

Перевод на английский язык <https://vavilov.elpub.ru/jour>

Аллельное разнообразие генов *Vrn* и контроль типа и скорости развития у пшениц

С.Э. Смоленская, Н.П. Гончаров 

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

Аннотация. Пшеница, являясь одной из трех основных продовольственных культур мира, занимает самый широкий ареал за счет адаптивности к разнообразным условиям возделывания. В обзоре рассматриваются полиморфизм и аллельная изменчивость генов *Vrn* (от англ. *response to vernalization*), контролирующих важнейшие адаптационные признаки пшениц – тип (яровость vs. озимость) и скорость развития у диких и возделываемых видов пшениц (род *Triticum* L.). Суммируется информация об аллельном разнообразии генов *Vrn* и обсуждается связь полиморфизмов этих генов на молекулярном уровне с их влиянием не только на признак «тип развития (яровость vs. озимость)», но и на признак «скороспелость (длина вегетационного периода яровых растений, ДВП)» у ди-, тетра- и гексаплоидных видов. Предпринята попытка связать полученную информацию о мутациях (полиморфизмах) доминантных аллелей генов *Vrn* с выраженностью наиболее важного с хозяйственной точки зрения признака «продолжительность ДВП (скороспелость)», которая ранее в обзорах не предпринималась. Рассматривается влияние мутаций (полиморфизмов) в последовательности рецессивных генов *vrn* на признак «потребность в яровизации» у озимых форм растений пшениц и выполнена его формализация. Обсуждается эволюция озимости/яровости в роде *Triticum*. На основе выявленных полиморфизмов построена схема филогенетических взаимодействий аллелей генов *Vrn* и рассматриваются возможности расширения полиморфизма по доминантным генам *Vrn* и их аллелям за счет видов-сородичей и редко используемых аллелей и перспективы селекции на изменение ДВП (скороспелости) для конкретных зон возделывания.
Ключевые слова: пшеница; гены *Vrn*; яровость; озимость; длина вегетационного периода; скороспелость.

Для цитирования: 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

Allelic diversity of the *Vrn* genes and the control of growth habit and earliness in wheat

S.E. Smolenskaya, 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. Wheat is one of three main food crops around the world, which has the largest distribution area due to its adaptation to the different environments. This review considers polymorphisms and allelic variation of the vernalization response genes *Vrn* controlling the major adaptation traits in wheats (the genus *Triticum* L.): growth habit (spring vs. winter) and length of vegetative period (earliness). The review summarizes available information on the allelic diversity of the *Vrn* genes and discusses molecular-level relationships between *Vrn* polymorphisms and their effect on growth habit (spring vs. winter) and earliness (length vegetative period in spring plants) in di-, tetra- and hexaploid wheat species. A unique attempt has been made to relate information on mutations (polymorphisms) in dominant *Vrn* alleles to the values of the commercially most important trait "length of plant vegetative period (earliness)". The effects of mutations (polymorphisms) in the recessive *vrn* genes on vernalization requirement in winter wheats are considered, and this trait was formalized. The evolution of the winter/spring growth habit in the genus *Triticum* species is discussed. A scheme of phylogenetic interactions between *Vrn* alleles was constructed on the basis of these polymorphisms; the paper considers the possibilities to enhance the diversity of polymorphisms for the dominant *Vrn* genes and their alleles using wheat related species and rarely used alleles and discusses the prospects of breeding for improved earliness for concrete agroecological zones.
Key words: wheat; *Vrn* genes; winter/spring growth habit; length of plant vegetative period; earliness.

For citation: 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 Selekcii* = *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2023;27(8):933-946. DOI 10.18699/VJGB-23-108

Введение

У многих видов культурных и дикорастущих травянистых растений умеренного климатического пояса имеются яровые (криофобные) и озимые (криофильные) формы, возникшие как результат их адаптации к условиям произрастания (Гупало, Скрипчинский, 1971). Яровые растения проходят весь цикл развития в течение одного вегетационного сезона, в то время как озимые не переходят к генеративному развитию без предварительного воздействия низкой температурой.

У диких и возделываемых видов пшениц задержка перехода от вегетативного развития к генеративному определяется генами *Vrn* (от англ. *response to vernalization*), регулируемыми тип (яровость vs. озимость) и скорость развития, генами *Vrd* (от англ. *response to duration vernalization requirement*), контролирующими продолжительность яровизации у озимых форм, и генами *Ppd* (от англ. *response to photoperiod*), отвечающими за реакцию на длину дня (чувствительность к фотопериоду). Любой из доминантных генов *Vrn*, а именно *Vrn-1* (Yan et al., 2003), *Vrn-3* (Yan et al., 2006) и *Vrn-D4* (Kippes et al., 2016), обуславливает яровой тип развития и эпистатичен аллелям озимого типа развития. Исключение – доминантный ген *Vrn2*, описанный у *Triticum monococcum* L. (Yan et al., 2004a), контролирующей озимый тип развития и не функциональный у полиплоидных пшениц.

Одной дозы любого доминантного аллеля гена *Vrn*, кроме *Vrn2*, достаточно, чтобы растение развивалось по яровому типу (Pugsley, 1971; Yan et al., 2004b; Fu et al., 2005; Knippes et al., 2018). Озимые сорта гексаплоидных пшениц гомозиготны по рецессивным аллелям одновременно во всех трех генах *Vrn-1* (Стельмах, 1987), тетраплоидных пшениц – по двум генам, *Vrn-A1* и *Vrn-B1*, так как доминантные гены *Vrn-3* и *Vrn-D4* не имеют рецессивных аллелей, поэтому все озимые сорта несут их нуль-аллели. Взаимодействие генов *Vrd* и *Vrn* не определено. В ряде работ предложены схемы взаимодействия генов *Vrn* с генами *Ppd* (Chen A. et al., 2014). Однако механизмы, лежащие в основе взаимодействий этих генов, до конца не изучены (Гончаров, 2012; Киселёва, Салина, 2018). По экспертным оценкам, на систему генов *Vrn* приходится до 75 %, а генов *Ppd* – около 20 % контроля изменчивости по признаку «длина вегетационного периода» (ДВП) (Стельмах, 1981). Третья группа локусов EPS (от англ. *earliness per se*), контролирующая собственно скороспелость, характеризуется полигенным контролем (van Beem et al., 2005; Rojo et al., 2020) и обуславливает не более 5 % изменчивости по ДВП (Стельмах, 1981).

Гены *Vrn-1*, контролирующие адаптивность растений пшеницы к условиям произрастания (признаки «яровость-озимость» и «скороспелость»), относятся к транскрипционным факторам (Trevaskis et al., 2003; Yan et al., 2003), детерминирующим экспрессию многих генов, участвующих в контроле онтогенеза. Наличие мутаций в таких генах приводит не только к нарушению их функции, но и к значительным изменениям фенотипа растения. У пшениц ДВП (скороспелость) – важнейшая характеристика, позволяющая как диким, так и возделываемым видам максимально полно использовать всю продолжительность благоприятного для развития растений весенне-летнего

сезона. При этом гены *Vrn* опосредованно влияют на продуктивность растений, а также на их устойчивость к стресс-факторам, таким как засуха, низкие температуры, вредители, болезни и пр. (Zotova et al., 2019).

