

УДК 633.111:581.134

ФОТОПЕРИОДИЧЕСКАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ТЕМПОВ РАЗВИТИЯ И СОДЕРЖАНИЯ РАЗЛИЧНЫХ ФОРМ АЗОТА У ИЗОГЕННЫХ ПО ГЕНАМ *VRN* ЛИНИЙ ПШЕНИЦЫ

В.В. ЖМУРКО, О.А. АВКСЕНТЬЕВА, ХАНЬ БИН

Харьковский национальный университет имени В.Н. Каразина
61022 Харьков, пл. Свободы, 4
e-mail: zhmurko@univer.kharkov.ua

В полевых опытах изучали влияние длинного (16 ч) и короткого (9 ч) дня на продолжительность периода всходы—колошение (ПВК), содержание различных форм азота и элементы продуктивности изогенных по генам *VRN* линий пшеницы, созданных на основе сортов с разной фотопериодической чувствительностью — Мироновская 808 и Ольвия. Доказано, что под влиянием короткого фотопериода у исследованных линий увеличивалась продолжительность ПВК, изменялись содержание в органах главного побега аминокислот, общего азота, индивидуальная продуктивность растений, содержание белка в зерне. Уровень этих изменений зависел от состояния генов *VRN* (доминантное и (или) рецессивное). Выдвинуто предположение, что эффекты генов *VRN* на развитие и формирование элементов продуктивности пшеницы в разных фотопериодических условиях реализуются опосредованно, через участие в регуляции азотного обмена.

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L., пшеница, изогенные линии, гены *VRN*, фотопериод, развитие, азотный обмен, продуктивность.

Температура и фотопериод — основные факторы внешней среды, которые определяют распространенность по зонам выращивания и уровень проявления агрономически ценных признаков у мягкой пшеницы. В процессе эволюции и селекции у этой культуры сформировались две основные генетические системы, которые детерминируют ее рост и развитие в разных температурных и фотопериодических условиях: система генов *PPD* (чувствительность к фотопериоду) и система генов *VRN* (потребность в яровизации, тип развития яровой/озимый) [12, 16].

В настоящее время идентифицированы гены системы *VRN*: *VRN-A1*, *VRN-B1*, *VRN-D1*, а также *PPD*: *PPD-D1*, *PPD-B1*, *PPD-A1*, интенсивно исследуются механизмы их функционирования на молекулярно-генетическом уровне [1, 18, 25]. Показано, что системы этих генов детерминируют сроки перехода пшеницы к колошению [3, 6, 10, 13], продуктивность и элементы структуры урожая [13, 14], морозо- и зимостойкость [14, 17], устойчивость к заболеваниям [21].

В естественных условиях фотопериод и температура влияют на процесс жизнедеятельности растений не каждый сам по себе, они взаимосвязаны. Вероятно, что и генетические системы *VRN*, *PPD* взаимодействуют при определении скорости развития и формирования продуктивности этой культуры. Однако этот вопрос исследован мало [19, 20], хотя его изучение важно для углубления представлений о взаимодейст-

вии указанных генов в контроле темпов развития пшеницы [6]. Кроме того, практически не изученным остается вопрос о физиолого-биохимических механизмах, посредством которых гены *VRN* и *PPD* могут детерминировать рост, развитие и уровень проявления агрономически ценных признаков у мягкой пшеницы.

Ранее нами показано, что изогенные по генам *VRN* линии пшеницы с разным состоянием отдельных генов (доминантное/рецессивное) различаются по интенсивности обмена углеводов. По этим результатам высказано предположение, что эффекты генов *VRN* на темпы развития пшеницы могут реализоваться путем их участия в регуляции обмена углеводов [4, 5]. Вместе с тем возможное участие генов *VRN* в азотном обмене пшеницы не исследовано, хотя он во многом определяет рост, развитие и продуктивность этой культуры [7, 8]. По нашему мнению, для изучения этого вопроса наиболее адекватными моделями являются почти изогенные линии пшеницы (near isogenic lines, NILs), различающиеся по состоянию генов *VRN* (доминантное и (или) рецессивное), которые созданы на основе озимых сортов с известным состоянием генов *PPD* [24].

