

**ЖМУРКО В.В.**

Харьковский национальный университет имени В.Н. Каразина,  
Украина, 61022, г. Харьков, пл. Свободы, 4, e-mail: zhmurko@karazin.ua, (066) 706-19-67

### ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ГЕНОВ *VRN* И *PPD* В РЕГУЛЯЦИИ РАЗВИТИЯ ПШЕНИЦЫ ОЗИМОЙ (*TRITICUM AESTIVUM* L.)

**Цель.** Выявить эффекты генов *VRN* и *PPD* на темпы развития пшеницы озимой в отсутствие яровизации и после её завершения при разной продолжительности фотопериода. **Методы.** Изогенные по генам *PPD* линии озимого типа развития сорта Мироновская 808. У всех линий гены *VRN* рецессивные. Растения выращивали в условиях вегетационного опыта из неяровизированных семян (1 группа всех линий), а также после завершения яровизации (2 группа всех линий) при 20-22°C. Обе группы выращивали в условиях длинного (18 часов) и короткого (9 часов) фотопериодов. Темпы развития определяли по срокам перехода растений к колошению. **Результаты.** В отсутствие яровизации на коротком дне изогенные линии с доминантными генами *PPD-D1a* и *PPD-B1a* и сорт (все гены *PPD* рецессивные) переходили к колошению, а линия с доминантным геном *PPD-A1a* оставалась в фазе кушения до конца опыта. На длинном дне все исследованные линии и сорт не колосились до конца опыта (200 дней). После завершения яровизации все исследованные линии в условиях короткого фотопериода колосились позже, чем на длинном дне, но наиболее поздно линия с доминантным геном *PPD-B1a*. **Выводы.** Гены *VRN* и *PPD* взаимодействуют в регуляции развития пшеницы озимой – они «взаимозаменяемы» по эффектам на развитие, в зависимости от сочетания температурных и фотопериодических условий.

**Ключевые слова:** пшеница озимая (*Triticum aestivum* L.), яровизация, фотопериод, темпы развития, гены *VRN* и *PPD*.

Исследование закономерностей проявления эффектов генов *VRN* и *PPD* на темпы развития пшеницы озимой мягкой (*Triticum aestivum* L.) имеет важное научное значение для углубления существующих представлений о биологической природе озимости и фотопериодической реакции этой важнейшей пищевой культуры. Темпы ее развития, которые детерминируются этими генами, тесно связаны с

морозо- и зимостойкостью, продуктивностью [1], распространенностью по зонам выращивания [2] устойчивостью к биотическим факторам среды [3] озимой пшеницы. По этой причине изучение генетического контроля темпов развития пшеницы озимой представляет и значительный практический интерес для создания адаптивных сортов.

Гены *VRN* и *PPD* идентифицированы, изучаются их фенотипические эффекты [1,4,5], интенсивно исследуются молекулярно-биологические механизмы функционирования этих генов [6].

Ныне сформировалось устойчивое представление о проявлении эффектов этих генов на темпы развития пшеницы озимой. Оно состоит в том, что гены *VRN*, экспрессируясь при яровизации, определяют способность перехода пшеницы озимой к колошению [5,7,8]. Гены *PPD* в результате экспрессии после завершения яровизации определяют темпы развития пшеницы в условиях разного фотопериода (фотопериодическую чувствительность) [7,8]. То есть, необходимым и достаточным условием для перехода растений озимой пшеницы к колошению является яровизация при пониженной температуре (эффекты генов *VRN*), но не определённый фотопериод (эффекты генов *PPD*), когда яровизация не осуществилась.