В настоящей статье рассмотрены результаты современных молекулярно-генетических исследований контроля типа (яровость/озимость) и влияние аллельного разнообразия генов *Vrn* на ДВП у яровых форм.

Число локусов *Vrn* у пшениц

К настоящему времени описано шесть доминантных генов *Vrn*, а именно: три *Vrn-1* (Yan et al., 2003), два *Vrn-3* (Nishimura et al., 2018), один *Vrn-D4* (Kippes et al., 2016), и один рецессивный *vrn-2* (Yan et al., 2004a), обуславливающих яровой тип развития. Рассмотрим их основные характеристики.

Локус VRN-1. У ди-, тетра- и гексаплоидных пшениц наиболее часто яровой тип развития контролируется генами *Vrn-1* (Генотипы..., 1985; Каталог..., 1987; Goncharov, 1998; Лысенко и др., 2014; и др.). Они локализованы на дистальных участках длинных плеч хромосом 5-й гомеологической группы: *Vrn-A1* – на 5AL (Law et al., 1976; Galiba et al., 1995; Dubcovsky et al., 1998), *Vrn-B1* – на 5BL (Barrett et al., 2002; Iwaki et al., 2002) и *Vrn-D1* – на 5DL (Law et al., 1976). Показано, что гены *Vrn-1* являются ортологами генов идентичности меристемы *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. *CAULIFLOWER* (*CAL*), *APETALA1* (*AP1*) и *FURITFULL* (*FUL*), контролирующими переход генеративной меристемы в цветочную (Ferrándiz et al., 2000; Yan et al., 2003; Preston, Kellogg, 2006; Dhillon et al., 2010). Обнаружено, что в дополнение к роли в развитии плодолостик и плодов у арабидопсиса, ген *FUL* также контролирует у него сроки зацветания (Ferrándiz et al., 2000). Позже был выявлен и охарактеризован еще один ген, *WAP1* (*Wheat APETALA1*), как AP1-подобный ген MADS-box у мягкой пшеницы, являющийся активатором перехода от вегетативного развития к генеративному (Yan et al., 2003). Его экспрессия начинается перед переходом растений к генеративному развитию и сохраняется до их созревания (Murai et al., 2003). Показано, что *WAP1* у пшеницы соответствует гену *Vrn-1* (Trevaskis et al., 2003).

Для доминантных аллелей *Vrn-A1* характерны инсерции и/или делеции в промоторной области гена, инсерции и/или делеции и SNP в последовательности 1-го интрона по сравнению с нативным рецессивным геном *vrn-A1* (Приложение)¹. Большинство доминантных аллелей гена *Vrn-B1* отличается от рецессивного аллеля *vrn-B1* наличием делеций в первом интроне. Делеции или инсерции в 1-м интроне характерны также для доминантных аллелей гена *Vrn-D1*.

Несмотря на то что с использованием молекулярно-биологических методов было описано множество аллелей доминантных генов *Vrn* (Yan et al., 2004a, b; Fu et al., 2005; Liu et al., 2012; Milec et al., 2023), их влияние на признаки «продолжительность яровизации» и «время цветения» не всегда определялось (фиксировалось) исследователями (см. Приложение).

¹ Приложение см. по адресу:
<https://vavilovj-icg.ru/download/pict-2023-27/appx29.pdf>

Локус VRN-2. Ген *Vrn2* (*Vrn-A^m2*) выявлен только у диплоидной пшеницы *T. monococcum* (Dubcovsky et al., 1998). Он был картирован в дистальной части длинного плеча хромосомы 5A^m внутри сегмента, перемещенного из 4A^{mS} (Dubcovsky et al., 2006). Показано, что локус VRN-2 включает два тесно сцепленных гена, *CCTZCCT1* (zinc finger and CCT domain 1) и *ZCCT2* (zinc finger and CCT domain 2). Предполагалось, что экспрессия *Vrn-2* подавляется яровизацией (Yan et al., 2004a). Однако было установлено, что главным детерминантом экспрессии *Vrn-2* у диплоидных пшениц *T. monococcum* и *T. boeotium* Boiss. и ячменя *Hordeum vulgare* L. является длина светового дня (Dubcovsky et al., 2006; Trevaskis et al., 2006).

Последовательность гена *Vrn-2* обнаружена у образцов озимой мягкой пшеницы Jagger и 2174. Ни в последовательности гена *Vrn-A2* в геноме А, ни в последовательности гена *Vrn-D2* не выявлены аллельные варианты (Chen Y. et al., 2009). Две дублицированные копии *Vrn-B2* были найдены в образце 2174. Аллель *Vrn-B2* не был выделен из Jagger, что указывает на наличие у него нуля-аллеля этого гена. Нулевой аллель не оказывал влияния на время цветения в сегрегированной популяции. Картирование гена *Vrn-B2* показало, что обе его копии у образца 2174 были тесно связаны с SNP в хромосоме 4BL, что указывает на то, что дублицированные гены *Vrn-B2* были расположены тандемным образом в одном и том же локусе. Идентичные последовательности *Vrn-B2* обнаружены в последовательностях контигов из 4BS, 2BS и 5DL Chinese Spring (CS) (International Wheat Genome Sequencing Consortium..., 2018). У *Aegilops squarrosa* L. (*Ae. tauschii* Coss.) последовательность гена *Vrn-D2* не обнаружена (Chernurnov et al., 2023). Таким образом, ген *Vrn-2* у тетра- и гексаплоидных видов пшениц не функционален (Tan, Yan, 2016).

Локус VRN-3. Доминантный ген *Vrn-B3* (ранее обозначался как *Vrn 5* или *Vrn-B4*) картирован на коротком плече хромосомы 7В с использованием 82 рекомбинантов от скрещивания сорта CS с замещенной линией CS/Норе 7В (Yan et al., 2006). Ген активируется яровизацией и длинным днем и идентифицирован как ортолог *FLOWERING LOCUS T* (гена *FT*) *Arabidopsis* (Yan et al., 2006; Cockram et al., 2007). Понимание роли *TaFT* в регуляции цветения осложняется существованием аналогичной (на 78 % идентичной) паралогичной копии *FT2* как у мягкой пшеницы (*TaFT2*), так и у ячменя (*HvFT2*) (Yan et al., 2006; Faure et al., 2007). Поскольку дубликация *TaFT/TaFT2* произошла после расхождения между этими злаками и *Arabidopsis*, она не зависит от дубликации *FT/TSF* – сестры-близнеца *FT*, обнаруженной у резуховидки (Li, Dubcovsky, 2008).

Доминантный ген *Vrn-A3* (гомолог гена *Vrn-B3*) обнаружен только у тетраплоидных пшениц и картирован в коротком плече хромосомы 7А (Nishimura et al., 2018). У мягких пшениц он, вероятно, не имеет гомологов и, как ген *vrn-2*, выявленный у *T. monococcum*, нефункционален.

Локус VRN-4. Доминантный ген *Vrn-D4* первоначально обнаружен у линии Gabo-2 (Knott, 1959; Pugsley, 1972; Goncharov, 2003), выделенной из австралийского коммерческого сорта мягкой пшеницы Gabo. Он локализован в хромосоме 5D (Kato, 1993), а позже картирован в

центромерной области этой же хромосомы (Kippes et al., 2015). В настоящее время предполагают, что доминантный ген *Vrn-D4* мог возникнуть у полиплоидных пшениц в результате транслокации фрагмента размером ~290 т. п. н. из длинного плеча хромосомы 5А в проксимальную область короткого плеча хромосомы 5D (Kippes et al., 2015). Транслоцированный участок включает копию гена *Vrn-A1*, в которой произошел ряд мутаций в кодирующих и регуляторных областях (Kippes et al., 2015).