В связи с изложенным целью наших исследований было изучение влияния продолжительности фотопериода на развитие изогенных по генам *VRN* линий пшеницы, содержание в органах главного побега свободных аминокислот, общего азота, формирование элементов структуры урожая, содержания белка в зерне.

Методика

Объектами исследования были почти изогенные, моногеннодоминантные по генам *VRN* линии мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) ярового типа развития, предоставленные Селекционно-генетическим институтом—Национальным центром семеноведения и сортоизучения НААН Украины в рамках договора о сотрудничестве.

Использованные линии созданы на основе сорта Мироновская 808, у которого все гены *PPD* рецессивны, что определяет его высокую фотопериодическую чувствительность, а также на основе сорта Ольвия, у которого доминантен ген *PPD-D1a*, что определяет низкую чувствительность этого сорта к длине дня [13, 24]. Вероятно, подвергнув эти линии влиянию разных фотопериодических условий, можно выявить совместные фенотипические эффекты генов *VRN* и *PPD* на развитие и продуктивность пшеницы.

Полевые опыты проводились в течение 2009—2011 гг. на экспериментальном участке кафедры физиологии и биохимии растений Харьковского национального университета имени В.Н. Каразина. Посев проводили вручную в оптимальные весенние сроки на делянках площадью 1 м² в трехкратной повторности по каждому варианту опыта. В фазе кущения (20—25 сут после посева) одну часть всех линий подвергали воздействию короткого фотопериода (9 ч) в течение 14 сут, другую в течение всего опыта выращивали при естественном длинном дне (16 ч на широте Харькова, 50° с.ш.). Короткий день создавали путем затемнения растений светонепроницаемыми кабинами с 18.00 до 9.00 часов следующего дня.

В процессе вегетации определяли продолжительность периода от всходов до колошения, после уборки — элементы продуктивности: дли-

ну колоса, массу зерна с колоса, количество зерен в колосе, массу 1000 зерен. В период колошение—цветение по 30 растений каждого варианта опыта разделяли на листья, стебель и колос, фиксировали при 120 °С в течение 30 мин для определения содержания в органах общего азота и свободных аминокислот. Содержание общего азота определяли по Кьельдалю, аминного азота — медным микрометодом, белка в зерне — по Кьельдалю с коэффициентом пересчета на белок 5,7 [9].

Все исследования и анализы проведены в трехкратной повторности. Результаты обработаны статистически. Различия показателей при длинном и коротком дне оценивали по *t*-критерию Стьюдента при $p \leq 0,05$ [2].

Результаты и обсуждение

Определение продолжительности перехода к колошению изогенных линий в условиях естественного длинного дня показало, что она была максимальной у изолинии *VRN-B1a* обоих сортов (рис. 1). Эти результаты подтверждают литературные [10, 24] и полученные нами ранее данные [4, 6]. Независимо от генотипа по генам *VRN* все линии сорта Ольвия колосились раньше, чем все линии сорта Мироновская 808.

В условиях короткого 9-часового фотопериода все исследованные изолинии обоих сортов переходили к колошению позже, чем в условиях длинного дня (см. рис. 1). Однако максимальную фотопериодическую чувствительность проявила медленно развивающаяся в условиях длинного

дня изолиния обоих сортов *VRN-B1a*. Задержка перехода к колошению при коротком дне у этой линии сорта Мироновская 808 составила 13 сут, у сорта Ольвия — 11 сут. Таким образом, исследованные линии реагировали на сокращение фотопериода как количественно длиннодневные растения. Полученные результаты дают основание предположить, что среди генов *VRN* ведущая роль в интегрировании фотопериодического и яровизационного экологического сигнала принадлежит гену *VRN-B1a*. В работах [18, 20] также показана регуляторная роль гена *TaVRT-2* как главного репрессора цветения злаков, чувствительного и к низким положительным (яровизационным) температурам, и к фотопериоду.

