

**ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПО ФОТОПЕРИОДИЧЕСКОЙ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ КАК ФАКТОР РАСШИРЕНИЯ АРЕАЛА *FAGOPYRUM ESCULENTUM* MOENCH.**

**О.И. РОМАНОВА**, кандидат сельскохозяйственных наук  
**А.Н. ФЕСЕНКО\***, доктор биологических наук  
**Н.Н. ФЕСЕНКО\***, кандидат биологических наук  
**И.Н. ФЕСЕНКО\***, доктор биологических наук

ФГБНУ ФИЦ «ВСЕРОССИЙСКИЙ ИНСТИТУТ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ  
ИМЕНИ Н.И. ВАВИЛОВА»  
E-mail: o.romanova@vir.nw.ru

\*ФГБНУ «ФНЦ ЗЕРНОБОБОВЫХ И КРУПЯНЫХ КУЛЬТУР»  
E-mail: ivanfesenko@rambler.ru

Проанализирована чувствительность к длине дня местных популяций и сортов гречихи различного эколого-географического происхождения. Оценка проведена в условиях вегетационного опыта (г. Пушкин, Ленинградская обл.) в 1999...2015 гг. с использованием коэффициента фотопериодической чувствительности растений:  $K_{фпч} = T1/T2$ , где  $T1$  и  $T2$  – продолжительность периода всходы-начало цветения (сут) у растений гречихи, выращенных соответственно в условиях длинного естественного (18 ч 00 мин – 18 ч 52 мин) и искусственно создаваемого короткого 12-часового фотопериода. Хотя гречиха по происхождению является короткодневным растением, среди популяций, сформировавшихся в различных условиях («низкоширотных» и «высокоширотных»), характерно наличие широкого полиморфизма по фотопериодической чувствительности. Расширение ареала гречихи в северном направлении было связано со снижением чувствительности растений к длине дня: в регионах, расположенных выше 50° с.ш., доля популяций с очень слабой ( $K_{фпч} = 1,00-1,10$ ) и слабой ( $K_{фпч} = 1,11-1,20$ ) чувствительностью была равной, и составляла по 44,3%. В странах, расположенных ниже 50° с.ш., доля таких популяций составила только 29,7% и 25,7%, соответственно. Наименее фотопериодически чувствительными были образцы восточно-европейского агроэкоотипа, включая многие российские сорта. Наиболее высокой фотопериодической чувствительностью отличаются образцы гречихи из основных центров ее генетического разнообразия (южный Китай, Непал, Бутан, Индия и др.), расположенных вблизи от тропиков.

**Ключевые слова:** *Fagopyrum*, фотопериодическая чувствительность, полиморфизм.

Существует связь между географическим происхождением культур и типом их фотопериодической реакции. Виды тропиков и субтропиков в большинстве своем короткодневные или нейтральные. Долгое время считалось, что гречиха относится к растениям с нейтральной фотопериодической реакцией [1], однако в дальнейшем исследователи пришли к заключению, что *Fagopyrum esculentum* Moench является растением короткого дня [2-3].

Одним из методов селекции гречихи является отдаленная внутривидовая гибридизация [4]. Агроэкоотипы гречихи сильно различаются по фотопериодической чувствительности, что следует учитывать при подборе пар для скрещивания.

В связи с этим мы проанализировали чувствительность к длине дня местных популяций и сортов гречихи различного эколого-географического происхождения.

### Материалы и методы

Объектом исследований послужили образцы гречихи коллекции ВИР и современные селекционные сорта. Исследования проводили в условиях вегетационного опыта (г. Пушкин, Ленинградская обл.) в 1999...2015 гг. Растения выращивали в пластиковых сосудах, вмещающих 4 кг воздушно-сухой почвы, полив проводили до 70% от ППВ. В каждом сосуде выращивали по 10 растений.

Короткий день (КД) создавали в течение 30 дней с момента появления всходов, закатывая вагонетки-платформы с вегетационными сосудами в светонепроницаемый фотопериодический павильон, в котором они находились с 21 до 9 ч утра. Растения, выращиваемые в условиях длинного дня (ДД), на этот период времени таким же образом перемещали в стеклянный павильон.

