

DANUTA MIAZGA**ANTHONY J. WORLAND**¹**KRZYSZTOF KOWALCZYK****MARIA CHRZĄSTEK****EDYTA PACZOS**

Instytut Genetyki i Hodowli Roślin

Akademia Rolnicza, Lublin

¹John Innes Centre, Norwich, Anglia

Pleiotropowe efekty genu *Ppd1* na plon i jego komponenty w liniach rekombinacyjnych pszenicy zwyczajnej

Pleiotropic effects of *Ppd1* gene on yield and its components in recombinant lines of common wheat

W pracy badano pleiotropowe efekty genów *Ppd1* na plon i jego komponenty w liniach rekombinacyjnych: Avalon (Mara 2D), Avalon (Ciano 2D), Brigand (Mara 2D), Brimstone (Mara 2D), Brimstone (Ciano 2D), Mercia (Mara 2D), Norman (Mara 2D), Rendezvous (Mara 2D) oraz w odmianach Avalon, Brigand, Brimstone, Mercia, Norman i Rendezvous. Doświadczenie przeprowadzono w latach (1997/98, 1998/99) w Gospodarstwie Doświadczalnym w Czesławicach. Każdego roku wysiewano siewnikiem poletkowym około 550 kiełkujących ziarniaków na 1 m² na poletka o powierzchni 5m² w czterech powtórzeniach. Analizowano liczbę dni od 1 maja do pełni kłoszenia, wysokość roślin, liczbę kłosek w kłosie, liczbę ziarniaków w kłosie, ciężar ziarniaków z kłosa, masę 1000 ziarniaków, płodność kłoska i plon ziarna z poletka.

W dwuletnich badaniach linie rekombinacyjne z genami *Ppd1* kłosiły się istotnie wcześniej niż odmiany kontrolne. Wartość niektórych komponentów plonu analizowanych form zależała głównie od roku i w mniejszym stopniu od linii.

Słowa kluczowe: geny niewrażliwości na długość dnia (*Ppd1*), komponenty plonu, linie rekombinacyjne, pszenica zwyczajna

Pleiotropic effects of the *Ppd1* genes on yield and its components were investigated using homozygous recombinant lines: Avalon (Mara 2D), Avalon (Ciano 2D), Brigand (Mara 2D), Brimstone (Mara 2D), Brimstone (Ciano 2D), Mercia (Mara 2D), Norman (Mara 2D), Rendezvous (Mara 2D) and parental cultivars Avalon, Brigand, Brimstone, Mercia, Norman and Rendezvous. Experiments were carried out over two seasons (1997/1998, 1998/1999) in the experimental farm in Czesławice. Every year about 550 germinated kernels per m² were machine-sown on 5 m² plots in four replicates. Number of days from May 1st until full ear emergence, plant height, number of spikelets per spike, number of grains per ear, weight of grains in ear, 1000 grain weight, spikelet fertility and plot yield were analyzed.

During two seasons the recombinant lines with the *Ppd1* gene showed accelerated ear emergence. The differences between the analyzed recombinant lines and their control (cultivars with the *Ppd1* gene) were significant. Value of some yield components depended mainly on a year and to a lower degree, on recombinant lines.

Key words: day length insensitivity genes (*Ppd1*), yield components, recombinant lines, common wheat

WSTĘP

Długość dnia jest jednym z głównych czynników wpływających na szybkość rozwoju pszenicy. W warunkach tropikalnych u pszenicy jarej długość okresu wegetacyjnego wynosi około 10 tygodni, a u fotoperiodycznie wrażliwej pszenicy ozimej w chłodnym klimacie europejskim rozszerzony jest prawie do całego roku. (Worland i in., 1993).

Genetyczna kontrola niewrażliwości na fotoperiod jest uwarunkowana przez wiele genów znajdujących się na różnych chromosomach. Największy wpływ na ekspresję tej cechy mają geny *Ppd1*, *Ppd2* i *Ppd3* zlokalizowane na chromosomach 2 grupy homeologicznej (2D, 2B i 2A odpowiednio) (Welsh i in., 1973; Law i in., 1978; Scarth i Law, 1984). Ponadto geny zlokalizowane na innych chromosomach z pierwszej i szóstej grupy homeologicznej (Law, 1998) oraz na 3D (Miura i Worland, 1994), 4B (Halloran i Boydell, 1967) wpływają również na termin kłoszenia.

