

В.И. ФАЙТ, А.Ф. СТЕЛЬМАХ, В.Р. ФЕДОРОВА

Селекционно-генетический институт – Национальный центр
семеноведения и сортоизучения УААН,
ул. Овидиопольская дорога, 3, Одесса, Украина

НАЧАЛО ВКЛЮЧЕНИЯ И ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЭКСПРЕССИИ ГЕНОВ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКОЙ РЕАКЦИИ У ОЗИМОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ



Исследовали влияние различий по генам Ppd на время включения и продолжительность действия фотопериодической реакции у почти изогенных линий мягкой озимой пшеницы сорта Мироновская 808. Фотопериодическая реакция в онтогенезе проявляется с середины II этапа органогенеза по Куперман (у озимых обычно спустя неделю после завершения яровизации) и завершается к концу V этапа органогенеза (за 2–3 нед до колошения). Эффект различных аллелей Ppd генов практически не сказывается на интенсивности фотореакции, а определяет только ее длительность через темпы развития. Гены Ppd-A1a и Ppd-B1a характеризуются меньшей продолжительностью действия фотореакции по сравнению с рецессивными у исходного сорта Мироновская 808. Более сильным эффектом обладает ген Ppd-B1a, более слабым — Ppd-A1a.

© В.И. ФАЙТ, А.Ф. СТЕЛЬМАХ, В.Р. ФЕДОРОВА, 2006

Введение. Фотопериодическая реакция является одним из факторов адаптивности растений пшеницы к определенным природно-климатическим условиям выращивания [1]. Такая адаптация обусловлена, прежде всего, различиями по продолжительности прохождения конкретных этапов органогенеза у различающихся по аллелям генов *Ppd* генотипов озимой пшеницы [2]. Показано, что растения яровой пшеницы реагируют на удлиненный день (ДД) сразу после всходов [3] или же спустя 3 сут роста после всходов [4]. Бабенко [5] указывает на несколько более продолжительный период включения реакции на продолжительность освещения через 3–7 сут после всходов. Некоторые исследователи определяют более поздние сроки начала проявления реакции на сокращение продолжительности дня, а именно спустя 2 нед после всходов [6].

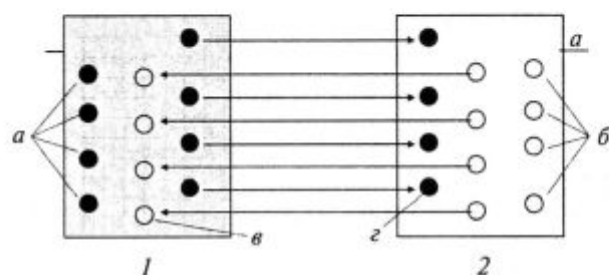
В процессе онтогенеза различия по фотопериодической чувствительности начинают проявляться уже на продолжительности II этапа органогенеза [7]. Третий и последующие IV, V этапы подвержены значительному влиянию фактора продолжительности фотопериода [2]. Показано, что сокращение фотопериода может оказывать влияние даже на продолжительность VI и VII этапов органогенеза [8].

Однако до настоящего времени неизвестно, каким образом влияют различные гены *Ppd*, ответственные за различия по фотопериодической чувствительности, на время включения и продолжительность реакции. Целью настоящей работы было установить временной промежуток продолжительности действия каждого конкретного гена *Ppd* в онтогенезе мягкой пшеницы.

Материалы и методы. В качестве исходного материала использовали моногенно доминантные почти изогенные по генам *Ppd1* или *Ppd3* линии сорта Мироновская 808. Доминантный аллель гена *Ppd1* изогенной линии аллелен гену *Ppd-A1a* мирового набора, а рецессивный — *Ppd-A1b*, доминантные и рецессивные аллели гена *Ppd3* — генам *Ppd-B1a* и *Ppd-B1b* соответственно [9]. Следовательно, генотипы изученных линий могут быть обозначены с учетом трехгенной модели контроля фотопериодической чувствительности у пшеницы: изогенная линия *Ppd1* — *Ppd-A1a Ppd-B1b Ppd-D1b*, изогенная линия *Ppd3* — *Ppd-A1b Ppd-B1a Ppd-D1b*, Мироновская 808 — *Ppd-A1b Ppd-B1b*

Ppd-D1b, т.е. является рецессивом по данной системе генов [9]. При дальнейшем изложении материала будем придерживаться этой современной номенклатуры генов *Ppd*.