Ген экспрессируется на ранних стадиях развития яровых растений², при этом в его последовательности отсутствуют ранее описанные для доминантного гена *Vrn-A1* мутации, обуславливающие яровой тип развития у мягкой пшеницы (Yan et al., 2003, 2004b). Вместо них доминантный ген *Vrn-D4* имеет три близкорасположенных SNP в области первого интрона, где находится сайт связывания белка TaGRP2, описанного как отрицательный регулятор для *Vrn-A1* (Fu et al., 2005).

Генов-гомологов *Vrn-4* в геноме В к настоящему времени не описано. У *Ae. tauschii*, донора генома D гексаплоидных пшениц, доминантный ген *Vrn-D4* не выявлен (Chernurnov et al., 2023), следовательно, мутация возникла уже у полиплоидов.

Таким образом, яровые формы пшениц несут мутации в промоторе или первом интроне генов *Vrn* (Yan et al., 2004b; Fu et al., 2005). При этом большинство описанных к настоящему времени доминантных аллелей генов *Vrn-1*, а именно: *Vrn-A1a*, *Vrn-A^m1a*, *Vrn-A1b*, *Vrn-A1d*, *Vrn-A1e*, *Vrn-A^m1g*, *Vrn-A1h* и *Vrn-A1i*, несут мутации в промоторной области в VRN-боксе, включая SNP, индели или его полную элиминацию (Shcherban, Salina, 2017). Выявленные мутации в генах *Vrn* представлены в Приложении. Данные о локализации генов *Vrn* в хромосомах суммированы в табл. 1. Они подтверждены в молекулярно-генетических исследованиях (Киселева, Салина, 2018).

Факт, что доминантные аллели генов *Vrn-1* несут вставки и делеции по сравнению с рецессивными (интактными) аллелями, может указывать на то, что они эволюционно моложе (Milec et al., 2023). Это позволяет построить их филогенетические взаимоотношения (см. рисунок).

Яровизация озимых и яровых пшениц и ее молекулярно-генетическая сеть

Яровизация – это потребность в воздействии низкими температурами, определяющими переход озимых растений от вегетативного развития к генеративному у видов, адаптированных к умеренному климату. Она является механизмом, обеспечивающим растениям успешную перезимовку вследствие задержки их в состоянии укороченных побегов до начала зимы и последующего развития растений при наступлении благоприятного весенне-летнего сезона. Считается, что озимые растения несут рецессивные (нативные) аллели генов *vrn*, мутации в любом из которых могут приводить к частичному или полному подавлению потребности в яровизации (Fu et al., 2005; Milec et al., 2023) и смене озимого типа развития на яровой. Яровые растения выколашиваются без яровизации, хотя позднее

² См. шкалы роста и развития в работе Т.Т. Ефремовой и Е.В. Чумановой (2023).

Таблица 1. Локализация генов в хромосомах и возможные генотипы яровых и озимых форм (из: Гончаров, 2012, с изменениями)

Тип развития	Генотипы (гаплоидные) яровых и озимых сортов	Аллелизм и локализация генов в хромосомах	Литературный источник
Для тетра- и гексаплоидных пшениц по гипотезе и данным К. Tsunewaki, B.S. Jenkins (1961) и К. Tsunewaki (1962)			
Яровой	<i>Sg1Sg2Sg3*</i> <i>sg1sg2sg3</i> <i>Sg1sg2Sg3*</i>	<i>Sg1-Sg1^c-sg1</i> (5D)	Tsunewaki, Jenkins, 1961; Tsunewaki, 1962
	<i>Sg1^cSg2^cSg3*</i>	<i>Sg2-Sg2^c-sg2</i> (5A)	
	<i>Sg1^cSg2Sg3*</i> <i>Sg1^cSg2Sg3*</i>	<i>Sg3-sg3</i> (2B)	
	<i>sg1sg2sg3Sg5*</i>	<i>Sg5-sg5</i> (5B)	Singh, 1967
Озимый	<i>sg1sg2Sg3</i>		Tsunewaki, 1962
По гипотезе А.Т. Pugsley (1972) и данным ряда авторов			
Яровой	<i>Vrn-A1vrn-B12vrn-D1</i>	<i>Vrn-A1-vrn-A1</i> (5AL)	Law et al., 1976
	<i>vrn-A1Vrn-B12vrn-D1</i>	<i>Vrn-B1-vrn-B1</i> (5BL)	Barrett et al., 2002
	<i>vrn-A1vrn-B12Vrn-D1</i>	<i>Vrn-D1-vrn-D1</i> (5DL)	Law et al., 1976
	<i>vrn-A1vrn-B12vrn-D1Vrn-B3</i>	<i>Vrn-B3</i> (7BS)**	Yan et al., 2006
	<i>vrn-A1vrn-B12vrn-D1Vrn-A3</i>	<i>Vrn-A3</i> (7AS)**	Nishimura et al., 2018
	<i>vrn-A1vrn-B12vrn-D1Vrn-D4</i>	<i>Vrn-D4</i> (5DS)**	Kippes et al., 2014
	и любые сочетания доминантных генов		
Озимый	<i>vrn-A1vrn-B1vrn-D1</i>		Pugsley, 1972
Для диплоидных пшениц <i>T. boeoticum</i> , <i>T. monococcum</i> по гипотезе J. Dubcovsky et al. (1998) и данным ряда авторов			
Яровой	<i>Vrn-A1vrn-A2</i>	<i>Vrn-A1-vrn-A1</i> (5AL)	Dubcovsky et al., 1998
	<i>vrn-A1vrn-A2</i>	<i>Vrn-A2-vrn-A2</i> (4AL)	Yan et al., 2004b
Озимый	<i>vrn-A1Vrn-A2</i>		Dubcovsky et al., 1998

* Яровой тип развития наблюдается при любом аллельном состоянии гена *Sg3*.

** Не имеют рецессивных аллелей.

спелые яровые формы, в том числе и двуручки³, могут отзываться на яровизацию ускорением своего развития и сокращением длины вегетационного периода. Феномен яровизации поздних яровых изучен слабо. Считается, что она предохраняет их при озимом посеве в южных широтах от повреждения ранними осенними заморозками.

Существенным препятствием для исследования перехода к генеративному развитию является некорректное определение функции аллелей генов *Vrn*. Это обусловлено путаницей в терминах, которую внесли австралийские ученые А.Т. Pugsley (1968) и Р.А. McIntosh (1973), неудачно заменившие ранее используемое название признака «яровость» (англ. *spring growth*) (Tsunewaki, 1962) на «реакция на яровизацию» (англ. *response to vernalization*) (Pugsley, 1971) (см. табл. 1). Для этой замены терминов были определенные причины (Pugsley, 1968), правда,

они больше умозрительного характера. Однако и позже молекулярный биолог J. Dubcovsky также не смог сориентироваться в проблеме и закрепил эту терминологическую путаницу в последующих редакциях «Каталога генных символов пшеницы» (McIntosh et al., 2013). Полагаем, что обозначение генов *Sg* (*spring growth*) более адекватно (Goncharov, 2004) и позволяет формализовать признак «яровость vs. озимость». Его классификация основана на генотипе, а не на фенотипе растения (Steinfert et al., 2017).

