Вавиловский журнал генетики и селекции
Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2026;30(7):985-999

doi 10.18699/vjgb-26-100

Принципы формирования «Каталога символов генов пшеницы» в XXI веке: один объект – два подхода

Н.П. Гончаров

Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия
gonch@bionet.nsc.ru

Аннотация. Рассматриваются предложенные в работе "Updated guidelines for gene nomenclature in wheat" («Обновленные рекомендации по номенклатуре генов пшеницы»), опубликованной в журнале "Theoretical and Applied Genetics" в 2023 г. (т. 136, с. 72), принципы формирования в XXI в. «Каталога символов генов пшеницы». Обсуждается обоснованность использования рекомендованных авторами "Updated guidelines…" в качестве примеров для подражания информации о генах *Q*, *Rht*, *Ppd* и *Vrn*, их символах и номенклатуре. Эти гены контролируют хозяйственно важные признаки пшеницы, а именно: ген *Q* (*spelt factor*) обусловливает «синдром доместикации», гены *Rht* и *Ppd*, связанные с успехом «зеленой революции», контролируют соответственно «короткостебельность» (от англ. *reduce height*) и «реакцию на короткий день (фотопериод)» (от англ. *response to photoperiod*), гены *Vrn* контролируют «тип (яровость/озимость) и скорость развития» (от англ. *response to vernalization*). Кроме того, *Q* ген – один из ключевых в построении систем рода *Triticum* L. Анализируются вопросы, касающиеся генетического контроля этих четырех, «модельных», с точки зрения авторов, признаков. Обосновывается вывод о неудачности этих примеров и необходимости более тщательного, продуманного и ответственного подхода к предлагаемым номенклатурным инновациям. Обсуждается, почему статья S.A. Boden и его коллег никак не повлияла на подбор данных для редакции 2024 г. «Каталога символов генов пшеницы» и почему механизмы выработки приемлемых правил стандартизации представления информации о генах пшеницы, их номенклатуре и перспективах наведения порядка в единообразии представления информации и решении проблем несоответствия названий, функций генов, их символов и т. д. не нашли отражения в "Updated guidelines…". Отмечено, что не впервые информационные ресурсы не успевают приспособиться к предлагаемой исследовательскому сообществу парадигме, которое в очередной раз столкнувшись с десятилетиями копившимися проблемами, связанными с номенклатурой генов и их символикой у пшеницы, не только не находит пути их решения, но и не способно создать в силу принципиальных различий в подходах молекулярной биологии и генетики приемлемый рабочий механизм для этого.

Ключевые слова: пшеница; Каталог символов генов; номенклатура генов

Для цитирования: Гончаров Н.П. Принципы формирования «Каталога символов генов пшеницы» в XXI веке: один объект – два подхода. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2026;30(7):985-999. doi 10.18699/vjgb-26-100

Финансирование. Работа выполнена при финансовой поддержке государственного бюджетного проекта FWNR-2026-0029.

Principles of producing the 'Catalogue of Gene Symbols for Wheat' in the 21st century: one object of research – two approaches

N.P. Goncharov

Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia
gonch@bionet.nsc.ru

Abstract. The review examines the principles of the compilation of the 'Catalogue of Gene Symbols for Wheat' in the 21st century, declared in the Boden et al. article "Updated guidelines for gene nomenclature in wheat" (Theoretical Applied Genetics, 2023. Vol. 136. P. 72). The validity of the using the information about a number of traits is controlled by *Q*, *Rht*, *Ppd*, *Vrn* genes proposed by the authors of the "Updated guidelines…" as a key samples are discussed. These genes control the most agronomy important wheat traits, namely the *Q* gene (spelt factor) control the complex of traits that cause the 'domestication syndrome'; the *Rht* and *Ppd* genes control two traits associated with the success of the 'Green revolution' – 'reduced heigth' and 'response to a short day (photoperiod)'; *Vrn* genes control 'the type of growth habit (spring *vs.* winter)'. In addition, *Q* gene is one of the key genes in classification of genus *Triticum* L. The questions of genetic control of these four 'model', according to the Boden et al., characters consider in detail by me. The conclusion is made that the examples are unsuccessful and that a more thorough, well-thought-out, and responsible approach to the proposed nomenclature innovations is required. It is discussed why the article by Boden et al. did not in any way affect the principles of data selection for the new edition of the 'Catalogue…' published in September

© Гончаров Н.П., 2026
Контент доступен под лицензией Creative Commons Attribution 4.0

2024. And also it is viewed why the mechanisms for developing acceptable rules for standardizing the presentation of wheat genes data and the prospects for establishing order in the uniformity of information presentation and in solving problems of inconsistency between names, functions and symbols of wheat genes, etc., were not reflected in the "Updated guidelines… ". It should be noted that, not for the first time, information resources do not have time to adapt to the proposed research community and face decades of accumulated problems related to the nomenclature of genes and their symbols in wheat. The wheat research community does not find the way to solve these problems. In addition, it is not even possible to create, due to fundamental differences in the approaches of molecular biology and genetics, an acceptable working mechanism for this.

Key words: wheat; Catalogue of gene symbols; gene nomenclature

For citation: Goncharov N.P. Principles of producing the 'Catalogue of Gene Symbols for Wheat' in the 21st century: one object of research – two approaches. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Vavilov J Genet Breed*. 2026;30(7):985-999. doi 10.18699/vjgb-26-100

Введение

Статья С.А. Бодена и его коллег «Обновленное руководство по номенклатуре генов пшеницы» своевременно поднимает ряд важных вопросов, связанных с основополагающими принципами составления «Каталога символов генов пшеницы» (Boden et al., 2023), которые, несомненно, требуют скрупулезного публичного обсуждения. Ее авторы попытались декларировать, очертить, формализовать и даже детально обсудить ряд проблем, с которыми сталкивались составители «Каталога…» в течение последних 50 лет, начиная с опубликования его первой редакции (McIntosh, 1973). Отметим, что попытки формализовать и единообразить правила представления информации о генах пшеницы с целью упорядочивания употребления их несогласованных названий (номенклатуры) и символов предпринимались и ранее (см., например, Hart et al., 1993).

Первоначально многочисленные «Каталоги генов пшениц» (Ausemus et al., 1946; Smith et al., 1948; Sears, 1954; Morris, 1959, 1982; и др.) создавались с середины XX в. как базы данных (БД) результатов исследований генетики видов рода *Triticum* L. – одной из основных хлебных культур мира. Их составители преследовали разные цели. Так у L. Smith с коллегами (1948) и E.R. Sears (1954) это сводки их собственных результатов, тогда как E.R. Ausemus с коллегами (1946) стремились объединить все полученные на тот момент времени данные по генетике пшениц. R. Morris (1959–1982) и Н.П. Гончаров (1983, 1985, 1988, 1992; Goncharov, 1996) обобщали информацию, связанную с изучением генетики пшениц с использованием анеуплоидов, полученных соответственно на зарубежных и отечественных моносомных ($2n = 6x = 41$) и иных анеуплоидных линиях (Worland, 1988; Гончаров, 1992).

Ожидалось, что выпуск «Каталога…» (McIntosh, 1973) и привязка его переизданий ко времени проведения Международных симпозиумов по генетике пшеницы кардинально изменит ситуацию. Однако переход составления «Каталога генов пшеницы» от одной группы исследователей (Ausemus et al., 1946) к другой (McIntosh, 1973) сразу же вызвал терминологическую путаницу, поскольку R.A. McIntosh работал еще и над аутентичностью названий признаков и символикой генов, используемых для их обозначения. Информация, размещенная в обзорной работе L. Smith с коллегами (1948), как и описание генов, контролирующих фенотипы мутантов, полученных у однозернянки *Triticum monococcum* L. японским исследователем K. Yamashita (табл. 1), так и осталась невостребованной. В настоящее время генетическая коллекция мутантов *T. monococcum*, созданная группой L. Smith в 1930–1950 гг., утеряна, а созданная в 1960-е годы K. Yamashita не столь разнообразна (см. табл. 1), и, возможно, поэтому они не были включены в интенсивные генетические исследования.

В отличие от других «Каталогов», при создании «Каталога символов генов пшениц» произошло смешение жанров (McIntosh, 1973), и его «Каталог…» с самого начала не был суммирующим списком информации о всех генах, так как в него включались только те публикации, которые составитель посчитал наиболее значимыми. Таким образом, была создана специфическая база данных, а именно «список избранных публикаций избранных генов пшениц» (McIntosh, 1973; McIntosh et al., 2013, 2017; и др.). Вероятно, ввиду ограниченности объема (листажа) трудов международных симпозиумов по генетике пшеницы, «Каталог...» с каждым годом демонстрировал все бóльшую степень субъективности при подборе информации. Фундаментальный вопрос, должны ли составители не только собирать информацию, но и оценивать ее с точки зрения своих взглядов, убеждений и предпочтений, в "Updated guidelines..." не рассматривается и остается открытым для обсуждения.

Кроме того, со временем издание печатных копий «Каталога...» стало не только непомерно дорогим, а часто и невозможным после прекращения выпуска специализированных журналов, таких как "Wheat Information Services" (Япония) и "Annual Wheat Newsletters" (США). Даже формат «Дополнений к Каталогу...» на веб-сайте Национального института генетики (Япония) (URL: http://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/symbolClassList.jsp (дата обр. 20 мая 2026 г.)) не спас ситуацию, так как поддержание больших баз данных требует значительных людских и финансовых ресурсов. Кроме того, критерии отбора данных до сих пор остаются непрозрачными и даже не декларируются однозначно (см. Boden et al., 2023), поэтому не все наиболее важные с точки зрения генетики пшеницы публикации в итоге попадают в «Каталог...» R.A. McIntosh и его коллег. Необходимость выбирать для печатной версии только ключевые из наиболее значимых публикаций для его электронного варианта потеряла актуальность и стала необязательной, поскольку задача экономии его объема

Таблица 1. Список мутантов *T. monococcum*, полученных K. Yamashita (цит. по: Гончаров, 2012)

Фенотип	Линия
«Дикий» тип	KU 104-1 (син. КТ 3-1)
Скороспелый (early mutant)	KU 104-2 (син. КТ 3-5)
Спиральный (spiral mutant)	КТ 3-6
«Увядшая роза» (гетерогенный) (old rose (hetero) mutant)	КТ 3-7
Хлорина (light green mutant)	КТ 3-8
Оранжевый проросток (orange mutant)	КТ 3-9
Безвосковый, *ej* (non-glossy mutant)	КТ 3-10
Скороспелый, спиральный (early, spiral mutant)	КТ 3-11
Скороспелый, зеленый (early, green mutant)	КТ 3-12
Восковой в полоску, *ej* (glossy (stripe) mutant)	КТ 3-13
Альбина (albino mutant)	КТ 3-14
Карлик (pigmy mutant)	КТ 3-15
Карлик с узкой листовой пластинкой (pigmy, narrow leaf mutant)	КТ 3-16
Фиолетово-красный колеоптиле, хлорина (purple coleoptiles, chlorophyll b-deficient mutant)*	КТ 3-17
fuse mutant**	КТ 3-18
nh. mutant**	КТ 3-19
sg. mutant**	КТ 3-20
Хлорина (moegi mutant)	КТ 3-21
Короткостебельный (dwarf mutant)	КТ 3-22
С черной чешуей, *Bg* (black glume mutant)	КТ 3-23
Ветвистоколосый (branched spike mutant)	КТ 3-24
Голозерный, *Sog1* (naked spike mutant)***	КТ 3-25
С завернутой чешуей (wrapped glume mutant)	КТ 3-26
Со скрученными листьями (rolled leaf mutant)	КТ 3-27
Короткостебельный со скрученными листьями (rolled leaf, dwarf mutant)	КТ 3-28
Скороспелый (early, snith mutant)	КТ 3-29

Примечание. «Дикий» тип (KU 104-1) – из коллекции Университета г. Хоккайдо, 1927 г.; остальные мутантные формы получены из него. *, *** Дополнительная информация от N. Watanabe (2004) и N. Watanabe (2017) соответственно. ** Нет информации.