Продолжительное беккроссирование (Bc_9) и отбор на первоначальных этапах (Bc_{2-4}) создания изогенных линий родоначальных растений для последующего скрещивания, визуаль-но сходных по морфологическим признакам с рекуррентным родителем, позволили достичь достаточно полного восстановления генотипа рекуррентного родителя у созданных изогенных по генам *Ppd-A1a* или *Ppd-B1a* линий [10]. Дополнительный контроль полноты восстановления генотипа с использованием немаркированных потомств от расщепления последнего (Bc_9) беккросса и нескольких параллельных изогенных линий, несущих один и тот же маркирующий ген, а также сопоставление доноров, реципиента и созданных линий по спек-



рам запасных белков семени глиаина и глю-теина подтвердили тезис о достаточно полном восстановлении генотипа сорта Мироновская 808 у созданных почти изогенных по локусам *Ppd* линий при наличии различий по степени фотопериодической чувствительности вслед-

Таблица 1

Количество дней до колошения почти изогенных линий сорта Мироновская 808 при комбинации условий КД + ДД, сут

Количество суток КД	Рецессив Мироновская 808			<i>Ppd-A1a</i>			<i>Ppd-B1a</i>		
	Этап органогенеза*	Количество суток ДД	Общий период до колошения	Этап органогенеза	Количество суток ДД	Общий период до колошения	Этап органогенеза	Количество суток ДД	Общий период до колошения
ДД (контроль)	—	63,3	63,3	—	54,8	54,8	—	46,0	46,0
7	II	55,0	62,0	II	47,1	54,1	II	41,5	48,5
14	II	53,8	67,8	II	44,9	58,9	II	41,0	55,0
21	II	54,4	75,4	II	44,1	65,1	III	35,9	56,9
28	III	53,3	81,3	III	49,0	77,0	III	34,8	62,8
35	III	57,5	95,2	III	48,9	83,9	IV	33,6	68,6
42	III	53,4	95,4	III	44,8	86,8	V	27,7	69,7
49	III	48,0	97,0	III	39,7	88,7	V	23,9	72,9
56	III	44,3	100,3	IV	36,8	92,8	V	17,1	73,1
63	IV	38,2	101,2	V	35,5	98,5	VI	12,1	75,1
70	V	37,5	107,5	V	31,9	101,9	VII	6,4	76,4
77	V	33,9	110,9	VI	26,1	103,1			
84	V	29,1	113,1	VII	21,9	105,9			
91	V	23,8	114,8						
98	V	22,8	120,8						
105	VI	+18,6	123,6						
112	VII	11,7	123,7						
КД (контроль)			133,8			116,6			77,2
$HCp_{0,05}$			5,4			4,2			2,8

* Здесь и в табл. 2 этап органогенеза указан на дату перестановки сосудов с одного фотопериода на другой.

Количество дней до колошения почти изогенных линий сорта Мироновская 808 при комбинации условий ДД + КД, сут

Количество суток ДД	Рецессив Мироновская 808			<i>Ppd-A1a</i>			<i>Ppd-B1a</i>		
	Этап органогенеза*	Количество суток КД	Общий период до колошения	Этап органогенеза	Количество суток КД	Общий период до колошения	Этап органогенеза	Количество суток КД	Общий период до колошения
КД (контроль)	—	133,8	133,8	—	116,6	116,6	—	77,2	77,2
7	II	125,5	132,5	II	109,2	116,2	II	69,2	76,2
14	II	110,5	124,5	II	86,5	100,5	III	52,5	66,5
21	II	90,2	111,2	III	69,6	90,6	IV	36,8	57,8
28	III	62,7	90,7	IV	38,3	66,3	V	20,2	48,2
35	IV	41,3	76,3	V	24,7	59,7	VI—VII	11,3	46,3
42	V	26,6	68,6	VI	14,4	56,4			
49	VI	16,6	65,6	VII	6,8	55,8			
56	VII	7,8	63,8						
ДД (контроль)			63,3			54,8			46,0
НСР _{0,05}			5,8			3,3			6,3

ствие присутствия в их генотипах неаллельных генов *Ppd* [11]. Сорт Мироновская 808 сильно чувствительный к изменению продолжительности дня [12]. Введение в генотип данного сорта генов *Ppd-A1a* и *Ppd-B1a* вызывает снижение чувствительности к продолжительности освещения, которая фенотипически выражается в сокращении периода до колошения. При этом эффект гена *Ppd-A1a* по сокращению указанного периода незначительный (9—21 сут), а гена *Ppd-B1a* — существенно больший (40—43 сут) [13].