Aby dokładnie określić efekty genów *Ppd1* w John Innes Centre w Anglii wyprowadzono serię homozygotycznych rekombinacyjnych linii Cappelle-Desprez (Mara 2D) (Worland i in., 1988). Linie te badano w kilku krajach: w Anglii (Worland i in., 1988), Jugosławii (Worland i in., 1988, 1990), Niemczech (Worland i in., 1991; Börner i in., 1993) i Polsce (Miazga i in., 1993, 1995). Miazga i wsp. (1993) stwierdzili, że w warunkach Polski geny *Ppd1* wpływały na przyspieszenie kłoszenia, redukowały wysokość roślin oraz niektóre elementy plonu. Na podstawie badań przeprowadzonych w tych krajach nad serią linii rekombinacyjnych Cappelle-Desprez (Mara 2D) wynika, że plejotropowe efekty genu *Ppd1* na termin kłoszenia i kwitnienia oraz inne elementy plonu zależą również od warunków środowiska (Börner i in., 1993; Worland i in., 1993).

W celu sprawdzenia, czy działanie tego genu zależy także od tła genetycznego (odmiany biorcy) oraz źródła jego pochodzenia (odmiany dawcy) w John Innes Centre otrzymano serię linii rekombinacyjnych odmian: Avalon, Brigand, Brimstone, Mercia, Norman i Rendezvous, do których podstawiono chromosom 2D zawierający gen *Ppd1* odmian Mara i Ciano. Linie te są obecnie badane w Anglii i w Polsce.

MATERIAŁ I METODY

Przedmiotem pracy było osiem linii rekombinacyjnych: Avalon (Mara 2D), Avalon (Ciano 2D), Brigand (Mara 2D), Brimstone (Mara 2D), Brimstone (Ciano 2D), Mercia (Mara 2D), Norman (Mara 2D), Rendezvous (Mara 2D) oraz odmiany kontrolne: Avalon, Brigand, Brimstone, Mercia, Norman i Rendezvous.

Doświadczenie założono metodą bloków losowanych w czterech powtórzeniach w Gospodarstwie Doświadczalnym w Czesławicach w latach 1997/1998 i 1998/1999.

Przedplonem była fasola szparagowa. Ziarniaki wysiewano siewnikiem poletkowym na poletka o powierzchni 5 m². Na 1 m² wysiewano ok. 550 kiełkujących ziarniaków. Termin siewu oraz nawożenie było typowe dla pszenicy.

W okresie wzrostu i rozwoju roślin określono datę kłoszenia i na jej podstawie wyliczono liczbę dni, jaka upłynęła od 1 maja do pełni tej fazy. Do szczegółowej analizy zbierano po 20 roślin z każdego poletka w fazie dojrzałości pełnej. Analizowano następujące cechy: wysokość roślin, liczbę kłosek w kłosie głównym, liczbę ziarniaków w kłosie głównym, masę ziarniaków z kłosa głównego. Na podstawie uzyskanych wyników wyliczono płodność kłosa, masę 1000 ziarniaków. Linie rekombinacyjne oraz odmiany kontrolne zebrano kombajnem poletkowym Seedmaster Universal w celu określenia plonu ziarna z poletka, który przedstawiono w t/ha.

Otrzymane wyniki opracowano statystycznie. Analizę wariancji przeprowadzono dla każdego roku oddzielnie wykorzystując test F-Snedecora. W celu stwierdzenia istotności różnic pomiędzy obiektami zastosowano przedziały ufności Tukeya.

