

Введение

Пшеница в Российской Федерации занимает ведущее положение среди других зерновых культур. Существенный полиморфизм возделываемых яровых и озимых сортов мягкой (*Triticum aestivum* L.) и яровых сортов твердой (*T. durum* Desf.) пшеницы отражает их способность адаптироваться к разнообразным условиям среды (Kamran et al., 2014). Наследственный потенциал пшеницы неоднороден по фотопериодической чувствительности и реакции на яровизацию. Эти факторы влияют на основные механизмы онтогенеза пшеницы (Скрипчинский, 1975). Поэтому продолжительность вегетационного периода связана с адаптацией растений к внешней среде, с реакцией на стресс-факторы, с продуктивностью растений. Существенно, что в течение эволюции родов *Triticum* L. и *Aegilops* L. не произошло смены знака фотопериодической реакции растений. В то же время селекция пшеницы способствовала увеличению ассимиляционной поверхности флаговых листьев и их влагалищ, что повысило продуктивность колоса.

Важным является факт широкого распространения в приэкваториальной зоне нашей планеты слабочувствительных к фотопериоду и скороспелых форм яровой мягкой и твердой пшеницы (Кошкин и др., 1991; Кошкин и др., 2000). Тем не менее обнаружены источники скороспелости и слабой фотопериодической чувствительности яровой мягкой пшеницы среди сортимента северных стран (США, Канады, Германии, Норвегии, Швеции, Финляндии), а также среди пшениц северо-запада Европейской части России и восточных районов Сибири (Кошкин и др., 1991, 1992; Кошкин, 2012). Подобные формы могут встречаться также среди сортов пшеницы и в других районах как результат рекомбинационных процессов и целенаправленного отбора в процессе селекции.

В районах Северо-Западного региона России выделены три группы образцов яровой мягкой пшеницы: ультраскороспелые образцы, у которых период «посев – колошение» равен или меньше 51 сут., раннеспелые (52–59) и среднеспелые (60–67).

Селекция пшеницы в России, помимо формирования сортов с высокими адаптивностью, пластичностью и качеством, должна быть нацелена на создание скороспелых сортов с оптимальной продолжительностью вегетационного периода, отражающей особенности окружающей среды.

У возделываемых и диких видов пшеницы общая продолжительность вегетационного периода высоко коррелирует с продолжительностью межфазного периода «всходы – колошение» («посев – колошение») и зависит от генов, контролирующих фотопериодическую чувствительность (*response to photoperiod*) и реакцию растений на яровизацию (*response to vernalization*). Скороспелые и особенно ультраскороспелые формы пшеницы характеризуются низкой продуктивностью по сравнению с позднеспелыми сортами. В этом смысле важным является преодоление отрицательной корреляции между скороспелостью и продуктивностью.

Продолжительность вегетационного периода (скороспелость) зависит от аллельного разнообразия генов, определяющих реакцию растений на яровизацию (тип развития) и на фотопериод.

Современные сорта пшеницы по фотопериодической чувствительности варьируют от сильночувствительных до абсолютно нечувствительных, способных к колошению даже в условиях короткого 8-часового дня (Вражнов и др., 2012).

Фотопериодическую реакцию растений мягкой пшеницы контролируют гены *Ppd-D1*, *Ppd-B1* и *Ppd-A1* (Beales et al., 2007). Ультраскороспелые формы Рико (к-65588) и Фотон (к-55696) имеют два доминантных гена *Ppd-D1* и *Ppd-B1*. Ключевым геном, определяющим фотопериодическую чувствительность гексаплоидных пшениц, является ген *Ppd-D1*, локализованный на коротком плече хромосомы 2D.

Для большинства ультраскороспелых сортов пшеницы характерна слабая фотопериодическая реакция (на короткий 12-часовой день). При этом такая реакция ультраскороспелой линии Рико отмечена и на условия короткого 8-часового дня (Ригин и др., 2019).

Реакция на яровизацию (тип развития) дикорастущих и возделываемых видов пшеницы определяется генами *Vrn*. По литературным сведениям (Смоленская и др., 2022; Смоленская, Гончаров, 2023), у мягкой пшеницы доминантные гены *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, *Vrn-B3* и *Vrn-D4* контролируют яровой тип развития и реакцию на яровизацию, а гены *Ppd-B1* и *Ppd-D1* определяют нечувствительность к фотопериоду. Продолжительность яровизации озимых форм для перехода к генеративному развитию контролируется генами *Vrd* (*vernalization requirement duration*) (Файт и др., 2007). Механизмы взаимодействия генов *Vrn* и *Ppd*, как и генов *Vrn* и *Vrd*, не исследованы.