Изучение распределения пула свободных аминокислот (табл. 1) по органам главного побега изогенных линий пшеницы показало, что максимальным он был в листьях — главных фотосинтетических органах растений. Достаточно высокое содержание аминного азота выявлено в формирующихся колосьях, которые в период колошение—

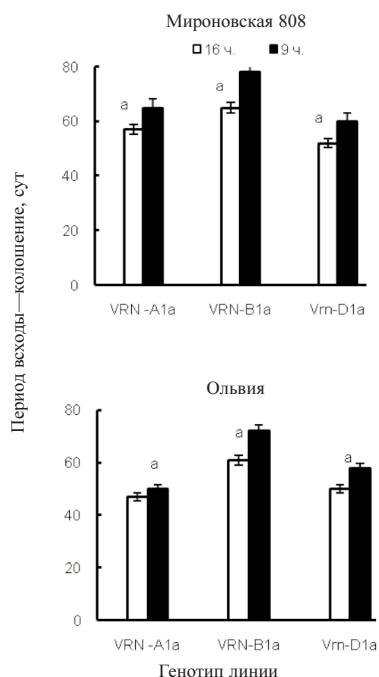


Рис. 1. Влияние разной длины дня на продолжительность периода всходы—колошение изогенных по генам *VRN* линий пшеницы. Здесь и на рис. 2:

a — различия показателей при длинном и коротком днях существенны при $p \leq 0,05$

ФОТОПЕРИОДИЧЕСКАЯ РЕГУЛЯЦИЯ

ТАБЛИЦА 1. Влияние продолжительности фотопериода на содержание свободных аминокислот в различных органах растений изогенных по генам *VRN* линий пшеницы в период колошения—цветение, мг/г сухого вещества (2009—2011 гг.)

Генотип линии*	Листья		Стебли		Формирующиеся колосья	
	Продолжительность фотопериода, ч					
	16	9	16	9	16	9
Линии сорта Мироновская 808						
<i>VRN-A1a</i>	0,97	1,25 ^a	0,52	0,53	0,68	1,27 ^a
<i>VRN-B1a</i>	0,90	0,94	0,43	0,52 ^a	0,54	0,80 ^a
<i>VRN-D1a</i>	0,81	1,11 ^a	0,42	0,56 ^a	0,49	0,87 ^a
Линии сорта Ольвия						
<i>VRN-A1a</i>	0,91	1,20 ^a	0,48	0,61 ^a	0,34	0,64 ^a
<i>VRN-B1a</i>	0,77	1,05 ^a	0,49	0,96 ^a	1,10	1,36 ^a
<i>VRN-D1a</i>	0,87	1,09 ^a	0,42	0,65 ^a	0,82	1,17 ^a

Примечание. Здесь и в табл. 2, 3: * — доминантные гены; ^a — различия показателей при длинном и коротком днях существенны при $p \leq 0,05$.

цветение становятся главными аттрагирующими центрами растения и акцептируют фотоассимиляты как азотной, так и углеводной природы [7]. Наименьшее содержание свободных аминокислот выявлено в стебле. Вероятно, это связано с тем, что он осуществляет преимущественно транспортную функцию. Данная картина распределения пула свободных аминокислот по органам главного побега характерна как для изолиний сорта Мироновская 808, так и для линий сорта Ольвия. Однако у изолиний сорта Ольвия отмечено более высокое содержание свободных аминокислот в формирующихся колосьях, что, возможно, объясняется более быстрым их развитием по сравнению с линиями сорта Мироновская 808 (см. рис. 1).