(электронного варианта) оказалась излишней. Тем не менее переход на представление баз данных в онлайн-версии ситуацию радикально не улучшил.

Молекулярно-биологические данные *vs.* результатов классического генетического анализа и их паритет

Конец XX–начало XXI в. ознаменовались лавинообразным ростом количества публикаций, связанных с использованием молекулярных маркеров, по этой причине R.A. McIntosh привлек молекулярных биологов в качестве сосоставителей «Каталога...». В дополнение к спискам функциональных генов они начали включать в «Каталог...» не только QTLs, но и другие фрагменты ДНК. Это произошло, несмотря на то что эвристическая полезность ДНК-маркеров для эффективного картирования функциональных генов до сих пор не очевидна (Burger, 2016), а информативное содержание QTLs все еще обсуждается. При этом S.A. Boden с коллегами (2023) совершенно правильно продекларировали ряд основополагающих принципов составления «Каталога…» и даже попытались дать примеры удачного и адекватного, с их точки зрения, использования символов генов. К глубокому сожалению, тритикологи на публикацию установочных нормативов никак не прореагировали (см. сайт PubMed®).

Рассмотрим общие положения статьи, которые, к сожалению, не опираются на четко сформулированную их авторами теоретическую базу, а именно:

1. Авторы “Updated guidelines…” не рассматривают ключевые для «Каталога…» понятия «признак»/«фенотип» и «ген»/«генотип», которые у генетиков и молекулярных биологов существенно отличаются. Даже введя термин «молекулярный фенотип» (Boden et al., 2023, p. 8), они не формализуют его. При этом неоднозначность в определении фенотипов признаков генетиками и молекулярными биологами ими не оговорена.

2. Авторами не определены принципы классификации морфологических, биохимических, физиологических и других признаков (качественные/количественные) как с точки зрения потенциальных различий в характере их генетического контроля, так и в соответствии с выполняемой ими функцией (см., например, раздел «1.67. Реакция на яровизацию» или «1.42. Уменьшение высоты растения» «Каталога…»).

3. Понятия «ген» и «локус» авторами не определены, а написание символов генов не унифицировано. Хотя благие намерения просматриваются: «Название должно кратко описывать основные характеристики, связанные с фенотипом, полученным благодаря мутантным или аллельным формам локуса. Например, гены, участвующие в яровизационной реакции цветения, были названы *VERNALISATION* (*VRN*)[1], а те, которые снижают высоту растения, – *REDUCED HEIGHT* (*RHT*). За исключением для нескольких классических названий генов, например *Q*, *C*, *s*[2], следует избегать использования однобуквенных обозначений» (Boden et al., 2023, p. 3).

4. Понятия «доминантность» и «рецессивность» авторами не определены, хотя они служат важнейшими характеристиками генов не только при изучении наследования признаков (см., например, ниже раздел «Чувствительность к фотопериоду»), но и для успешного выполнения селекционных программ, в частности для планирования объемов скрещиваний и выбора стратегий для последующего отбора в гибридных популяциях. Наконец, определение «доминантный/рецессивный аллель» не является общим: в «Каталоге…» очень много генов имеют неунифицированную систему обозначения, например, символы *Vrn*/*vrn*, в то же время *Ppd-1a*/*Ppd-1b* или *Rht-8*/*Rht-8a* и т. д. И если в первом случае символ "*a*" в гене *Ppd-1a* – это доминантный аллель, то во втором, *Rht-8a* – это всего лишь первый из описанных молекулярный фенотип (в терминах S.A. Boden с коллегами (2023) безотносительно его доминантности/рецессивности). Таким образом, составители не только не потрудились стандартизировать обозначения доминантности/рецессивности, но и внесли дополнительную путаницу в уже устоявшуюся ранее номенклатуру. Кроме того, термины «доминантные аллели» и «рецессивные аллели» в разделе «Аллели» (Boden et al., 2023) даны без определения, в то время как в молекулярной биологии это просто разные нуклеотидные последовательности конкретного гена(-ов), в том числе содержащие и нефункциональные замены. Еще более удивительно, что в разделе «Руководство по номенклатуре генов, отвечающих за реакцию на патогены и вредителей» «Обновленных рекомендаций…» авторы зашли так далеко, что фактически опровергли менделевские принципы наследования: «Более того, доминирование отдельных аллелей может варьироваться в зависимости от окружающей среды, генетического фона и конкретной культуры патогена. Символы, обозначающие гены, реагирующие на болезни/вредителей, используются исследователями разных специальностей, и, поскольку они часто передаются устно [!? – *Н.Г.*], отношения доминирования неясны. Те аллели устойчивости, которые изначально обозначались строчными буквами, как правило, неправильно записывались прописными буквами» (Boden et al., 2023, p. 11). Несомненно, это «достойный мировоззренческий шаг» к 125-летию переоткрытия законов Менделя (Ермолаев, 2025).

5. Кодификация символов. Ни номенклатура генов, ни название признаков не подчиняются правилам, и их правописание строго не регламентировано. Например, возможна аббревиатура *TaVrn*, означающая ген *Vrn* у мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.), или *TdVrn* – у твердой (*T. durum* Desf.). Такие символы часто используются вместе со стандартным обозначением гена *Vrn*. Не оговорено, кто, на каком основании и как должен провести соотношение между разными системами обозначения генов и навести порядок в их номенклатуре? Следующий вопрос: как можно донести эту информацию до исследователей, если механизмы этого действа не прописаны? Необходимо отметить, что вопросы кодификации и стандартизации символов генов уже были рассмотрены более тридцати лет назад (Hart et al., 1993). G.E. Hart с коллегами (1993) предложили обозначать локусы пшеницы прямыми прописными (заглавными) буквами, например VRN1, рецессивные гены курсивом строчными буквами, например *vrn1*, а доминантные гены курсивом с прописной буквы, например *Vrn1*. В "Updated guidelines…" этот момент уже даже не обсуждают (Boden et al., 2023).

6. Не рассматривается унификация обозначения генов-ортологов у пшеницевых *Triticeae* Dumort. (Майстренко и др., 1998; Устьянцев, Гончаров, 2019; Yerzhebayeva et al., 2025), у межродовых гибридов этого семейства (Каминская и др., 2005) и видов-сородичей пшеницы (Takumi et al., 2011), хотя такие попытки ранее были предприняты (Hart, 1979; Hart et al., 1993).

7. О порядковых номерах генов. Кто должен следить за правильной нумерацией генов после того, как их число перевалило за полсотни? Например, ген *Pm* устойчивости к мучнистой росе, описанный Т.В. Лебедевой (1982, 1984, 1987), остался без порядкового номера, так как не весь экспериментальный материал при глобализации науки общедоступен. Никто не может присвоить новые порядковые номера этим генам, потому что никем в настоящее время уже не отслеживаются вновь описываемые гены устойчивости и по ним не создаются изогенные линии.

Для рассмотрения положений, в том числе изложенных выше в п. 3, возьмем в качестве примера четыре признака, контролируемых генами *Q*, *Rht*, *Ppd* и *Vrn*, три из которых предложены в "Updated guidelines…" (Boden et al., 2023, p. 3) в качестве примеров для подражания: «Примеры таких вариаций включают аллель *Q* доместицированной

[1] Некорректное название генов, должно быть "*response to vernalization*" (см. McIntosh, 1973). Кроме того, в "Updated guidelines…" прописными буквами часто совершенно необоснованно обозначаются не локусы, а гены (причем не обязательно доминантные). – *Здесь и далее примечания к цитатам из "Updated guidelines…" автора данной статьи*.

[2] Вообще-то, это не названия генов, а их символы, а именно: ген *Q* контролирует спельтоидный фенотип (*q* – s**q**uareheaded phenotype с не очень понятной этиологией (см. MacKey, 1954)), раньше обозначался «*S*» –spelt factor); *C* – compact spike, *s* – spherical grain (последние два см. (Sears, 1954)).

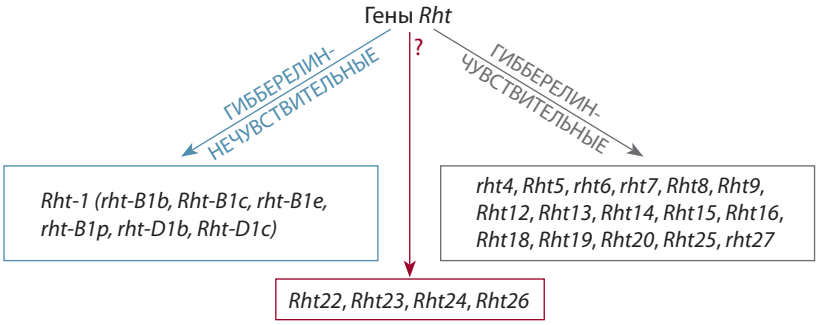


Рис. 1. Распределение генов *Rht* на нечувствительные и чувствительные к экзогенному гиббереллину, а также с невыясненной (?) реакцией на его воздействие (из: Сухих и др., 2021; с изменениями).

пшеницы, который придает колосу компактную форму[3] со свободно вымолачивающимся зерном[4], аллели коротокостебельности, которые снижают высоту растения и препятствуют полеганию за счет подавления чувствительности к фитогормонам[5], и аллели *PHOTOPERIOD-1*[6] – нечувствительности к фотопериоду[7], которые обеспечивают цветение на коротком дне (Peng et al., 1999; Simons et al., 2006; Beales et al., 2007; Debernardi et al., 2017)» (Boden et al., 2023, p. 1). Основная проблема, затрагивающая все три вышеперечисленные системы генов, заключается в том, что их фенотипическое проявление четко не определено ни в «Каталоге...», ни в "Updated guidelines…".

Спельтоидность (1.1.1. Squarehead/spelt)[8]

Комплекс признаков колоса пшеницы «неспельтоидный, голозерный, неломкий фенотип» *vs*. «спельтоидный, пленчатый, ломкий фенотип» получил название «синдром доместикации», который является важнейшим и одним из первых, включенных в селекцию и позволивших человеку успешно ввести в культуру (приспособить к возделыванию) полиплоидные твердую ($2n = 4x = 28$) и мягкую ($2n = 6x = 42$) пшеницы (Feldman, Levy, 2023). Этот комплекс признаков также является ключевым как для построения естественных систем (таксономий) рода *Triticum* (van Slageren, 1994; MacKey, 2005; Goncharov, 2011; Hammer et al., 2011), так и для хозяйственных (например, зерновая/кашная культуры (Zaharieva, 2010)) классификаций. Несмотря на наличие свидетельств, демонстрирующих доминирование фенотипа спельты (рис. 2), и результатов классической работы H. Nilsson-Ehle (1917), составители «Каталога…» с настойчивостью, достойной лучшего применения (URL: https://graingenes.org/GG3/sites/default/files/data_downloads/%20Catalogue%20of%20Gene%20Symbols%20for%20Wheat%20-%202017-2024.pdf (дата обр. 20 мая 2026 г.)), продолжают тиражировать ошибку цитогенетиков, работавших с анеуплоидами и, следовательно, с дозовым эффектом гена *Q* (MacKey, 1954). Отметим, что спельтоидный фенотип у гексаплоидных видов пшениц проявляется в двух случаях: 1) при наличии доминантного аллеля гена *Q* (Гончаров, 2012; Sormacheva et al., 2015) и 2) когда рецессивный ген *q* присутствует в одной дозе у анеуплоидов – моно- ($2n = 41$) или монотелосомиков ($2n = 40+t$), т. е. при гемизиготном состоянии хромосомы 5A или ее длинного плеча (MacKey, 1954; Sears, 1954). В F_1 гибридов от скрещивания *T. spelta* и мягкой пшеницы доминирует фенотип спельты – веретеновидность, пленчатость, ломкоколосость (см. рис. 2).