Отметим, что данные по генотипированию и фенотипированию сортов могут не всегда совпадать (см. Makhoul, 2022, табл. 2). Это касается возделывания яровых форм в южных районах восточного полушария при посеве под зиму (Makhoul et al., 2022). К сожалению, работ, в которых фенотип «определяется» (постулируется) в зависимости от сроков (сезона) сева, становится все больше (Steinfert et al., 2017). А.Т. Pugsley (1983) начинает рассмотрение вопроса о терминологии с «озимости», т. е. физиологического состояния растения пшеницы, требующего для колошения воздействия низкими температурами (яровизации), а следовательно, имеющего «реакцию на яровизацию».

³ Двуручки – это агротехнологическая характеристика. Их можно выращивать как при озимом, так и при яровом посеве в виде страховой культуры. В настоящее время в Госреестр включены три сорта двуручек, созданных в Центре зерна им. П.П. Лукьяненко (г. Краснодар) (Государственный реестр..., 2023).

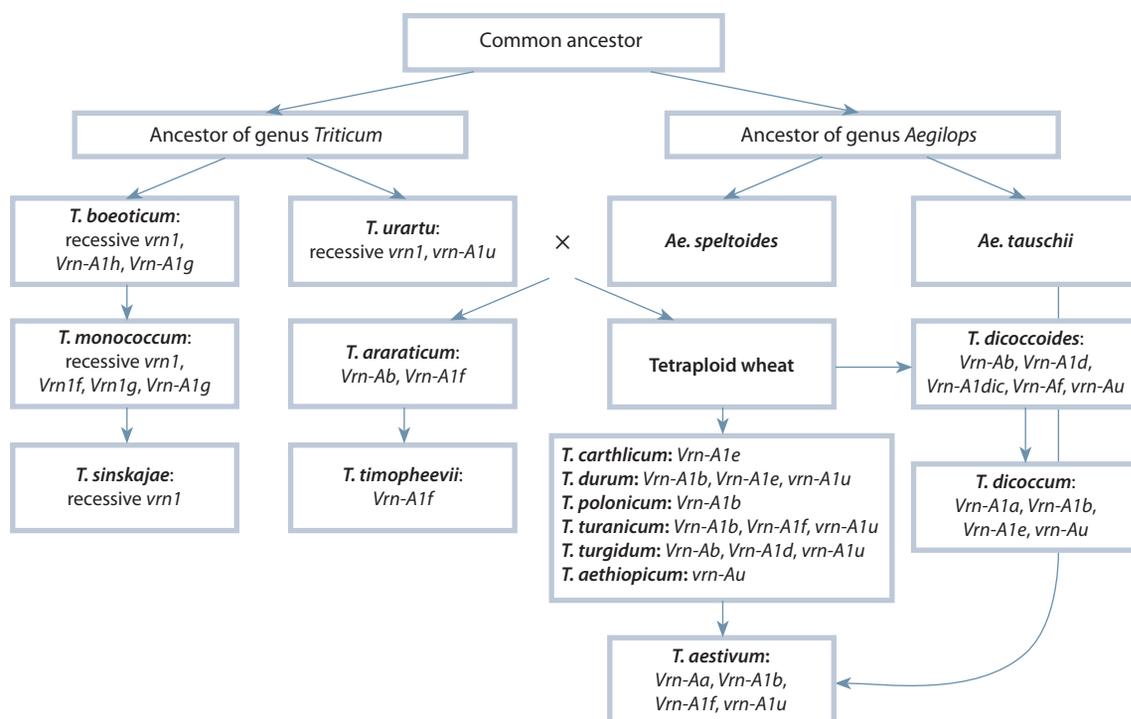


Схема эволюции родов *Triticum* и *Aegilops* (по: Goncharov, 2011, с дополнениями).

Аллели гена *Vrn-A1* у видов пшеницы представлены под названиями видов (из: Kopratskaia et al., 2016, с дополнениями).

Следующий вопрос – условие фенотипирования образцов пшеницы по признаку «тип развития (яровость vs. озимость)». Признак фенотипируется как качественный морфологический признак (Goncharov, 2004). Фенотипы (растения) различаются по наличию/отсутствию перехода к генеративному развитию в течение одного сезона. Сорты пшеницы по данному признаку фенотипируются летом, при высоких положительных температурах (провокационный фон), непосредственно в процессе вегетации, после высадки в поле или теплице.

Признак «реакция на яровизацию» – количественный, поэтому фенотипирование образцов необходимо проводить с использованием низких положительных температур (яровизации). Решающим в таком случае окажется вопрос о продолжительности яровизации (Долгушин, 1935). Яровым растениям (даже позднеспелым) яровизация для перехода к генеративному развитию не требуется. Выработка единого подхода для фенотипирования «яровой/озимости» даст возможность корректно сравнивать все имеющиеся результаты исследований.

В базе данных Wheat Trait Ontology признаки «яровизация (тип развития)» и «скороспелость» лежат в категории Trait подкатегории Development и связаны с фенотипом растений (Nédellec et al., 2020). Признак «реакция на яровизацию» в ней отсутствует и принадлежит другой категории – Response to environmental conditions, т. е. является реакцией растений на воздействие внешней среды (на стрессирующий фактор).

Важной частью единого подхода в определении и фенотипировании признака является не только терминология, но и символика генов пшениц. Переход контроля над символикой генов пшениц от одной группы исследо-

вателей (Ausemus et al., 1946) к другой (McIntosh et al., 1973) административно закрепил эту терминологическую путаницу. Поэтому, несмотря на аббревиатуру *Vrn* и наличие реакции на яровизацию у позднеспелых яровых сортов и сортов-двуручек, более адекватен термин «тип развития (яровость vs. озимость)». Термин же «реакция на яровизацию» оставим для озимых форм (Файт и др., 2018). Контролируют ли рецессивные гены *vrn* собственно реакцию на яровизацию у озимых сортов – вопрос до сих пор открытый. Рассмотрим его подробнее.

Полиморфизм рецессивных аллелей *vrn* у озимых пшениц

Все известные на сегодняшний день доминантные гены *Vrn*, контролирующие качественное отличие между яровыми и озимыми формами пшениц, клонированы. Предложены две взаимоисключающие гипотезы о том, что продолжительность яровизации у озимых форм может быть обусловлена изменчивостью рецессивных аллелей *vrn-A1*, определяющих озимый тип развития (Pugsley, 1971; Chen Y. et al., 2009, 2010), либо независимой от них системой генов (Gotoh, 1979; Булавка, 1984; Файт, 2003, 2006а, б; Stelmakh et al., 2005), не связанных с экспрессией рецессивных генов *vrn*.