Самые скороспелые сорта имеют как минимум три доминантных гена *Vrn*. В ВИР созданы константные ультраскороспелые линии Рико (к-65588), Римакс (к-67257) и серии линий Фори 1...8 (к-65589... к-65596) и Рифор 1...10 (к-67120, к-67121, к-67250...к-67256), скороспелость которых также обусловлена наличием как минимум трех генов *Vrn*. Нечувствительность к яровизации скороспелых сортов 'Луч Севера' (к-40789), 'Таёжная' (к-50777) и линии СКФ (к-67258) детерминирована генами *Vrn-A1* и *Vrn-B1* (Ригин, Пыженкова, 2011).

Для генов *Vrn* характерно наличие множественных аллелей, их разнообразие влияет на продолжительность вегетационного периода (скороспелость). На скорость колошения пшеницы может влиять изменение нуклеотидной последовательности генов, ответственных за скороспелость, а также увеличение числа их копий. Для образцов Фори и Рико не зафиксирована смена рангов по скорости развития по отношению к стандарту и другим скороспелым образцам пшеницы в разных условиях среды (Зуев и др., 2009).

Разные аллели генов *Vrn* могут влиять на проявление других агрономических признаков (Смирнова и др., 2021).

Высокие темпы развития ультраскороспелых образцов обусловлены, помимо генов *Vrn* и *Ppd*, экспрессией генов *Eps* (earliness *per se*), ответственных за проявление собственно скороспелости, или скороспелости *per se* (Beales et al., 2007; Kamran et al., 2014). Такие гены могут экспрессироваться не только в вегетативную фазу, но и в ранний период репродуктивной, их может быть много, а их влияние может варьировать в зависимости от температуры и других факторов. Возможно, гены *Eps* являются блоком полигенов с малым эффектом, сцепленным с геном, который идентифицируется менделевскими методами.

Для тритикале характерно присутствие генов, экспрессирующихся у пшеницы и ржи (Plaschke et al., 1993; Стёпочкин, Емцева, 2017; Емцева, 2020). По-видимому, такой же, как у пшеницы, физиологический механизм и его генетическая регуляция существуют у растений тритикале, поскольку эта культура создана человеком с участием пшеницы и ржи (Alheit et al., 2012).

Гены тритикале, определяющие тип и скорость развития, могут опосредованно влиять на признаки продуктивности (Корень и др., 2010).

Материал и методика

Фотопериодическую реакцию растений исследовали в вегетационном и фотопериодическом домиках научно-производственной базы (НПБ) «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» в 2006–2024 гг. За этот период были изучены 325 образцов: озимая мягкая пшеница – 51 образец, яровая мягкая пшеница – 168, тритикале – 64, твердая пшеница – 42. Растения выращивали на дерново-подзолистой почве в пластиковых 5-литровых вегетационных сосудах в условиях естественного длинного (17 ч 30 мин – 18 ч 52 мин) и короткого (12 ч) фотопериода. Короткий день (КД) создавали, закатывая вагонетки с вегетационными сосудами в светонепроницаемый фотопериодический павильон, в котором они находились с 21 ч до 9 ч следующего дня. Растения, выращиваемые на длинном дне (ДД), на этот период времени помещали в стеклянный павильон.

Посев семян осуществляли по периметру вегетационных сосудов. После появления всходов удаляли слаборазвитые проростки, оставляя в каждом вегетационном сосуде по 10 нормально развитых растений. В течение вегетации за растениями осуществляли уход: прополку, внесение удобрений, рыхление почвы, полив. Внесение удобрений и полив проводили в оптимальном для пшеницы и тритикале режиме. У каждого растения отмечали дату колошения после выхода половины колоса из влагалища флагового листа главного стебля, маркировали стебли бумажными этикетками и вычисляли продолжительность межфазного периода «всходы – колошение».

В качестве стандартов служили: для озимой мягкой пшеницы сорт 'Безостая 1', для яровой мягкой, твердой пшеницы и тритикале – сорт 'Фотон'.