Однако тот неоспоримый факт, что пшеница озимая способна переходить к колошению только после яровизации вегетирующих растений был опровергнут во многих опытах ещё в 30-е – 70-е годы XX столетия. Нами [9] был проведён детальный анализ результатов этих опытов. Он показал, что в условиях повышенной температуры (выше 18 °C), когда яровизация не протекала, многие сорта пшеницы озимой переходили к колошению под влиянием короткого фотопериода. Вместе с тем, в некоторых опытах было показано, что ряд сортов пшеницы озимой переходил к колошению в отсутствие яровизации в условиях длинного дня [9]. Нами также показано [10], что сорта пшеницы

озимой, выращенные из неярковизированных семян при 18-20 °С под влиянием непрерывного, 16-часового и 8-9-часового фотопериода дифференцировались по реакции на фотопериод. Выявлены сорта, которые колосились раньше в условиях короткого дня, чем в условиях длинного дня, а также сорта которые, наоборот, переходили к колошению раньше на длинном дне, чем на коротком. Выявлены также сорта, которые практически не изменяли сроки перехода к колошению в зависимости от продолжительности дня. На основании этого был сделан вывод, что в исследованной популяции сортов пшеницы озимой (более 100) имеются длиннодневные, короткодневные и фотопериодически нейтральные.

Выше приведённые данные об особенностях развития пшеницы озимой при определённом сочетании разных температурных и фотопериодически условий получены в опытах с сортами, у которых не были идентифицированы гены *PPD*, что не позволяло судить об их эффектах на темпы развития пшеницы озимой в этих условиях. Для выявления этих эффектов, по нашему мнению, целесообразны исследования с использованием изогенных по генам *PPD* линий пшеницы озимого типа развития.

Целью наших исследований было выявление эффектов генов *VRN* и *PPD* на темпы развития изогенных по генам линий пшеницы, которые несут все гены *VRN* в рецессивном состоянии. Опыты базировались на предположении о том, что в отсутствие ярковизации (при повышенной температуре) гены *VRN* не экспрессируются, но, вероятно, под влиянием разных фотопериодических условий проявляются эффекты генов *PPD* на темпы развития.

### Материалы и методы

Растительный материал – изогенные по генам *PPD* линии озимого сорта Мироновская 808 с генотипами по этим генам: *PPD-D1a PPD-B1b PPD-a1b*; *PPD-D1b PPD-B1a PPD-A1b*; *PPD-D1b PPD-B1b PPD-A1a* и сорт, у которого все гены *PPD* в рецессивном состоянии.

Вегетационные опыты проведены в факторостатной камере кафедры физиологии и биохимии растений и микроорганизмов ХНУ имени В.Н. Каразина. Растения выращивали в почвенной культуре в 3-литровых пластиковых сосудах по 10-12 растений на сосуд в трёх повторениях каждую линию. В опытах использовали растения из неярковизированных семян и расте-

ния прошедшие ярковизацию. Растения обеих групп выращивали при 20-22 °С в условиях длинного фотопериода (18 часов) и короткого фотопериода (9 часов). Интенсивность освещения при обоих фотопериодах составляла 18-20 клк. на уровне верхних листьев. До фазы кущения растения выращивали при 18-часовом фотопериоде, а в эту фазу одну часть растений подвергали воздействию короткого фотопериода, которое продолжали в течение 45 дней. Другую часть растений выращивали в условиях длинного фотопериода до завершения опыта. В опытах учитывали количество дней от всходов до колошения для определения темпов развития растений. Колошение считали наступившим, когда у 75% растений появлялся колос из влагалища флагового листа.

### Результаты и обсуждение

Результаты показали, что растения исследованных линий и сорта, выращенные из неярковизированных семян в условиях повышенной температуры на длинном фотопериоде, не переходили к колошению до конца опыта – в течение более 200 дней (табл., рис. 1). То есть, в условиях длинного фотопериода все исследованные линии проявили короткодневную фотопериодическую реакцию. Эти данные совпадают с ранее полученными нами результатами опытов, в которых растения сорта озимой пшеницы Мироновская 808, выращенные из неярковизированных семян при повышенной температуре, в условиях длинного фотопериода (16 часов) и непрерывного освещения не переходили к колошению [9]. Возможно, что у исследованных линий, как и у сорта, в генофоне которого они созданы, длинный фотопериод не приводит к экспрессии генов *VRN* и *PPD*, в результате чего не проявляются их эффекты на темпы развития.

