppd-D1a* (91,9 %), а у ярих – рецесивний *Ppd-D1c* (43,5 %). Частоти алелів *Ppd-B1a* і *Ppd-B1c* зовсім малі. Алель *Ppd-B1a* виявлено тільки у 3 ярих, а алель *Ppd-B1c* – у 5 озимих та 1 ярого сорту, при цьому в більшості з них одночасно з алелем *Ppd-D1a*. Усі сорти, незалежно від типу розвитку, є носіями рецесивного алеля *Ppd-A1b*.

Більш висока варіабельність *Ppd-1* генотипів спостерігається у ярих сортів. За ідентичності обох вибірок за трьома рецесивними генотипами, у ярих сортів ідентифіковано моногенно домінантні по *Ppd-D1a* або *Ppd-B1c* і дигенно домінантні *Ppd-D1a Ppd-B1a* генотипи, а у озимих – моногенно домінантні по *Ppd-D1a* та дигенно домінантні по *Ppd-D1a Ppd-B1c* генотипи. При цьому у вибірці ярих більшість сортів є носіями тільки рецесивних алелів генів *Ppd-1* (69,6 %), а у вибірці озимих сортів, навпаки, – домінантних алелів (91,8 %), що зумовлено строками сівби і тривалістю природного дня на широті регіону вирощування.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Власенко В. А., Кочмарський В. С., Колючий В. Т. та ін. Селекційна еволюція миронівських пшениць. Миронівка: Миронівський ін-т пшениці імені В. М. Ремесла, 2012. 326 с.
2. Литвиненко Н. А., Козлов В. В. Возможность различного сочетания чувствительности к длине дня и потребности в яровизации в генотипе озимой мягкой пшеницы // НТБ ВСГИ. 1986. № 4. С. 5–10.
3. Пірич А. В., Булавка Н. В., Юрченко Т. В. Фотоперіодична чутливість та яровизаційна потреба сортів пшениці м'якої озимої (*Triticum aestivum* L.) миронівської селекції // Зернові культури. 2018. Т. 2. № 2. С. 261–266.
4. Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. М.: Колос, 1973. 327 с.