Показателем фотопериодической чувствительности служила степень задержки цветения на ДД по сравнению с КД у образцов гречихи, выращенных, соответственно, в условиях естественного длинного и искусственного короткого дня. Коэффициент фотопериодической чувствительности растений рассчитывали по формуле  $K_{фпч} = T1/T2$ , где T1 и T2 – продолжительность периода всходы-начало цветения (сут) у растений гречихи, выращенных соответственно в условиях длинного естественного и короткого 12-часового дня [5]. Образцы гречихи, имеющие  $K_{фпч}=1,00-1,10$ , классифицировали как очень слабочувствительные к фотопериоду,  $K_{фпч} = 1,11-1,20$  – как слабочувствительные [6].

### Результаты и обсуждение

Расширение ареала гречихи в северном направлении было связано со снижением чувствительности растений к длине дня: в «высокоширотных» регионах (расположенных выше 50° с.ш.) доля популяций с очень слабой ( $K_{фпч} = 1,00-1,10$ ) и слабой ( $K_{фпч} = 1,11-1,20$ ) была равной и составляла по 44,3% (рис. 1).

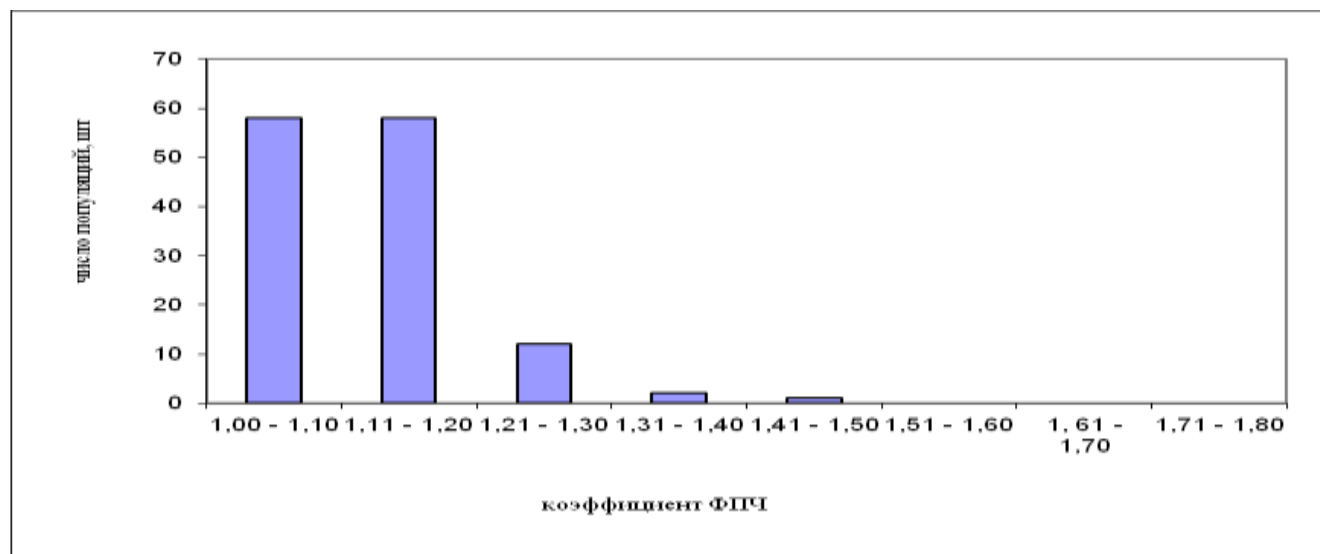


Рис. 1. Фотопериодическая чувствительность популяций гречихи из регионов, расположенных выше 50° с.ш.) (131 популяция) (Пушкин, вегетационный опыт, 1999...2015 гг.).

В относительно «низкоширотных» странах (расположенных ниже 50° с.ш.) доля таких популяций составила только 29,7% и 25,7%, соответственно (рис. 2).

