

... ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН ... PLANT PHYSIOLOGY ...

УДК: 633.11:581.1.1.035.2

Влияние разных фотопериодических условий на развитие и элементы продуктивности изогенных по генам VRN линий пшеницы (*Triticum aestivum* L.)**В.В.Жмурко, О.А.Авксентьева, Хань Бин***Харьковский национальный университет имени В.Н.Каразина (Харьков, Украина)
zhmurko@univer.kharkov.ua*

В трехлетних полевых экспериментах исследовали проявление эффектов генов *VRN* мягкой пшеницы на темпы развития (период всходы-колошение), элементы продуктивности и содержание белка в зерне у изогенных по данным генам линий сортов Мироновская 808 и Ольвия в разных фотопериодических условиях. Сокращение фотопериода вызывает у всех линий, в зависимости от генотипа по генам *VRN*, разный уровень изменения этих, агрономически ценных признаков. Предполагается, что гены *VRN* задействованы в контроле фотопериодической чувствительности, формировании продуктивности и содержания белка в зерне мягкой пшеницы.

Ключевые слова: пшеница (*Triticum aestivum* L.), изогенные линии, фотопериод, темпы развития, гены *VRN* и *PPD*, период всходы-колошение, элементы продуктивности, белок в зерне.

Вплив різних фотоперіодичних умов на розвиток та елементи продуктивності ізогенних за генами VRN ліній пшениці (*Triticum aestivum* L.)**В.В.Жмурко, О.О.Авксентьєва, Хань Бін**

У трирічних польових дослідях вивчали прояв ефектів генів *VRN* пшениці на темпи розвитку (період сходи-колосіння), елементи продуктивності і вміст білка у зерні ізогенних за цими генами ліній пшениці сортів Миронівська 808 і Ольвія в різних фотоперіодичних умовах. Скорочення фотоперіоду викликає у всіх ліній, залежно від генотипу по генах *VRN*, різний рівень змін цих агрономічно цінних ознак. Припускається, що гени *VRN* задіяні у контролі фотоперіодичної чутливості, формуванні продуктивності та вмісту білку у зерні пшениці.

Ключові слова: пшениця (*Triticum aestivum* L.), ізогенні лінії, фотоперіод, темпи розвитку, гени *VRN* і *PPD*, період сходи-колосіння, продуктивність, білок у зерні.

Effect of different photoperiodic conditions on the development and productivity elements of isogenic for VRN genes wheat lines (*Triticum aestivum* L.)**V.V.Zhmurko, O.A.Avksentyeva, Han Bing**

In three-years field trials there have been studied effects of *VRN* genes of wheat on development rates (period germination-heading), elements of productivity and grain protein content in isogenic for these genes lines of wheat cultivars Mironovskaya 808 and Olviya in different photoperiodic conditions. Reducing of photoperiod results in all lines, depending on the genotype for *VRN* genes, in different levels of changes of these agriculturally valuable traits. It is assumed that *VRN* genes are involved in the control of photoperiodic sensitivity, productivity formation and protein content in wheat grain.

Key words: wheat (*Triticum aestivum* L.), isogenic lines, photoperiod, rate of development, genes *VRN* and *PPD*, period germination-heading, productivity, grain protein.

Введение

Переход растений пшеницы от вегетативного к генеративному развитию является важнейшим этапом онтогенеза, детерминирующим многие хозяйственно ценные признаки. Ключевыми генами в этом процессе являются гены *VRN* (vernalization response) и *PPD* (photoperiod response), определяющие реакцию пшеницы на яровизацию и длину дня (Стельмах и др., 2000). Эти гены, влияя на скорость развития растений (Потокина и др., 2012), определяют структуру урожая (Файт, Сухоносенко, 2005), морозо- и зимостойкость (Dhillon et al., 2010), устойчивость к заболеваниям (Khotyljov et al., 2002).