При действии на растения короткого фотопериода реакция линий на изменения продолжительности фотопериода зависела от их генотипа по генам *PPD*. В этих условиях линии *PPD-D1a PPD-B1b PPD-A1b*, *PPD-D1b PPD-B1a PPD-A1b* и сорт *PPD-D1b PPD-B1b PPD-A1b* переходили к колошению, а линия *PPD-D1b PPD-B1b PPD-A1a* оставалась в фазе кущения до конца опыта. Раньше всех колосилась линия *PPD-D1a PPD-B1b PPD-A1b* (через 120 дней после всходов), позже на 17-19 дней – линия *PPD-D1b PPD-B1a PPD-A1b* и сорт *PPD-D1b PPD-B1b PPD-A1b* (табл., рис. 1).

Таблица. Продолжительность фазы всходы-колошение у изогенных по генам *PPD* линий пшеницы озимой сорта Мироновская 808 в условиях разной продолжительности фотопериода

Генотип линии	Фотопериод, часы	Период всходы-колошение у растений (дни)	
		Неяровизированных <sup>а</sup>	Яровизированных <sup>б</sup>
<i>PPD-D1a PPD-B1b PPD-A1b</i>	18	Не колосились	123 ± 3
	9	120 ± 3	140 ± 3
<i>PPD-D1b PPD-B1a PPD-A1b</i>	18	Не колосились	127 ± 2
	9	137 ± 4	146 ± 3
<i>PPD-D1b PPD-B1b PPD-A1a</i>	18	Не колосились	118 ± 2
	9	Не колосились	132 ± 2
<i>PPD-D1b PPD-B1b PPD-A1b*</i>	18	Не колосились	130 ± 3
	9	139 ± 4	153 ± 4

Примечания: а) – растения из неяровизированных семян; б) – растения, прошедшие яровизацию; \*) – сорт, все гены *PPD* в рецессивном состоянии.

Результаты опытов с яровизированными растениями были иные, чем с неяровизированными. Они показали (табл.), что все линии и сорт, независимо от генотипа по генам *PPD*, как в условиях длинного фотопериода, так и в условиях короткого переходили к колошению. Вместе с тем, в отличие от неяровизированных растений, они в условиях короткого фотопериода колосились значительно позже, чем в условиях длинного фотопериода (табл., рис 2).

Эти результаты свидетельствуют, что после яровизации у исследованных линий изменяется знак фотопериодической реакции. То есть, все линии и сорт проявляют длиннодневную реакцию, в то время, как неяровизированные растения являются короткодневными.

Анализ результатов опытов с яровизированными растениями показывает, что исследованные линии, в зависимости от генотипа по генам *PPD*, в разных фотопериодических условиях развивались с различной скоростью.

В условиях длинного фотопериода быстрее всех к колошению переходила линия *PPD-D1bPPD-B1bPPD-A1a*. Несколько позже – на 5-9 дней колошение наступало у линий *PPD-D1a PPD-B1b PPD-A1b* и *PPD-D1b PPD-B1a PPD-A1b*, а наиболее поздно в этих условиях колосился сорт *PPD-D1bPPD-B1bPPD-A1b* – через 130 дней после всходов (табл.).

По-видимому, это связано с определенным сочетанием рецессивного и/или доминант-

ного состояния генов *PPD* в генотипе исследованных линий, которое может определять темпы их развития (фотопериодическую чувствительность).

Под влиянием короткого фотопериода растения всех исследованных линий, которые прошли яровизацию, замедляли переход к колошению, в сравнении со сроками его наступления в условиях длинного фотопериода. В наибольшей мере замедление проявилось у растений сорта – они колосились на 25 дней позже, чем на длинном фотопериоде. У линий *PPD-D1bPPD-B1aPPD-A1b* и *PPD-D1aPPD-B1bPPD-A1b* на коротком фотопериоде колошение наступало на 17 и 19 дней соответственно позже, чем на длинном. В наименьшей мере замедлялось развития на коротком фотопериоде линии *PPD-D1bPPD-B1bPPD-A1a*, которая колосилась в этих условиях на 14 дней позже, чем на длинном дне (табл.).

Таким образом, под влиянием короткого фотопериода происходила более существенная, чем на длинном фотопериоде, дифференциация исследованных линий по темпам развития. Вероятно, что это связано с определенным сочетанием доминантного и/или рецессивного состояния генов *PPD*, от которого зависят особенности проявления эффектов этих генов на темпы развития пшеницы озимой.