ФПЧ определяли по величине задержки колошения на КД по сравнению с ДД ($T_2 - T_1$) и коэффициента ФПЧ ($K_{фпч}$), вычисляемого по формуле

($K_{фпч} = T_2/T_1$), где T_1 и T_2 – продолжительность периода «всходы – колошение» (сут.) растений пшеницы и тритикале, выращенных в условиях ДД и КД, соответственно (Кошкин, 2012). Образцы, задерживающие колошение на КД по сравнению с ДД не более чем на 10 сут., а также имеющие $K_{фпч} = 1,00–1,20$, классифицировали как слабо чувствительные к фотопериоду. Ошибки средних величин определяли по Доспехову (Доспехов, 1979).

Результаты исследований представлены в таблицах по культурам. В пределах таблицы образцы расположены по возрастанию номера каталога. Для некоторых образцов представлены результаты многолетних наблюдений. Значения $K_{фпч}$ для образцов, слабочувствительных к фотопериоду, выделены жирным шрифтом.

Результаты исследований

Таблица 1. Характеристика образцов яровой мягкой пшеницы по ФПЧ (НПБ «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР»)

1	2	3	4	5		6	7	8
Номер по каталогу ВИР	Образец	Происхождение	Год изучения	Период «всходы – колошение» сут.		T2–T1		K _{фпч}
				на длинном дне (T1)	на коротком дне (T2)			
1	2	3	4	5	6	7		8
20602	Sonora	Испания	2009	49,2 ± 0,39	76,4 ± 1,27	27,2		1,55
30206	278/1	Иркутская обл.	2006	33,2±0,13	59,6±1,26	26,4		1,80
32617	Тулун 70	Ленинградская обл.	2009	42,5±0,17	75,5±1,18	33,0		1,78
35807	Ак-Бидай	Казахстан	2013	36,0 ± 1,18	77,0 ± 4,33	41,0		2,14
38586	Камчадалка	Красноярский кр.	2006	30,6 ± 0,62	50,2 ± 1,82	19,6		1,64
38586	Камчадалка	Красноярский кр.	2011	33,9 ± 0,55	51,3 ± 1,92	17,4		1,51
42641	Forlani Roberto	Италия	2007	67,8 ± 0,83	81,0 ± 1,44	13,2		1,19
42641	Forlani Roberto	Италия	2011	61,1 ± 0,72	67,1 ± 1,43	6,0		1,10
42641	Forlani Roberto	Италия	2015	62,7 ± 1,16	74,0 ± 1,38	11,3		1,18
42641	Forlani Roberto	Италия	2018	46,5 ± 0,34	54,3 ± 0,47	7,8		1,17
42641	Forlani Roberto	Италия	2020	56,5 ± 0,56	65,9 ± 0,48	9,4		1,17
43108	Frontana	Бразилия	2008	38,2 ± 0,29	40,7 ± 0,40	2,5		1,07
45397	Sonora 63	Мексика	2009	35,3 ± 0,90	57,9 ± 4,97	22,6		1,64
45398	Sonora F 64	Мексика	2009	34,8 ± 0,29	37,3 ± 0,16	2,5		1,07
45485	Sonora 37	Мексика	2009	48,4 ± 0,56	76,1 ± 1,51	27,7		1,57
45929	Sonalika	Индия	2009	35,0 ± 0,00	37,1 ± 0,11	2,1		1,06
45961	МГ-7	Мексика	2006	32,5 ± 0,22	37,3 ± 0,30	4,8		1,15
45970	МГ-16	Мексика	2006	33,2 ± 0,40	33,8 ± 0,59	0,6		1,02
45970	МГ-16	Мексика	2011	32,3 ± 0,46	34,3 ± 1,27	2,0		1,06
45973	МГ-19	Мексика	2006	35,8 ± 0,22	38,9 ± 0,48	3,1		1,09
46372	Primex	Кения	2006	34,8 ± 0,98	49,8± 3,84	15,0		1,43
46979	Norteno M 67	Мексика	2017	45,6 ± 0,33	48,5 ± 0,34	2,9		1,06
47508	–	Мексика	2006	33,1 ± 0,54	35,6 ± 0,60	2,5		1,08
47540	–	Мексика	2006	33,4 ± 0,42	49,6 ± 3,71	16,2		1,49
47882	Ленинградка	Ленинградская обл.	2007	37,9 ± 0,10	62,6 ± 0,31	24,7		1,65

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	5
Материал и методика	7
Результаты исследований	8
1. Характеристика образцов яровой мягкой пшеницы по ФПЧ	8
2. Характеристика образцов яровой тритикале по ФПЧ	13
3. Характеристика образцов яровой твердой пшеницы по ФПЧ	15
4. Характеристика образцов озимой мягкой пшеницы по ФПЧ	16
Источники слабой ФПЧ	18
Список литературы	21