Реакция на яровизацию у пшеницы контролируется, по меньшей мере, пятью генами (Беспалова и др., 2010; Distelfeld et al., 2009; Oliver et al., 2009). Три основных гена, *Vrn-A1a*, *Vrn-B1a* и *Vrn-D1a*, локализованы соответственно в хромосомах 5A, 5B и 5D. Озимый тип развития растений проявляется только в том случае, если эти три основных гена рецессивны. При этом присутствие только одного доминантного гена *Vrn-A1a* обеспечивает полную нечувствительность растений к яровизации, доминантные гены *Vrn-B1a* и *Vrn-D1a* лишь частично снижают потребность в ней. Гены *VRN* активно исследуются на молекулярно-генетическом уровне, они клонированы, и в последние годы для пшеницы описано несколько их аллельных вариантов (Балашова и др., 2002; Беспалова и др., 2010; Distelfeld et al., 2009). Показано, что гены *Vrn-A1a* и *Vrn-B1a* являются транскрипционными факторами (Danyluk et al., 2003; Loukoianov et al., 2005; Preston, Kellogg, 2008; Trevaskis, 2010). Реакция растений пшеницы на фотопериод контролируется генами *PPD*, локализованными в хромосомах 2D, 2B и 2A. Ген *Ppd-D1a* рассматривается в качестве ключевого, в числе определяющих фотопериодическую чувствительность гексаплоидных пшениц. Он относится к семейству *PRR* (Pseudo Response Regulator), известных регуляторов суточных ритмов у *Arabidopsis* (Беспалова и др., 2010).

Фенотипические эффекты систем генов *VRN* и *PPD* на скорость развития достаточно хорошо изучены у мягкой пшеницы. Как показано в исследованиях на этой культуре, *VRN* гены играют наиболее важную роль в определении признака «скорость перехода к колошению» – их вклад составляет 75% (Файт, Сухоносенко, 2005; Емцева и др., 2012).

Фотопериод и температура являются важнейшими факторами среды, которые во взаимодействии с генами *VRN* и *PPD* определяют темпы развития и продолжительность онтогенеза растений пшеницы (Жмурко, Авксентьева, 2007). Поскольку эти внешние факторы влияют на процессы жизнедеятельности растений не каждый сам по себе, а во взаимодействии, то вероятно, что генетические системы контроля типа и темпов развития пшеницы также взаимодействуют в определении скорости развития и формирования продуктивности этой культуры. Однако данный вопрос мало исследован (Dubcovsky et al., 2006; Kane et al., 2005), хотя его изучение важно для углубления представлений о взаимодействии этих генов в контроле темпов развития пшеницы и формирования хозяйственно ценных признаков.

По нашему мнению, для изучения этого вопроса наиболее адекватными моделями являются почти изогенные линии (near isogenic lines, NILs) пшеницы, различающиеся по состоянию генов *VRN* (доминантное и/или рецессивное), которые созданы в генофоне озимых сортов с известным состоянием генов *PPD* (Стельмах и др., 2000). К ним относятся линии сорта Мироновская 808, у которого все гены *PPD* рецессивны, что определяет его высокую фотопериодическую чувствительность, а также линии сорта Ольвия, у которого доминантен ген *PPD-1Da*, что определяет низкую чувствительность этого сорта к длине дня (Стельмах и др., 2000; Файт, 2009). Вероятно, подвергая эти линии влиянию разных фотопериодических условий, можно выявить совместные фенотипические эффекты генов *VRN* и *PPD* на развитие и продуктивность пшеницы в этих условиях. Изучение этого вопроса было целью наших исследований.

Методика

Объектами исследования служили почти изогенные, моногеннодоминантные по генам *VRN* линии пшеницы мягкой (*Triticum aestivum* L.), предоставленные Селекционно-генетическим институтом – Национальным центром семеноведения и сортоизучения НААНУ в рамках договора о сотрудничестве. Использовали линии, созданные в генофонах двух сортов мягкой пшеницы, контрастных по фотопериодической чувствительности: высокочувствительного сорта Мироновская 808 и низкочувствительного сорта Ольвия.