Семена моногенно доминантных по локусам *Ppd-A1a* или *Ppd-B1a* линий и исходного сорта (*Ppd-A1bPpd-B1bPpd-D1b*) проращивали в вермикулите при комнатной температуре. Пятидневные проростки подвергали 60-суточной яровизации в климатической камере КНТ-1 при температуре +2 °С и круглосуточном освещении. После окончания яровизации проростки высаживали в пятилитровые сосуды по 10 растений на сосуд и выращивали на светоустановках СУВР-1, обеспечивающих освещенность лампами ДРИ-2000 20—25 тыс. люкс, световой поток 130—150 Вт/м². Температура воздуха составляла 23—25 °С днем и 15—17 °С ночью.

По 20 растений (два сосуда) каждого из трех изучавшихся генотипов после яровизации вы-

саживали в условия укороченного дня (КД) и в условия удлиненного дня (ДД) для выращивания до колошения (контрольные варианты). Параллельно с этим по два сосуда каждого изучаемого генотипа через равные промежутки времени (7 сут) вплоть до колошения растений в соответствующих контрольных вариантах переставляли с одного фотопериода на другой (количество перестановок см. табл. 1 и 2). Использовали две серии опыта (рисунок). В первой серии растения изогенных линий Мироновская 808-*Ppd-A1a*, Мироновская 808-*Ppd-B1a* и исходного сорта Мироновская 808 (*Ppd-A1b Ppd-B1b Ppd-D1b*) подвергали экспозиции КД, затем переставляли на ДД и выращивали их в данных условиях до фазы колошения (вариант КД + ДД). Во второй серии опыта (ДД + КД) применяли дифференцированную экспозицию растений ДД с перестановкой каждые 7 сут по два сосуда каждого генотипа и последующее выращивание в условиях КД.

Продолжительность освещения в условиях КД составляла 12 ч, ДД — 20 ч. День 12-часовой продолжительности способствует достоверной дифференциации генотипов по времени колошения, а 20-часовая продолжительность освещения в значительной степени нивелирует различия по указанному признаку. В то же время различия по времени колошения между вари-

антами 12 и 20 ч освещения высокодостоверны [13], и данные варианты продолжительности освещения были использованы для изучения времени включения и продолжительности действия фотопериодической чувствительности.

Морфо-физиологический анализ этапов органогенеза растений проводили путем анализа проб растений на стереоскопическом микроскопе МБС-10 по Куперман [14]. Пробы брали с момента высадки проростков после яровизации до колошения растений в контрольном варианте в количестве пяти случайных растений в день перестановки сосудов с одного фотопериода на другой. Для определения продолжительности периода до колошения во время вегетации отмечали колошение индивидуальных растений при появлении верхушки колоса над лигулой флагового листа. Для статистической обработки результатов исследований использовали общепринятые методики [15].

Результаты исследований и их обсуждение. Наиболее приемлемым показателем, отражающим уровень фотопериодической чувствительности, является продолжительность периода от всходов до колошения конкретного генотипа в определенных режимах выращивания. Растения изучаемых генотипов существенно различаются по продолжительности периода до колошения в контрольных вариантах (табл. 1). Колошение растений сорта Мироновская 808 в условиях ДД наблюдали через 64 сут, а изогенных линий носителей гена *Ppd-A1a* или *Ppd-B1a* — через 55 и 46 сут соответственно. В то же время в условиях КД колошение указанных генотипов наступало значительно позже, через 134, 117 и 78 сут соответственно. Следовательно, фотопериодическая чувствительность, проявляющаяся в условиях КД, приводит к увеличению периода до колошения. Прогрессивное увеличение экспозиции КД с интервалом в 7 сут (от 7 до 70—112 сут) независимо от наличия/отсутствия в генотипе каждой из изученных линий доминантного или рецессивного аллеля генов *Ppd-A1* или *Ppd-B1* приводило к прогрессивному увеличению общего периода до колошения. Однако только 7 сут КД экспозиции яровизированных проростков существенно не влияли на продол-