Данный процесс очень плохо изучен генетически и совсем не изучен молекулярно-биологически. В настоящее время очевидно, что выявленные у озимых сортов пшеницы полиморфизмы по рецессивным генам *vrn* не могут объяснить количественные различия у них в продолжительности яровизации (табл. 2). Не сообщалось ни об одном исключении, которое сделало бы эту генетическую модель недействительной, когда многочисленные

Таблица 2. Полиморфизм рецессивных аллелей генов *Vrn* у пшениц

Локус/ген	Аллель	Мутация	Образец	Литературный источник
Диплоидные пшеницы ($2n = 2x = 14$)				
<i>Vrn-A1</i>	<i>vrn-A1u</i>	Идентична аллелю <i>Vrn-A1u</i> полиплоидных пшениц	<i>T. urartu</i> Thum. ex Gandil. IG 44829	Golovkina et al., 2010
VRN-2 (<i>ZCCT1</i>)	<i>vrn2</i>	Точечная мутация в положении 35 в кодирующей области домена CCT	<i>T. monococcum</i> DV92	Yan et al., 2004a
	<i>vrn2</i>	Полная делеция <i>ZCCT1</i>	<i>T. monococcum</i>	
	<i>vrn2</i>	Данные не приводятся	<i>T. monococcum</i> TRI 17025	Shcherban et al., 2015b
Тетраплоидные пшеницы ($2n = 4x = 28$)				
<i>Vrn-A1</i>	<i>vrn-A1b.3</i>	Делеция одного нуклеотида и делеция 20 п. н. ниже VRN-бокса	<i>T. turgidum</i> PI 223173, <i>T. durum</i> PI 655432	Muterko et al., 2016
	<i>vrn-A1b.4</i>	»	<i>T. dicoccoides</i> PI 466941	
Гексаплоидные пшеницы ($2n = 6x = 42$)				
<i>Vrn-A1</i>	<i>vrn-1a/vrn-A1b</i>	С/Т SNP в экзоне 4	Jagger (PI 593688) /2174 (PI 602595)	Chen Y. et al., 2009
	<i>vrn-A1b.3</i>	Делеция одного нуклеотида выше и делеция 20 п. н. ниже VRN-бокса	<i>T. spelta</i> L. PI 168680 <i>T. vavilovii</i> Jakubz. PI 428342	Muterko et al., 2016
<i>Vrn-B1</i>	<i>vrn-B1</i>	Делеция 1 п. н. в 5' UTR + 8 п. н. в начале второй делеции	i: Triple Dirk C	Yan et al., 2004b
<i>Vrn-D1</i>	<i>vrn-D1</i>	Делеция 1 п. н. в 5' UTR + 15 п. н. в начале второй делеции	i: Triple Dirk C	
<i>Vrn-D1</i>	<i>vrn-D1r</i>	SNP в CArG-бокса промотора <i>vrn-A1</i>		Strejčková et al., 2021; Makhoul et al., 2022
<i>Vrn-B3</i>		Нуль-аллель	cv. Yanzhan 4110	Chen F. et al., 2013

Примечание. Мутации в рецессивных аллелях гена *vrn-A1* у гексаплоидной пшеницы (Chen Y. et al., 2009) и гена *Vrn-2* у диплоидной пшеницы (Yan et al., 2004b) находятся в кодирующих областях.

сорта/зародышевая плазма из разных видов пшеницы, различающихся по уровню пloidности, подвергались скринингу с использованием молекулярных маркеров для рецессивных аллелей каждого из трех генов *Vrn-1* (Yan et al., 2003, 2004a, b; Fu et al., 2005; Bonnin et al., 2008; Zhang X.K. et al., 2008; Santra et al., 2009; Chen Y. et al., 2010). Исключение – полиморфизм по генам *Vrn-3B* и *Vrn-4D*, у которых рецессивный аллель представлен только нуль-аллелем.

Аллели, имеющие однонуклеотидные полиморфизмы (SNP) в экзоне 4 рецессивного гена *vrn-A1*, связаны с регуляцией развития озимых растений и обозначены *vrn-A1a* у сорта Jagger (PI 593688) и *vrn-A1b* у образца 2174 (PI 602595). При полевой оценке популяции из 96 RIL от скрещивания Jagger с 2174 Y. Chen с коллегами (2009) продемонстрировали, что генотип с аллелем *vrn-A1a* характеризовался более ранним выходом в трубку. В то же время влияние аллелей на продолжительность яровизации экспериментально не проверялось.

Растения с гаплотипом 3_SNP показали более высокие уровни транскрипции гена *Vrn-A1*, чем растения с гаплотипом 1_SNP (Kipres et al., 2018). Сделано предположение, что однонуклеотидный полиморфизм в регуляторном сайте первого интрона, возможно, связан с различиями в продолжительности яровизации у озимой пшеницы. Отметим, что попытка N. Kipres с коллегами (2018) показать

связь однонуклеотидных замен в рецессивном гене *vrn-A1* с продолжительностью яровизации неубедительна, так как использовалась озимая изогенная линия Triple Dirk C ярового сорта Triple Dirk, растения которой в поле за четыре месяца без яровизации выходили в трубку и часть из них колосилась (Гончаров, 2012).

Можно сделать вывод, что все выявленные на сегодняшний день изменения (точечные мутации) в последовательностях рецессивных генов *vrn* достоверно не влияют на продолжительность яровизации озимых образцов пшениц (см. табл. 2).

Отметим, что уже довольно давно созданы изогенные линии по генам *Vrd*, контролирующим полиморфизм в продолжительности яровизации у озимых сортов мягкой пшеницы (Файт, 2006б), которые могут быть использованы в молекулярно-биологических экспериментах. Эти гены локализованы на хромосомах у озимой мягкой пшеницы: ген *Vrd1* – в хромосоме 4A, ген *Vrd2* – в 5D (Файт и др., 2007).

Аллельная изменчивость в локусе VRN-2 и озимость. Мутация в регуляторных областях гена *Vrn-1* обуславливают доминирование яровости, равно как точечные мутации гена(-ов) в локусе VRN-2 (аллель *vrn-2a*) или делеция всего гена (аллель *vrn-2b*) связаны с яровостью как рецессивным признаком у диплоидной пшеницы *T. monococcum* и ячменя *H. vulgare* (Yan et al., 2004b; Dub-

covsky et al., 2005). Множественный аллелизм доминантного гена *Vrn-2*, контролирующего озимый тип развития, не выявлен. Это косвенно говорит об отсутствии связи данного гена с контролем продолжительности яровизации у диплоидных пшениц *T. monocosmum* и *T. boeoticum*. Неизвестно также, какими генами она контролируется у ячменя.

Изменчивость доминантных аллелей генов *Vrn* у яровых образцов ди-, тетра- и гексаплоидных пшениц и их влияние на длину вегетационного периода яровых растений

Значительное число работ посвящено анализу распространения доминантных генов *Vrn* и их аллелей в основных регионах возделывания пшеницы (Каталог..., 1987; Goncharov, 1998; Fu et al., 2005; Zhang X.K. et al., 2008; Лысенко и др., 2014; Смоленская и др., 2022; и др.). Показана дифференциация регионов по аллелям (Генотипы..., 1985; Stelmakh, 1990; Goncharov, 1998). Среди современных сортов яровой мягкой пшеницы аллель *Vrn-A1a* преобладает в регионах с холодными зимами, где яровые пшеницы высевают только весной. Напротив, доминантные аллели генов-гомологов *Vrn-B1a* и *Vrn-D1a* присутствуют с высокой частотой у сортов, возделываемых в средиземноморском климате, где яровую пшеницу сеют осенью (под зиму) (Stelmakh, 1990; Zhang X.K. et al., 2008; Shcherban et al., 2015a). При этом аллель *Vrn-D1a* появился в Южной Европе в 1930-е гг. вместе с генами нечувствительности к фотопериоду и короткостебельностью от японских сортов мягкой пшеницы (Гончаров, 2012). Возможно ли широкое использование, кроме Китая, в селекции (Bonnin et al., 2008) доминантного гена *Vrn-B3* – вопрос открытый и требует детального изучения. В отечественном сортименте этот ген не обнаружен (Лысенко и др., 2014), так же как и у потомков сорта Норе (Гончаров, Гайдаленок, 2005), донора гена *Vrn-B3* для изогенной линии CS/Норе 7В.