Рис. 2. Колосья с лицевой и боковой сторон родительских форм и их межвидовые гибриды F_1 (из: Sormacheva et al., 2015).
А – образец к-20564 *T. spelta*; *Б* – F_1 гибридов; *В* – сорт Triple Dirk *T. aestivum*.

Расщепление в F_2 гибридов соответствовало моногенному соотношению – три части спельты к одной нормы. С учетом полученных данных можно сделать вывод, что фенотип спельты доминирует, в то время как нормальная

[3] Компактоидный колос получается только при наличии четырех доз доминантного аллеля *Q* у тетраплоидных форм (Muramatsu, 1963), что связано с дозовым эффектом гена.
[4] Дикий тип – пленчатость.
[5] Не совсем так: в настоящее время описаны гены *Rht*, чувствительные к экзогенному гиббереллину, а есть нечувствительные (рис. 1).
[6] Некорректное название генов, должно быть *"response to photoperiod"* (см. McIntosh, 1973).
[7] Дикий тип – чувствительность.
[8] Здесь и далее в скобках приведены номера разделов и английские названия признаков согласно последней редакции «Каталога генов…» (URL: https://graingenes.org/GG3/sites/default/files/data_downloads/ %20Catalogue %20of %20Gene %20Symbols %20for %20Wheat %20- %202017-2024.pdf (дата обр. 20 мая 2026 г.)).

форма колоса – рецессивный признак (Sormacheva et al., 2015). Скрещивания между мягкой пшеницей и эндемичной грузинской спельтой *T. macha* Dekapr. et Menabde (Sormacheva et al., 2015), а также между дикорастущей *T. dicoccoides* (Körn. ex Aschers. et Graebn.) Schweinf. или возделываемой *T. dicoccum* Schrank ex Schuebl. полбами с любыми голозерными тетраплоидными видами (Кручинина, 2024) демонстрируют доминирование спельтоидного фенотипа полб (Nilsson-Ehle, 1917; Sormacheva et al., 2015). Вероятно, H. Nilsson-Ehle (1917) составители не читали: он писал на немецком. Отметим, что и в самом «Каталоге...» (URL: https://graingenes.org/GG3/sites/default/files/data_downloads/%20Catalogue%20of%20Gene%20Symbols%20for%20Wheat%20-%202017-2024.pdf (дата обр. 20 мая 2026 г.)) содержится ссылка {1550} на работу A.E. Watkins (1927) о доминировании фенотипа полбы.

Описан еще ряд признаков колоса со сходным спельтоидным фенотипическим проявлением у ветвистоколосых тургидумподобных мутантов (Adonina et al., 2021). Непонятно, почему эти случаи спельтоидности вынесены за рамки «Каталога…». Фенотипическое проявление гена *Q* у тетра- (см., например, M. Muramatsu (1986) или H. Tsujimoto (2001)) и диплоидных (Tsujimoto, 2001; Гончаров и др., 2007) видов, а также ряда мутантов по хромосоме 5A (Kosuge et al., 2012; Xu et al., 2018) требует дальнейшего скрупулезного сравнительно-генетического и молекулярно-биологического изучения.

Кроме того, спельтоидный пленчатый фенотип искусственных гексаплоидных амфидиплоидов может быть обусловлен еще и доминантным геном *Tg*, интрогрессированным из диплоидного эгилопса *Aegilops tauschii* Coss. (син. *Ae. squarrosa* L.) (Xiao et al., 2026). Ген *Tg* локализован в хромосоме 2D (Sood et al., 2009). У таких синтетических гексаплоидных амфидиплоидов наследование спельтоидности более сложное и не соответствует моногенному. В то же время гексаплоидные амфидиплоиды с нетипичным сочетанием геномов, например *T. aminovii* N.P. Gontsch. (геном BBAASS) (Goncharov, Adonina, 2025), еще более усложняют картину наследования признака.

Отметим, что для эффективного фенотипирования с использованием искусственного интеллекта (ИИ) в генетических и селекционных исследованиях корректность обозначения доминантности/рецессивности форм колоса возрастает (Пронозин и др., 2021; Генаев и др., 2026; Кручинина и др., 2026; и др.). Однозначно, признак «спельтоидность» – не очень удачный пример для подражания.

Короткостебельность (1.42. Reduced height)

После попытки дать определение термина «аллель» (см. описание в разделе «Аллели» в работе S.A. Boden с коллегами (2023)) следует пример: «Различные существующие в природе аллели гена обозначаются строчными буквами, выделяются курсивом и приводятся после символа гена. Например, *Rht-B1a* и *Rht-B1b* являются двумя аллелями копии гена *RHT-1*[9]. Для каждого обнаруженного аллеля в качестве генотипа прототипа следует указать один генотип, поскольку в каждом аллельном классе может присутствовать вариация, которая не была обнаружена используемыми методами[10]. В настоящее время в качестве прототипа для аллеля "*a*" предпочтителен сорт Chinese Spring (CS). [И как это осуществить? Несмотря на то что геном данного сорта просеквенирован, лист его генов нигде не публикуется. И кто будет пояснять, что это '*a*' аллель CS, а этот аллель "*a*" не его?– *Н.Г.*] Если обнаруживается, что аллель в другом генотипе отличается от аллеля в генотипе прототипа, и показано, что он лежит в основе морфологического/фенотипического отличия по отношению к аллелю прототипа, обозначенному буквой "*a*", ему следует присвоить новую строчную букву, выделенную курсивом, и обозначить генотип прототипа[11]. [Вероятно, авторы имели в виду «указывать», так как «указание (поименование)» в символах генов сорта(формы) носителя того или иного аллеля не предусмотрено. – *Н.Г.*] При обозначении аллелей доминантные, полудоминантные или кодоминантные аллели должны иметь название локуса с первой буквы в верхнем регистре, например *Rht-B1b*[12], тогда как рецессивные аллели, включая нуль-аллели[13], должны иметь название локуса со строчной буквы (*rht-B1a*). Новые аллели следует нумеровать в алфавитном порядке[14]. В ситуациях множественного аллелизма могут использоваться соответствующие аллели с прописной первой буквой, а для нуль-аллеля, где это уместно, могут использоваться строчные буквы[15]» (Boden et al., 2023, p. 8).

Признак «короткостебельность» во многом определяет устойчивость растений пшеницы к полеганию. Создание короткостебельных сортов стало одним из главных достижений мировой селекции пшеницы прошлого столетия и привело к резкому увеличению урожайности зерна с единицы площади во многих странах, обусловив успех «зеленой революции» (Borlaug, 1968). Неудивительно, что после широкого возделывания короткостебельных сортов пшеницы исследователи по всему миру начали искать и идентифицировать гены, эффективно снижающие высоту растений за счет уменьшения длины стебля, и изучать механизмы действия таких генов. В общей сложности на сегодняшний день описано не менее 22 рецессивных и доминантных генов *Rht*, а также ряд генов с неопреде-

[9] Как мы уже отмечали выше, обозначение прописными буквами символов генов *Rht* некорректно. Авторы ранее предлагали обозначать ген только одной прописной буквой, остальные – строчными (Boden et al., 2023, p. 8).

[10] Опять речь идет о последовательностях, а не о генах…

[11] Такой вариант написания гена возможен (см., например, *LrS* (Гончаров и др., 1997), но он временный, и каковы перспективы внесения этой информации в «Каталог…», в настоящее время не ясно.

[12] Вообще, ген рецессивный (см. табл. 2) и должен писаться *rht-B1b*.

[13] Нуль-аллели у изоферментов – это понятно (см., например, работу (Ainsworth et al., 1986)), в то время как у морфологических признаков их в принципе не бывает. Нуль-аллель (нулевой, или молчащий, аллель) – это неработающий вариант гена. Из-за мутации он либо совсем не производит белок, либо создает измененный белок, который не может выполнять свою функцию.

[14] Полагаем, что параллельно для рецессивных и параллельно для доминантных. Но ни в коем случае не в миксте (не в смеси), как недальновидно предлагают авторы.

[15] Повторимся, нуль-аллель не может быть обозначен строчными буквами, так как это всего лишь «отсутствующий продукт гена». Поэтому полагаем, что в названии гена необходимо указание, что это «нуль-аллель» (см., например, *cad-n1* (Wu et al., 1999) или *Glu-A1 x-null* (De Bustos et al., 2000)).

Таблица 2. Список генов *Rht* и их доноров (из: Сухих и др., 2021; с изменениями)

Ген/аллель	Тип наследования	Хромосомная локализация	Донор	Литературный источник*
rht-B1/rht-B1b (*Sd1* or *Rht1*)**	Рецессивный	4BS	Norin 10–Brevor 14	[40, 54, 92]
Rht-B1/Rht-B1c (*Rht3*)	Полудоминантный	4BS	Tom Thumb	[54, 76]
rht-B1/rht-B1e (*Rht11*)	Рецессивный	4BS	Karlik 1	[54, 79]
rht-B1/rht-B1p (*Rht17*)	Рецессивный	4BS	Chris M1	[33, 54]
rht-D1/rht-D1b (*Sd2* or *Rht2*)	Рецессивный	4DS	Norin 10–Brevor 14	[54, 92]
Rht-D1/Rht-D1c (*Rht10*)	Доминантный	4DS	Ai-bian 1	[54, 93]
rht4	Рецессивный	2BL	Burt M937	[54, 94]
Rht5	Доминантный	3BS	Marfed M1	[54, 94]
rht6	Рецессивный	нет данных	Burt	[54, 78]
rht7	Рецессивный	2AS	Bersée Mutant A	[54, 79]
Rht8/Rht8a (*WMS261-165*)***	Неизвестен	2DS	Marquis	[54, 94]
Rht8/Rht8b (*WMS261-174*)	Неизвестен	2DS	Odom	[88]
Rht8/Rht8c (*WMS261-192*)	Доминантный	2DS	Mara, Sava	[87]
*Rht9****	Доминантный	7BS	Mara	[54, 95]
Rht12	Доминантный	5AL	Karcagi 522M7K	[54, 94]
Rht13/Rht13b	Полудоминантный	7BS	Magnifi 41M1	[54, 64, 96]
Rht14	Доминантный	6AS	Castelporziano	[54, 78]
Rht15	Доминантный	нет данных	Durox	[54, 77]
Rht16	Доминантный	нет данных	Edmore M1	[54, 78]
Rht18	Доминантный	6AS	Icaro	[54, 90]
Rht19	Доминантный	нет данных	Vic M1	[54, 78]
Rht20	Полудоминантный	нет данных	Burt M860	[54, 78]
Rht22	?	7AS	Aiganfanmai	Wang et al., 2025
Rht23	Доминантный	5DL	мутант Sumai 3	[91]
Rht24	Доминантный	6AL	Aikang 58	[26]
Rht25	Неизвестен	6AS	UC1110 × PI 610750	[28]
Rht26	Неизвестен	3DL	Zhongmai 175 × Lunxuan 987	Song et al., 2023
rht27	Рецессивный (?)	3AL	Мутант G1812 *T. urartu*	Liu et al., 2024

Примечание. * Ссылки на первоисточники см. в работе (Сухих и др., 2021). ** Здесь и ниже в скобках даны ранее используемые обозначения генов. *** Локализованные Э.Б. Алиевым [47] гены *Rht8* и *Rht 9* у сортов Sharbati Sonora и Скороспелка 35 (к-45653) не соотнесены с генами, позже обозначенными теми же символами. До сих пор также не идентифицированы и гены, контролирующие короткостебельность у мутантов сорта Мироновская 808, полученных Л.А. Писаревой [48], и названные ею Карлик ВИР (к-49915), Полукарлик ВИР (к-52644) и Л-39 (в коллекцию ВИР не была передана).

