

**ЖМУРКО В.В.**

*Харьковский национальный университет имени В.Н. Каразина,  
Украина, 61077, Харьков, пл. Свободы,  
4, e-mail vasily.v.zhmurko@univer.kharkov.ua*

## **ОСОБЕННОСТИ ПРОЯВЛЕНИЯ ЭФФЕКТОВ ГЕНОВ *PPD* НА ТЕМПЫ РАЗВИТИЯ СОРТОВ И ГИБРИДОВ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ**

Проявление эффектов генов *Ppd* и на темпы развития сортов и изогенных линий пшеницы достаточно хорошо исследовано. Показаны различия по степени замедления развития под влиянием сокращения продолжительности фотопериода (фотопериодическая чувствительность, ФПЧ) значительного количества сортов, а также изогенных линий озимой пшеницы в зависимости от состояния конкретных локусов генов *Ppd* (доминантное/рецессивное) [4, 6, 7, 8].

Принципиальная схема проведения опытов по выявлению эффектов генов *Ppd* у озимой пшеницы почти во всех работах включала обязательную яровизацию, после чего растения выращивали в условиях разного фотопериода для определения ФПЧ [4, 6]. Вместе с тем, было показано, что ряд сортов озимой пшеницы при повышенной температуре (18–20 °С, то есть без яровизации) проявляли способность колоситься, но только в условиях короткого дня, а ряд — не проявляли такой способности [3]. Был сделан вывод, что первая группа сортов способна проходить яровизацию при повышенной температуре на коротком дне, а вторая в этих условиях не способна проходить эту стадию развития [3].

Результаты изучения реакции 54 сортов озимой пшеницы на фотопериод, полученные нами [1, 5], показали, что при 18–20 °С, когда не возможна яровизация, на фоне 8-, 16- и 24-часового фотопериода, в исследованной популяции выделялись группы сортов, которые различались по скорости перехода к колошению. Первая из них в условиях короткого дня переходила к колошению на 29–40 дней раньше, чем при 16- и 24-часовом фотопериоде. Сорты второй группы — наоборот, на 10–12 дней задерживали колошение на 8-часовом дне. У третьей группы сортов колошение наступало практически в одни и те же сроки при разной продолжительности фотопериода. В соответствии с терминологией, принятой для обозначения фотопериодической реакции растений, первая группа сортов названа нами короткодневными (КД), вторая — длиннодневными (ДД) и третья — фотопериодически нейтральными (НР) [1, 5]. Под влиянием прерывания темного периода светом в короткодневном фотопериодическом цикле на фоне 18–20 °С, то есть без яровизации. КД сорта в наших опытах замедляли переход к колошению или даже не переходили к нему, в то время как ДД и НР сорта не изменяли сроки перехода к колошению. Эти эффекты у сортов с различной фотопериодической реакцией не проявлялись, если они проходили яровизацию при 5–7 °С [2]. Отметим, что замедление перехода в генеративное состояние под влия-

нием прерывание темного периода светом типично для короткодневных растений ярового типа развития.

После завершения яровизации (в период весенне-летней вегетации) абсолютное большинство исследованных нами сортов в условиях короткого дня колосились существенно позже, чем в условиях естественного длинного дня, а некоторые — в одни и те же сроки на обоих фотопериодах [1, 5].

Нами выявлено также, что те сорта, которые в отсутствие яровизации (при 18–20 °С) проявляли короткодневную реакцию, после завершения яровизации в естественных условиях проявляли сильную длиннодневную реакцию, то есть изменяли знак фотопериодической реакции на противоположный [1, 5].

Таким образом, для озимой пшеницы характерны те же типы фотопериодической реакции, что и для растений ярового типа развития. Однако их проявление, вероятно, связано с наличием у пшеницы двух генетических систем контроля развития *Ppd* и *Vrn* и, следовательно, с определенным сочетанием температуры и длины дня, а также, возможно, зависит от взаимодействия этих систем. Вероятно, что особенности эффектов генов *Ppd*, которые выявлены у сортов озимой пшеницы, могут проявляться у гибридов от скрещивания сортов с разной фотопериодической реакцией. Выявление этих эффектов было целью наших исследований.

#### **Материалы и методы**

В качестве родительских форм использовали КД сорт Мироновская 808, ДД сорт Безостая 1 и НР сорт Обрий. Парные прямые и обратные скрещивания проводили в полевых условиях с кастрацией цветков и опылением твел-методом. Гибридные растения  $F_1$  и  $F_2$  и родительские формы выращивали в фитотроне из неяровизированных семян при 18–20 °С при трех фотопериодах: 8-, 16- и 24-часовом, а также в поле, где после отрастания весной (фаза кущения) одну часть растений выращивали на коротком дне (8 часов), затемняя светонепроницаемыми кабинками с 16 до 8 часов. Другую часть выращивали в условиях естественного длинного дня (на широте Харькова 15–16 час.).