Полевые опыты были проведены в течение 2009–2011 гг. на экспериментальном участке кафедры физиологии и биохимии растений Харьковского национального университета имени В.Н.Каразина. Растения выращивали при оптимальных весенних сроках сева. Посев проводили вручную на делянках площадью 1 м² в трехкратной повторности по каждому варианту опыта. В фазе кущения (20–25 дней после посева) одну часть всех линий подвергали воздействию короткого фотопериода (9 часов) в течение 14 суток, а вторую в течение всего опыта выращивали при естественном длинном фотопериоде (16 часов на широте Харькова). Короткий день создавали путем затемнения растений светонепроницаемыми кабинами с 18.00 до 9.00 часов.

Были проведены фенологические наблюдения – определяли продолжительность периода всходы-колошение (ПВК), а также морфометрические и биохимические анализы – определяли элементы продуктивности – длину колоса, массу зерна с колоса, количество зерен в колосе и массу 1000 зерен, белковость зерна. Содержания белка в зерне определяли методом Кьельдаля с коэффициентом пересчета на белок – 5,25 (Методы ..., 1987). Все исследования и анализы проведены в трехкратной повторности. Результаты обработаны статистически, в таблицах приведены средние значения и их стандартные отклонения (Доспехов, 1985).

Результаты и обсуждение

Результаты опытов показали, что линии менее чувствительного к длине дня сорта Ольвия переходили к колошению раньше, чем линии более чувствительного сорта Мироновская 808, как в условиях короткого, так и в условиях длинного дня. По-видимому, это связано с генотипическими различиями между сортами. Короткий день увеличивал продолжительность периода всходы-колошение у всех изолиний обоих исследуемых сортов, независимо от генотипа по генам *VRN* (табл. 1). Наиболее чувствительной к этому фактору была изолиния с доминантным геном *VRN-B1a* обоих сортов. Изолиния *VRN A1a* сорта Ольвия проявляла наименьшую чувствительность к действию короткого фотопериода.

Таблица 1.

Влияние разных фотопериодических условий на продолжительность периода всходы-колошение у изогенных по генам *VRN* линий пшеницы, сутки (2009–2011 гг.)

Сорт	Генотип линии*	ПВК, сутки при фотопериоде		
		16 часов**	9 часов	Увеличение на коротком дне
Мироновская 808	<i>VRN-A1a</i>	57 ± 1	65 ± 2	8
	<i>VRN-B1a</i>	65 ± 2	78 ± 2	13
	<i>VRN-D1a</i>	52 ± 1	60 ± 2	8
Ольвия	<i>VRN-A1a</i>	47 ± 1	50 ± 1	3
	<i>VRN-B1a</i>	61 ± 2	72 ± 2	11
	<i>VRN-D1a</i>	50 ± 1	58 ± 1	8

Примечания: * – указаны доминантные гены; ** – естественный длинный день.

Анализ полученных результатов показал также, что в условиях короткого фотопериода различия по ПВК между фотопериодически чувствительной линией *VRN-B1a* и линиями *VRN-A1a* и *VRN-D1a* проявляются более существенно, чем в условиях естественного длинного дня. Так, фотопериодически чувствительная линия *VRN-B1a* сорта Мироновская 808 в условиях естественного длинного дня колосится позже, чем линии *VRN-A1a* и *VRN-D1a* на 10 и 15, а в условиях короткого дня – на 13 и 18 суток соответственно. Фотопериодически более чувствительная линия *VRN-B1a* сорта Ольвия замедляла переход к колошению в условиях длинного дня на 14 и 11 суток, а в условиях короткого дня – на 22 и 14 суток, в сравнении с менее чувствительными линиями *VRN-A1a* и *VRN-D1a* соответственно.