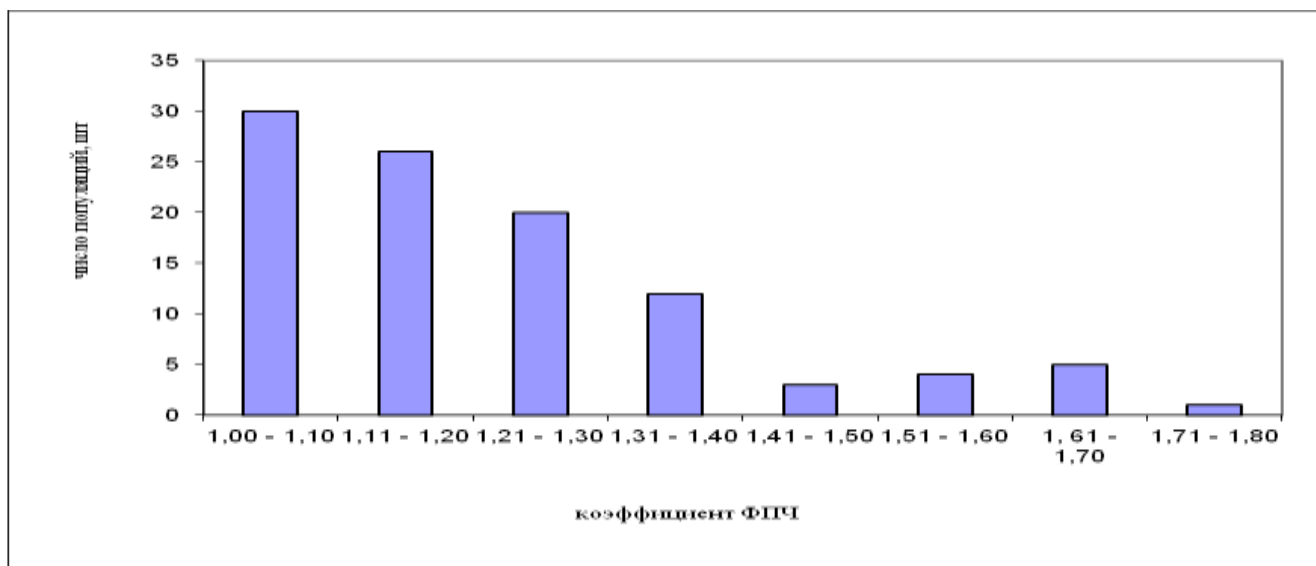


Рис. 2. Фотопериодическая чувствительность популяций гречихи из регионов, расположенных ниже 50° с.ш.) (101 популяция) (Пушкин, вегетационный опыт, 1999...2015 гг.).

Наименее фотопериодически чувствительными были образцы восточно-европейского агроэко типа (табл. 1), в том числе многие российские сорта (табл. 2).

Таблица 1

**Характеристика образцов гречихи Российской Федерации по фотопериодической чувствительности (Пушкин, вегетационный опыт, 1999...2015 гг.)**

| Регион                 | Число изученных популяций | Коэффициент фотопериодической чувствительности популяций |         |          |
|------------------------|---------------------------|--|---------|----------|
|                        |                           | среднее  | минимум | максимум |
| Северный               | 3                         | 1,16   | 1,09    | 1,20     |
| Северо-Западный        | 21                        | 1,13   | 1,04    | 1,30     |
| Центральный            | 16                        | 1,08   | 1,00    | 1,22     |
| Волго-Вятский          | 10                        | 1,10   | 1,02    | 1,33     |
| Центрально-Черноземный | 18                        | 1,15   | 1,03    | 1,24     |
| Средневолжский         | 19                        | 1,12   | 1,07    | 1,28     |
| Нижневолжский          | 1                         | 1,07   |         |          |
| Уральский              | 11                        | 1,09   | 1,04    | 1,16     |
| Западно-Сибирский      | 15                        | 1,12   | 1,03    | 1,32     |
| Восточно-Сибирский     | 15                        | 1,17   | 1,06    | 1,41     |
| Дальневосточный        | 16                        | 1,22   | 1,08    | 1,72     |
| Северо-Кавказский      | 2                         | 1,38   | 1,23    | 1,52     |

Среди изученных селекционных сортов наименьшими значениями Кфпч отличались ограниченноветвящиеся сорта Скороспелая 86 и Молва.