жительность периода до колошения всех трех генотипов. Так, рекуррентный родитель сорт Мироновская 808, рецессивный по генам *Ppd* генотип при выращивании в течение 7 сут в условиях КД, а затем в условиях ДД (7 КД + ДД) выколосился даже несколько раньше (62,0 сут) по сравнению с контрольным вариантом (63,3 сут). Различия по продолжительности периода до колошения между контрольным вариантом ДД и 7 сут КД экспозиции у линии носителя гена *Ppd-A1a* (далее Мироновская 808-*Ppd-A1a*) составили всего 0,7 сут, а изогенной линии носителя гена *Ppd-B1a* (далее Мироновская 808-*Ppd-B1a*) — 2,5 сут, что существенно меньше значения НСР_{0,05} для соответствующего генотипа. Отсутствие различий по продолжительности периода до колошения между контрольным вариантом выращивания только в условиях ДД и варианта 7 сут КД экспозиции у генотипов, различающихся по степени фоточувствительности, может указывать на неспособность яровизированных 60 сут проростков озимой пшеницы реагировать на условия освещения в первые 7 сут роста. Увеличение экспозиции КД до 14 сут вызывало достоверное удлинение периода до колошения на 5,8 сут у сорта Мироновская 808, 4,8 сут у линии Мироновская 808-*Ppd-A1a* и 6,5 сут у линии Мироновская 808-*Ppd-B1a* по сравнению с вариантом 7 сут КД экспозиции. Данный факт свидетельствовал о явной задержке развития в условиях КД между 7-ми и 14-ми сутками роста. Следовательно, в промежутке между 7-ми и 14-ми сутками выращивания в условиях КД включается фотопериодическая реакция. Присутствие в генотипе почти изогенных линий гена *Ppd-A1a* или *Ppd-B1a* не влияло на время включения фотопериодической реакции по сравнению с рецессивным генотипом. На момент включения фотопериодической реакции растения всех трех генотипов находились на II этапе органогенеза.

Как уже отмечалось выше, с увеличением количества суток КД экспозиции возрастает общая продолжительность периода до колошения у всех трех изучавшихся линий. При возрастании количества суток КД параллельно ожидалось сокращение количества суток ДД, необходимых для колошения растений. Одна-

ко такая зависимость не была выявлена. При увеличении КД экспозиции от 7 сут и выше на протяжении определенного промежутка времени количество суток ДД, необходимых для последующего выколашивания, у каждой из линий оставалось практически одинаковым. Продолжительность этого промежутка времени у конкретных линий несколько различна. Так, растениям сорта Мироновская 808, подвергнутых экспозиции 14–42 сут КД, для колошения потребовалось 53–57 сут ДД. Поскольку количество суток ДД было практически одинаковым независимо от продолжительности КД экспозиции, можно заключить, что развитие растений рецессивного по генам *Ppd* сорта Мироновская 808 в промежутке 7–42 сут выращивания в условиях КД оказалось практически полностью приостановленным, т.е. в данном промежутке проявляется явная реакция на фотопериод. У линии Мироновская 808-*Ppd-A1a* явная реакция на продолжительность освещения была отмечена на протяжении 28 сут (от 7–35 сут экспозиции КД). Растениям указанной линии независимо от продолжительности КД экспозиции для колошения было достаточно 45–49 сут ДД. Еще менее продолжительным был период явной реакции на фотопериод у линии Мироновская 808-*Ppd-B1a*. Его продолжительность у данной линии составляла всего 21 сут (от 7 до 28 сут КД экспозиции). Однако в отличие от растений исходного сорта и линии Мироновская 808-*Ppd-A1a*, которым в период, когда наблюдали явную реакцию на фотопериод, для колошения максимально необходимо 57,5 и 49,0 сут ДД соответственно, растениям линии Мироновская 808-*Ppd-B1a* достаточно 34,8–41,5 сут ДД для колошения при 14–28 сут экспозиции КД. Продолжительность периода, назовем его явной реакцией на фотопериод, у рецессивного по генам *Ppd* генотипа сорта Мироновская 808 составляла 35 сут. Наличие в генотипе указанного сорта гена *Ppd-A1a* сокращает период явной реакции на фотопериод до 28 сут, а гена *Ppd-B1a* — до 21 сут. Несмотря на неодинаковую продолжительность периода явной реакции на фотопериод у различных генотипов, размеры и морфология конуса нарастания растений всех трех изучавшихся генотипов в его конце соответствовали