О скорости развития растений судили по продолжительности периода всходы-колошение. В  $F_2$  для учета расщепления по этому признаку дату колошения отмечали этикеткой на каждом растении. В каждом варианте опыта было не менее 50 растений (в фитотроне) и не менее 100 — в полевом опыте. В исследованных комбинациях скрещиваний выявлены сходные закономерности, поэтому в статье приведены данные по одной комбинации, которые их отражают.

#### **Результаты и обсуждение**

Результаты изучения проявления реакции на длину дня у гибридов  $F_1$  (рис. 1) в зависимости от температурных и фотопериодических условий показали, что у неяровизированных гибридов (А) доминирует короткодневная фотопериодическая реакция материнского короткодневного сорта, а у яровизированных гибридов (Б), наоборот — сильная длиннодневная

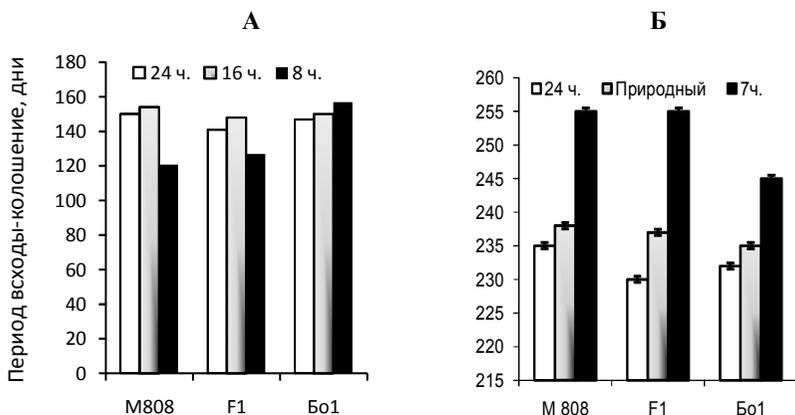


Рис. 1. Период всходы-колошение у гибридов  $F_1$  от скрещивания КД сорта Мионовская 808 и ДД сорта Безостая 1 при разной длине дня: А — растения выращены при 18–20 °С (в фитотроне); Б — в полевых условиях

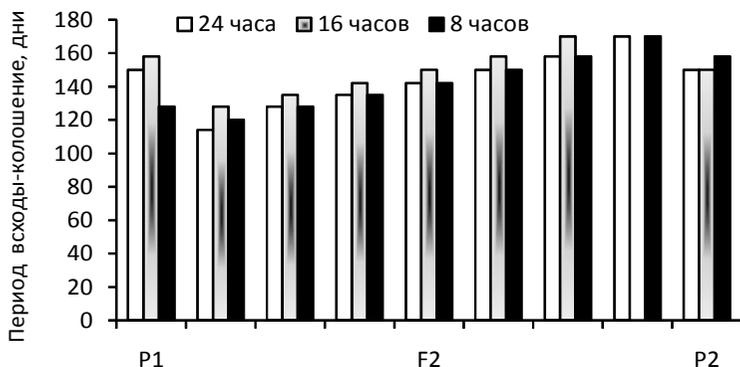


Рис. 2. Расщепление гибридов  $F_2$  от скрещивания КД сорта Мионовская 808 ( $P_1$ ) и ДД сорта Безостая 1 ( $P_2$ ) по продолжительности периода всходы-колошение. Растения выращены в фитотроне при 18–20 °С и разной длине дня

реакция, которая проявляется после яровизации у обеих родительских форм. Следовательно, в зависимости от сочетания температурных и фотопериодических условий у гибридов  $F_1$  происходит смена доминирования реакции на длину дня, что, вероятно, может быть связано с изменением проявления эффектов генов *Ppd*, которые выявлены нами у короткодневной материнской формы Мионовская 808 [5].

Результаты изучения проявления фотопериодической реакции у гибридов  $F_2$  показали (рис. 2), что в отсутствие яровизации фенотипически проявляется значительное разнообразие групп гибридных растений, которые

различаются по продолжительности периода всходы-колошение. Характер расщепления по скорости перехода к колошению в условиях разной длины дня, по нашему мнению, свидетельствует, что в гибридной популяции проявляются растения с короткодневной, длиннодневной и фотопериодически нейтральной реакцией.