**Характеристика сортов гречихи по фотопериодической чувствительности  
(Пушкин, вегетационный опыт, 1999...2015 гг.)**

| Страна происхождения | Сорт            | Коэффициент фотопериодической чувствительности сорта |
|----------------------|-----------------|--|
| Россия               | Калининская     | 1,12   |
| «                    | Калининская 7   | 1,18   |
| «                    | Большевик (4п)  | 1,14   |
| «                    | Курская 87      | 1,24   |
| «                    | Богатырь        | 1,10   |
| «                    | Скороспелая 86  | 1,05   |
| «                    | Молва           | 1,04   |
| «                    | Деметра         | 1,06   |
| «                    | Дикуль          | 1,15   |
| «                    | Девятка         | 1,11   |
| «                    | Куйбышевская 85 | 1,10   |
| «                    | Казанская 3     | 1,07   |
| «                    | Кама            | 1,07   |
| «                    | Каракитянка     | 1,18   |
| «                    | Саулык          | 1,11   |
| «                    | Чатыр Тау       | 1,22   |
| «                    | Черемшанка      | 1,14   |
| «                    | Агидель         | 1,14   |
| «                    | Инзерская       | 1,12   |
| «                    | Наташа          | 1,03   |
| «                    | ПРИ 7           | 1,37   |
| Беларусь             | Черноплодная    | 1,09   |
| Украина              | Астория         | 1,11   |
| «                    | Гилея           | 1,10   |
| «                    | Иванна          | 1,07   |
| «                    | Казачка         | 1,19   |
| «                    | Ника            | 1,18   |
| Казахстан            | Шортандинская 2 | 1,21   |
| Польша               | Грушевска       | 1,18   |

Среди образцов из Северо-Кавказского, Восточно-Сибирского, и в особенности Дальневосточного регионов России, а также из Украины встречаются популяции со значительно более высокой фотопериодической чувствительностью (табл. 1, 3).

Наиболее высокой фотопериодической чувствительностью отличаются образцы гречихи из основных центров ее генетического разнообразия (южный Китай, Непал, Бутан, Индия и др.), расположенных вблизи от тропиков [7-8], что подтверждается и нашими данными (табл. 4).

Таблица 3

**Характеристика образцов гречихи стран Европы по фотопериодической чувствительности (Пушкин, вегетационный опыт, 1999...2015 гг.)**

| Страна    | Число изученных популяций | Коэффициент фотопериодической чувствительности популяций |         |          |
|-----------|---------------------------|--|---------|----------|
|           |                           | среднее  | минимум | максимум |
| Латвия    | 3                         | 1,15   | 1,1     | 1,24     |
| Литва     | 4                         | 1,08   | 1,04    | 1,13     |
| Эстония   | 2                         | 1,10   | 1,09    | 1,10     |
| Беларусь  | 14                        | 1,12   | 1,05    | 1,24     |
| Украина   | 63                        | 1,13   | 1,03    | 1,70     |
| Швеция    | 1                         | 1,12   |         |          |
| Польша    | 2                         | 1,14   | 1,10    | 1,18     |
| Германия  | 1                         | 1,15   |         |          |
| Франция   | 3                         | 1,22   | 1,10    | 1,29     |
| Италия    | 3                         | 1,23   | 1,05    | 1,33     |
| Испания   | 1                         | 1,30   |         |          |
| Югославия | 4                         | 1,22   | 1,15    | 1,26     |

Таблица 4

**Характеристика образцов гречихи стран Азии по фотопериодической чувствительности (Пушкин, вегетационный опыт, 1999...2015 гг.)**

| Регион | Число изученных популяций | Коэффициент фотопериодической чувствительности популяций |         |          |
|--------|---------------------------|--|---------|----------|
|        |                           | среднее  | минимум | максимум |
| Китай  | 7                         | 1,41   | 1,06    | 1,65     |
| Корея  | 3                         | 1,35   | 1,10    | 1,56     |
| Япония | 2                         | 1,51   | 1,31    | 1,70     |
| Индия  | 3                         | 1,37   | 1,18    | 1,70     |

Таким образом, для популяций, сформировавшихся в различных условиях («низкоширотных» и «высокоширотных») характерно наличие широкого полиморфизма по фотопериодической чувствительности, хотя по своему происхождению (субтропические районы Южного Китая) гречиха является короткодневным растением.