Двуручки. В англоязычной литературе двуручки известны под названием “intermediate” (Flood, Halloran, 1986). Б.В. Ригин с коллегами считают возможной детерминацию ярового типа развития у сортов-двуручек доминантным геном *Vrn-A1* (Генотипы..., 1985), в то время как А.Ф. Стельмах (1981) приписывал сортам-двуручкам контроль ярового типа развития исключительно доминантным геном *Vrn-B1*. В Китае двуручки имеют доминантный аллель *Vrn-D1b* (Zhang X.K. et al., 2008).

Поскольку сорта-двуручки (в англоязычной литературе их иногда называют полуяровые – semispring) играют важную роль в производстве пшеницы в некоторых регионах (Файт и др., 2018), было изучено 689 образцов Китая для определения частоты и распределения у них *Vrn-D1b* аллеля. Результаты показали, что аллели *Vrn-D1a*, *Vrn-D1b* и *vrn-D1* присутствовали в 27.3, 20.6 и 52.1 % изученных образцов соответственно. Анализ родословных показывает, что аллель *Vrn-D1b* произошел от китайских местных сортов (Guo et al., 2015).

Исследование популяции гибридов F_2 , расщепляющихся по аллелям *Vrn-D1b* и *Vrn-D1a* в теплице в условиях длинного дня без яровизации, показало, что растения, гомозиготные по аллелю *Vrn-D1b*, выколашивались на 32 дня позже, чем растения, гомозиготные по аллелю

Vrn-D1a. Поскольку аллель *Vrn-D1b* имеет ту же делецию в интроне 1, что и *Vrn-D1a*, и, кроме того, одиночную нуклеотидную мутацию в промоторной области и связан с факультативным типом развития, авторы предположили, что мутация в промоторе может изменять базовый уровень активности аллеля *Vrn-D1*, который уже активен (из-за делеции в интроне 1) (Zhang J. et al., 2012).

Копийность генов *Vrn*. Изменение числа копий (CNV) генов *Vrn-1* является одним из источников генетической изменчивости у сортов гексаплоидной пшеницы (Díaz et al., 2012; Würschum et al., 2015). В большинстве случаев CNV связаны с изменениями экспрессии генов *Vrn* (Muterko, 2023), тем не менее данные об их влиянии на ДВП неочевидны.

Гексаплоидные ($2n = 6x = 42$) пшеницы

Наиболее важным с хозяйственной точки зрения аспектом исследования аллелизма доминантных генов *Vrn* является поиск их функциональной связи с длиной вегетационного периода яровых растений. Сведения о продолжительности ДВП (скороспелости) у яровой пшеницы достаточно разнообразны. По мнению К.А. Фляксбергера (1938), у мягкой пшеницы она варьирует от 76 до 140 и более дней. Другие авторы приводят пределы варьирования от 70–80 до 120–130 дней (Кумаков, 1980). Нет единого мнения и по вопросу классификации коммерческих сортов мягкой пшеницы по группам спелости (Гончаров Н.П., Гончаров П.Л., 2018), которая имеет четко выраженную региональную компоненту. При этом скороспелость может быть связана с различным сочетанием доминантных аллелей генов *Vrn* (см. Приложение).

Аллели локуса VRN-A1. Распределение яровых сортов мягкой пшеницы по группам спелости выявило влияние на нее сочетания определенных доминантных генов *Vrn* и их аллелей (Stelmakh, 1993; Лихенко и др., 2014; Смоленская и др., 2022). Яровые сорта с доминантным геном *Vrn-A1* обычно более скороспелые, чем сорта с доминантными генами *Vrn-B1* и *Vrn-D1* (Stelmakh, 1993). Показано, что основной вклад в сокращение периода «всходы–колошение» определяется доминантным аллелем *Vrn-A1a*, а аллель *Vrn-A1b*, напротив, обуславливает более позднее колошение растений (Ефремова и др., 2016). При этом сорта, в генотипе которых имеется доминантный аллель *Vrn-A1b*, встречаются Сибири с пониженной частотой, 8 % (Смоленская и др., 2022). Отметим, что аллель *Vrn-A1a* несет инсерцию в промоторной области, а *Vrn-A1b* – делецию (Yan et al., 2004b).

В исследовании Б.В. Ригина с коллегами (2021) ультраскороспелые линии Рико (к-65588) и Римакс (к-67257) имели самую высокую скорость развития от всходов до колошения среди образцов яровой мягкой пшеницы из всей коллекции ВИР. В их генотипах определено наличие доминантных аллелей сразу трех генов *Vrn*: *Vrn-A1*, *Vrn-B1* (*Vrn-B1a* и *Vrn-B1c* соответственно), *Vrn-D1*.

Наличие любого из доминантных аллелей, *Vrn-A1a* или *Vrn-A1b*, приводит к отсутствию отзывчивости на яровизацию, тогда как наличие любого из доминантных аллелей генов *Vrn-B1* или *Vrn-D1* обуславливает «костаточную» реакцию и приводит к более позднему цветению растений (Stelmakh, 1993). Эти данные подтверждаются исследо-

ваниями, в которых показано, что доминантные аллели *Vrn-A1a* и *Vrn-A1b* в сочетании с доминантным геном *Vrn-B1* могут обеспечить оптимальное время цветения и потенциальную высокую урожайность также и в условиях Тихоокеанского Северо-Западного региона США (Santra et al., 2009), в то время как сорта яровой пшеницы, несущие доминантный ген *Vrn-D1*, могут иметь преимущество в условиях штатов Айдахо и Орегона, где вегетационный период более продолжительный (Santra et al., 2009).

Аллели локуса VRN-B1. С использованием изогенных линий с разными аллелями гена *Vrn-B1*, был выявлен новый аллель, *Vrn-B1c*, который, вероятно, связан с детерминацией более раннего колошения у позднеспелых сортов (Shcherban et al., 2012a). Показано его преобладание у сортов яровой мягкой пшеницы Западной Сибири и Северного Казахстана с моногенным контролем ярового типа развития (Shcherban et al., 2012b). В отсутствие эпистатических эффектов доминантного гена *Vrn-A1* этот аллель вызывает более раннее колошение по сравнению с аллелем *Vrn-B1a* (Shcherban et al., 2013). Влияние на время колошения аллеля *Vrn-B1f* аналогично таковому аллеля *Vrn-B1c*, но механизм его регуляции, скорее всего, отличается (Strejšková et al., 2021).