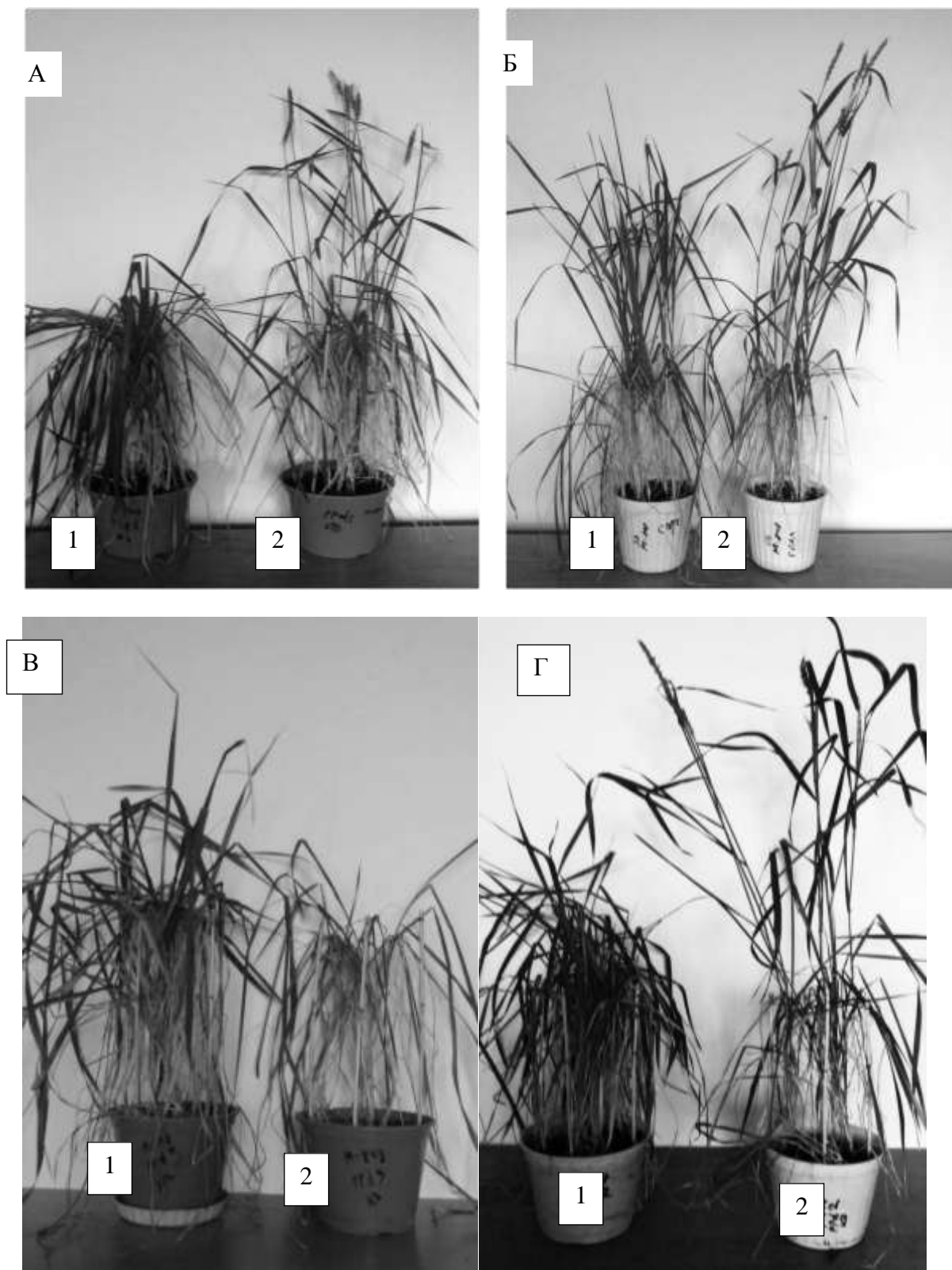


Рис. 1. Влияние разной продолжительности фотопериода на развитие растений изогенных по генам *PPD* линий пшеницы озимой, выращенных из неэквилиброванных семян при 22-25 °С. 1 – длинный и 2 – короткий фотопериод. Генотипы по генам *PPD*: А – *PPD-D1a PPD-B1b PPD-A1b*; Б – *PPD-D1b PPD-B1b PPD-A1b* (сорт Мироновская 808); В – *PPD-D1b PPD-B1b PPD-A1a*; Г – *PPD-D1b PPD-B1a PPD-A1b*.