5. Стельмах А. Ф., Файт В. И. Возможность улучшения адаптивности озимой пшеницы путем усиления фотопериодизма и потребности в яровизации // 36. наук. праць СГІ – НЦНС. Одеса, 2016. Вип. 27. С. 103–108.
6. Файт В. И., Погребнюк Е. А., Балашова И. А., Стельмах А. Ф. Идентификация и эффекты аллелей гена *Ppd-B1* по хозяйственно-ценным признакам рекомбинантно-инбредных линий пшеницы // Физиология растений и генетика. 2017. Т. 49. № 1. С. 36–46.
7. Филимонов В. М., Бакума А. А., Чеботарь Г. А. и др. ПЦР-анализ генов фотопериодической чувствительности у сортов мягкой озимой пшеницы селекции Белоцерковской опытно-селекционной станции // Вісн. Укр. тов-ва генетиків і селекціонерів. 2018. Т. 16. № 2. С. 217–226.
8. Addisu M., Snape J. W., Simmonds J. R., Gooding M. J. Effects of reduced height (*Rht*) and photoperiod insensitivity (*Ppd*) alleles on yield of wheat in contrasting production systems // Euphytica. 2010. Vol. 172. N 2. P. 169–181.
9. Bakuma A. O., Popovych Yu. A., Motsnyy I. I. et al. Effects of the *Ppd-D1a* allele on growth rates and agronomical traits in wheat detected by the application of analogous lines // Cytol. Genet. 2018. Vol. 52. N 5. P. 343–352.
10. Balashova I. A., Fait V. I. Allele frequencies of *Ppd-D1a*, *Ppd-B1a*, and *Ppd-B1c* of photoperiodic sensitivity genes in spring bread wheat varieties (*Triticum aestivum* L.) of various origin // Agric. Sci. Pract. 2021. Vol. 8. N 1. P. 3–13.
11. Beales J., Turner A., Griffiths S. et al. Pseudo-response regulator is misexpressed in the photoperiod insensitive *Ppd-D1a* mutant of wheat (*Triticum aestivum* L.) // Theor. Appl. Genet. 2007. Vol. 115. N 5. P. 721–733.
12. Bennett D., Izanloo A., Edwards J. et al. Identification of novel quantitative trait loci for days to ear emergence and flag leaf glaucousness in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) population adapted to southern Australian conditions // Theor. Appl. Genet. 2012. Vol. 124. P. 697–711.
13. Bentley A. R., Horsnell R., Werner C. P. et al. Short, natural, and extended photoperiod response in BC2F4 lines of bread wheat with different Photoperiod-1 (*Ppd-1*) alleles // J. Exp. Bot. 2013. Vol. 64. N 7. P. 1783–1793.
14. Cane K., Eagles H. A., Laurie D. A. et al. *Ppd-B1* and *Ppd-D1* and their effects in southern Australian wheat // Crop and Pasture Sci. 2013. Vol. 64. N 2. P. 100–114.
15. Chebotar G. O., Bakuma A. O., Filimonov V., Chebotar S. V. Haplotypes of *Ppd-D1* gene and alleles of *Ppd-A1* and *Ppd-B1* in Ukrainian bread wheat varieties // Visnyk of the Lviv University. Ser. Biology. 2019. Is. 80. P. 82–89.
16. 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. N 2. P. 70–74.
17. Chen F., Gao M., Zhang J. et al. 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.
18. Cho E. J., Kang C.-S., Jung J.-U. et al. Allelic variation of *Rht-1*, *Vrn-1*, and *Ppd-1* in Korean wheats and its effect on agronomic traits // Plant Breed Biotechnol. 2015. Vol. 3. N 2. P. 129–138.
19. Diaz A., Zikhali M., Turner A. et al. Copy number variation affecting the *Photoperiod-B1* and *Vernalization-A1* genes is associated with altered flowering time in wheat (*Triticum aestivum*) // PLoS One. 2012. Vol. 7. N 3. e33234.
20. Dreisigacker S., Burgueño J., Pacheco A. et al. Effect of flowering time-related genes on biomass, harvest index, and grain yield in CIMMYT elite spring bread wheat // Biology. 2021. Vol. 10. P. 855.