ленным эффектом (см. табл. 2 и рис. 1). К ним относятся семь мутантных аллелей гена *Rht-1* (см. табл. 2). Несмотря на использование доминантной символики (URL: https://graingenes.org/GG3/sites/default/files/data_downloads/%20Catalogue%20of%20Gene%20Symbols%20for%20Wheat%20-%202017-2024.pdf (дата обр. 20 мая 2026 г.)), эффективные гены *rht-1*, обусловливающие короткостебельность, являются рецессивными и/или полудоминантными (см. табл. 2).

Из них наиболее широко используются в мировой селекции рецессивные аллели *rht-B1b* и *rht-D1b*. Донором генов *rht-B1b*, *rht-D1b* была линия Norin 10/Brevor 14 (=Sel. 14 CI 13253) (Gale, Marshall, 1976). Эффективные аллельные варианты гена *Rht-1*, а именно *rht-B1b* и *rht-D1b*, идентифицированы почти у 70 % изученных короткостебельных коммерческих сортов, созданных в XX в. (Evans, 1998). Рецессивные гены *rht-B1b* и *rht-D1b* первоначально были обозначены доминантными символами *Sd1* и *Sd2* (Allan, 1970). Почему R.E. Allan (1970) обозначил рецессивные гены доминантными символами – остается загадкой. Символ *Sd* признан некорректным (McIntosh, 1973) и был заменен на «более правильный» – *Rht*, в то же время ошибочное обозначение рецессивных генов (*rht*) доминантными символами (*Rht*) (см. табл. 2) им было сохранено.

В последующих изданиях «Каталога...», опубликованных при активном участии молекулярных биологов, гены, контролирующие короткостебельность, теперь классифи-

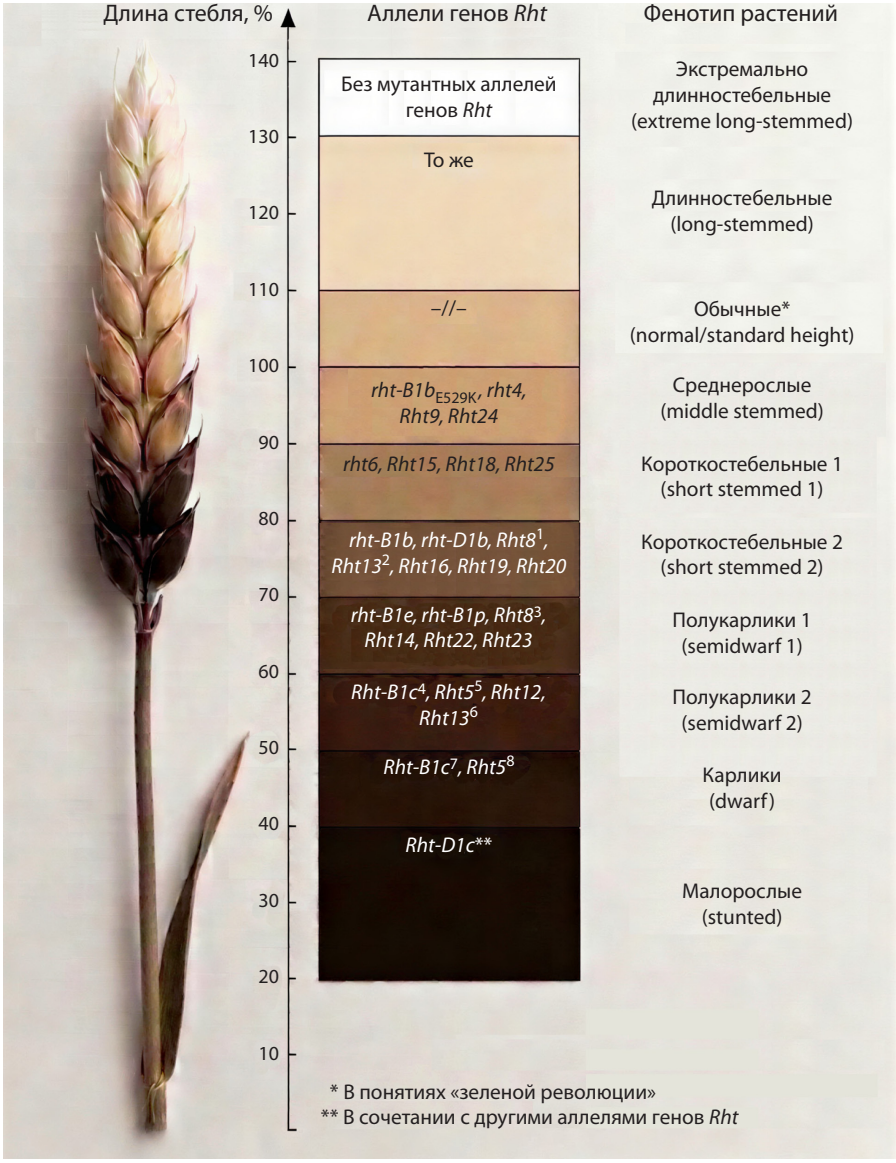


Рис. 3. Схема влияния мутантных аллелей генов *Rht* на выраженность признака «длина стебля» пшениц по сравнению с обычной длиной, принятой за 100 % (усредненные данные) (из: Сухих и др., 2021; с изменениями).

Цифрами над символами генов обозначены источники литературы, в которых для представленных на рисунке мутантных аллелей генов *Rht* указан разброс по признаку «длина стебля», а именно: [1, 2, 5, 6, 8] соответственно [78, 94, 96]; [3] – [97]; [4] – [52]; [7] – [77]. Ссылки на первоисточники см. в работе (Сухих и др., 2021).

цируют как аллели ортологичных (гомологичных) генов *Rht-1* (McIntosh et al., 2013). Наконец, доминантным аллелям были присвоены символы *Rht-B1a* и *Rht-D1a*; однако составители «Каталога...» в то же время эффективные аллели *Rht-B1b* и *Rht-D1b* описали как рецессивные, несмотря на то что обозначили их символами с прописной буквы, как для доминантных генов. При этом полудоминантному гену *Rht3* присвоен адекватный символ *Rht-B1c*. В любом случае важно, что мерные признаки, такие как «короткостебельность», хотя и наследуемые как качественные (низкий *vs*. высокий фенотип), но контролируются счетным числом генов (Мережко, 1994), что позволяет исследователям работать с ними и как с количественными (рис. 3).

Проблема филогении пшениц и происхождения генов, контролирующих хозяйственно важные признаки, связана с анализом генов у видов-сородичей. Анализ аллельного разнообразия *Rht-D1* у 24 образцов различного географического происхождения *Ae. tauschii* – донора D генома мягких пшениц – не выявил аллеля *rht-D1b* ни в одном из исследованных образцов этого вида (Bazhenov et al., 2020).

Несомненно, внедрение точной номенклатуры доминантности/рецессивности генов *Rht* позволило бы как исследователям, так и селекционерам оптимизировать свою работу и сократить объем изучаемого материала. Нельзя не отметить, что проблема некорректного обозначения генов ясна авторам "Updated guidelines…": «Например, для *Sr17* обычно рецессивный аллель устойчивости *Sr17*

первоначально был обозначен как *sr17*, но его представление в некоторых отчетах было запутанным» (Boden et al., 2023, p. 11).

Чувствительность к фотопериоду (1.64. Response to photoperiod)

Гены *Ppd* (от англ. *response to photoperiod*), контролирующие чувствительность к длине дня (фотопериоду), представляют собой еще одну из систем генов, детерминирующих хозяйственно важные признаки, которая была успешно использована в ходе «зеленой революции» (Borlaug, 1968). Рассмотрим обозначения доминантности/рецессивности генов, контролирующих этот признак. В «Каталоге...» говорится: «Существует ряд ортологичных генов на коротких плечах 2-й гомеологической группы. Аллели "*a*" дают нечувствительный ответ {0063}, противоположный аллель может быть обозначен как "*b*"» (URL: https://graingenes.org/GG3/sites/default/files/data_downloads/%20Catalogue%20of%20Gene%20Symbols%20for%20Wheat%20-%202017-2024.pdf (дата обр. 20 мая 2026 г., с. 83)).

У пшеницы чувствительность к фотопериоду регулируется геном *Ppd-1* – псевдорегулятором ответа (*pseudo-response regulators, PRR*), локализованным на хромосомах 2A (*Ppd-A1*), 2B (*Ppd-B1*) и 2D (*Ppd-D1*) (Scarth, Law, 1984; Nishida et al., 2013). В «Каталоге...» суффикс "*a*" присваивается доминантным аллелям, снижающим реакцию (чувствительность) на фотопериод, а именно *Ppd-A1a*, *Ppd-B1a* и *Ppd-D1a*, а суффикс "*b*" – рецессивным аллелям, контролирующим чувствительность к фотопериоду (Whitechurch, Slafer, 2002). Доминантный аллель *Ppd-D1a* оказывает наиболее сильное влияние на реакцию растений пшеницы на длину дня (фотопериод) и обусловливает раннее колошение растений, им обладающих. Далее по влиянию на выраженность признака следуют аллели *Ppd-B1a* и *Ppd-A1a*, образуя ряд *Ppd-D1a* > *Ppd-B1a* > *Ppd-A1a* (Worland et al., 1998). Следует обратить внимание, что число копий гена *Ppd-B1a* (GNC) также является определяющим фактором при контроле снижения отзывчивости на фотопериод (Díaz et al., 2012). Возникает вопрос: как можно определить доминантность/рецессивность аллелей генов *Ppd* по буквам алфавита, начиная с литеры "*c*" (см., например, *Ppd-1Bc* (Balashova, Fait, 2021)), без дополнительного поиска информации? Чтобы добиться хоть какой-то адекватности в изложении материала, исследователи вынуждены использовать разъясняющее обозначение – «чувствительный к фотопериоду (*ppd-D1b*)» генотип (Frantová, 2025, p. 57).

Считаем, что некорректно и потенциально неполезно и дальше продолжать обозначать доминантные аллели генов *Ppd-1* символом "*a*", а рецессивные – символом "*b*", вводя в заблуждение исследователей. Понятно, что тип (характер) наследования (доминантность/рецессивность) молекулярных биологов при проведении секвенирования не интересует. Таким образом, номенклатура генов *Ppd* служит ярким примером фундаментального понятийного несоответствия между классической генетикой и молекулярной биологией. Для молекулярных биологов аллель – всего лишь последовательность ДНК гена, независимо от того, функциональна она или нет. И наоборот, для генетиков и селекционеров различие между доминантным и рецессивным генами остается наиболее важной фундаментальной информацией, часто перевешивающей по значению молекулярно-биологическую информацию о структуре гена.

Яровость/озимость (1.67. Response to vernalization)

И наконец, в качестве еще одного крайне неудачного примера S.A. Boden с коллегами (2023) приводят систему генов *Vrn* (с. 6, табл. 1 цитируемой работы).