Иным был характер проявления фотопериодической реакции у гибридов  $F_2$  под влиянием сокращения дня весной, когда растения прошли яровизацию в естественных условиях (рис. 3). Все гибридные растения, как и родительские формы, проявляли длиннодневную реакцию, поскольку колошение у них в условиях короткого дня наступало существенно позже, чем в условиях естественного длинного дня. При этом выделились три группы гибридов, которые различались по скорости перехода к колошению между собой и отличались от обеих родительских форм (рис. 3). Гибриды первой группы (А) колосились существенно раньше, чем обе родительские формы и на длинном и на коротком дне.

Гибриды второй группы (Б) в условиях длинного дня колосились в те же сроки, что и обе родительские формы, но на коротком дне несколько раньше, чем короткодневная материнская форма Мироновская 808 и в те же сроки, что и длиннодневная родительская форма Безостая 1. Гибриды третьей группы (В) перешли к колошению позже, чем обе родительские формы и на длинном и на коротком дне (рис. 3). По-видимому, в популяции яровизированных гибридов могут быть группы растений, которые различаются по фотопериодической реакции, но в этих условиях они не проявляются фенотипически. Наиболее вероятно, что короткодневные гибридные растения могут присутствовать в группе В, так как все они колосились значительно позже, чем короткодневная материнская форма в условиях длинного и короткого дня.

Таким образом, у гибридов, как и у сортов озимой пшеницы, эффекты генов *Ppd* зависят от определенного сочетания температуры и длины дня на ранних этапах онтогенеза, а также, вероятно, от их взаимодействия с генами *Vrn*. По-видимому, у озимой пшеницы в процессе эволюции и селекции сформировались механизмы взаимодействия (и, возможно, “взаимозаменяемости”) двух основных генетических систем, детерминирующих

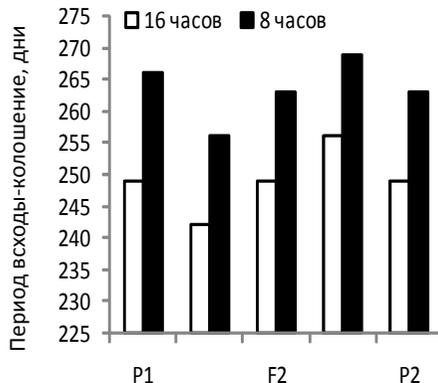


Рис. 3. Расщепление гибридов  $F_2$  по срокам перехода к колошению в условиях разной длины дня в поле. Растения яровизировались в естественных условиях;  $P_1$  — КД сорт Мироновская 808,  $P_2$  — ДД сорт Безостая 1

темпы и тип развития, которые играют важную роль в ее адаптивности к неблагоприятным условиям перезимовки в зонах выращивания с различным сочетанием температурных и фотопериодических условий на фазе закаливания.

### Литература

1. *Жмурко В.В.* Фізіолого-біохімічні аспекти фотоперіодичного і яровизаційного контролю розвитку рослин.— Автореф. дис. ... д-ра. біол. наук: 03.00.12 / ІФРiГ.— Київ, 2009.— 40 с.
2. *Жмурко В.В., Гридин Н.Н., Шабанова А.С.* Влияние прерывания темнового периода светом на развитие озимой пшеницы // Биологический вестник.— 1997.— Т.1, №1.— С. 94–99.
3. *Никофоров О.А.* Особенности прохождения вегетирующими растениями начальных этапов развития: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 00.03.12 / ВИР.— Л., 1974.— 60 с.
4. *Стельмах А.Ф.* Генетика темпів розвитку пшениць (внесок Селекційно-генетичного інституту за 30 років): Тр. по фундаментальній і прикладній генетике.— Харьков: Штрих, 2001.— С. 89–108.
5. *Цыбулько В.С., Жмурко В.В., Гридин Н.Н.* Метаболическая теория озимости растений.— Харьков: ИР им. В.Я. Юрьева, 2000. — 140 с.
6. *Файт В.І.* Ідентифікація і ефекти алелів генів темпів розвитку пшениці.— Автореф. дис. ... д-ра біол. наук: 03.00.15 / СГП.— Одеса, 2009.— 39 с.
7. *Cocram J., Jones H., Leigh F.J., O'Sullivan D., Powell W., Laurie D.A. and Greenland A.J.* Control of flowering time in temperate cereals: genes, domestication and sustainable productivity // J. Exp. Botany.— 2007.— V. 58, N6.— P. 1231–1244.
8. *Worland A.J., Snape J.W.* Genetic basis of worldwide wheat varietal improvement. In Bonjean A.P. and Angus W.J. (Eds.). The world wheat book Paris, France, Lavoisier.— 2001.— P. 3–56.