Четкое влияние генотипа изолинии на содержание свободных аминокислот проявляется только в листьях. У обоих исследованных сортов медленно развивающаяся изолиния *VRN-B1a* характеризовалась минимальным их содержанием, а быстро развивающиеся изолинии *VRN-A1a* и *VRN-D1a* — максимальным. Уровень аминокислот в колосьях медленно развивающейся линии *VRN-B1a* сорта Ольвия был более высоким, чем в колосьях быстро развивающихся линий этого сорта *VRN-A1a*, *VRN-D1a* (см. табл. 1). Возможно, это связано с более медленным вовлечением аминокислот в синтез белка в формирующихся зерновках у медленно развивающейся линии по сравнению с быстро развивающимися.

Влияние короткого фотопериода на содержание и распределение пула свободных аминокислот по органам исследованных изогенных линий проявлялось однотипно, независимо от исходного сорта и генотипа линии по генам *VRN*: индукция коротким днем увеличивала содержание свободных аминокислот у всех линий. Максимальное возрастание пула свободных аминокислот зафиксировано в формирующихся колосьях, где происходят процессы формирования зерна и синтеза запасных белков, мономерами которых являются аминокислоты. Это связано с замедлением синтеза белка при коротком дне, неблагоприятном для развития этих линий.

ТАБЛИЦА 2. Влияние продолжительности фотопериода на содержание общего азота в различных органах растений изогенных по генам *VRN* линий пшеницы в период колошение—цветение, мг/г сухого вещества (2009–2011 гг.)

Генотип линии*	Листья		Стебли		Формирующиеся колосья	
	Продолжительность фотопериода, ч					
	16	9	16	9	16	9
Линии сорта Мироновская 808						
<i>VRN-A1a</i>	32,0	29,4 ^a	14,3	12,5 ^a	23,6	17,9 ^a
<i>VRN-B1a</i>	33,7	35,8 ^a	18,5	16,5 ^a	23,4	16,5 ^a
<i>VRN-D1a</i>	35,8	30,8 ^a	14,7	11,1 ^a	23,0	21,3 ^a
Линии сорта Ольвия						
<i>VRN-A1a</i>	30,1	27,8 ^a	10,8	12,6 ^a	21,6	19,3 ^a
<i>VRN-B1a</i>	33,3	40,4 ^a	15,7	25,2 ^a	22,2	23,3 ^a
<i>VRN-D1a</i>	26,8	32,1 ^a	11,9	13,8 ^a	23,4	18,6 ^a

Результаты определения содержания общего азота в листьях, стеблях и формирующихся колосьях главного побега исследованных линий приведены в табл. 2. Они показали, что его содержание у линии *VRN-B1a* сорта Мироновская 808 в листьях только при длинном дне было большим, а в колосе — только при коротком дне — меньшим, чем у линий *VRN-A1a* и *VRN-D1a*. У линии *VRN-B1a* сорта Ольвия независимо от продолжительности фотопериода содержание общего азота во всех органах главного побега было большим, чем у линий *VRN-A1a* и *VRN-D1a*. На основании этих данных можно предположить, что образование азотсодержащих соединений у исследованных линий зависит от их генотипа по генам *VRN*.

Изменение продолжительности фотопериода приводило к изменению содержания общего азота в органах главного побега исследованных линий в зависимости от их генотипа по генам *VRN*. Так, в условиях короткого фотопериода содержание общего азота (см. табл. 2) у линий сорта Мироновская 808 *VRN-A1a* и *VRN-D1a* во всех органах главного побега и у линии *VRN-B1a* в стеблях и колосьях было меньшим, в то время как в листьях этой линии оно было большим, чем в условиях длинного дня. У линии сорта Ольвия *VRN-A1a* (см. табл. 2) при коротком дне содержание общего азота в листьях и колосе было меньшим, а в стебле — большим, чем при длинном дне. У линии *VRN-D1a* короткий фотопериод приводил к снижению содержания общего азота только в колосьях, в то время как у линии *VRN-B1a* он обусловил повышение его содержания во всех органах главного побега (см. табл. 2).