аналогичным показателям при завершении III этапа органогенеза.

После периода явной реакции на фотопериод параллельно с увеличением количества суток КД экспозиции пропорционально уменьшается количество суток ДД, необходимых для колошения растений у всех линий, что может свидетельствовать о затухании реакции на фотопериод. Так, у Мироновской 808 увеличение КД экспозиции до 49 сут и более приводило к уменьшению количества необходимых для колошения суток ДД. Общий же период до колошения все еще продолжал возрастать практически до конца V этапа органогенеза (98 сут КД экспозиции). После 98 сут выращивания в условиях КД и в дальнейшем оказалось практически несущественным, на каком дне завершилось развитие, ибо и при 105 сут, и при 112 сут КД суммарно для колошения было достаточно 123 сут. Некоторая разница во времени колошения между растениями последних двух вариантов 105 сут КД + ДД и 123 сут КД + ДД, а также контрольного варианта, когда растения все время выращивались в условиях КД (133,8 сут), могла быть обусловлена разницей суммы температур и энергообеспеченности, которая выше на ДД по сравнению с КД.

Начиная с середины III этапа органогенеза (42 сут КД) и до середины V этапа (63 сут КД), сокращается количество суток ДД, необходимых для колошения растений, и у растений линии Мироновская 808-*Ppd-A1a*. Со второй половины V этапа органогенеза (вариант 70 сут КД) у линии Мироновская 808-*Ppd-A1a* реакция на фотопериод практически не выявляется, поскольку все последующие перестановки с КД на ДД не оказывают достоверного влияния на сроки колошения данного генотипа. Различия же между контролем и вариантом 84 сут КД (последней перестановкой) могут быть обусловлены причинами, аналогичными таковым при сравнении подобных вариантов у рецессивного генотипа.

Увеличение экспозиции КД в промежутке 28–49 сут приводит к постепенному затуханию реакции на фотопериод и у линии Мироновская 808-*Ppd-B1a*. После 56 сут экспозиции КД (вторая половина V этапа органогенеза) растения указанной линии не реагировали на изменение продолжительности освещения,

ибо и при 56, и при 63 сут КД экспозиции различия по количеству суток до колошения между вариантами недостоверны.

Итак, у сильно чувствительного рецессивного по генам *Ppd* сорта Мироновская 808 выявляется реакция на продолжительность освещения во второй половине II этапа органогенеза, которая продолжается до конца V этапа. После этого данная линия не реагирует на продолжительность освещения, и ее реакция на фотопериод после 98 сут практически не проявляется. Генотипы — носители доминантных аллелей *Ppd-A1a* и *Ppd-B1a* реагируют на фотопериод, начиная со II и до V этапа органогенеза включительно, однако продолжительность этих этапов у указанных генотипов оказывается короче. Так, линии Мироновская 808-*Ppd-A1a* для завершения V этапа требуется 70 сут выращивания в условиях КД, а линии Мироновская 808-*Ppd-B1a* — 35 сут КД. Все это указывает на разные темпы развития различных *Ppd* генотипов в период от середины II этапа до V этапа органогенеза.