Таким образом, результаты изучения влияния разных фотопериодических условий на развитие изогенных по генам *VRN* линий пшеницы показывают, что в условиях естественного длинного дня в наибольшей мере замедляется развитие у линии обоих сортов, несущей ген *VRN-B1a*. Это подтверждает результаты литературных (Стельмах и др., 2000) и наших предыдущих данных (Жмурко, Авксентьева, 2007; Жмурко и др., 2011). По нашим данным, под влиянием

короткого дня замедляется развитие всех исследованных линий обоих сортов, но в наибольшей мере линии с геном *VRN-B1a*. Это свидетельствует о ее более высокой фотопериодической чувствительности, чем линий *VRN-A1a* и *VRN-D1a*. Если исходить из того, что исследованные линии каждого сорта с одним и тем же набором генов *PPD* (генофон сорта) различаются только по генам *VRN*, то логично предположить, что фенотипические различия по ПВК в условиях короткого фотопериода определяются состоянием (доминантным и/или рецессивным) генов *VRN*. Вероятно, что генетические системы *PPD* и *VRN* могут взаимодействовать (или даже заменять друг друга) в контроле темпов развития растений пшеницы.

Биологическая продуктивность растений связана главным образом с фотосинтезом (Киризий, 2004; Прядкина, Шадчина, 2009). На этот процесс влияет изменение фотопериодических условий – увеличение или, наоборот, сокращение светового периода (продолжительности фотосинтеза) не может не отражаться на биологической продуктивности. О ее формировании в разных фотопериодических условиях в значительной мере можно судить по уровню показателей элементов продуктивности. Ранее установлено влияние генов *VRN* пшеницы на уровень продуктивности, однако только в условиях естественного фотопериода (Файт, 2009).

Результаты изучения продуктивности исследованных линий показали следующую общую закономерность. Независимо от фотопериодических условий, показатели элементов продуктивности у наиболее медленно развивающейся и наиболее фотопериодически чувствительной линии обоих сортов *VRN-B1a*, за отдельным исключением, были ниже, чем у быстро развивающихся менее фотопериодически чувствительных линий *VRN-A1a* и *VRN-D1a* (табл. 2).

Таблица 2.

Влияние короткого 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, часы							
	16**	9	16**	9	16**	9	16**	9
Линии сорта Мироновская 808								
<i>VRN-A1a</i>	10,0±0,5	9,1±0,3	0,72±0,02	0,51±0,02	23,7±0,2	22,3±0,4	27,8±0,5	22,3±0,4
<i>VRN-B1a</i>	7,7±0,3	8,7±0,4	0,31±0,01	0,18±0,01	16,2±0,2	16,1±0,3	17,4±0,4	10,6±0,5
<i>VRN-D1a</i>	7,8±0,2	8,8±0,4	0,41±0,01	0,73±0,03	18,0±0,3	23,5±0,4	25,8±0,5	32,6±0,7
Линии сорта Ольвия								
<i>VRN-A1a</i>	6,1±0,4	4,9±0,5	0,48±0,02	0,35±0,02	31,7±0,8	17,3±0,9	20,4±0,3	20,4±0,5
<i>VRN-B1a</i>	5,9±0,2	5,5±0,3	0,37±0,01	0,27±0,01	22,4±0,7	18,8±0,6	17,7±0,6	14,5±0,4
<i>VRN-D1a</i>	5,8±0,2	5,9±0,3	0,41±0,01	0,49±0,04	22,6±0,9	20,7±0,6	21,2±0,6	26,5±0,8

Примечания: * – указаны доминантные гены; ** – естественный длинный день.

В условиях естественного длинного дня среди линий сорта Мироновская 808 наиболее высокими показатели всех элементов продуктивности были у линии *VRN-A1a*. У такой же линии сорта Ольвия в этих фотопериодических условиях более низким, чем у двух других линий, был только показатель массы 1000 зерен. Наиболее низкие показатели элементов продуктивности в условиях естественного длинного дня были у линии *VRN-B1a* обоих сортов. Следовательно, линии *VRN-A1a* и *VRN-D1a*, которые переходят к колошению при естественном дне раньше, чем линия *VRN-B1a*, формируют и более высокую продуктивность, что свидетельствует об участии генов *VRN* в детерминации этого процесса (табл. 2).