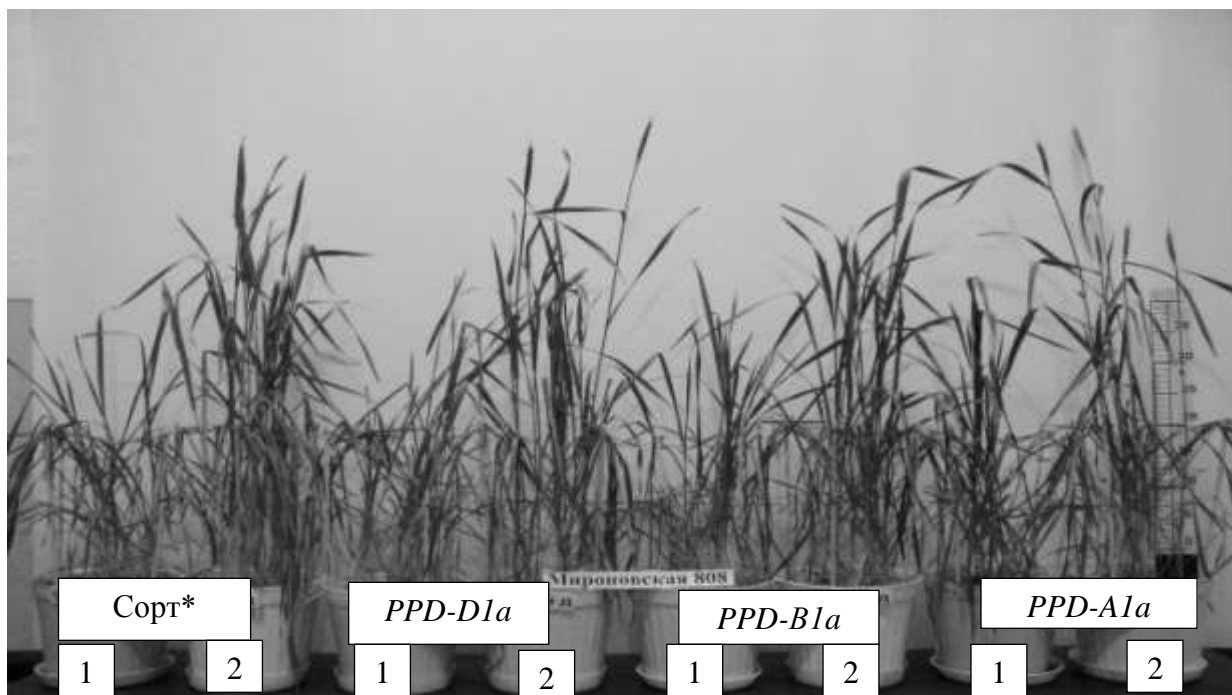


Рис. 2. Влияние разной продолжительности фотопериода на развитие яровизированных растений изогенных по генам *PPD* линий пшеницы озимой сорта Мироновская 808. 1 – короткий и 2 – длинный фотопериод. \*) – сорт, все гены рецессивные; для линий указаны доминантные гены.

### Выводы

Неяровизированные растения всех изогенных линий в условиях длинного фотопериода не колосились. Под влиянием короткого фотопериода линии *PPD-D1aPPD-B1bPPD-A1b*, *PPD-D1b PPD-B1aPPD-A1b* и сорт *PPD-D1bPPD-B1bPPD-A1b* переходили к колошению, а линия *PPD-D1bPPD-B1bPPD-A1a* не колосилась.

Яровизированные растения всех исследованных линий и сорта в условиях короткого фотопериода колосились значительно позже, чем в условиях длинного фотопериода. Наиболее поздно при этом колошение наступало у сорта *PPD-D1b PPD-B1b PPD-A1b* и линии *PPD-D1b PPD-B1a PPD-A1b*.