WYNIKI I DYSKUSJA

Na podstawie przeprowadzonych badań stwierdzono, że gen *Ppd1* wpływał na przyspieszenie terminu kłoszenia. We wszystkich kombinacjach stwierdzono istotną różnicę pomiędzy liniami rekombinacyjnymi a odmianami kontrolnymi w liczbie dni od 1 maja do pełni kłoszenia. Porównując linie Avalon (Mara 2D), Avalon (Ciano 2D), Brimstone (Mara 2D) i Brimstone (Ciano 2D) wykazano, że w dwuletnich badaniach nieznacznie bardziej wpływał na przyspieszenie terminu kłoszenia gen *Ppd1* wprowadzony od odmiany Mara. Różnice te jednak były niewielkie (tab. 1). Worland i wsp. (1998) analizowali linie rekombinacyjne Cappelle-Desprez, do których podstawiono allele *Ppd1* z odmian Mara i Ciano. Autorzy wykazali, że geny *Ppd1* pochodzące od odmiany Ciano bardziej przyspieszały termin kłoszenia, chociaż różnice były niewielkie. We wcześniejszych badaniach przeprowadzonych w Polsce nad liniami rekombinacyjnymi Cappelle-Desprez (Mara 2D) również wykazano, że formy z genami *Ppd1* kłosiły się istotnie wcześniej niż odmiana kontrolna (Miazga i in., 1993, 1995). Taką samą zależność stwierdziło wielu autorów na podstawie doświadczeń przeprowadzonych nad liniami rekombinacyjnymi, substytucyjnymi, monosomicznymi i odmianami z genami *Ppd1* w porównaniu do form z allelami *ppd1* (wrażliwe na długość dnia) (Worland i Law, 1986; Petrović i Worland, 1988; Worland i in., 1988; Worland i in., 1990; Börner i in., 1993; Stelmakh, 1998).

Pomiędzy badanymi liniami rekombinacyjnymi i odmianami kontrolnymi nie stwierdzono istotnych różnic w wysokości roślin (tab. 1). Tylko linie Mercia (Mara 2D) były nieco krótsze niż kontrola (odmiana Mercia). Natomiast pozostałe linie rekombinacyjne były nieco wyższe w porównaniu do odmian kontrolnych. Miazga i wsp. (1993, 1995) analizowali linie rekombinacyjne Cappelle-Desprez (Mara 2D) i wykazali, że geny *Ppd1* wpływały na redukcję wysokości roślin. Także Börner i wsp. (1993) badali w Niemczech linie Cappelle-Desprez (Mara 2D) i wykazali, że gen *Ppd1* wpływał na redukcję wysokości roślin. Poziom redukcji zależał od roku badań i wynosił od 1,86 cm w

1990 roku do 6,18 cm w 1991 roku. Z naszych badań przeprowadzonych nad liniami rekombinacyjnymi różnych odmian wynika, że wysokość roślin linii z genami *Ppd1* zależy w dużym stopniu od roku badań (tab. 1).

Tabela 1

**Pleiotropowe efekty genów *Ppd1* w liniach rekombinacyjnych pszenicy na plon i jego komponenty
(Czesławice 1998/1999)**
**Pleiotropic effects of *Ppd1* genes in recombinant lines of wheat on yield and its components
(Czesławice 1998/1999)**