Аналогичные результаты были получены и в том случае, если растения почти изогенных линий сначала выращивали в условиях ДД, а затем переносили в условия КД. Увеличение ДД экспозиции приводило к сокращению общего периода до колошения. В данной серии экспериментов, как и в первой серии (КД + ДД), 7 сут, но уже ДД экспозиции, практически не влияли на продолжительность периода до колошения как рецессивного по генам *Ppd* сорта Мироновская 808, так и моногенно доминантных по генам *Ppd-A1a* или *Ppd-B1a* изогенных линий. Так, растения сорта Мироновская 808 контрольного варианта (выращивание только в условиях КД) выколашивались на 133,8-е сутки, а варианта 7 сут выращивания в условиях ДД и последующего доращивания в условиях КД — на 132,5-е сутки (табл. 2). Растения моногенно доминантных по генам *Ppd-A1a* или *Ppd-B1a* линий в контрольном варианте и варианте 7 сут ДД колосились практически одновременно (разница 0,4 и 1 сут соответственно). Данные факты подтверждают результат первой серии эксперимента КД + ДД, что фотопериодическая чувствительность у растений озимой пшеницы не проявляется в первые 7 сут после яровизации.

Достоверному сокращению периода до колошения у растений всех линий по сравнению с первыми двумя вариантами способствовали 14 сут экспозиции ДД, т.е. реакция на фотопериод и в данной серии эксперимента выявляется только после 7 сут роста на ДД, а до этого времени растения различных по генам *Ppd* генотипов не реагируют на продолжительность освещения. На момент начала включения фотопериодической реакции растения всех генотипов прошли в своем развитии большую часть II этапа органогенеза.

Начиная с 14-х суток ДД экспозиции, необходимое для колошения количество суток КД прогрессивно сокращается у всех генотипов, что свидетельствует о явном ускорении развития удлиненным фотопериодом. Как и в первой серии экспериментов, продолжительность периода реакции на фотопериод у каждой из линий несколько различна. Так, у сорта Мироновская 808 сокращение количества суток КД, необходимых для последующего колошения, наблюдали в промежутке 14—42 сут ДД экспозиции. У линии Мироновская 808-*Ppd-A1a* увеличение экспозиции ДД свыше 14 сут приводит к сокращению продолжительности периода до колошения данного генотипа, наиболее значительному в интервале 21—28 сут ДД. Вторая (14 сут) и третья недели (21 сут) экспозиции ДД способствовали значительному ускорению развития растений линии Мироновская 808-*Ppd-B1a* (период до колошения на 9,7 и 18,4 сут меньше соответственно) по сравнению с первыми 7 сут экспозиции ДД. Кроме этого, для линии — носителя гена *Ppd-B1a* в этот период характерно более интенсивное развитие по сравнению с остальными линиями. Следовательно, по истечении 42 сут выращивания в условиях ДД растения рецессивного по генам *Ppd* генотипа сорта Мироновская 808 не реагируют на фотопериод. Введение в генотип указанного сорта доминантных генов *Ppd-A1a* или *Ppd-B1a* приводит к сокращению периода реакции на условия освещения до 35 и 28 сут соответственно. По истечении указанных соответствующих для каждой конкретной линии промежутков времени растения всех трех генотипов в своем развитии завершали V этап органогенеза.

Коэффициенты уравнений регрессии моногенно доминантных по локусам *Ppd* линий

Линия — носитель гена <i>Ppd</i>	КД + ДД		ДД + КД	
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>b</i>
Мироновская 808 (рецессив)	$-104 \pm 14,1$	$1,6 \pm 0,15$	$72 \pm 3,7$	$-0,47 \pm 0,038$
<i>Ppd-A1a</i>	$-61 \pm 10,3$	$1,2 \pm 0,13$	$61 \pm 5,8$	$-0,45 \pm 0,072$
<i>Ppd-B1a</i>	$-74 \pm 12,7$	$1,6 \pm 0,20$	$65 \pm 1,3$	$-0,76 \pm 0,022$

Начиная с VI этапа органогенеза, фотопериодическая реакция у всех генотипов практически не выявилась. У Мироновской 808 варианты 49 сут ДД + КД и 56 сут ДД + КД по продолжительности периода до колошения достоверно не отличались от контрольного варианта выращивания только в условиях ДД (63,3 сут). Эффективность гена *Ppd-A1a* по сокращению периода до колошения после завершения V этапа (35 сут роста на ДД) сводится к минимуму. Разница по продолжительности периода до колошения между вариантами 42 сут (56,4), 49 сут (55,8) ДД экспозиции и контрольным вариантом (54,8) незначительна. После достижения растениями линии — носителя гена *Ppd-B1a* V этапа органогенеза (28 сут экспозиции ДД) они практически не реагируют на укороченный 12-часовой день, поскольку дальнейшее увеличение экспозиции ДД не сказывается на продолжительности периода до колошения (различия между вариантами 28 ДД + КД, 35 ДД + КД и только ДД незначительны).