21. Dyck J. A., Matus-Cádiz M. A., Hucl P. et al. Agronomic performance of hard red spring wheat isolines sensitive and insensitive to photoperiod // *Crop Sci.* 2004. Vol. 44. P. 1976–1981.
22. Eagles H. A., Cane K., Vallance N. The flow of alleles of important photoperiod and vernalisation genes through Australian wheat // *Crop and Pasture Science.* 2009. Vol. 60. N 7. P. 646–657.
23. Fait V. I., Balashova I. A. Distribution of photoperiod-insensitive alleles *Ppd-D1a*, *Ppd-B1a*, and *Ppd-B1c* in winter common wheat cultivars (*Triticum aestivum* L.) of various origin // *Cytol. & Genet.* 2022. Vol. 56. N 2. P. 109–117.
24. Grogan S. M., Brown-Guedira G., Haley S. D. et al. Allelic variation in developmental genes and effects on winter wheat heading date in the US Great Plains // *PloS one.* 2016. Vol. 11. N 4. e0152852.
25. Guo Z., Song Y., Zhou R. et al. Discovery, evaluation and distribution of haplotypes of the wheat *Ppd-D1* gene // *New Phytol.* 2010. Vol. 185. N 3. P. 841–851.
26. Harris F. A. J., Eagles H. A., Virgona J. M. et al. Effect of *Vrn1* and *Ppd1* genes on anthesis date and wheat growth // *Crop Pasture Sci.* 2017. Vol. 68. N 3. P. 195–201.
27. Kamran A., Iqbal M., Spaner D. Flowering time in wheat (*Triticum aestivum* L.): a key factor for global adaptability // *Euphytica.* 2014. Vol. 197. N 1. P. 1–26.
28. Kamran A., Randhawa H. S., Pozniak C., Spaner D. Phenotypic effects of the flowering gene complex in Canadian spring wheat germplasm // *Crop Sci.* 2013. Vol. 53. N 1. P. 84–94.
29. Kato K., Yokoyama H. Geographical variation in heading characters among wheat landraces, *Triticum aestivum* L. and its implication for their adaptability // *Theor. Appl. Genet.* 1992. Vol. 84. P. 259–265.
30. Kiss T., Balla K., Veisz O. et al. Allele frequencies in the *Vrn-A1*, *Vrn-B1* and *Vrn-D1* vernalization response and *Ppd-B1* and *Ppd-D1* photoperiod sensitivity genes, and their effects on heading in a diverse set of wheat cultivars (*Triticum aestivum* L.) // *Mol Breed.* 2014. Vol. 34. N 2. P. 297–310.
31. Kolev S., Ganeva G., Christov N. Allele variation in loci for adaptive response and plant height and its effect on grain yield in wheat // *Agricultural and Environmental Biotechnology.* 2010. Vol. 24. N 2. P. 1807–1813.
32. Langer S. M., Longin C. F. H., Würschum T. Flowering time control in European winter wheat // *Front Plant Sci.* 2014. Vol. 5. 537.
33. Lepkhov S. B. Prospect for incorporation of *Ppd-D1a* allele in russian spring bread wheat cultivars // *Russ. J. Genet.* 2022. Vol. 58. P. 20–26.
34. Lozada D. N., Carter A. H., Mason R. E. Unlocking the yield potential of wheat: influence of major growth habit and adaptation genes // *Crop Breed Genet Genom.* 2021. Vol. 3. N 2. e210004.
35. Muterko A., Kalendar R., Cockram J., Balashova I. Discovery, evaluation and distribution of haplotypes and new alleles of the *Photoperiod-A1* gene in wheat // *Plant Mol Biol.* 2015. Vol. 88. N 1. P. 149–164.
36. Nishida H., Yoshida T., Kawakami K. et al. Structural variation in the 5' upstream region of photoperiod-insensitive alleles *Ppd-A1a* and *Ppd-B1a* identified in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.), and their effect on heading time // *Mol Breed.* 2013. Vol. 31. N 1. P. 27–37.
37. Sarinelli J. M., Murphy J. P., Tyagi P. et al. Training population selection and use of fixed effects to optimize genomic predictions in a historical USA winter wheat panel // *Theor. Appl. Genet.* 2019. Vol. 132. N 4. P. 1247–1261.
38. Scarth R., Law C. N. The control of the day-length response in wheat by the genes 2 chromosomes // *Z. Pflanzenzucht.* 1984. Vol. 92. N 2. P. 140–150.

39. Seki M., Chono M., Nishimura T. et al. Distribution of photoperiod-insensitive allele *Ppd-A1a* and its effect on heading time in Japanese wheat cultivars // *Breed Sci.* 2013. Vol. 63. N 3. P. 309–316.
40. Shaw L. M., Turner A. S., Herry L. et al. Mutant alleles of Photoperiod-1 in wheat (*Triticum aestivum* L.) that confer a late flowering phenotype in long days // *PLoS ONE.* 2013. Vol. 8. e79459
41. Shaw L. M., Turner A. S., Laurie D. A. The impact of photoperiod insensitive *Ppd-1a* mutations on the photoperiod pathway across the three genomes of hexaploid wheat (*Triticum aestivum*) // *Plant J.* 2012. Vol. 71. N 1. P. 71–84.
42. Shcherban A. B., Börner A., Salina E. A. Effect of *VRN-1* and *PPD-D1* genes on heading time in European bread wheat cultivars // *Plant Breeding.* 2015. Vol. 134. P. 49–55.
43. Tsenov N., Gubatov T., Yanchev I. Effect of date of heading on variation of basic components of productivity of winter wheat // *Journal of Central European Agriculture.* 2020. Vol. 21. N 4. P. 751–762.
44. Whittal A., Kaviani M., Graf R. et al. Allelic variation of vernalization and photoperiod response genes in a diverse set of North American high latitude winter wheat genotype // *PLoS One.* 2018. Vol. 13. N 8. e0203068.
45. Wilhelm E. P., Turner A. S., Laurie D. A. Photoperiod insensitive *Ppd-A1a* mutations in tetraploid wheat (*Triticum durum* Desf.) // *Theor. Appl. Genet.* 2009. Vol. 118. N 2. P. 285–294.
46. Worland A. J. The influence of flowering time genes on environmental adaptability in European wheats // *Euphytica.* 1996. Vol. 89. N 1. P. 49–57.
47. Worland A. J., Börner A., Korzun V. et al. The influence of photoperiod genes on the adaptability of European winter wheats // *Euphytica.* 1998. Vol. 100. P. 385–394.
48. Würschum T., Langer S. M., Longin C. F. H. et al. A three-component system incorporating *Ppd-D1*, copy number variation at *Ppd-B1*, and numerous small-effect quantitative trait loci facilitates adaptation of heading time in winter wheat cultivars of worldwide origin // *Plant Cell Env.* 2018. Vol. 41. P. 1407–1416.
49. Yan L., Helguera M., Kato K. et al. Allelic variation at the *Vrn-1* promoter region in polyploid wheat // *Theor. Appl. Genet.* 2004. Vol. 109. N 8. P. 1677–1686.
50. Yang F. P., Zhang X. K., Xia X. C. et al. Distribution of photoperiod insensitive *Ppd-D1a* allele in Chinese wheat cultivars // *Euphytica.* 2009. Vol. 165. P. 445–452.