В результате яровизации у исследованных линий происходит изменение фотопериодической реакции с короткодневной на длиннодневную.

Поскольку у всех исследованных линий гены *VRN* в рецессивном состоянии и при повышенной температуре не экспрессируются, но при этом в условиях короткого дня две линии и сорт перешли к колошению, то, вероятно в этих условиях проявлялся эффект генов *PPD* на темпы развития. Вероятно, что гены *VRN* и *PPD* «взаимозаменяемы» по эффектам в детерминации развития пшеницы озимой. Это проявляется в зависимости от действия на растения различной температуры или фотопериода разной продолжительности.

### References

1. Fayt V.I. Identification and effects of alleles of wheat developmental genes: avtoref. dys. ... doct. biol. nauk, Odesa, 2009. 39 p. [in Ukrainian] / Файт В.І. Ідентифікація і ефекти алелів генів темпів розвитку пшениці: автореф. дис. ... докт. біол. наук, Одеса, 2009. 39 с.
2. Kamran A., Iqbal M., Spaner D. Flowering time in wheat (*Triticum aestivum* L.): a key factor for global adaptability. *Euphytica*. 2014. Vol. 197. P. 1–26. doi: 10.1007/s10681-014-1075-7.
3. Bloomfield M.T., Hunt J.R., Trevaskis B., Ramm K., Hyles J. Ability of alleles of *PPD1* and *VRN1* genes to predict flowering time in diverse Australian wheat (*Triticum aestivum*) cultivars in controlled environments. *Crop and Pasture Science*. 2018. Vol. 69. P.1061–1075.
4. Potokina E.K., Koshkin V.A., Alekseeva E.A., Matvienko I.I., Bepalova L.A., Filobok V.A. Combinations of alleles of the *ppd* and *vrn* genes determine the heading time in common wheat varieties *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2012. Vol 16, № 1. P. 77–86. [in Russian] / Потокіна Е.К., Кошкин В.А., Алексеева Е.А., Матвієнко І.І., Філобок В.А., Беспалова Л.А. Комбінація алелів генів *ppd* і *vrn* визначає строки колошення у сортів м'якої пшениці. *Вавиловський журнал генетики і селекції*. 2012. Т. 16, № 1. С. 77–86.

5. Stepanenko I.L., Smirnova O.G., Titov I.I. A gene regulatory network model for vernalization and seasonal flowering response in winter wheat and barley. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2012. Vol 16, № 1. P. 99–106. [in Russian] / Степаненко И.Л., Смирнова О.Г., Титов И.И. Модель генной сети регуляции времени цветения у озимой пшеницы и ячменя. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2012. Т. 16, № 1. С. 99–106.
6. Muterko A.F., Balashova I.A., Fayt V.I., Sivopal Yu.M. Molecular genetic mechanisms of regulation of growth habit in wheat. *Cytology and Genetics*. 2015. Vol. 49, No. 1. P. 58–71.
7. Dubcovsky J., Loukoianov A., Fu D., Valarik M., Sanchez A., Yan L. Effect of photoperiod on the regulation of wheat vernalization genes VRN1 and VRN2. *Plant Molecular Biology*. 2006. Vol. 60. P. 469–480. doi: 10.1007 / s11103-005-4814-2.
8. Wang S., Carver B., Yan L. Genetic loci in the photoperiod pathway interactively modulate reproductive development of winter wheat. *Theoretical and Applied Genetics*. 2009. Vol. 118. P. 1339–1349. doi: 10.1007 / s00122-009-0984-7.
9. Tsybulko V.S., Zhmurko V.V., Gridin N.N. Metabolic theory of winter crops. Kharkov: IR im. V.Ya. Yureva UAAN, 2000. 140 p. [in Russian] / Цыбулько В.С., Жмурко В.В., Гридин Н.Н. Метаболическая теория озимости растений. Харьков: ИП им. В.Я. Юрьева УААН, 2000. 140 с.
10. Zhmurko V.V. Physiological and biochemical aspects of photoperiodic and vernalization control of plant development rates: avtoref. dys. ... doct. biol. nauk. Kyiv, 2009. 43 p. [in Ukrainian] / Жмурко В.В. Фізіолого-біохімічні аспекти фотоперіодичного і яровизаційного контролю розвитку рослин: автореф. дис. ... докт. біол. наук. К., 2009. 43 с.