На севере Китая, в Корее и Японии сформировались популяции, существенно различающиеся по фотопериодической чувствительности – сорта «осеннего» и «летнего» типов (табл. 4). Более чувствительные сорта «осеннего» типа, используемые как страховая культура для пересева погибших посевов риса, вызревают только при посеве в августе (под осень). При посеве весной в условиях более длинного дня они сильно задерживаются в развитии, формируют избыточную биомассу в ущерб урожаю зерна и в итоге оказываются малопродуктивными. Сорта «летнего» типа менее чувствительны к длине дня и дают урожай при весеннем посеве. При более детальном изучении в Японии часть сортов была отнесена к промежуточному типу [7].

Таким образом, у японских сортов можно выделить как минимум три градации фотопериодической чувствительности. Но даже самые нечувствительные сорта летнего типа с японского Севера (о. Хоккайдо, 44° с.ш.) оказались неспособны формировать урожай зерна в условиях России (Орел, 53° с.ш.) из-за резкого замедления развития, в результате чего

модальное значение ЗВС у них увеличилось с 6 (на Хоккайдо) до 8-9 (в Орле) [9]. Российские сорта в том же эксперименте изменялись мало и были значительно более скороспелыми: модальное значение ЗВС у них колебалось от 3 до 5, в зависимости от генотипа сорта.

Общее количество градаций фотопериодической чувствительности у гречихи оказалось достаточно велико: даже между считающимися почти фотопериодически нейтральными восточно-европейскими сортами существуют различия, которые четко проявились при позднем (пожнивном) посеве сортов [10]. Наши данные также показывают, что среди популяций из всех регионов России и Европы существует значительное разнообразие по фотопериодической чувствительности.

При изучении наследования различий между диплоидными сортами летнего и осеннего типа Т. Нагатома пришел к выводу о доминировании летнего типа при моногенном контроле. Этот вывод не был опровергнут при скрещивании тетраплоидных образцов [11].

Нами тоже был установлен преобладающий вклад одного локуса в различия между умеренно чувствительной позднеспелой линией (ЗВС-7) и почти фотопериодически нейтральной скороспелой (ЗВС-3), но с оговоркой о его (локуса) сложном строении и существовании внутрилокусной рекомбинации. А так как гибрид F<sub>1</sub> был вполне фертилен в условиях длинного дня, вывод о доминировании «летнего типа» будет вполне закономерен, несмотря на промежуточный характер наследования ЗВС [4].

В то же время, наличие довольно значительного разнообразия по фотопериодической чувствительности даже среди популяций из наиболее северных регионов России позволяет сделать предположение о сложном генетическом контроле реакции образцов гречихи на изменение длины дня.

Можно предположить, что имевшиеся в мутационном резерве вида мутантные аллели, снижающие чувствительность к фотопериоду, на определенном этапе сыграли положительную роль в обеспечении расширения ареала вида. Семена предковой формы гречихи характеризуются длительным периодом покоя, и наличие пониженной фотопериодической чувствительности обеспечивало возможность семенам в случае прорастания развиваться и дать потомство в условиях как длинного, так и короткого дня. При переводе вида в культуру это свойство было в той или иной мере закреплено у сортов гречихи, предназначенных для посева в различные сроки.

В ходе дальнейшего расширения ареала гречихи в северном направлении роль фактора чувствительности к длине дня стала снижаться. На это указывает сохранение некоторой фотопериодической чувствительности даже у популяций из Северо-Западного и Северного регионов РФ. Ведущим механизмом адаптации на этом этапе стало сокращение продолжительности вегетационного периода популяций гречихи, обеспечиваемое сокращением числа вегетативных узлов на стебле растений гречихи (этот показатель достоверно коррелирует с продолжительностью вегетации растений гречихи) [4]. Дополнительным фактором повышения скороспелости популяций стала редукция числа вегетативных узлов на верхних ветвях первого порядка, обеспечивающая повышение дружности цветения и созревания растений [4].

Таким образом, первостепенное значение для расширения ареала культуры приобрело изменение архитектоники вегетативной сферы растений.