Аллели локуса VRN-D1. Доминантный ген *Vrn-D1* встречается только в сортименте гексаплоидных пшениц азиатского региона и у ряда итальянских сортов (Stelmakh, 1993; Goncharov, 1998). K. Iwaki с коллегами (2000, 2001) обнаружили доминантный аллель *Vrn-D4* у многих сортов яровой мягкой пшеницы из различных регионов мира (55 из 272 изученных сортов). Наиболее высокая частота его встречаемости была у образцов из Индии и соседних с ней стран (Iwaki et al., 2000, 2001). Ранее этот доминантный ген был обнаружен у большинства образцов индийского гексаплоидного вида-эндемика *T. sphaerococcum* Perciv. (Гончаров, Шитова, 1999).

При анализе яровых образцов *Ae. tauschii*, собранных на Ближнем Востоке, выявлен доминантный аллель *Vrn-D¹* с делецией 5.4 т. п. н. в первом интроне (Takumi et al., 2011). Позже был описан еще один доминантный аллель (Cherupnov et al., 2023). Наличие данного аллеля не влияло на время колошения.

Все идентифицированные вариации в трех гомеологах *Vrn-1* пшеницы были обозначены как отдельные аллели, но не для всех из них было экспериментально подтверждено влияние на ДВП (скороспелость) (см. Приложение).

Аллели локуса VRN-B3. Нуклеотидные замены или инсерции/делеции в копиях в геномах А и D гена *FT* (*Vrn-B3*) у 239 местных, стародавних и современных коммерческих сортов различного географического происхождения пшеницы можно связать с различиями по ДВП (Bonnin et al., 2008). Но, в отличие от *Vrn-1*, эпистатического взаимодействия между гомеологическими копиями *FT* не обнаружено (Bonnin et al., 2008). Сверхэкспрессия гена *TaFT* в трансгенных растениях *T. aestivum* значительно ускоряла их цветение по сравнению с нетрансгенным контролем (Yan et al., 2006).

Отсутствие изогенных линий не позволяет сравнить его различные аллели по силе фенотипического проявления. Заметим, что в старших беккроссах линия 620 с *Vrn-B3* колосилась значительно позже (Гончаров, 2012). Более

позднее колошение также отмечено у сортов, несущих различные аллели *Vrn-B3*, *Vrn-B3a* и *Vrn-B3b* (Chen F. et al., 2013), *Vrn-B3d* и *Vrn-B3e* (Berezhnaya et al., 2021).

С использованием молекулярных маркеров для генов *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1* и *Vrn-B3* охарактеризовано 278 китайских сортов яровой мягкой пшеницы. Самыми ранними были сорта, имеющие в генотипе от трех до четырех доминантных генов *Vrn*, включая редкий доминантный ген *Vrn-B3* (в среднем 30–31 день до колошения), за которым следовали одно-, двух- или трехгенные комбинации, включая доминантный ген *Vrn-A1*, но не *Vrn-B3* (в среднем 38 дней до колошения). На основании этих данных доминантные гены *Vrn-1* были ранжированы по их влиянию на сокращение ДВП у китайских сортов: *Vrn-A1* > *Vrn-B1* > *Vrn-D1* (Zhang X.K. et al., 2008). Она отличается от ранжировок других исследователей (Gotoh, 1979; Goncharov, 2003).

Аллели локуса VRN-D4. Доминантный ген *Vrn-D4* оказывает более слабое влияние на ДВП, чем гены *Vrn-A1*, *Vrn-D1* или *Vrn-B3* (Kippes et al., 2014), но более сильное, чем *Vrn-B1* (Gotoh, 1979; Goncharov, 1998).

Тетраплоидные ($2n = 4x = 28$) пшеницы

В соответствии с результатами анализа экспрессии гена *Vrn-A3* с использованием сестринских линий показано, что признак «раннее цветение» у образца TN26 полбы *T. dicoccum* Schrank ex Schuebl. при сравнении с образцом TN28 *T. pyramidale* Perciv. обусловлен вставкой в промоторной области гена 7 п. н., которая включала последовательность цис-элемента GATA-бокса (Nishimura et al., 2018). Анализ показал наличие раннецветущих аллелей *Vrn-A3* у полбы из Эфиопии и Индии, их отсутствие у образцов твердой (*T. durum* Desf.) и мягкой пшениц. Результаты позволили авторам сделать заключение, что аллели *Vrn-A3a-h1* и *Vrn-A3a-h2* могут быть полезны для селекции на скороспелость твердой и мягкой пшениц (Nishimura et al., 2021).

Растения *T. carthlicum* Nevski и *T. dicoccum* с аллелем *Vrn-B1c*, содержащим встроенный в ген ретроинтрон, цвели без яровизации. У озимых ДН-линий, несущих рецессивный аллель *vrn-B1*, транскрипты обнаруживались только после яровизации растений (Chu et al., 2011).

Два яровых образца, PI 208912 (Ирак) *T. turgidum* и PI 74830 (Китай) *T. durum*, и один озимый образец, PI 221422 (Сербия) *T. turgidum*, зацветали без яровизации. Однако цветение было значительно позже, чем у образцов с доминантными генами *Vrn-A1* или *Vrn-B1*. При этом озимый образец PI 221422 зацвел на 25 дней позже яровых (PI 208912, PI 74830). Все они имеют рецессивные аллели *vrn-B1* и нуль-аллели *vrn-B3*. Предполагается, что их позднее цветение обусловлено аллелем *Vrn-A1i* (Muterko et al., 2016).

Сочетание доминантных аллелей *Vrn-A1* и *Vrn-B1s* было связано с ранним цветением образцов тетраплоидных видов *T. dicoccum* и *T. dicoccoides* (Körn. ex Asch. et Graebn.) Schweinf. (Muterko et al., 2016). Возможен аллелизм по доминантному гену *Vrn-A1* (Ригин и др., 1994).

Аллельный вариант гена, происходящий от вида *T. militinae* Zhir. et Migusch., был обозначен как *Vrn-A1f*-подобный. Анализ QTL показал, что у сортов Tähti и

Моопи он вызывал задержку цветения на 1.9–18.6 дня в зависимости от условий выращивания (Ivaničová et al., 2016).

У всех исследованных образцов *T. timopheevii* (Zhuk.) Zhuk. яровость была ассоциирована с доминантными аллелями *Vrn-Alf-ins* и *Vrn-Alf-del/ins* (Golovnina et al., 2010; Shcherban et al., 2016). У образца дикого вида *T. araraticum* Jakubz. выявлен тот же аллель (Golovnina et al., 2010). При этом число яровых форм у последнего вида крайне ограничено (Goncharov, 1998).

Диплоидные ($2n = 2x = 14$) пшеницы

Возможно, у диплоидных пшениц картина наследования выглядит сложнее, чем предполагали ранее, так как недавно для дикого вида *T. boeoticum* показан дигенный контроль признака «яровость» (Fu Hao, Boguslavskiy, 2023). Для возделываемого вида *T. monosocum* подобные результаты L. Smith (1939) остались незамеченными. В геноме яровых образцов *T. urartu*, донора генома A^u полиплоидных видов пшениц, обнаружена типичная для видов секции *Triticum* мутация гена *Vrn-A1* (Головнина и др., 2009). Однако из 400 изученных образцов только четыре образца *T. urartu* были яровыми (Goncharov, 1998), два из них были «нетипичными» (имеющими фенотип *T. urartu* – бархатистое опушение листьев, но кариотип *T. boeoticum*) (Adonina et al., 2015), поэтому полиморфизм по гену *Vrn-A1* мог возникнуть, вероятнее всего, только уже у полиплоидных пшениц.