Linia rekombinacyjna Recombinant lines	Liczba dni od 1V do kłoszenia Number of days from 1V to heading		Wysokość roślin Plant height (cm)		Liczba kłosek w kłosie głównym Number of spikelets in main spike		Liczba ziaren w kłosie głównym Number of grains in main spike		Ciężar ziaren z kłosa głównego Weight of grains in main spike (g)		Płodność kłoska Fertility of spikelets		Masa 1000 ziarniaków Weight of 1000 grains (g)		Plon z poletka Plot yield (t/ha)	
Rok Year	1998	1999	1998	1999	1998	1999	1998	1999	1998	1999	1998	1999	1998	1999	1998	1999
Avalon (Mara 2D)	29,0*	32,7*	72,3	84,0	20,6	14,9	52,7	35,9*	2,02	1,63*	2,56	2,39*	37,9	45,6	6,43*	5,94*
Avalon (Ciano 2D)	30,3*	33,0*	68,8	83,1	20,1	17,3	55,4	29,0	1,90	1,16	2,76*	1,66	34,6	41,5	8,38*	5,36*
Brigand (Mara 2D)	35,3	37,5	68,8	79,3	22,1	16,0	48,3	26,1	1,72	1,06	2,20	1,64	35,1	41,3	5,45	4,11
Brigand (Ciano 2D)	32,5*	33,5*	66,2	79,2	17,9*	17,5*	54,6*	30,4	1,53	1,27	3,02*	1,72	26,5	42,5	4,03*	5,30
Brimstone (Mara 2D)	37,0	38,2	65,4	80,7	20,2	15,0	45,1	31,2	1,41	1,45	2,37	2,09	35,8	46,3	7,80	5,74
Brimstone (Ciano 2D)	28,3*	32,5*	71,6	83,6	19,5*	16,0	53,4*	23,9	1,63	1,11	2,74*	1,51	30,1	45,3	7,83*	5,54*
Mercia (Mara 2D)	29,0*	33,0*	71,7	81,1	18,2*	16,5	51,3*	27,1	2,15*	1,25	2,80*	1,68	42,4	46,3	6,68	5,86*
Mercia (Ciano 2D)	31,8	36,5	68,9	78,1	22,0	16,8	34,0	30,4	1,25	1,24	1,54	1,81	37,0	41,7	6,25	4,51
Norman (Mara 2D)	29,3*	33,7*	76,5	77,4	20,2	17,0	47,7	30,1	1,56	1,13	2,38	1,76	32,7	37,5*	7,30	5,98*
Norman (Ciano 2D)	37,3	38,2	79,7	79,6	20,9	17,7	45,2	24,5	1,50	1,13	2,17	1,38	33,7	46,8	6,86	4,34
Randevous (Mara 2D)	27,8*	33,5*	74,1	81,9	18,4	16,6	41,7	28,3	1,83	1,29*	2,29	1,71	43,8	46,1*	7,33*	5,85
Randevous (Ciano 2D)	36,0	37,0	72,9	78,8	19,8	17,1	42,8	21,9	1,48	0,87	2,14	1,28	35,8	40,0	6,24	6,17
Randevous (Mara 2D)	32,5*	33,0*	66,2	87,8	20,2	16,0	46,7	28,8	1,54	1,18	2,33	1,81	33,0	41,6	3,72*	5,61*
Randevous (Ciano 2D)	36,5	36,2	59,9	84,3	20,0	15,1	48,5	24,6	1,32	1,12	2,43	1,66	26,7	45,6	2,72	6,73

* — Istotne różnice pomiędzy linią i odmianą kontrolną przy $p = 0,05$

* — Significant differences between a line and its control variety at $p = 0,05$

Analizując liczbę kłosek w kłosie głównym w liniach rekombinacyjnych w porównaniu z kontrolą istotne różnice stwierdzono tylko w dwóch kombinacjach. W pierwszym roku badań linie Brigand (Mara 2D) wytworzyły istotnie mniej kłosek w kłosie głównym niż odmiana kontrolna, natomiast w drugim istotnie więcej (tab. 1). W porównaniu do odmiany Brimstone istotnie więcej kłosek w kłosie głównym wytworzyły linie Brimstone (Mara 2D) i Brimstone (Ciano 2D) w pierwszym roku badań,

natomiast w drugim wartości tej cechy były zbliżone. Z przeprowadzonych badań wynika, że liczba kłosek w kłosie głównym zależy w dużym stopniu od roku badań. Podobne zależności wykazali wcześniej w liniach rekombinacyjnych Cappelle-Desprez Börner i wsp. (1993), Miazga i wsp. (1993) oraz Worland i wsp. (1998).

Istotnie więcej ziarniaków w kłosie w porównaniu do kontroli zawiązały linie Avalon (Mara 2D) w 1999 r. oraz Brigand (Mara 2D), Brimstone (Mara 2D) i Brimstone (Ciano 2D) w pierwszym roku badań. Worland i wsp. (1998) badali linie Cappelle-Desprez z podstawionymi genami *Ppd1* z odmian Mara i Ciano w Anglii i w Niemczech. Autorzy wykazali, że linie Cappelle-Desprez (Mara 2D) w obu krajach zawiązywały więcej ziarniaków w kłosie. Natomiast w liniach rekombinacyjnych Cappelle-Desprez (Ciano 2D) w Anglii stwierdzili wyższą, a Niemczech niższą wartość tej cechy niż u form kontrolnych.