Под влиянием короткого дня у линий обоих сортов происходит изменение уровня показателей элементов продуктивности (табл. 2). Так, у линий *VRN-A1a* и *VRN-B1a* сорта Мироновская 808 практически все показатели продуктивности на коротком дне снижались, а у линии *VRN-D1a*, наоборот, возрастали. Лишь длина колоса на коротком дне у линии *VRN-B1a* была большей, а число зерен в колосе таким же, как и на длинном дне (табл. 2). У линии сорта Ольвия *VRN-A1a* под влиянием короткого фотопериода показатели продуктивности снижались, за исключением массы 1000 зерен, которая практически не изменялась. У линии *VRN-D1a* этого сорта

на коротком дні були незначительно вище довжина колоса і маса зерна с колоса, більше низким було число зерен в колосі, но більше високої маса 1000 зерен. Все показателі продуктивності у лінії *VRN-B1a* в умовах короткого дня були більше низкими, чем в умовах довгого дня (табл. 2).

Таким образом, у быстрее розвиваючихся і менше фотоперіодически чутливих ліній *VRN-A1a* і *VRN-D1a* ступень впливу скорочення фотоперіода на елементи продуктивності виражена в меншій мірі, чем у медленно розвиваючоїся і більше фотоперіодически чутливої лінії *VRN-B1a*. Это позволяет предположить, что формирование продуктивности исследованных линий подвержено фотоперіодической регуляции, в которой, вероятно, задействованы и гены *VRN*.

Содержание белка в зерне пшеницы – один из важнейших хозяйственных признаков, который определяет питательную ценность и хлебопекарные качества муки. Показана зависимость содержания белка в зерне пшеницы от внешних факторов и генотипа сорта (Прядкина, Шадчина, 2009; Рибалка та ін., 2011). Однако влияние разных фотоперіодических условий, как одного из важнейших факторов среды, на этот признак у ізогенных по генам *VRN* ліній пшеницы не исследовано.

Результаты наших опытов показали (табл. 3), что в условиях естественного длинного дня у всех ліній сорта Ольвия, независимо от генотипа по генам *VRN*, содержание белка в зерне было несколько более высоким, чем у всех ліній сорта Мироновская 808. Вероятно, это может быть связано с генотипическими особенностями накопления белка в зерне сортов, в генофонах которых созданы исследованные нами ізогенные лінії. В условиях естественного дня по мере убывания содержания белка в зерне исследованные лінії обоих сортов ранжируются в следующем порядке: *VRN-B1a* > *VRN-D1a* > *VRN-A1a*. То есть, самое высокое содержание белка в этих условиях выявлено у наиболее медленно развивающейся лінії *VRN-B1a*, несколько более низкое у лінії *VRN-D1a*, а самое низкое – у лінії *VRN-A1a*. Это дает основание предположить, что гены *VRN* могут опосредованно, через регуляцию темпов развития, участвовать в формировании уровня белковости зерна пшеницы.

Таблица 3.

Влияние короткого фотоперіода на содержание белка в зерне ізогенных по генам *VRN* ліній пшеницы, мг/г сухой массы (2009–2011 гг.)

Сорт	Генотип лінії*	Содержание белка (мг/г сухой массы) при фотоперіоде	
		16 часов**	9 часов
Мироновская 808	<i>VRN-A1a</i>	140,3±2,0	144,1±1,1
	<i>VRN-B1a</i>	161,3±3,5	215,9±0,8
	<i>VRN-D1a</i>	155,0±1,1	151,2±2,0
Ольвия	<i>VRN-A1a</i>	156,6±1,4	148,8±2,0
	<i>VRN-B1a</i>	162,5±1,0	161,2±2,0
	<i>VRN-D1a</i>	159,4±1,6	142,1±1,2

Примечания: * – указаны доминантные гены; ** – естественный длинный день.

Под влиянием короткого фотоперіода у ліній сорта Мироновская 808 *VRN-B1a* содержание белка в зерне существенно возрастало, у ліній *VRN-A1a* оно незначительно повышалось, а у ліній *VRN-D1a*, наоборот – несколько снижалось (табл. 3). На содержание белка в зерне у ліній сорта Ольвия *VRN-B1a* короткий фотоперіод не оказал влияния, в то время как у ліній *VRN-A1a* и *VRN-D1a* он привел к его снижению (табл. 3).