#### Литература

1. Ацци Дж. Сельскохозяйственная экология. – М., 1959.
2. Столетова Е.А. Гречиха/ М.; Л.: Сельхозгиз, 1958. – 212 с.
3. Кротов А.С. Гречиха – *Fagopyrum* Mill / Культурная флора СССР.- Л.: Колос, 1975. – Т. 3. – С. 7-118.
4. Фесенко Н.В., Фесенко Н.Н., Романова О.И., Алексеева Е.С., Суворова Г.Н. Генофонд и селекция крупяных культур. Гречиха. – СПб.: ВИР, 2006. – 196 с.
5. Кошкин В. А., Кошкина А. А., Матвиенко И. И., Прядехина А. К. Использование исходных форм яровой пшеницы со слабой фотопериодической чувствительностью для создания скороспелых продуктивных линий // Доклады РАСХН. – 1994. – № 2. – С. 8-10.
6. Кошкин В.А., Романова О.И. Модифицированный метод изучения фотопериодической

- чувствительности образцов гречихи//Материалы XIV Всероссийской конференции «Фундаментальные исследования и инновации в национальных исследовательских университетах». 2010. Санкт-Петербург. Изд. Политехнического у-та. – Т. 1. – С. 345-347.
7. Matano T., Ujihara A. Differentiation of agroeotypes of *Fagopyrum esculentum* Moench. in Japan//Proc. 1 Int. Symp. on Buckwheat. – Ljubljana (1980). 1981. – P. 7-12.
8. Baniya B.K., Riley K.W., Donghol D.M. S., Sherchan K.K. Characterization and evaluation of Nepalese buckwheat (*Fagopyrum* ssp.) landraces//Proc. 5 Int. Symp. on Buckwheat. – China, 1992. – P. 64-74.
9. Фесенко Н.Н., Романова О.И., Мартыненко Г.Е., Фунатзуки Х. Экологическая изменчивость архитектуры российских и японских сортов гречихи // Аграрная Россия. – 2002. – №1. – С. 68-72.
10. Гораш А.С. Особенности зоны ветвления стебля разных сортов гречихи // в кн. Генетические основы селекции и семеноводства гречихи.- Кишинев: КСХИ, 1985. – С. 83-88.
11. Lachmann S., Adachi T. Inheritance of photoperiod-induced flowering in common buckwheat// Proc. 5 Int. Symp. on Buckwheat. – China, 1992. – P. 105-110.

*Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по теме №0662-2019-0006 и согласно тематическому плану ВНИИЗБК по теме №0636-2019-0009.*

#### **INTRASPECIFIC VARIABILITY IN PHOTOPERIODIC SENSITIVITY AS A FACTOR IN THE EXPANSION OF FAGOPYRUM ESCULENTUM MOENCH**

**O.I. Romanova, A.N. Fesenko\*, N.N. Fesenko\*, I.N. Fesenko\***

FEDERAL RESEARCH CENTER «N.I. VAVILOV ALL-RUSSIAN INSTITUTE OF PLANT GENETIC RESOURCES»

\*FSBSI «FEDERAL SCIENTIFIC CENTER OF LEGUMES AND GROAT CROPS»

**Abstract:** *The sensitivity of local populations and varieties of buckwheat of various ecological and geographical origins to length of light day was analyzed. The evaluation was carried out in greenhouse conditions during 1999...2015 in Pushkin, Leningrad region. The coefficient of plant photoperiodic sensitivity was calculated as  $C_{phs} = T1 / T2$ , where T1 and T2 are the durations of the period from seedlings to the beginning of flowering (days) in buckwheat plants grown respectively in a long natural (18h – 18h 52min) and short 12-hour day. The conditions of the short day were modeled by covering the plants with light-tight caps for 30 days from the moment the seedlings appeared. Although buckwheat is a short-day plant by origin, among the populations formed in various conditions («low-latitude» and «high-latitude»), there is a wide polymorphism in photoperiodic sensitivity. Expansion of the buckwheat areal to the North was associated with a decrease in plant sensitivity to day length: in regions located above 50° N, the shares of populations with very weak ( $C_{phs} = 1,00-1,10$ ) and weak ( $C_{phs} = 1,11-1,20$ ) sensitivity were equal, and amounted to 44,3% each. In countries located below 50° N, the shares of such populations were only 29,7% and 25,7%, respectively. The least photoperiodically sensitive samples were of the Eastern European agro-type, including many Russian varieties. Samples of buckwheat from the main centers of its genetic diversity (southern China, Nepal, Bhutan, India, etc.) located near the tropics manifest the highest photoperiodic sensitivity.*

**Keywords:** *Fagopyrum, photoperiodic sensitivity, polymorphism.*