Эти данные дают основание предположить, что влияние неблагоприятного для развития исследованных линий короткого дня на содержание общего азота в органах зависит от их генотипа по генам *VRN*. Однако мы не исключаем, что этот эффект связан также с сортом, на основе которого созданы исследованные линии. Об этом может свидетельствовать тот факт, что в линиях фотопериодически более чувствительного сорта Мироновская 808 при коротком дне, за редким исключением, содержание общего азота в органах главного побега снижалось, в то время как в линиях менее чувствительного к фотопериоду сорта Ольвия, наоборот, повышалось, с редкими исключениями.

По нашему мнению, изменение содержания общего азота у исследованных линий под влиянием сокращения фотопериода можно объяснить следующим. Более высокое содержание общего азота в листьях медленно развивающейся линии *VRN-B1a* обоих сортов в условиях неблагоприятного короткого дня может быть связано с замедлением использования азотсодержащих соединений для обеспечения протекания морфогенетических процессов.

Тот факт, что содержание общего азота в стеблях медленно развивающейся линии *VRN-B1a* обоих сортов было максимальным в условиях как короткого, так и длинного дня, возможно, объясняется его депонирующей функцией в период колошения—цветения с последующей реутилизацией азота в период налива зерна для использования в синтезе белка. Такая особенность участия стебля в перераспределении азотсодержащих соединений показана в ряде работ, причем в основном на сортах пшеницы с продолжительным периодом вегетации [11, 15, 22].

Более низкое содержание общего азота в колосе при коротком дне практически всех исследованных линий (кроме *VRN-B1a*, сорт Ольвия), по-видимому, объясняется снижением его аттрагирующей способности в неблагоприятных для развития фотопериодических условиях.

Элементы индивидуальной продуктивности являются интегральными показателями протекания продукционного процесса у растений в разных условиях среды. Ее показатели как при длинном, так и коротком днях были максимальными у быстро развивающихся изолиний *VRN-A1a*, *VRN-D1a* обоих сортов (табл. 3). Незначительные различия по длине колоса зафиксированы только между линиями *VRN-B1a*, *VRN-D1a*. Эти данные дают основание предположить, что различия между линиями по элементам индивидуальной продуктивности связаны с их генотипом по генам *VRN*, так как не зависят от продолжительности фотопериода.

Вместе с тем влияние короткого дня, как правило, приводило к снижению показателей индивидуальной продуктивности изолиний *VRN-A1a* и *VRN-B1a* обоих сортов, а у изолинии *VRN-D1a*, наоборот, к их повышению. Исключение составило количество зерен в колосе при коротком

ТАБЛИЦА 3. Влияние продолжительности фотопериода на формирование элементов индивидуальной продуктивности растений изогенных по генам *VRN* линий пшеницы (2009–2011 гг.)

Генотип линии*	Длина колоса, см		Масса зерна с колоса, г		Количество зерен в колосе, шт.		Масса 1000 зерен, г	
	Продолжительность фотопериода, ч							
	16	9	16	9	16	9	16	9
Линии сорта Мироновская 808								
<i>VRN-A1a</i>	10,0	9,1 ^a	0,65	0,49 ^a	23,7	22,3	27,8	22,3 ^a
<i>VRN-B1a</i>	7,7	8,7 ^a	0,28	0,17 ^a	16,2	16,1	17,4	10,6 ^a
<i>VRN-D1a</i>	7,8	8,8 ^a	0,46	0,77 ^a	18,0	23,5 ^a	25,8	32,6 ^a
Линии сорта Ольвия								
<i>VRN-A1a</i>	6,1	4,9 ^a	0,65	0,35 ^a	31,7	17,3 ^a	20,4	20,4
<i>VRN-B1a</i>	5,9	5,5	0,40	0,27 ^a	22,4	18,8 ^a	17,7	14,5 ^a
<i>VRN-D1a</i>	5,8	5,9	0,48	0,55 ^a	22,6	20,7 ^a	21,2	26,5 ^a