Таким образом, исследованные лінії при естественном длинном дне различались по уровню белка в зерне в зависимости от их генотипа по генам *VRN*. Под влиянием короткого фотоперіода у наиболее медленно развивающейся и фотоперіодически чутливої лінії *VRN-B1a* обоих сортов содержание белка в зерне или возрастало, или существенно не изменялось. У быстро развивающихся, фотоперіодически менее чутливих ліній *VRN-A1a* и *VRN-D1a* оно или незначительно повышалось, или уменьшалось. Полученные нами результаты дают основание предположить, что содержание белка в зерне у ліній пшеницы, различающихся по состоянию генов *VRN*, подвержено фотоперіодической регуляции.

Полученные результаты позволяют констатировать следующее. Все исследованные линии обоих сортов, независимо от генотипа по генам *VRN*, реагируют на изменение фотопериодических условий как факультативно длиннодневные растения. Однако, в зависимости от состояния у них каждого из этих генов (доминантное и/или рецессивное), степень реакции на изменение продолжительности фотопериода у линий различна. Поскольку исследованные линии каждого сорта имеют один и тот же генотип по генам *PPD* (генофон сорта), но разные генотипы по генам *VRN*, то можно предположить, что фенотипические различия по степени реакции на продолжительность фотопериода у линий связаны с состоянием генов *VRN* (доминантным и/или рецессивным).

Что касается эффектов генов *VRN* на элементы продуктивности и содержание белка в зерне в разных фотопериодических условиях, то, вероятно, они реализуются посредством изменения темпов развития линий. В этих условиях линии различаются по ПВК и, следовательно, по продолжительности этапов онтогенеза и вегетационного периода в целом. По этой причине процесс формирования элементов продуктивности и накопление белка в зерне протекают с разной продолжительностью и в разных условиях среды у линий, которые выращивались на естественном длинном дне, и у тех, которые подвергались воздействию короткого фотопериода.