W dwuletnich badaniach analizowane linie rekombinacyjne z genami *Ppd1* charakteryzowały się wyższym ciężarem ziarniaków z kłosa w porównaniu do kontroli, z wyjątkiem serii Brigand i Brimstone w drugim roku badań. Istotnie wyższą wartość tej cechy stwierdzono w liniach Brimstone (Ciano 2D) w 1998 roku oraz Avalon (Mara 2D) i Norman (Mara 2D) w 1999 roku. Worland i wsp. (1998) stwierdzili, że w Niemczech wartość tej cechy była wyższa, ale tylko w liniach rekombinacyjnych Cappelle-Desprez (Mara 2D).

W pierwszym roku badań wszystkie linie rekombinacyjne z genami *Ppd1* posiadały wyższą płodność kłosa w porównaniu do form z allelami *ppd1* (z wyjątkiem Rendezvous (Mara 2D)). Natomiast w drugim roku tylko w liniach Brigand (Mara 2D), Brimstone (Mara 2D) i Brimstone (Ciano 2D) wartości tej cechy były niższe w porównaniu do odmian kontrolnych, ale różnice nie były istotne. Natomiast istotnie wyższą płodność kłosa stwierdzono w liniach Avalon (Ciano 2D), Brigand (Mara 2D), Brimstone (Mara 2D) i Brimstone (Ciano 2D) w pierwszym roku badań oraz w Avalon (Mara 2D) w drugim (tab. 1). Worland i wsp. (1998) analizowali efekty pleiotropowe genów *Ppd1* w liniach rekombinacyjnych Cappelle-Desprez (Mara 2D) i Cappelle-Desprez (Ciano 2D). Autorzy wykazali, że badane linie z genami *Ppd1* w Anglii charakteryzowały się wyższą płodnością kłosa. W Niemczech natomiast linie Cappelle-Desprez (Mara 2D) miały wyższą a Cappelle-Desprez (Ciano 2D) nieznacznie niższą wartość tej cechy niż formy kontrolne.

Masa 1000 ziarniaków w analizowanych formach zależała głównie od roku badań oraz w mniejszym stopniu od linii. Wyższe wartości tej cechy stwierdzono w 1999 roku. W drugim roku badań w porównaniu do form kontrolnych istotnie wyższą masę 1000 ziarniaków stwierdzono w linii Norman (Mara 2D), a istotnie niższą w Mercia (Mara 2D). Worland i wsp. (1998) wykazali niekorzystne efekty pleiotropowe genów *Ppd1* pochodzących z odmian Mara i Ciano na wartość tej cechy w Anglii. Natomiast w Niemczech linie Cappelle-Desprez (Mara 2D) z genami *Ppd1* miały niższą, a Cappelle-Desprez (Ciano 2D) wyższą wartość tej cechy niż u form kontrolnych.

Plon ziarna z poletka był zróżnicowany w zależności od roku badań i linii. Istotnie niższy plon ziarna z poletka stwierdzono w linii Brigand (Mara 2D) w 1998 roku oraz Rendezvous (Mara 2D) w 1999 roku. Istotnie wyższą wartość tej cechy w obu latach badań stwierdzono w liniach Avalon (Mara 2D), Avalon (Ciano 2D) i Brimstone (Mara 2D). We wcześniejszych badaniach Miazga i wsp. (1993) w warunkach Polski wykazali

niekorzystne efekty genów *Ppd1* na plon ziarna z poletka w liniach rekombinacyjnych Cappelle-Desprez (Mara 2D). Natomiast Börner i wsp. (1993) stwierdzili zróżnicowaną wartość tej cechy w zależności od roku badań.