**ZHMURKO V.V.**

V.N. Karazin Kharkiv National University,

Ukraine, 61022, Kharkiv, Svobody sq., 4, e-mail: zhmurko@karazin.ua

**INTERACTION OF VRN AND PPD GENES IN THE REGULATION OF THE DEVELOPMENT OF WINTER WHEAT (*TRITICUM AESTIVUM* L.)**

**Aim.** To reveal the effects of the *VRN* and *PPD* genes on the rate of development of winter wheat in absence of vernalization and after its completion with different durations of the photoperiod. **Methods.** Winter-type development lines of the Mironovskaya 808 variety, isogenic with respect to the *PPD* genes. *VRN* genes are recessive in all lines. Plants were grown under the conditions of a growing experiment from non-vernalized seeds (1 group of all lines), and also after vernalization (2 group of all lines) at 20–22°C. Both groups were grown under long (18 hours) and short (9 hours) photoperiods. The pace of development was determined by the timing of the transition of plants to spiking. **Results.** In the absence of vernalization on a short day, isogenic lines with dominant genes *PPD-D1a* and *PPD-B1a* and cultivar (all genes are *PPD* recessive) passed to earing, and the line with the dominant *PPD-A1a* gene remained in the tillering phase until the end of the experiment. On a long day, all investigated lines and cultivar did not spike until the end of the experiment (200 days). After vernalization was completed, all the studied lines under the conditions of a short photoperiod were earing later than on a long day, but the line with the dominant *PPD-B1a* gene was the latest. **Conclusions.** The *VRN* and *PPD* genes interact in the regulation of winter wheat development - they are “interchangeable” in terms of developmental effects depending on a combination of temperature and photoperiodic conditions.

**Keywords:** winter wheat (*Triticum aestivum* L.), vernalization, photoperiod, development rates, *VRN* and *PPD* genes.

**ЖМУРКО В.В.**

Харківський національний університет імені В.Н. Каразіна,

Україна, 61022, м. Харків, майдан Свободи, 4, e-mail: zhmurko@karazin.ua

**ВЗАЄМОДІЯ ГЕНІВ VRN І PPD В РЕГУЛЯЦІЇ РОЗВИТКУ ПШЕНИЦІ ОЗИМОЇ (*TRITICUM AESTIVUM* L.)**

**Мета.** Виявити ефекти генів *VRN* і *PPD* на темпи розвитку пшениці озимої в відсутності яровизації і після її завершення при різній тривалості фотоперіоду. **Методи.** Ізогенні по генам *PPD* лінії озимого типу розвитку сорту Миронівська 808. У всіх ліній гени *VRN* рецесивні. Рослини вирощували в умовах вегетаційного дослідження з неяровизованого насіння (1 група всіх ліній), а також після завершення яровизації (2 група всіх ліній) при 20–22 °С. Обидві групи вирощували в умовах довгого (18 годин) і короткого (9 годин) фотоперіодів. Темпи розвитку визначали за термінами переходу рослин до колосіння. **Результати.** У відсутності яровизації на короткому дні ізогенні лінії з домінантними генами *PPD-D1a* і *PPD-B1a* і сорт (всі гени *PPD* рецесивні) переходили до колосіння, а лінія з домінантним геном *PPD-A1a* залишалася в фазі кущіння до кінця дослідження. На довгому дні всі досліджені лінії і сорт не колосились до кінця дослідження (200 днів). Після завершення яровизації всі досліджені лінії в умовах короткого фотоперіоду колосились пізніше, ніж на довгому дні, але найбільш пізно лінія з домінантним геном *PPD-B1a*. **Висновки.** Гени *VRN* і *PPD* взаємодіють у регуляції розвитку пшениці озимої – вони «взаємозамінні» щодо ефектів на розвиток залежно від поєднання температурних і фотоперіодичних умов.

**Ключові слова:** пшениця озима (*Triticum aestivum* L.), яровизація, фотоперіод, темпи розвитку, гени *VRN* і *PPD*.