Список литературы

- Балашова И.А., Календарь Р.Н., Файт В.И., Сиволап Ю.М. Создание ДНК-маркеров к локусу *Vrn-D1* мягкой пшеницы // Биотехнология. – 2002. – №2. – С. 30–36. /Balashova I.A., Kalendar' R.N., Fayt V.I., Sivolap Yu.M. Sozdaniye DNK-markerov k lokusu *Vrn-D1* myagkoy pshenitsy // Biotekhnologiya. – 2002. – №2. – С. 30–36./
- Беспалова Л.А., Кошкин В.А., Потокина 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. /Bespalova L.A., Koshkin V.A., Potokina Ye.K. i dr. Fotoperiodicheskaya chuvstvitel'nost' i molekulyarnoye markirovaniye genov *Ppd* i *Vrn* v svyazi s selektsiyey sortov pshenitsy al'ternativnogo obraza zhizni // Dokl. RASHN. – 2010. – №6. – С. 3–6./
- Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). – М.: Агропромиздат, 1985. – 351с. /Dospekhov B.A. Metodika polevogo opyta (s osnovami statisticheskoy obrabotki rezul'tatov issledovaniy). – М.: Agropromizdat, 1985. – 351s./
- Емцева М.В., Ефремова Т.Т., Арбузова В.С. Время колошения замещенных и изогенных линий мягкой пшеницы с доминантными аллелями *Vrn-B1a* и *Vrn-B1c* // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2012. – Т.16, №1. – С. 69–76. /Yemtseva M.V., Yefremova T.T., Arbuzova V.S. Vremya kolosheniya zameshchennykh i izogennykh liniy myagkoy pshenitsy s dominantnymi allelyami *Vrn-B1a* i *Vrn-B1c* // Vavilovskiy zhurnal genetiki i selektsii. – 2012. – Т.16, №1. – С. 69–76./
- Жмурко В.В., Авксентьева О.А. Некоторые физиолого-биохимические аспекты генетического контроля озимости и фотопериодической реакции растений // Досягнення і проблеми генетики, селекції та біотехнології: Збірник наукових праць. – К.: Логос, 2007. – Т.2. – С. 28–33. /Zhmurko V.V., Avksent'eva O.A. Nekotoryye fiziologo-biokhimeskiye aspekty geneticheskogo kontrolya ozimosti i fotoperiodicheskoy reaktsii rasteniy // Dosyagnennya i problemy genetyky, selektsii ta biotekhnologii: Zbirnyk naukovykh prats'. – К.: Logos, 2007. – Т.2. – С. 28–33./
- Жмурко В.В., Авксентьева О.А., Зубрич А.И. и др. Эффекты генов фотопериодической чувствительности (*PPD* и *EE*) и потребности в яровизации (*VRN*) на физиолого-биохимические процессы у растений // Известия Академии наук Молдовы. – 2011. – Вып.3 (315). – С. 72–79. /Zhmurko V.V., Avksent'eva O.A., Zubrich A.I. i dr. Efekty genov fotoperiodicheskoy chuvstvitel'nosti (*PPD* i *EE*) i potrebnosti v yarovizatsii (*VRN*) na fiziologo-biokhimeskiye processy u rasteniy // Izvestiya Akademii nauk Moldovy. – 2011. – Vyp.3 (315). – С. 72–79./
- Киризий Д.А. Фотосинтез и рост растений в аспекте донорно-акцепторных отношений. – К.: Логос, 2004. – 192с. /Kiriziy D.A. Fotosintez i rost rasteniy v aspekte donorno-aktseptornykh otnosheniy. – К.: Logos, 2004. – 192s./
- Методы биохимического анализа растений / Под ред. А.И.Ермакова. – Л.: Агропромиздат, 1987. – 432с. /Metody biokhimeskogo analiza rasteniy / Pod red. A.I.Yermakova. – L.: Agropromizdat, 1987. – 432s./
- Потокина Е.К., Кошкин В.А., Алексеева Е.А. и др. Комбинация аллелей генов *ppd* и *vrn* определяет сроки колошения у сортов мягкой пшеницы // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2012. – Т.16, №1. – С. 77–86. /Potokina Ye.K., Koshkin V.A., Alekseyeva Ye.A. i dr. Kombinatsiya alleley genov *ppd* i *vrn* opredelyayet sroki kolosheniya u sortov myagkoy pshenitsy // Vavilovskiy zhurnal genetiki i selektsii. – 2012. – Т.16, №1. – С. 77–86./
- Прядкина Г.А., Шадчина Т.М. Связь между показателями мощности развития фотосинтетического аппарата и зерновой продуктивностью озимой пшеницы в разные по погодным условиям годы // Физиология и биохимия культ. растений. – 2009. – Т.41, №1. – С. 59–69. /Pryadkina G.A., Shadchina T.M.

Svyaz' mezhu pokazatelyami moschnosti razvitiya fotosinteticheskogo apparata i zernovoy produktivnost'ju ozimoy pshenitsy v raznyye po pogodnym usloviyam gody // Fiziologiya i biokhimiya kul't. rasteniy. – 2009. – Т.41, №1. – С. 59–69./

Рибалка О.І., Моргун Б.В., Починок В.М. Сучасні дослідження якості зерна пшениці у світі: біосинтез та накопичення запасних білків, структура, агрегація і реологія у зв'язку з технологією зернопродуктів // Физиология и биохимия культ. растений. – 2011. – Т.43, №6. – С. 463–477. /Rybalka O.I., Morgun B.V., Pochinok V.M. Suchasni doslidzhennya yakosti zerna pshenytsi u sviiti: biosyntezy ta nakopychennya zapasnykh bil'kiv, struktura, agregatsiya i reologiya u zv'yazku z tekhnologiyeyu zernoproductiv // Fiziologiya i biokhimiya kul't. rasteniy. – 2011. – Т.43, №6. – С. 463–477./