### Резюме

В популяції сортів і гібридів  $F_1$  і  $F_2$  озимої пшениці в отсу́тстві яровизації (вирощування при 18–20 °C) под впливом різної довжини дня проявляються групи с довгоденною, короткоденною і нейтральною реакцією на фотоперіод. После завершения яровизации все сорта и гибриды реагируют на сокращение фотопериода как длиннодневные растения.

У популяції сортів і гібридів  $F_1$  і  $F_2$  озимої пшениці за відсутності яровизації (вирощування при 18–20 °C) під впливом різної тривалості дня проявляються групи з довгоденною, короткоденною і нейтральною реакцією на фотоперіод. Після завершення яровизації всі сорти і гібриди реагують на скорочення фотоперіоду як довгоденні рослини.

Among  $F_1$  and  $F_2$  populations of nonvernalized (18–20 °C) winter wheat cultivars and hybrids under different day-length conditions there become apparent long-day, short-day and photoperiodic insensitive groups of plants. But vernalization results in a respond of these cultivars and hybrids today-length shortening as long-day plants.

КАРПОВА І.С., НЕГРУЦЬКА В.В., \*КУЗЬМЕНКО О.Л.,  
ПАЛЬЧИКОВСЬКА Л.Г., \*ПОЗУР В.К., ЛУКАШ Л.Л.

\*Київський Національний університет ім. Тараса Шевченка,

Інститут молекулярної біології та генетики НАН України,

Україна, 0314. Київ, вул. Заболотного, 150, e-mail: lukash@imbg.org.ua

**ДОСЛІДЖЕННЯ МІНЛИВОСТІ ГЕНОМУ  
НЕСТАБІЛЬНИХ НАЩАДКІВ ALU-ІНТЕГРАНТІВ *BACILLUS  
SUBTILIS* МЕТОДОМ REP-ПЛР  
З ВИКОРИСТАННЯМ ПРАЙМЕРІВ  
ДО ПОВТОРЮВАНИХ ВОХ-ЕЛЕМЕНТІВ**

Відомо, що значну частину геному еукаріот становлять мобільні генетичні елементи — МГЕ, які можуть впливати на експресію генів, а також призводити до генетичної нестабільності і канцерогенезу [1, 2]. Геноми бактерій також містять повторювані некодуючі послідовності, серед яких найпоширенішими є представники трьох родин — позагенні паліндроми REP (repetitive extragenic palindromic), внутрішньогенні консенсусні послідовності ERIC (enterobacterial repetitive intergenic consensus), та елементи ВОХ [3, 4]. Останні мають міжгенну локалізацію, подвійну симетрію і здатні до формування петлеподібних структур. Метод геномного фінгерпринтингу (гер-ПЛР) базується на використанні праймерів, комплементарних до зазначених повторюваних послідовностей ДНК.

Об'єктом дослідження є одержані нами генетично нестабільні мутанти *Bacillus subtilis*, які містять послідовність Alu-повтору геному людини (Alu-інтегранти) [2, 5]. У попередній публікації показано можливість детекції генетичних перебудов геному Alu-інтегрантів *B. subtilis* методом гер-ПЛР з використанням REP-праймерів. Такий вибір ґрунтувався на відомостях, що REP послідовності, які беруть участь у хромосомних перебудовах бактерій, за консервативністю, сталою паліндромною структурою, локалізацією в некодуючих областях, поширенням геномом нагадують представників Alu-родина геному приматів[1].

Елементи ВОХ, що за своєю структурою нагадують інвертрони, потенційно можуть бути мішенями для взаємодії з іншими МГЕ [7].

Мета даної роботи — дослідження можливості використання ВОХ-праймерів, комплементарних до міжгенних елементів ВОХ, для виявлення перебудов геному серед нащадків Alu-інтегрантів *B. subtilis*, відібраних за ознакою суттєвого порушення росту колоній.

**Матеріали і методи**

*Бактеріальні штами.* В роботі використано стандартні штами *B. subtilis* — SHgw, дикий тип, прототроф (“*Bacillus Genetic Stock Center*”, USA); Lys-42 з колекції ЛІЯФ ім. Константинова РАН, які слугували контролем. Об'єктами дослідження були: похідний від Lys-42 штам ІМБГ 187 (ауксотроф за орнітином Lys<sup>Orn</sup>-, містить Alu-повтор геному людини) [5] та його нащадки. Останні умовно розподілено на дві групи за морфологічними (розмір