Таким образом, комбинируя различные сочетания КД экспозиции и последующего выращивания растений в условиях ДД или ДД экспозиции, а также выращивания в условиях КД было выявлено, что фотопериодическая чувствительность как система контроля темпов развития проявляется в онтогенезе пшеницы от середины II этапа до завершения V этапа органогенеза. Для количественной оценки фотопериодической чувствительности различных *Ppd* генотипов в указанный период онтогенетического развития использовали коэффициент линейной регрессии. Выравнивание эмпирических рядов регрессии проводили по способу наименьших квадратов. Полученные уравнения регрессии (табл. 3) соответствуют прямой: $y = a + bx$, где y — общее коли-

чество дней до колошения (сутки), a — контрольная продолжительность периода до колошения на последующем фотопериоде, b — количество суток задержки/ускорения колошения за одну неделю экспозиции на соответствующем фотопериоде или интенсивность фотореакции, x — количество недель экспозиции соответствующего фотопериода. Сопоставление коэффициентов b уравнений регрессии почти изогенных по генам *Ppd* линий в комбинации фотопериода КД + ДД показывает отсутствие достоверных различий по данному показателю. В комбинации фотопериода ДД + КД моногенно доминантная линия *Ppd-A1a* не отличалась по интенсивности фотореакции от исходного рецессивного по всем трем генам *Ppd* сорта Мироновская 808. Интенсивность фотореакции линии *Ppd-B1a* (коэффициент b) лишь в данном варианте опыта была несколько выше двух других генотипов. Следовательно, в период от середины II этапа до завершения V этапа органогенеза, когда выявляется реакция на условия освещения, эффекты генов *Ppd* у изучаемых генотипов сказываются скорее всего не на интенсивности фотореакции, а на ее продолжительности. Чем меньше продолжительность действия гена, тем в большей степени тот или иной ген *Ppd* ингибирует фотопериодическую чувствительность и тем больше экспрессивность конкретного гена по показателю сокращения периода до колошения.

Выводы. Действие системы генов *Ppd* в онтогенезе пшеницы начинает проявляться с середины II этапа органогенеза (у озимых обычно спустя неделю после завершения яровизации) и заканчивается к концу (середине) V этапа органогенеза (за 2—3 нед до колошения в зависимости от наличия в генотипе почти изогенной линии того или иного доминантного аллеля *Ppd*). От начала включения (середина II этапа)

и до конца III этапа органогенеза фотореакция проявляется интенсивно, затем постепенно затухает и после V этапа практически отсутствует. Доминантные гены *Ppd-A1a* и *Ppd-B1a* способствуют ускорению прохождения III—V этапов органогенеза по сравнению с исходным сортом Мироновская 808 и, следовательно, характеризуются меньшей продолжительностью действия фотореакции. Более сильным эффектом по ингибированию фоточувствительности обладает ген *Ppd-B1a*, а более слабым — *Ppd-A1a*. Линии — носители разных генов *Ppd* характеризуются практически одинаковой степенью фотореакции по интенсивности, но существенно различаются по ее продолжительности.

SUMMARY. The influence of various *Ppd* genes on the beginning and duration of photoperiodic response has been investigated in near isogenic lines of winter bread wheat Mironovskaya 808. During ontogenesis the photoperiodic response is ascertained from the middle 2nd stage of ontogenesis according to Kuperman (usually a week later after vernalization completion in winter genotypes) and it is completed to the late 5th stage (2—3 weeks before heading). Different *Ppd* alleles do not affect the photoreaction intensity however they have an influence on its duration through the rate of development. *Ppd-A1a* and *Ppd-B1a* genes manifest shorter duration of expression when compared to the recessive alleles in the initial Mironovskaya 808 cultivar. Effect of the *Ppd-B1a* gene is stronger and of the *Ppd-A1a* is weaker.