Стельмах А.Ф., Файт В.И., Мартынюк В.Р. Генетические системы типа и контроля скорости развития пшеницы // Цитология и генетика. – 2000. – Т.34, №2. – С. 39–45. /Stel'makh A.F., Fayt V.I., Martynuk V.R. Geneticheskiye sistemy tipa i kontrolya skorosti razvitiya pshenitsy // Tsitologiya i genetika. – 2000. – Т.34, №2. – С. 39–45./

Файт В.И., Сухоносенко Н.В. Особенности органогенеза, морозостойкость и урожайность различных по генам Vrd линий озимой мягкой пшеницы // Вісник Українського товариства генетиків та селекціонерів. – 2005. – Т.3, № 1–2. – С. 3–14. /Fayt V.I., Sukhonosenko N.V. Osobennosti organogeneza, morozostoykost' i urozhaynost' razlichnykh po genam Vrd liniy ozimoy myagkoj pshenitsy // Visnyk Ukrain'skogo tovarystva genetykiv ta selektsioneriv. – 2005. – Т.3, № 1–2. – С. 3–14./

Файт В.І. Ідентифікація і ефекти алелів генів темпів розвитку пшениці. Автореф. дис. ... док. біол. наук, 00.03.15 – генетика / СГІ-НЦНіС УААН. – Одеса, 2009. – 39с. /Fayt V.I. Identyfikatsiya i efekty aleliv geniv tempiv rozvytku pshenytsi. Avtoref. dys. ... dok. biol. nauk, 00.03.15 – genetika / SGI-NTsNiS UAAN. – Odesa, 2009. – 39s./

Danyluk J., Kane N.A., Breton G. et al. TaVRT-1, a putative transcription factor associated with vegetative to reproductive transition in cereals // Plant Physiol. – 2003. – Vol.132. – P. 1849–1860.

Dhillon T., Pearce S.P., Stockinger E.J. et al. Regulation of freezing tolerance and flowering in temperate cereals: the VRN-1 connection // Plant Physiol. – 2010. – Vol.153. – P. 1846–1858.

Distelfeld A., Tranquilli G., Chengxia Li et al. Focus issue on the grasses: genetic and molecular characterization of the VRN2 loci in tetraploid wheat // Plant Physiol. – 2009. – Vol.149. – P. 245–257.

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. – Vol.60. – P. 469–480.

Kane N.A., Danyluk J., Tardif G. et al. TaVRT-2, a member of the StMADS-11 clade of flowering repressors, is regulated by vernalization and photoperiod in wheat // Plant Physiol. – 2005. – Vol.138. – P. 2354–2363.

Khotyljova L.V., Kaminskaya L.N., Koren L.V. Influence of genetic systems of Vrn- and Ppd genes on the ecological adaptation of wheat and triticale // Biologija. – 2002. – №4. – P. 45–48.

Loukoianov A., Liuling Yan, Blechl A. et al. Regulation of VRN-1 vernalization genes in normal and transgenic polyploid wheat // Plant Physiol. – 2005. – Vol.138. – P. 2364–2373.

Oliver S.N., Finnegan E.J., Dennis E.I.S. et al. Vernalization-induced flowering in cereals is associated with changes in histone methylation at the VERNALIZATION1 gene // Proc. Natl. Acad. Sci. – 2009. – Vol.106. – P. 8386–8391.

Preston J.C., Kellogg E.A. Discrete developmental roles for temperate cereal Grass VERNALIZATION1/FRUITFULL-like genes in flowering competency and the transition to flowering // Plant Physiol. – 2008. – Vol.146. – P. 265–276.

Trevaskis B. The central role of the VERNALIZATION1 gene in the vernalization response of cereals // Funct. Plant Biol. – 2010. – Vol.37. – P. 479–487.

Представлено: О.А.Задорожна / Presented by: O.A.Zadorozhna

Рецензент: О.В.Тягліна / Reviewer: O.V.Taglina

Подано до редакції / Received: 14.03.2012