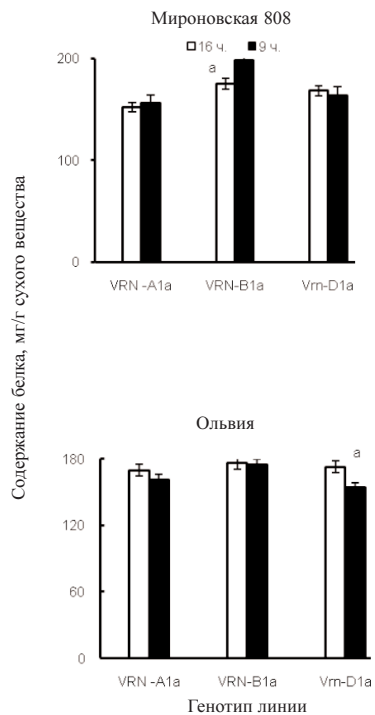


Рис. 2. Влияние разной длины дня на содержание белка в зерне изогенных по генам *VRN* линий пшеницы, мг/г сухого вещества

Положительная корреляция между содержанием белка в зерне и продолжительностью вегетации различных сортов пшеницы описана в ряде исследований [11, 23].

Короткий фотопериод по-разному влиял на содержание белка в зерне исследованных изолиний: у изолиний *VRN-A1a*, *VRN-D1a* сорта Мироновская 808 оно практически не изменялось, у линии *VRN-B1a*, наоборот, существенно возрастало; в зерне линий *VRN-A1a*, *VRN-B1a* сорта Ольвия незначительно, у линии *VRN-D1a* — существенно уменьшалось (см. рис. 2).

Таким образом, полученные результаты подтвердили, что разные фотопериодические условия оказывают влияние на развитие изогенных по генам *VRN* линий мягкой пшеницы, на содержание в органах главного побега свободных аминокислот, общего азота, индивидуальную продуктивность растений, содержание белка в зерне. Это дает основание считать, что гены *VRN* задействованы в регуляции фотопериодической чувствительности пшеницы. Вероятно, системы генов *VRN* и *PPD* принимают участие в ответе растений на изменение фотопериодических и температурных условий среды, что может быть одним из факторов высокой пластичности и адаптивности сортов этой культуры. Уровень реакции на такое воздействие зависит от состояния отдельных генов *VRN* и, вероятно, *PPD* — доминантное и (или) рецессивное.

Тот факт, что у исследованных линий, различающихся по генам *VRN*, изменения скорости развития, азотного обмена, элементов продуктивности проявляются по-разному, свидетельствует о возможном опо-

дне у линии *VRN-D1a*. Вероятно, что изменением фотопериодических условий можно модифицировать эффекты генов *VRN* на индивидуальную продуктивность исследованных линий.

Содержание белка в зерне пшеницы является важнейшим хозяйственно-ценным признаком, определяющим питательные свойства хлеба [8, 11]. Результаты определения его содержания в исследованных линиях показали, что в условиях естественного длинного дня у всех линий сорта Ольвия оно выше, чем у линий сорта Мироновская 808 (рис. 2). Вероятно, это связано с генетическими различиями между сортами, на основе которых созданы исследованные линии.

Медленно развивающаяся линия *VRN-B1a* сорта пшеницы Мироновская 808 существенно, а сорта Ольвия — незначительно превышала быстро развивающиеся линии *VRN-A1a*, *VRN-D1a* по содержанию белка в зерне. Возможно, это связано с более длительным периодом налива зерна у медленно развивающейся линии, что способствовало большему накоплению в нем белка.

средованном участии этих генов в регуляции изучаемых процессов, в частности, азотного обмена у растений.