Во-первых, название признака «реакция на яровизацию» не отражает суть физиологического процесса, поскольку оно описывает не основную функцию этих генов. Основной является тип развития (яровость/озимость) образцов пшеницы и регулирование темпов развития ее яровых сортов (Goncharov, 2004). Озимую пшеницу сеют осенью, она перезимовывает в вегетативной фазе и переходит к росту и генеративному развитию весной. Процесс, при котором воздействие в зимний период низкими температурами (холодом) обусловливает весной переход от вегетативного к генеративному развитию и последующее цветение озимой пшеницы, назван «яровизация» (англ. *jarovization* или *vernalization*. Последнее от лат. *vernalis* – весенний).

Во-вторых, фенотипирование должно основываться исключительно на особенностях типа развития (яровость/озимость). Вопрос о том, действительно ли рецессивные гены *vrn*, как полагал A.T. Pugsley (1968), контролируют продолжительность яровизации у озимых сортов, решен отрицательно. В настоящее время известно, что требовательность в яровизации, а именно продолжительность воздействия низкой температурой, у конкретных сортообразцов озимой пшеницы регулируется независимой системой генов (Gotoh, 1980), обозначенных символами *Vrd* (от англ. *vernalization duration*) (Stelmakh et al., 2005). Гены *Vrn u Vrd* функционально различны, причем последние не связаны с экспрессией рецессивных генов *vrn* (см. обзор Смоленской, Гончарова, 2023). Поскольку реакция на яровизацию – количественный признак, образцы пшеницы должны быть фенотипированы после соответствующего воздействия низкими температурами (холодом). Главная задача состоит в том, чтобы определить эффективную продолжительность воздействия низкими температурами (яровизацией) конкретно для каждого озимого сорта (Долгушин, 1935). Яровым растениям, даже позднеспелым, для того чтобы перейти к репродуктивному развитию, обязательная яровизация не требуется. В то же время генетический контроль реакции на яровизацию у позднеспелых яровых сортов и их ускорения в развитии в ответ на нее не ясен. При этом их положительная реакция на воздействие низкими температурами ускорением развития недостаточна для того, чтобы связывать выраженность этого признака у озимых форм с наличием у

них рецессивных аллелей генов *Vrn* (Булавка, 1984). Разработка унифицированного протокола фенотипирования ярового *vs*. озимого типа развития является важнейшей предпосылкой для сравнения всех доступных результатов, полученных в разных исследованиях.

Отметим, что в БД онтологии признаков пшеницы признак «привычка к росту растений» («яровизация»), как и признак «скороспелость», относятся к одному и тому же подклассу «Развитие» в рамках общего класса «Признак» и связаны с фенотипом растения (Nédellec et al., 2020). В то время как признак «реакция на яровизацию» относится к подклассу «Реакция на условия окружающей среды» и определяется как физиологическая реакция растения на воздействие холодом (низкими температурами), т. е. внешний абиотический фактор среды (холодовой стресс) (Nédellec et al., 2020).

В последнее время классификация растений на яровые/озимые часто основана на генотипе (точнее на сравнении нуклеотидных последовательностей), а не на фенотипе (Steinfort et al., 2017). При этом данные фено- и генотипирования растений могут не совпадать (см. табл. 2 в работе (Makhoul et al., 2022)). Такое несоответствие наблюдается у яровых сортов при их выращивании при осенних посевах в южных регионах Восточного полушария (Makhoul et al., 2022). К сожалению, у молекулярных биологов становится все более популярным представление, что определение яровости/озимости не зависит от сезона посева (см. обзор Steinfort et al., 2017). Признак должен быть фенотипирован с обязательным использованием яровых и озимых контролей как качественная характеристика (Goncharov, 2004). Яровые растения от озимых отличаются тем, что яровые переходят к репродуктивному росту в течение одного весенне-летнего сезона, тогда как озимые – нет. Стандартный протокол диагностирования этого признака предусматривает выращивание сортов пшеницы в летний период при высоких положительных температурах и наблюдение за их онтогенезом (Куперман, 1984; Ефремова, Чуманова, 2023). И только в этом случае можно однозначно определить тип развития – яровой он или озимый.

Сорта-двуручки. С первых работ по изучению наследования типа развития исследователи, кроме яровых и озимых сортов, выделяли специфическую группу, которая могла возделываться в регионах с мягкой зимой как в яровом, так и в озимом посеве (Fruwirth, 1918). В настоящее время в связи с изменением климата селекционеры вернулись к созданию таких сортов (Филобок и др., 2016). В свете данных о наличии множественного аллелизма гена *Vrn-1* (Koval, Goncharov, 1998; Shcherban et al., 2012; Muterko, 2026) можно сделать вывод, что полиморфизм по его аллелям, детерминирующим время колошения (длину вегетационного периода) у яровых сортов пшеницы, в том числе и двуручек, – критический для признака.

Исходя из вышеизложенного, существенным препятствием для углубления нашего понимания механизмов перехода от вегетативного к репродуктивному развитию растений пшеницы является ошибочное постулирование функций, выполняемых аллелями генов *Vrn*. Повторимся, такое ошибочное мнение возникло из-за кардинального терминологического сдвига, инициированного австралийским ученым A.T. Pugsley (1968, 1971). К сожалению, он заменил точный термин «яровой тип развития» (ген *Sg*), используемый K. Tsunewaki (1966), на вводящий в заблуждение термин «реакция на яровизацию» (Pugsley, 1971). Хотя терминологическая замена и была продиктована гипотезами A.T. Pugsley (1968), их предпосылки были умозрительными и не обоснованными экспериментально. Прошли годы, но, несмотря на это, признанный эксперт молекулярный биолог J. Dubcovsky, к глубочайшему сожалению, не обратил внимания на проблему и позволил этой терминологической путанице стать частью последующих изданий «Каталога генных символов пшеницы» (McIntosh et al., 2013; и др.). Единый подход к определению признаков и однозначному фенотипированию растений требует стандартизации не только терминологии, но и обозначений генов, т. е. их номенклатуры. Эти вопросы, в том числе возможный механизм замены используемых символов (редактирования их названий), вообще не рассматриваются в работе (Boden et al., 2023). Напомним, символ *Sg* (от англ. *spring growth*) явно и однозначно формализовал признак, который контролирует этот ген. Он более адекватен, поскольку отражает сущность самого признака – «яровой тип развития» *vs*. «озимого» (Goncharov, 2004). Целесообразно закрепить термин «реакция на яровизацию» за характеристикой генотипов озимой пшеницы (Stelmakh et al., 2005; Файт, 2006; Файт и др., 2007), и если технически сложно вернуться к использованию символа *Sg*, то следует хотя бы называть гены *Vrn* как "*vernalis*" (от лат. – яровой), но ни в коем случае не "*response to vernalization*" и не "*vernalization*".

Перспективы

В конце 2024 г. после семилетнего перерыва коллектив составителей во главе с R.A. McIntosh продолжил публикацию онлайн-версии «Каталога…» (URL: https://wheat.pw.usda.gov/GG3/wgc (дата обр. 20 мая 2026 г.)), в значительной степени игнорируя свои же рекомендации (Boden et al., 2023). Издание «Каталога...» 2024 г. – word'овское дополнение к изданию MACGENE (Национальный институт генетики, Япония), которое прекращено после 2017 г., см. на (URL: http://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/symbolClassList.jsp (дата обр. 20 мая 2026 г.)).

Важно признать, не вдаваясь в дебаты, что не все аспекты научных исследований могут и/или должны быть подвергнуты строгой кодификации. Общепринятой нормой во всех научных дисциплинах является сначала предлагать и обсуждать новые принципы на крупных международных мероприятиях, таких как конференции и симпозиумы, для достижения консенсуса в соответствующем сообществе. Полномочия по обнародованию официальных стандартов, таких как "Updated guidelines…", должны быть делегированы коллективом тритикологов в целом. Это не та прерогатива, которую следует присваивать в одностороннем порядке какому-либо отдельному лицу или группе лиц. У ботаников существует отработанный механизм: все номенклатурные изменения и дополнения к «Международному кодексу номенклатуры водорослей,

грибов и растений» (ICN) утверждаются исключительно на международных ботанических конгрессах и только по официальной рекомендации специального комитета по номенклатуре (McNeill et al., 2011). Этот важнейший шаг – установление официального, управляемого всем научным сообществом процесса ратификации стандартов, а не только группой «экспертов». К сожалению, этот момент также упущен S.A. Boden с коллегами (2023). В результате слияния Международного симпозиума по генетике пшеницы (IWGS) и Международной конференции по пшенице (IWC) был создан Международный конгресс по пшенице (IWC), который с 2019 г. проводится раз в два года. К сожалению, работа инициативной группы по составлению «Каталога…» во время проведения конгресса не просматривается, так как превалируют более приземленные тематики.

Заключение

Нельзя не отметить многолетнее подвижничество R.A. McIntosh. Тем не менее настало время подумать о более последовательной номенклатуре генов пшеницы, поскольку многие исследовательские группы и информационные ресурсы сталкиваются с необходимостью манипулировать несколькими наборами данных от разных поставщиков первичных данных (Cannon et al., 2025). Застарелая проблема: переключение интересов исследователей с вопросов физиологических механизмов развития наследуемых признаков в онтогенезе на вопросы фиксации конкретных генов, их структуры и локализации в хромосомах и пластоме (Ермолаев, 2025).

Обозначения аллелей буквами. Каков механизм согласования? В генетике человека при наличии мутаций в генах указывают номер позиции мутации (Bruford et al., 2020). Возможно ли использовать подобные обозначение у пшениц – вопрос открытый.

Виды-сородичи и обозначение новых аллелей. Если с обозначением аллелей у видов рода *Triticum* все более или менее понятно, то с видами-сородичами ситуация не так проста, как хочется (Устьянцев, Гончаров, 2019; Yerzhebayeva et al., 2025).

У донора генома D гексаплоидной пшеницы, *Ae. tauschii*, аллель *Vrn-D* не получил порядкового номера (Takumi et al., 2011). Следовательно, мы также не смогли его присвоить описанному нами новому аллелю этого же гена у данного вида (Chepurnov et al., 2023). Это заставляет ожидать дальнейшие усилия по наведению порядка в этом «нумерологическом» хаосе. Остается открытым важнейший вопрос: у кого есть полномочия переименовывать временные символы генов? По сути, приведенный пример иллюстрирует сохраняющуюся проблему произвольной и крайне неустойчивой номенклатуры. Однако она даже не рассматривается S.A. Boden и его коллегами (2023).

Заметим, что “Updated guidelines…” для избегания недопонимания в обязательном (!) порядке должны публиковаться под рубрикой «Для дискуссий». В противном случае не только читатели “TAG”, но и вообще все исследователи могут подумать, что их авторам кем-то была делегирована законодательная функция. Полагаем, что привязка к публикации Wheat Initiative (URL: https://www.wheatinitiative.org/ (дата обр. 2 апреля 2026 г.)) не добавляет ей легитимности и рассматриваемая публикация (Boden et al., 2023) ведет только к увеличению хаоса и так в непростой ситуации, сложившейся вокруг публикации «Каталога символов генов пшениц». Информация в «Каталоге…» должна быть представлена ОДНОЗНАЧНО по всем генам, независимо от взглядов его составителей, и не должна вносить дополнительную путаницу в исследовательское сообщество и особенно в неокрепшие мозги молодых исследователей.

Однако не все так плохо. Такие публикации, как «Каталоги генов» и информационные бюллетени, посвященные кукурузе (Maize Genetics Cooperation Newsletters), гороху (Pisum Newsletters), ячменю (Barley Genetics Newsletters) и ряду других сельскохозяйственно важных культур, перестали выходить. Тритикологи (см. сайты Grain genes (URL: https://graingenes.org/ (дата обр. 20 мая 2026 г.)) и Komugi (URL: http://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/ (дата обр. 20 мая 2026 г.)) и генетики риса (McCouch & CGSNL, 2008) пока держатся на плаву. Хотя очень жаль прекращения издания “Wheat Information Service” и “Annual Wheat Newsletters”.