Стаття надійшла до редакції 09.06.22

доопрацьована 29.06.22

прийнята до друку 06.07.22

**DIVERSITY OF *PPD-1* GENOTYPES OF SPRING AND WINTER
BREAD WHEAT (*TRITICUM AESTIVUM* L.) OF UKRAINE****V. Fait, I. Balashova**

*Plant Breeding and Genetics Institute
National Center of Seed and Cultivar Investigation
3, Ovidiopolska Road, Odesa 65036, Ukraine
e-mail: faygen@ukr.net, ibalashova@ukr.net*

Ancient and modern 183 varieties of winter and 23 spring types of development of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) selected Ukrainian state institutions and private companies are characterized by alleles of *Ppd-D1*, *Ppd-B1*, and *Ppd-A1* genes. Allele-specific molecular markers, proposed in the scientific literature, were used to identify carriers of the *Ppd-D1a*, *Ppd-D1b*, *Ppd-D1c*, *Ppd-D1d*, *Ppd-B1a*, *Ppd-B1c*, *Ppd-A1b* alleles.

According to the results of PCR analysis, the most widespread among the studied winter cultivars was observed in the dominant allele *Ppd-D1a* (91.9 %) with a range from 80.0 % in the sampling of varieties of the Northeast (Kharkiv, Sumy) to 95.0 % in southern cultivars (Odesa, Kherson), and in spring – recessive *Ppd-D1c* (43.5 %). The share of carriers of various recessive alleles of the *Ppd-D1* gene among spring varieties is 73.9 %, and among winter – 8.1 % and, except for Borovitsa and Talisman consists of cultivars created by the late 60 – early 70 years of last century. The frequencies of the *Ppd-B1a* and *Ppd-B1c* alleles are quite small. The *Ppd-B1a* allele was found only in three spring varieties, and the *Ppd-B1c* allele in 5 winter varieties and spring wheat Struna Mironivska, except for the latter cultivar, in all cases found together with the *Ppd-D1a* allele. The *Ppd-A1* gene was present in a recessive state in all studied sorts.

Seven different homozygous *Ppd-1* genotypes have been determined in the studied cultivars. Samples of winter and spring varieties differ significantly in the quantity and frequency of specific *Ppd-1* genotypes. The presence of varieties with monogenic dominant *Ppd-D1a* or *Ppd-B1c* control of traits and digenic dominant *Ppd-D1a Ppd-B1a* genotypes has been marked in spring wheat, as well as monogenic dominant for *Ppd-D1a* and digenic dominant for *Ppd-D1a* in winter wheat varieties. In spring cultivars the share of carriers of recessive alleles of *Ppd-1* genes is several times higher (69.6 %) than in winter varieties; conversely, the samples of winter varieties have significantly more dominant alleles (91.9 %). Such differences in genotype frequencies are due to the timing of sowing and duration of the natural day at the latitude of the growing region during the growing season of winter and spring varieties.

Keywords: Triticum aestivum L, bread wheat, photoperiod, *Ppd-1* genes, genotype