1. Беспалова Л.А., Кошкин В.А., Потоккина Е.К. и др. Фотопериодическая чувствительность и молекулярное маркирование генов Ppd и Vrn в связи с селекцией сортов пшеницы альтернативного образа жизни // Докл. РАСХН. — 2010. — № 6. — С. 3—6.
2. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). — М.: Агропромиздат, 1985. — 351 с.
3. Емцева М.В., Ефремова Т.Т., Арбузова В.С. Время колошения замещенных и изогенных линий мягкой пшеницы с доминантными аллелями Vrn-V1a и Vrn-V1c // Вавиловский журн. генетики и селекции. — 2012. — 16, № 1. — С. 69—76.
4. Жмурко В.В., Авксентьева О.А., Зубрич И.А. и др. Эффекты генов фотопериодической чувствительности (PPD и EE) и потребности в яровизации (VRN) на физиолого-биохимические процессы у растений // Изв. АН Молдовы. Науки о жизни. — 2011. — 3 (315). — С. 72—79.
5. Жмурко В.В., Авксентьева О.А. Некоторые физиолого-биохимические аспекты генетического контроля озимости и фотопериодической реакции растений // Досягнення і проблеми генетики, селекції та біотехнології. — К.: Логос, 2007. — Т. 2. — С. 28—33.
6. Жмурко В.В. Особенности проявления эффектов генов PPD на темпы развития сортов и гибридов озимой пшеницы // Фактори експериментальної еволюції організмів. — К.: Логос, 2010. — Т. 8. — С. 38—42.
7. Кирзій Д.А. Фотосинтез и рост растений в аспекте донорно-акцепторных отношений. — Киев: Логос, 2004. — 192 с.
8. Кірізій Д.А., Шадчина Т.М., Стасик О.О. та ін. Особливості фотосинтезу і продукційного процесу у високоінтенсивних генотипів озимі пшениці. — К.: Основа, 2011. — 416 с.
9. Методы биохимического анализа растений / Под ред. А.И. Ермакова. — Л.: Агропромиздат, 1987. — 432 с.
10. Потоккина Е.К., Кошкин В.А., Алексеева Е.А. и др. Комбинация аллелей генов ppd и vrn определяет сроки колошения у сортов мягкой пшеницы // Вавиловский журн. генетики и селекции. — 2012. — 16, № 1. — С. 77—86.
11. Починок В.М., Кірізій Д.А. Продуктивність і якість зерна пшениці у зв'язку з особливостями розподілу азоту в рослині // Физиология и биохимия культ. растений. — 2010. — 42, № 5. — С. 393—402.
12. Стельмах А.Ф., Файт В.И., Мартынюк В.Р. Генетические системы типа и контроля скорости развития пшеницы // Цитология и генетика. — 2000. — 34, № 2. — С. 39—45.
13. Файт В.И. Ідентифікація і ефекти алелів генів темпів розвитку пшениці: Автореф. дис. ... д-ра біол. наук. — Одеса, 2009. — 39 с.
14. Файт В.И., Сухоносенко Н.В. Особенности органогенеза, морозостойкость и урожайность различных по генам Vrd линий озимой мягкой пшеницы // Вісн. Укр. т-ва генетиків та селекціонерів. — 2005. — 3, № 1—2. — С. 3—14.
15. Bertheloot J., Martre P., Bruno A. Dynamics of light and nitrogen distribution during grain filling within wheat canopy // Plant Physiol. — 2008. — 148. — P. 1707—1720.
16. Cocram J., Jones H., Leigh F.J. et al. Control of flowering time in temperate cereals: genes, domestication and sustainable productivity // J. Exp. Bot. — 2007. — 58, N 6. — P. 1231—1244.
17. Dhillon T., Stephen P., Stockinger E. et al. Regulation of freezing tolerance and flowering in temperate cereals: the VRN-1 connection // Plant Physiol. — 2010. — 153. — P. 1846—1858.
18. Distelfeld A., Tranquilli G., Li C. et al. Focus issue on the grasses: Genetic and molecular characterization of the VRN2 loci in tetraploid wheat // Ibid. — 2009. — 149. — P. 245—257.
19. Dubcovsky J., Loukoianov A., Fu D. et al. Effect of photoperiod on the regulation of wheat vernalization genes VRN1 and VRN2 // Plant. Mol. Biol. — 2006. — 60. — P. 469—480.
20. Kane N.A., Danyluk J., Tardif G. et al. Ta VRT-2, a member of the StMADS-11 clade of flowering repressors, is regulated by vernalization and photoperiod in wheat // Plant Physiol. — 2005. — 138. — P. 2354—2363.
21. Khotyl'ov L., Kaminskaya L., Koren L. Influence of genetic systems of Vrn — and Ppd genes on the ecological adaptation of wheat and triticale // Pradzia. LEIDINIAL. Biol. — 2002. — N 4. — P. 45—48.
22. Makino A. Photosynthesis, grain yield, and nitrogen utilization in rice and wheat // Plant Physiol. — 2011. — 155. — P. 125—129.