В заключение отметим, что решение проблемы с формализацией принципов составления «Каталога генов…» у растений может быть оригинальным и строиться на совершенно другой идеологии (Tweedie et al., 2025). Например, дендрологам оказана междисциплинарная квалифицированная помощь специалистами по генетике человека, а именно the HUGO Gene Nomenclature Committee. И это несмотря на то, что последние всегда работали другими методами (URL: www.genenames.org (дата обр. 2 апреля 2026 г.)), чем генетики-растениеводы. Определенные перспективы дает то, что информация, собранная в «Каталогах…», может успешно использоваться в биоинформатических исследованиях (Гончаров, Ефимов, 2003) и в таковых с искусственным интеллектом.

Список литературы / References

Булавка Н.В. Наследование различной потребности в яровизации при скрещивании озимых сортов мягкой пшеницы. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1984;85:37-42
[Bulavka N.V. Inheritance of different vernalization treatment when crossing winter wheat varieties. *Proc Appl Bot Genet Breed*. 1984; 85:37-42 (in Russian)]

Генаев М.А., Бусов И.Д., Кручинина Ю.В., Коваль В.С., Гончаров Н.П. Детекция колосков в колосе пшеницы на RGB-изображениях с использованием глубокого машинного обучения. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2026;30(1):27-35. doi 10.18699/vjgb-26-09
[Genaev M.A., Busov I.D., Kruchinina Yu.V., Koval V.S., Goncharov N.P. Wheat spikelet detection on RGB images using deep machine learning. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Vavilov J Genet Breed*. 2026;30(1):27-35. doi 10.18699/vjgb-26-09]

Гончаров Н.П. Каталог хромосомных локализаций генов для отечественных сортов обыкновенной пшеницы. *Сибирский вестник сельскохозяйственной науки*. 1983;(4):19-31
[Goncharov N.P. Catalogue of chromosome locations of genes for the home varieties of common wheat. *Sib Her Agric Sci.* 1983;(4): 19-31 (in Russian)]

Гончаров Н.П. К вопросу создания каталога хромосомной локализации генов у отечественных сортов мягкой пшеницы. *Сибирский вестник сельскохозяйственной науки*. 1985;(3):21-29

[Goncharov N.P. About the catalogue of chromosomal locations of genes for the Russian varieties of common wheat. *Sib Her Agric Sci.* 1985;(3):21-29 (in Russian)]

Гончаров Н.П. К изданию каталога хромосомной локализации генов обыкновенной пшеницы. *Сибирский вестник сельскохозяйственной науки*. 1988;1:17-28

[Goncharov N.P. To the generation of a catalog of chromosome location of common wheat genes. *Sib Her Agric Sci*. 1988;1:17-28 (in Russian)]

Гончаров Н.П. Локализация генов у мягкой пшеницы. Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 1992

[Goncharov N.P. The gene locations in common wheat. Novosibirsk: Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, 1992 (in Russian)]

Гончаров Н.П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей. Изд. 2-е испр. и доп. Новосибирск: Акад. изд-во «Гео», 2012

[Goncharov N.P. Comparative Genetics of Wheats and their Related Species. 2nd edn. Novosibirsk: Acad. Publ. House "Geo", 2012 (in Russian)]

Гончаров Н.П., Ефимов В.М. Локализация генов, детерминирующих количественные признаки у пшеницы: дополнение к «Каталогу хромосомной локализации генов у отечественных сортов пшеницы». *Генетика*. 2003;39(11):1474-1483

[Goncharov N.P., Efimov V.M. Localization of wheat genes determining quantitative traits: An addition to the catalog of chromosome location of genes in Russian wheat cultivars. *Russ J Genets*. 2003;39(11):1243-1251. doi 10.1023/B:RUGE.0000004139.31926.bb]

Гончаров Н.П., Коновалов А.А., Гайдаленок Р.Ф., Горячковская Т.Н., Цевелева О.Н., Пельтек С.Е., Литковская Н.П., Христов Ю.А. Генетическое картирование короткого плеча хромосомы 1B сорта мягкой пшеницы Salmon. *Генетика*. 1997;33(4):475-481

[Goncharov N.P., Konovalov A.A., Gaidalenok R.F., Goryachkovskaya T.N., Tseveleva O.N., Peltek S.E., Litkovskaya N.P., Khristov Yu.A. Genetic mapping of the short arm of chromosome 1B in common wheat cultivar Salmon. *Russ J Genet*. 1997;33(4):387-392]

Гончаров Н.П., Кондратенко Е.Я., Банникова С.В., Коновалов А.А., Головнина К.А. Сравнительно-генетический анализ голозерной диплоидной пшеницы *Triticum sinskajae* и ее исходной формы *T. monococcum*. *Генетика*. 2007;43(11):1491-1500

[Goncharov N.P., Kondratenko E.Ja., Bannikova S.V., Konovalov A.A., Golovnina K.A. Comparative genetic analysis of diploid naked wheat *Triticum sinskajae* and the progenitor *T. monococcum* accession. *Russ J Genet*. 2007;43(11):1248-1256. doi 10.1134/S1022795407110075]

Долгушин Д.А. Мировая коллекция пшениц на фоне яровизации. М.: Сельхозгиз, 1935

[Dolgushin D.A. World collection of wheat against the background of vernalization. Moscow: Selkhozgiz, 1935 (in Russian)]

Ермолаев А.И. Менделизм как этап развития биологии. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2025;11(4):145-153. doi 10.18699/letvjgb-2025-11-21

[Ermolaev A.I. Mendelism as a stage in the development of biology. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Lett Vavilov J Genet Breed*. 2025;11(4):145-153. doi 10.18699/letvjgb-2025-11-21 (in Russian)]

Ефремова Т.Т., Чуманова Е.В. Стадии роста и развития пшеницы и их значение в формировании элементов продуктивности. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2023;9(2):54-80. doi 10.18699/LettersVJ-2023-9-09

[Efremova T.T., Chumanova E.V. Stages of growth and development of wheat and their importance in the formation of productivity elements. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Lett Vavilov J Genet Breed.* 2023;9(2):54-80. doi 10.18699/LettersVJ-2023-9-09 (in Russian)]

Каминская Л.Н., Корень Л.В., Леонова И.Н., Адонина И.Г., Хотылева Л.В., Салина Е.А. Создание линий тритикале, маркированных *Vrn*-генами, и их молекулярно-генетический анализ. *Информационный вестник ВОГиС*. 2005;9(4):481-489

[Kaminskaya L.N., Koren L.V., Leonova I.N., Adonina I.G., Khotyleva L.V., Salina E.A. Development of triticale lines tagged with *Vrn* genes and their molecular-genetic study. *Informatsionnyy Vestnik VOGiS = Herald Vavilov Society Geneticists Breed Scientists*. 2005;9(4):481-489 (in Russian)]

Кручинина Ю.В. Генетический анализ архитектоники колоса пшениц и его компьютерное фенотипирование: Дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2024

[Kruchinina Yu.V. Genetic analysis of wheat ear architectonics and its computer phenotyping: Cand. Sci. (Biol.) Dissertation. Novosibirsk, 2024 (in Russian)]

Кручинина Ю.В., Комышев Е.Г., Генаев М.А., Коваль В.С., Афонников Д.А., Гончаров Н.П. Генетический анализ архитектуры колоса пшеницы и его компьютерное фенотипирование у F_2 гибридов тетраплоидных пшениц *Triticum aethiopicum* и *T. carthlicum*. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2026;30(3):527-536. doi 10.18699/vjgb-26-55

[Kruchinina Yu.V., Komyshev E.G., Genaev M.A., Koval V.S., Afonnikov D.A., Goncharov N.P. Genetic analysis of wheat spike architecture in F_2 hybrid of tetraploid wheats *Triticum aethiopicum* and *T. carthlicum* and its computer phenotyping. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Vavilov J Genet Breed.* 2026;30(3):527-536. doi 10.18699/vjgb-26-55]

Куперман Ф.М. Морфофизиология растений. Морфофизиологический анализ этапов органогенеза различных жизненных форм покрытосеменных растений. М.: Наука, 1984

[Kuperman F.M. Morphophysiology of plants. Morphophysiological analysis of the stages of organogenesis of various angiosperm life forms of plants. Moscow: Nauka Publ., 1984 (in Russian)]

Лебедева Т.В. Локализация гена устойчивости к мучнистой росе у интрогрессивной линии мягкой пшеницы ИЛ1. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1982;71(3):48-53

[Lebedeva T.V. Localization of a gene for powdery mildew resistance in the introgressive line of soft wheat IL1. *Proc Appl Bot Genet Breed*. 1982;71(3):48-53 (in Russian)]

Лебедева Т.В. Генетическая характеристика возрастной устойчивости к мучнистой росе интрогрессивных линий мягкой пшеницы. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1984;85:19-23

[Lebedeva T.V. A genetic characteristics of age resistance to powdery mildew in introgressive lines of soft wheat. *Proc Appl Bot Genet Breed*. 1984;85:19-23 (in Russian)]

Лебедева Т.В. Генетический анализ устойчивости к мучнистой росе интрогрессивных линий мягкой пшеницы, производных ржи. *Научно-технический бюллетень ВИР*. 1987;174:32-35

[Lebedeva T.V. Genetic analysis of powdery mildew resistance in introgressive lines of soft wheat derived from rye. *Nauchno-tekhnicheskiy Byulleten' VIR*. 1987;174:32-35 (in Russian)]

Майстренко О.И., Ефремова Т.Т., Салина Е.А., Шумный В.К. Открытие и изучение непроявления гена ярового образа жизни ржи *Sp1* в линиях с чужеродным замещением хромосомы 5R (5A). *Доклады Академии наук.* 1998;360(4):574-576

[Maistrenko O.I., Efremova T.T., Salina E.A., Shumnyi V.K. Discovery and investigation of nondisplay *Sp1* gene of rye spring growth habit in 5R(5A) alien substitution lines of wheat. *Doklady Russ Acad Sci*. 1998;360(4):574-576 (in Russian)]

Мережко А.Ф. Генетический анализ количественных признаков для решения задач селекции растений. *Генетика*. 1994;30(10):1317-1325

[Merezhko A.F. Genetic analysis of quantitative traits for solving the problems of plant breeding. *Genetika* (*Moscow*). 1994;30(10):1317-1325]

Пронозин А.Ю., Паулиш А.А., Заварзин Е.А., Приходько А.Ю., Прохошин Н.М., Кручинина Ю.В., Гончаров Н.П., Комышев Е.Г., Генаев М.А. Автоматическое фенотипирование морфологии колоса тетра- и гексаплоидных видов пшеницы методами компьютерного зрения. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2021;25(1):71-81. doi 10.18699/VJ21.009

[Pronozin A.Yu., Paulish A.A., Zavarzin E.A., Prikhodko A.Yu., Prokhoshin N.M., Kruchinina Yu.V., Goncharov N.P., Komyshev E.G., Genaev M.A. Automatic morphology phenotyping of tetra- and hexaploid wheat spike using computer vision methods. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Vavilov J Genet Breed*. 2021;25(1):71-81. doi 10.18699/VJ21.009]

Смоленская С.Э., Гончаров Н.П. Аллельное разнообразие генов *Vrn* и контроль типа и скорости развития у пшениц. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2023;27(8):933-946. doi 10.18699/VJGB-23-108