РЕЗЮМЕ. Досліджували вплив відмінностей генів *Ppd* на час включення й тривалість дії фотоперіодичної реакції у майже ізогенних ліній м'якої озимої пшениці сорту Миронівська 808. Фотоперіодична реакція в онтогенезі проявляється з середини II етапу органогенезу за Куперман (в озимих в основному через тиждень після закінчення яровизації) і закінчується в кінці V етапу органогенезу (за 2—3 тиж до колосіння). Ефект різних алелів генів *Ppd* практично не позначається на інтенсивності фотореакції, а визначає тільки її тривалість через темпи розвитку. Для генів *Ppd-A1a* та *Ppd-B1a* характерна менша тривалість дії фотореакції в порівнянні з рецесивами у сорту Миронівська 808. Більш сильний ефект має ген *Ppd-B1a*, а більш слабкий — *Ppd-A1a*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Скрипчинский В.В. Фотопериодизм — его происхождение и эволюция. — Л.: Наука, 1975. — 287 с.
2. Стельмах А.Ф., Мартынюк В.Р. Эффекты доминантных генов *Ppd* по особенностям органогенеза у озимой мягкой пшеницы // Цитология и генетика. — 1998. — 32, № 6. — С. 27—34.
3. Slafer G.A., Rawson N.M. Development in wheat as affected by timing and length of exposure to long photoperiod // J. Exp. Bot. — 1995. — 46, № 293. — P. 1877—1886.
4. Феценко В.В., Подольный В.З., Кокшарова Т.А., Агамолова С.Р. Влияние системы генов *Ppd* на рост и развитие апикальной меристемы и молодых листьев у пшеницы разных биотипов // Биол. науки. — 1992. — 6, № 342. — С. 44—51.
5. Бабенко В.И. Метаболические аспекты ранних фаз онтогенеза озимых злаковых растений // Сб. науч. тр. ВСГИ. — 1974. — Вып. 11. — С. 26—28.
6. Welsh J.R., Keim D.L., Pirasteh B. et al. Genetic control of photoperiod response in wheat // Proc. 4th Intern. Wheat Genet. Symp. — Missouri (Columbia), 1973. — P. 879—884.
7. Стельмах А.Ф., Воронин А.Н., Кучеров В.А. О взаимодействии генетических систем, определяющих скорость развития мягких пшениц // Использование искусственного климата в селекционно-генетических исследованиях. — Одесса: ВСГИ, 1988. — С. 81—88.
8. Крастина Е.Е. Влияние длины дня на скорость развития и продуктивность яровой пшеницы в условиях искусственного освещения и постоянной температуры // Изв. Тимирязев. с.-х. академии. — 1977. — № 1. — С. 12—19.
9. Файт В.И., Федорова В.Р., Балашова И.А., Стельмах А.Ф. Продолжительность периода до колошения и тест на аллелизм *Ppd*-линий различного происхождения // Цитология и генетика. — 2006. — 40, № 1. — С. 27—36.
10. Файт В.И., Стельмах А.Ф., Воронин А.Н. Полнота восстановления генофона у созданных почти изогенных по локусам *Ppd* линий пшеницы Мироновская 808 // Зб. наук. пр. Селекц.-генет. ін-ту. — 1999. — Вип. 1(41). — С. 6—10.
11. Файт В.И., Стельмах А.Ф. Полнота восстановления генофона почти изогенных по локусам *Ppd* линий пшеницы Мироновская 808 // Цитология и генетика. — 1999. — 33, № 4. — С. 56—61.
12. Стельмах А.Ф., Файт В.И., Мартынюк В.Р. Различия генетических систем контроля фотореакции и яровизационной потребности у озимой мягкой пшеницы // Цитология и генетика. — 2001. — 35, № 3. — С. 3—9.
13. Стельмах А.Ф., Мартынюк В.Р., Файт В.И. Продолжительность периода «всходы—колошение» изогенных по локусам *Ppd* линий пшеницы (*Triticum aestivum*) на разном фотопериоде // Биол. вестн. — 1999. — 3, № 1/2. — С. 107—110.
14. Куперман Ф.М. Биология развития культурных растений. — М.: Высш. шк., 1982. — 343 с.
15. Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика. — Минск: Высшейш. шк., 1973. — 320 с.

Поступила 18.07.05