23. Martre P., Porter J.R., Jamieson P.D., Triboui E. Modeling grain nitrogen accumulation and protein composition to understand the sink/source regulations of nitrogen remobilization for wheat // *Ibid.* — 2003. — **133**. — P. 1959–1967.
24. Stelmakh A.F. Genetic systems regulating flowering response in wheat // *Euphytica*. — 1998. — **100**. — P. 359–369.
25. Trevaskis B. The central role of the VERNALIZATION1 gene in the vernalization response of cereals // *Functional Plant Biol.* — 2010. — **37**. — P. 479–487.
26. Zhmurko V.V. Manifestation of *Ppd* gene effects in winter wheat and the depends on temperature // *Annu. Wheat News.* — 1999. — **45**. — P. 125–128.

Получено 02.04.2013

ФОТОПЕРІОДИЧНА РЕГУЛЯЦІЯ ТЕМПІВ РОЗВИТКУ ТА ВМІСТУ РІЗНИХ ФОРМ АЗОТУ В ІЗОГЕННИХ ЗА ГЕНАМИ *VRN* ЛІНІЙ ПШЕНИЦІ

В.В. Жмурко, О.О. Авксентьева, Хань Бін

Харківський національний університет імені В.Н. Каразіна

У польових дослідах вивчали вплив довгого (16 год) і короткого (9 год) дня на тривалість періоду сходи—колосіння (ПСК), вміст різних форм азоту та елементи продуктивності ізогенних за генами *VRN* ліній пшениці, створених на основі сортів із різною фотоперіодичною чутливістю — Миронівська 808 та Ольвія. Доведено, що під впливом короткого фотоперіоду в досліджених ліній збільшувалась тривалість ПСК, змінювались вміст і розподіл по органах головного пагона амінокислот, загального азоту, індивідуальна продуктивність рослин, вміст білка у зерні. Рівень цих змін залежав від стану генів *VRN* (домінантний і (або) рецесивний). Зроблено припущення, що ефекти генів *VRN* на розвиток і формування елементів продуктивності пшениці в різних фотоперіодичних умовах реалізуються опосередковано, через участь у регуляції азотного обміну.

PHOTOPERIODIC REGULATION OF DEVELOPMENT RATE AND CONTENT OF DIFFERENT NITROGEN FORMS IN ISOGENIC BY GENES *VRN* LINES OF WHEAT

V.V. Zhmurko, O.A. Avksentyeva, Han Bing

V.N. Karazin Kharkov National University
4 Svoboda sq., Kharkov, 61022, Ukraine

In field experiments the influence of long (16 h) and short (9 h) day on the duration period from germination to earing, content of different nitrogen forms and elements of productivity in isogenic by genes *VRN* lines, which were created on the background of cultivars with different photoperiodic sensitivity — Mironovskaya 808 and Olvia was researched. It was shown that in the researched lines under the influence of short photoperiod the duration of period from germination to earing increased, content of amino acids and total nitrogen in organs of main shoot and individual productivity of plants and protein content in grain changed. The level of changes depends on the state of *VRN* genes (dominant and (or) recessive). It is supposed that effects of *VRN* genes on development productivity of wheat in different photoperiodic conditions are implemented indirectly by involvement in the regulation of nitrogen metabolism.

Key words: *Triticum aestivum* L., wheat, isogenic lines, *VRN* genes, photoperiod, development, nitrogen metabolism, productivity.