[Smolenskaya S.E., Goncharov N.P. Allelic diversity of the *Vrn* genes and the control of growth habit and earliness in wheat. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Vavilov J Genet Breed.* 2023;27(8):933-946. doi 10.18699/VJGB-23-108]

Сухих И.С., Вавилова В.Ю., Блинов А.Г., Гончаров Н.П. Разнообразие и фенотипический эффект аллельных вариантов генов короткостебельности *Rht* у пшениц. *Генетика*. 2021;57(2):127-139. doi 10.31857/S0016675821020107

[Sukhikh I.S., Vavilova V.Y., Blinov A.G., Goncharov N.P. Diversity and phenotypical effect of allelic variants of *Rht* dwarfing genes in wheat. *Russ J Genet*. 2021;57(2):127-139. doi 10.1134/S1022795421020101 (in Russian)]

Устьянцев К.В., Гончаров Н.П. Гомология генов, контролирующих архитектонику вегетативных и генеративных органов ячменя и риса, и их использование для расширения биоразнообразия и в селекции пшеницы. *Генетика*. 2019;55(5):506-515. doi 10.1134/S0016675819050151

[Ustyantsev K.V., Goncharov N.P. Homology of genes controlling architectonics of vegetative and generative organs in barley and rice and their application for wheat biodiversity expansion and breeding. *Russ J Genet.* 2019;55(5):535-543. doi 10.1134/S1022795419050156]

Файт В.И. Изогенные линии озимой пшеницы по генам контроля продолжительности яровизации. *Информационный вестник ВОГиС*. 2006;10(3):580-587

[Fayt V.I. Isogenic lines of winter wheat by genes controlling the duration of vernalization. *Informatsionnyy Vestnik VOGiS = Herald Vavilov Society Geneticists Breed Scientists*. 2006;10(3):580-587 (in Russian)]

Файт В.И., Симоненко Л.К., Мокану Н.В., Попова Н.В. Хромосомная локализация генов контроля продолжительность яровизации (*Vrd*) озимой мягкой пшеницы. *Генетика*. 2007;43(2):202-208

[Fayt V.I., Symonenko L.K., Mokanu N.V., Popova N.V. Chromosomal location of genes for vernalization requirement duration (*Vrd*) in winter bread wheat. *Russ J Genet.* 2007;43(2):143-148. doi 10.1134/S1022795407020081]

Филобок В.А., Гуенкова Е.А., Беспалова Л.А., Кошкин В.А., Потокина Е.К. Создание адаптированного генофонда альтернативного образа жизни мягкой пшеницы. *Зерновое хозяйство России*. 2016;(1):38-42

[Filobok V.A., Guenkova E.A., Bespalova L.A., Koshkin V.A., Potokina E.K. Development of the adapted gene pool for alternative way of living of soft wheat. *Grain Economy Russia*. 2016;(1):38-42 (in Russian)]

Чепурнов Г.Ю., Чэнь Ч., Блинов А.Г., Ефимов В.М., Гончаров Н.П. Влияние аллельных вариантов гена *Vrn-A1* на длину вегетационного периода у *Triticum dicoccoides*. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2025;29(8):1277-1287. doi 10.18699/vjgb-25-132

[Chepurnov G.Yu., Chen Z., Blinov A.G., Efimov V.M., Goncharov N.P. The influence of allelic variants at the *Vrn-A1* gene on the duration of the vegetation period in *Triticum dicoccoides*. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Vavilov J Genet Breed*. 2025;29(8):1277-1287. doi 10.18699/vjgb-25-132]

Adonina I.G., Shcherban A.B., Zorina M.V., Mehdiyeva S.P., Timonova E.M., Salina E.A. Genetic features of triticale–wheat hybrids with vaviloid-type spike branching. *Plants*. 2021;1(1):58. doi 10.3390/plants11010058

Ainsworth C.C., Miller T.E., Gale M.D. The genetic control of grain esterases in hexaploid wheat: 2. Homoeologous loci in related species. *Theor Appl Genet.* 1986;72(2):219-225. doi 10.1007/BF00266995

Allan R.E. Differentiating between two Norin 10/Brevor 14 semidwarf genes in a common genetic background. *Seiken Ziho*. 1970;22:83-90

Ausemus E.R., Harrington I.B., Reitz L.P., Worzella W.W. A summary of genetic studies in hexaploid and tetraploid wheats. *Agron J*. 1946;38:1082-1099. doi 10.2134/agronj1946.00021962003800120006x

Balashova I., Fait V. Allele frequencies of *Ppd-D1a*, *Ppd-B1a*, and *Ppd-B1c* of photoperiodic sensitivity genes in spring bread wheat varieties (*Triticum aestivum* L.) of various origin. *Agric Sci Pract*. 2021;8(1):3-13. doi 10.15407/agrisp8.01.003

Bazhenov M.S., Chernook A.G., Goncharov N.P., Chikida N.N., Belousova M.Kh., Karlov G.I., Divashuk M.G. The allelic diversity of the gibberellin signaling pathway genes in *Aegilops tauschii* Coss. *Plants* (*Basel*). 2020;9(12):1696. doi 10.3390/plants9121696

Beales J., Turner A., Griffiths S., Snape J.W., Laurie D.A. A pseudo-response regulator is misexpressed in the photoperiod insensitive *Ppd-D1a* mutant of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet*. 2007;115(5):721-733. doi 10.1007/s00122-007-0603-4

Boden S.A., McIntosh R.A., Uauy C., Krattinger S.G., Dubcovsky J., Rogers W.J., Xia X.C., … Prins R., Sen T.Z., Silva P., Simkova H., Zhang Y.; Wheat Initiative. Updated guidelines for gene nomenclature in wheat. *Theor Appl Genet*. 2023;136(4):72. doi 10.1007/s00122-023-04253-w

Borlaug N.E. Wheat breeding and its impact on world food supply. In: Proc. of the 3rd International Wheat Genetics Symposium. Canberra. 1968. Canberra, Australia, 1968;1-36

Bruford E.A., Braschi B., Denny P., Jones T.E.M., Seal R.L., Tweedie S. Guidelines for human gene nomenclature. *Nat Genet*. 2020;52(8):754-758. doi 10.1038/s41588-020-0669-3

Burger G. Non-functional genes repaired at the RNA level. *C R Biol*. 2016;339(7-8):289-295. doi 10.1016/j.crvi.2016.04.004

Cannon E.K.S., Molik D.C., Wright A.J., Zhang H., Honaas L., Chougule K., Dyer S. Guidelines for gene and genome assembly nomenclature. *Genetics.* 2025;229(3):iyaf006. doi 10.1093/genetics/iyaf006

Chepurnov G.Y., Ovchinnikova E.S., Blinov A.G., Chikida N.N., Belousova M.K., Goncharov N.P. Analysis of the structural organization and expression of the *Vrn-D1* gene controlling growth habit (spring *vs*. winter) in *Aegilops tauschii* Coss. *Plants* (*Basel*). 2023;12(20):3596. doi 10.3390/plants12203596

De Bustos A., Rubio P., Jouve N. Molecular characterisation of the inactive allele of the gene Glu-A1 and the development of a set of AS-PCR markers for HMW glutenins of wheat. *Theor Appl Genet.* 2000;100(7):1085-1094. doi 10.1007/s001220051390

Debernardi J.M., Lin H., Chuck G., Faris J.D., Dubcovsky J. microRNA172 plays a critical role in wheat spike morphology and grain threshability. *Development*. 2017;144(11):1966-1975. doi 10.1242/dev.146399

Díaz A., Zikhali M., Turner A.S., Isaac P., Laurie D.A. Copy number variation affecting the *Photoperiod-B1* and *Vernalization A1* genes is associated with altered flowering time in wheat (*Triticum aestivum*). *PLoS One*. 2012;7(3):e33234. doi 10.1371/journal.pone.0033234

Evans L.T. Feeding the ten billion: plants and population growth. Cambridge Univ. Press, 1998

Feldman M., Levy A.A. Wheat evolution and domestication. Springer, 2023. doi 10.1007/978-3-031-30175-9

Frantová N. Vernalization flexibility in facultative crops as a pathway to sustainable agriculture in unpredictable growing seasons: a review. *ACS Agric Sci Technol*. 2025;5(11):2090-2107. doi 10.1021/acsagscitech.5c00039

Fruwirth C. Die Umzüchtung von Wintergetreide im Sommergetreide. *Ztschr Pflanzenzücht*. 1918;6(1):1-46 (in German)

Gale M.D., Marshall G.A. The chromosomal location of *Gai 1* and *Rht 1* genes for Gibberellin insensitivity and semi-dwarfism, in derivative of Norin 10 wheat. *Heredity.* 1976;37:283-289. doi 10.1038/hdy.1976.88

Goncharov N.P. Cataloguing of chromosomal location of genes in Russian cultivars of common wheat. *Acta Agron Hung.* 1996;44(3): 279-286

Goncharov N.P. Genetics of growth habit (spring vs. winter) in common wheat: Confirmation of the existence of dominant gene *Vrn4*. *Theor Appl Genet*. 2003;107(4):768-772. doi 10.1007/s00122-003-1317-x

Goncharov N.P. Response to vernalization in wheat: its quantitative or qualitative nature. *Cereal Res Commun.* 2004;32(3):323-330. doi 10.1007/BF03543317

Goncharov N.P. Genus *Triticum* L. taxonomy: the present and the future. *Plant Syst Evol*. 2011;295:1-11. doi 10.1007/s00606-011-0480-9

Goncharov N.P., Adonina I.G. A new hexaploid wheat species *Triticum aminovii*. *Cereal Res Commun*. 2025;53(4):2159-2165. doi 10.1007/s42976-025-00677-w

Gotoh T. Gene analysis of the degree of vernalization requirement in winter wheat. *Jpn J Genet*. 1980;30(1):1-10. doi 10.1270/jsbbs1951.30.1

Hammer K., Filatenko A.A., Pistrick K. Taxonomic remarks on *Triticum* L. and × *Triticosecale* Wittm. *Genet Resour Crop Evol*. 2011; 58(1):3-10. doi 10.1007/s10722-010-9590-4

Hart G.E. Genetical and chromosomal relationships among the wheats and their relatives. *Stadler Symp*. 1979;11:9-30

Hart G.E., Gale M.D., McIntosh R.A. Linkage maps of *Triticum aestivum* (hexaploid wheat, 2*n* = 42, genomes A, B and D) and *T. tauschii* (2*n* = 14, genome D). *Genetic Maps*. 1993;6:6.204-6.219. S.J. O'Brien (Ed.). Cold Spring Harbor Press, Cold Spring Harbor, NY.