WNIOSKI

1. W analizowanych liniach rekombinacyjnych geny *Ppd1* wpływały na przyspieszenie terminu kłoszenia.
2. Na podstawie dwuletnich badań stwierdzono, że wartość niektórych komponentów plonu analizowanych form zależała głównie od roku oraz w mniejszym stopniu od genotypu.

LITERATURA

- Börner A., Worland A. J., Plaschke J., Schumann E., Law C. N. 1993. Pleiotropic effects of genes for reduced height (*Rht*) and day-length insensitivity (*Ppd*) on yield and its components for wheat grown in Middle Europe. *Plant Breeding* 111: 204 — 216.
- Halloran G. M., Boyde C. W. 1967. Wheat chromosomes with genes for photoperiodic response. *Canad J Genet Cytol.* 9: 394 — 398.
- Law C. N. 1998. Genetic control of flowering in wheat — a personal view. *Proc of the 10th EWAC Conference*, Viterbo, Italy, *EWAC Newsletter* 46 — 52.
- Law C. N., Sutka J., Worland A. J. 1978. A genetic study of day-length response in wheat. *Heredity* 41: 185 — 191.
- Miazga D., Worland A. J., Kowalczyk K. 1993. Pleiotropowe efekty genów *Ppd1* i *Rht8* na chromosomie 2D pszenicy zwyczajnej. *Zesz. Probl. AR we Wrocławiu, Rolnictwo LVIII*, 223: 223 — 228.
- Miazga D., Worland A. J., Kowalczyk K. 1995. Pleiotropic effects of *Rht* and *Ppd* genes on yield and its components in Poland. *Proc of the 9th EWAC Conference*, Gatersleben-Wernigerode, Germany, *EWAC Newsletter* 161 — 162.
- Miura H., Worland A. J. 1994. Genetic control of vernalisation and day length responses and earliness per se by the homeologous group 3 chromosomes in wheat. *Plant Breeding* 113: 160 — 169.
- Petrović S., Worland A. J. 1988. The use of reciprocal monosomic analysis to detect variation between certain chromosomes of the wheat varieties Bersée and Sava. *Proc. of the 7th Int. Wheat Genet. Symp.* Cambridge, England: 629 — 633.
- Scarff R., Law C. N. 1984. The control of the day-length response in wheat by the group 2 chromosomes. *Z. Pflanzenzüchtg.* 92: 140 — 150.
- Stelmakh A. F. 1998. Genetic system regulating flowering response in wheat. *Euphytica* 100: 359 — 369.
- Welsh J. R., Keim D. L., Pirasteh B., Richarda R. D. 1973. Genetic control of photoperiod response in wheat. *Proc. of 4th Int. Wheat Genet. Symp.*, Missouri, USA: 879 — 884.
- Worland A. J., Börner A., Petrović S. 1991. Co-operative on climatic adaptability of dwarfing genes. *EWAC Workshop*, Cordoba, Spain: 1 — 5.
- Worland A. J., Law C. N. 1986. Genetic analysis of chromosome 2D of wheat. *Z. Pflanzenzüchtg.* 96: 331 — 345.
- Worland A. J., Law C. N., Petrović S. 1988. Pleiotropic effects of the chromosome 2D genes *Ppd1*, *Rht8* and *Yr16*. *Proc. of the 7th Int. Wheat Genet. Symp.* Cambridge, England: 669 — 674.
- Worland A. J., Law C. N., Petrović S. 1990. Height reducing genes and their importance to Yugoslavian winter varieties. "Savremena Poljoprivreda", *Zbornik*, 38 (3/4): 245 — 257.
- Worland A. J., Law C. N., Börner A., Petrović S. 1993. The utilization of photoperiodic response genes in breeding winter wheat varieties adapted to specific European ecoclimatic conditions. *Proc. of the 8th Int. Wheat Genet. Symp.*, Beijing, China: 1055 — 1060.

Worland A. J., Börner A., Korzun V., Li W. M., Petrović S., Sayers E. J. 1998. The influence of photoperiodic genes on the adaptability of European winter wheats. *Euphytica*, 100: 385 — 394.