Kosuge K., Watanabe N., Melnik V.M., Laikova L.I., Goncharov N.P. New sources of compact spike morphology determined by the genes on chromosome 5A in hexaploid wheat. *Genet Resour Crop Evol*. 2012;59(6):1115-1124. doi 10.1007/s10722-011-9747-9

Koval S.F., Goncharov N.P. Multiple allelism at *VRN1* locus of common wheat. *Acta Agron Hung*. 1998;46:113-119

Liu X., Zheng S., Tian S., Si Y., Ma S., Ling H.Q., Niu J. Natural variant of *Rht27*, a dwarfing gene, enhances yield potential in wheat. *Theor Appl Genet*. 2024;137(6):128. doi 10.1007/s00122-024-04636-7

MacKey J. Neutron and x-ray experiments in wheat and revision of the speltoid problem. *Hereditas*. 1954;40(1):65-180

MacKey J. Wheat: Its concept, evolution and taxonomy. In: Durum Wheat Breeding. Current Approaches and Future Strategies. Vol. I. Harworth Press Inc., New York, 2005;3-62

Makhoul M., Chawla H.S., Wittkop B., Stahl A., Voss-Fels K.P., Zetzsche H., Snowdon R.J., Obermeier C. Long-amplicon single-molecule sequencing reveals novel, trait-associated variants of *VERNALIZATION1* homoeologs in hexaploid wheat. *Front Plant Sci.* 2022;13:942461. doi 10.3389/fpls.2022.942461

McCouch S.R.; CGSNL (Committee on Gene Symbolization, Nomenclature and Linkage, Rice Genetics Cooperative). Gene nomenclature system for rice. *Rice*. 2008;1(1):72-84. doi 10.1007/s12284-008-9004-9

McIntosh R.A. Catalogue of gene symbols for wheat. In: Proc. of the 4th International Wheat Genetics Symposium. Missouri, 1973; 893-937

McIntosh R., Yamazaki Y., Dubcovsky J., Rogers J., Morris C., Appels R., Xia X.C. Catalogue of gene symbols for wheat. Yokohama, Japan, 2013. Available: https://www.wheat-training.com/wp-content/uploads/2016/08/GeneCatalogueIntroduction.pdf (accessed 27.01.2026)

McIntosh R.A., Dubcovsky J., Rogers W.J., Morris C., Xia X.C. Catalogue of gene symbols for wheat: Supplement. 2017. Available: https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2017.pdf (accessed 20.05.2026)

McNeill J., Barrie F.R., Buck W.R., Demoulin V., Greuter W., Hawksworth D.L., Herendeen P.S., Knapp S., Marhold K., Prado J., Prud'homme van Reine W.F., Smith G.F., Wiersema J.H., Turland N.J. International code of botanical nomenclature for algae, fungi, and plants (Melbourne Code) adopted by the Eighteenth International Botanical Congress Melbourne, Australia, July 2011. Ruggell, Liechtenstein: ARG Ganter Verlag, 2012. Available: https://www.iapt-taxon.org/melbourne/main.php [accessed 1 January 2013]

Morris R. Locations of genes for wheat characters by chromosomes. *Annu Wheat Newsl*. 1959;6:1-13

Morris R. Chromosomal locations of genes for wheat characters. *Annu Wheat Newsl*. 1982;28:17-25

Muramatsu M. Dosage effect of the spelta gene *q* of hexaploid wheat. *Genetics*. 1963;48(4):469-482. doi 10.1093/genetics/48.4.469

Muramatsu M. The *vulgare* super gene, *Q*: its universality in *durum* wheat and its phenotypic effects in tetraploid and hexaploid wheats. *Can J Genet Cytol*. 1986;28(1):30-41. doi 10.1139/g86-006

Muterko A. Differential expression of structural and copy number variants of the *Vernalization-A1b* allele in hexaploid wheat (*Triticum* spp). *Plant Breeding*. 2026;145(4):809-821 https://doi.org/10.1111/pbr.70084

Nédellec C., Ibanescu L., Bossy R., Sourdille P. WTO, an ontology for wheat traits and phenotypes in scientific publications. *Genomics Inform*. 2020;18(2):e14. doi 10.5808/GI.2020.18.2.e14

Nilsson-Ehle H. Untersuchungen über Speltoidmutationen beim Weizen. *Botaniska Notiser*. 1917;305-329 (in German)

Nishida H., Yoshida T., Kawakami K., Fujita M., Long B., Akashi Y., Laurie D.A., Kato K. Structural variation in the 5′ upstream region of photoperiod-insensitive alleles *Ppd-A1a* and *Ppd-B1a* identified in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.), and their effect on heading time. *Mol Breed*. 2013;31:27-37. doi 10.1007/s11032-012-9765-0

Peng J., Richards D.E., Hartley N.M., Murphy G.P., Devos K.M., Flintham J.E., Beales J., … Sudhakar D., Christou P., Snape J.W., Gale M.D., Harberd N.P. 'Green revolution' genes encode mutant gibberellin response modulators. *Nature*. 1999;400(6741):256-261. doi 10.1038/22307

Pugsley A.T. Genetic studied of phasic development and their application to wheat breeding. In: Findlay K.W., Shepherd K.W. (Eds). In: Proc. of the 3rd International Wheat Genetics Symposium. Canberra, Australia, 1968;288-293

Pugsley A.T. A genetic analysis of the spring-winter habit of growth in wheat. *Aust J Agric Res.* 1971;22(1):21-31. doi 10.1071/AR9710021

Scarth R., Law C.N. The control of the day-length response in wheat by the group 2 chromosomes. *Ztschr Pflanzenzüchtung.* 1984;92(2): 140-150

Sears E.R. The aneuploids of common wheat. *Missouri Agric Exp Stn Res Bull*. 1954;572:1-58

Shcherban A.B., Efremova T.T., Salina E.A. Identification of a new *Vrn-B1* allele using two near-isogenic wheat lines with difference in heading time. *Mol Breed*. 2012;29(3):675-685. doi 10.1007/s11032-011-9581-y

Simons K.J., Fellers J.P., Trick H.N., Zhang Z., Tai Y.S., Gill B.S., Faris J.D. Molecular characterization of the major wheat domestication gene *Q*. *Genetics*. 2006;172(1):547-555. doi 10.1534/genetics.105.044727

Smith L., Moseman A.H., Payne K.T., Weibel D.E. Linkage studies in einkorn. *J Amer Soc Agron.* 1948;40(10):862-873. doi 10.2134/agronj1948.00021962004000100002x

Song J., Li L., Liu B., Dong Y., Dong Y., Li F., Liu S., … Fei S., Xia X., Ni Z., He Z., Cao S. Fine mapping of reduced height locus *RHT26* in common wheat. *Theor Appl Genet*. 2023;136(3):62. doi 10.1007/s00122-023-04331-z

Sood S., Kuraparthy V., Bai G., Gill B.S. The major threshability genes soft glume (*sog*) and tenacious glume (*Tg*), of diploid and polyploid wheat, trace their origin to independent mutations at non-orthologous loci. *Theor Appl Genet*. 2009;119(2):341-351. doi 10.1007/s00122-009-1043-0

Sormacheva I., Golovnina K., Vavilova V., Kosuge K., Watanabe N., Blinov A., Goncharov N.P. *Q* gene variability in wheat species with the different spike morphology. *Genet Resour Crop Evol*. 2015; 62(6):837-852. doi 10.1007/s10722-014-0195-1

Sourdille P., Cadalen T., Charmet G., Tixier M.H., Gay G., Boeuf C., Bernard S., Leroy P., Bernard M. Molecular markers linked to genes

affecting plant height in wheat using a doubled-haploid population. *Theor Appl Genet.* 1998;96:933-940. doi 10.1007/s001220050823

Steinfort U., Trevaskis B., Fukai S., Bell K.L., Dreccer M.F. Vernalisation and photoperiod sensitivity in wheat: Impact on canopy development and yield components. *Field Crops Res*. 2017;201:108-121. doi 10.1016/j.fcr.2016.10.012

Stelmakh A., Zolotova N., Fayt V. Genetic analysis of differences in duration vernalization requirement of winter bread wheat. *Cereal Res Commun.* 2005;33(4):713-718. doi 10.1556/CRC.33.2005.2-3.139

Takumi S., Koyama K., Fujiwara K., Kobayashi F. Identification of a large deletion in the first intron of the *Vrn-D1* locus, associated with loss of vernalization requirement in wild wheat progenitor *Aegilops tauschii* Coss. *Genes Genet Syst*. 2011;86(3):183-195. doi 10.1266/ggs.86.183

Tsujimoto H. Production of near-isogenic lines and marked monosomic lines in common wheat (*Triticum aestivum*) cv. Chinese Spring. *J Hered*. 2001;93(3):254-259. doi 10.1093/jhered/92.3.254

Tsunewaki K. Monosomic analysis of synthesized hexaploid wheats. *Jpn J Genet.* 1962;37(2):155-168. doi 10.1266/jjg.37.155

Tweedie S., Martin S., Bruford E. Towards an official gene nomenclature for *Populus trichocarpa*. *Tree Physiol*. 2025;45(13):149-154. doi 10.1093/treephys/tpaf054

van Slageren M.W. Wild wheats: a monograph of *Aegilops* L. and *Amblyopyrum* (Jaub. et Spach) Eig (Poaceae). Wageningen Agricultural University, Wageningen & ICARDA, Aleppo, Syria, 1994

Wang Y.R., Shi J., He Y.Y., Tao Y.L., Ren L.T., Shao Q.Q., ... Zheng J.C. Molecular characteristics and regulatory effects of dwarfing *Rht* genes in *Triticum aestivum* L. *BMC Plant Biology*. 2025;25(1):1529. https://doi.org/10.1186/s12870-025-07556-w

Watanabe N. Chlorophyll *a* fluorescence yield and inheritance in two chlorophyll *b*-deficient mutants of *Triticum monococcum*. *Cereal Res Commun*. 2004;32:187-192. doi 10.1007/BF03543298

Watanabe N. Breeding opportunities for early, free-threshing and semi-dwarf *Triticum monococcum* L. *Euphytica*. 2017;213:201. https://doi.org/10.1007/s10681-017-1987-0

Watkins A.E. Genetic and cytological studies in wheat. IV. *J Genet*. 1927;19:81-96. doi 10.1007/BF02983118

Whitechurch E.M., Slafer G.A. Contrasting *Ppd* alleles in wheat: Effects on sensitivity to photoperiod in different phases. *Field Crops Res*. 2002;73(2-3):95-105. doi 10.1016/S0378-4290(01)00188-5

Worland A.J. Catalogue of monosomic series. In: Proc. 7th Intern. Wheat Genet. Symp. Cambridge, 1988;2:1399-1403

Worland A.J., Börner A., Korzun V., Li W.M., Petrovíc S., Sayers E.J. The influence of photoperiod genes on the adaptability of European winter wheats. *Euphytica*. 1998;100:385-394. doi 10.1023/A:1018327700985

Wu R.L., Remington D.L., MacKay J.J., McKeand S., O'Malley D.M. Average effect of a mutation in lignin biosynthesis in loblolly pine. *Theor Appl Genet*. 1999;99(3-4):705-710. doi 10.1007/s001220051287

Xiao M., Wang L., Debernardi J., Deal K., Zhu T., Luo M.-C., McGuire P., … Distelfeld A., Zhou Y., Müller H.-G., Dubcovsky J., Dvorak J. Isolation of the major wheat domestication gene *Tenacious glume1* reveals its multiple phenotypic effects and sheds light on evolution of wheat. Preprint. 2026. doi 10.21203/rs.3.rs-9315249/v1

Xu B.J., Chen Q., Zheng T., Jiang, Y.F., Qiao, Y.Y., … Ma J., Wang J.R., ZhengY.L., Wei Y.M.,Qi P.F. An overexpressed *Q* allele leads to increased spike density and improved processing quality in common wheat (*Triticum aestivum*). *G3 – Genes Genom Genet.* 2018;8:771-778. https://doi.org/10.1534/g3.117.300562

Yerzhebayeva R., Bazylova T., Zhumaliyeva G., Bastaubayeva S., Baimuratov A., Sariev B., Shegebayev G., Ergün N., Shavrukov Y. Combination of *Vrn* alleles assists in optimising the vernalization requirement in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Agriculture*. 2025;15(13):1389. doi 10.3390/agriculture15131389

Zaharieva M., Ayana N.G., Al Hakimi A., Misra S.C., Monneveux P. Cultivated emmer wheat (*Triticum dicoccon* Schrank), an old crop with promising future: a review. *Genet Resour Crop Evol*. 2010;57:937-962. doi 10.1007/s10722-010-9572-6

Конфликт интересов. Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 06.04.2026. После доработки 21.05.2026. Принята к публикации 08.06.2026.