В полевых опытах образцы *T. monosocum* с различными делециями в области промотора (аллели *Vrn-Alf* и *Vrn-Alg*) выколашивались в среднем за 59–60 дней и достоверно не отличались друг от друга по срокам колошения ($p = 0.842$) (Чепурнов, Блинов, 2022).

Расширение полиморфизма генов *Vrn* и перспективы селекции на изменение ДВП (скороспелость)

Полиморфизм по доминантным генам *Vrn*, контролирующим яровость у селекционных сортов Сибири и РФ, минимален (Лысенко и др., 2014; Смоленская и др., 2022). У 75 % сортов Сибири он контролируется дигенно доминантными *Vrn-A1* и *Vrn-B1*; у 25 % – моногенно доминантными генами (у 24 сортов, из них у 19 и 5 соответственно – только одним доминантным геном – *Vrn-A1* или *Vrn-B1*). У одного сорта, Тулун 15, описан тригенный контроль (Лихенко и др., 2014). Подтвержден вывод Е.А. Моисеевой и Н.П. Гончарова (2007) об оптимальности для агроклиматических условий как Западной, так и Восточной Сибири контроля яровости двумя доминантными генами *Vrn*. Выявлена повышенная частота встречаемости аллеля *Vrn-B1c* у сортов Западной Сибири и аллеля *Vrn-B1a* у сортов Восточной Сибири, что позволяет говорить об их селективности (Смоленская и др., 2022). Другие регионы РФ так подробно не изучены (Лысенко и др., 2014).

Полагаем, что для увеличения разнообразия (полиморфизма) по ДВП в сортирмент яровой мягкой пшеницы Сибири и РФ в целом целесообразно интрогрессировать доминантные аллели генов *Vrn* от ее диких сородичей (Гончаров, Чикида, 1995; Goncharov, 1998) либо использовать редкие аллели уже имеющихся в ее генпуле (Stel-

makh, Avsenin, 1996; Koval, Goncharov, 1998), но до настоящего времени молекулярно-генетически неизученных и крайне редко используемых в селекции. Отметим, что донор генома A^u *T. urartu* Thum. ex Gandil. не несет каких-либо новых для яровой мягкой пшеницы мутаций (Golovnina et al., 2010). Вероятно, неперспективно и использование диплоидного вида с геномом A^b *T. monosocum* (Гончаров и др., 2007; Nishiura et al., 2018) в силу его эволюционной отдаленности от возделываемых видов пшениц. Поэтому вид *T. monosocum* как модель неудачен, так как он – ту-пиковая ветвь современного растениеводства.

Цель будущих исследований – разработать простую модель прогнозирования фенологии пшеницы, учитывающую эффекты яровизации и фотопериода. Новые факты об экспрессии генов *Vrn*, их аллельном составе, взаимодействии с другими генами постепенно расширяют представление о первоначально выявленных связях (Distelfeld et al., 2009; Jin, Wei, 2016; Krasileva et al., 2017; Киселева, Салина, 2018; Milec et al., 2023). Они будут способствовать повышению эффективности селекции будущего.

Список литературы / References

- Булавка Н.В. Наследование различной потребности в яровизации при скрещивании озимых сортов мягкой пшеницы. *Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции*. 1984;85:37-42
- [Bulavka N.V. Inheritance of different requirements for vernalization in crossing winter varieties of bread wheat. *Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Seleksii = Proceedings on Applied Botany, Genetics, and Breeding*. 1984;85:37-42 (in Russian)]
- Генотипы образцов яровой мягкой пшеницы по генам, контролирующим тип развития. Каталог мировой коллекции ВИР. Вып. 427. Л.: ВНИИР, 1985
- [Genotypes of Accessions of Spring Soft Wheat by Genes Controlling the Habit of Development. Catalog of the World Collection of VIR. Issue 427. Leningrad: VNIIR, 1985 (in Russian)]
- Головнина К.А., Кондратенко Е.Я., Блинов А.Г., Гончаров Н.П. Филогения А геномов диких и возделываемых видов пшениц. *Генетика*. 2009;45(11):1540-1547
- [Golovnina K.A., Kondratenko E.Ya., Blinov A.G., Goncharov N.P. Phylogeny of the A genome of wild and cultivated wheat species. *Russ. J. Genet.* 2009;45(11):1360-1367. DOI 10.1134/S1022795409110106]
- Гончаров Н.П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей. 2-е изд. 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., Гайдаленок Р.Ф. Локализация генов, контролирующих округлозерность и компактную форму колоса у *Triticum antiquorum* Heer ex Udacz. *Генетика*. 2005;41(11):1531-1537
- [Goncharov N.P., Gaidalenok R.F. Localization of genes controlling spherical grain and compact ear in *Triticum antiquorum* Heer ex Udacz. *Russ. J. Genet.* 2005;41(11):1262-1267. DOI 10.1007/s11177-005-0227-1]
- Гончаров Н.П., Гончаров П.Л. Методические основы селекции растений. Изд. 3-е, испр. и доп. Новосибирск: Акад. изд-во «Гео», 2018
- [Goncharov N.P., Goncharov P.L. Methodical Bases of Plant Breeding. 3rd edn. Novosibirsk: Acad. Publ. House “Geo”, 2018 (in Russian)]
- Гончаров Н.П., Чикида Н.Н. Генетика типа развития у *Aegilops squarrosa* L. *Генетика*. 1995;31(3):396-399
- [Goncharov N.P., Chikida N.N. Genetics of the growth habit in *Aegilops squarrosa* L. *Genetika (Moscow)*. 1995;31(3):343-346]

- Гончаров Н.П., Шитова И.П. Наследование типа развития у стародавних и местных сортов гексаплоидных пшениц. *Генетика*. 1999;35(4):467-473
[Goncharov N.P., Shitova I.P. The inheritance of growth habit in old local varieties and landraces of hexaploid wheat. *Russ. J. Genet.* 1999;35(4):386-392]
- 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., Kononov 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]
- Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. Т. 1. Сорта растений. М.: Росинформагротех, 2023
[State Register of Selection Achievements Authorized for Use for Production Purposes. Vol. 1. Plant Varieties (official publication). Moscow: Rosinformagrotekh Publ., 2023 (in Russian)]
- Гупало П.И., Скрипчинский В.В. Физиология индивидуального развития растений. М.: Колос, 1971
[Gupalo P.I., Skripchinskiy V.V. Physiology of the Individual Development of Plants. Moscow: Kolos Publ., 1971 (in Russian)]
- Долгушин Д.А. Мировая коллекция пшениц на фоне яровизации. М.: Сельхозгиз, 1935
[Dolgushin D.A. World Collection of Wheats against the Background of Vernalization. Moscow: Selkhozgiz Publ., 1935 (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 Seleksii = Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2023;9(2):54-80. DOI 10.18699/LettersVJ-2023-9-09 (in Russian)]
- Ефремова Т.Т., Чуманова Е.В., Трубочеева Н.В., Арбузова В.С., Белан И.А., Першина Л.А. Распространенность аллелей локуса *VRN1* среди сортов яровой мягкой пшеницы, возделываемых в Западной Сибири. *Генетика*. 2016;52(2):170-178
[Efremova T.T., Chumanova E.V., Trubacheeva N.V., Arbuzova V.S., Pershina L.A., Belan I.A. Prevalence of *VRN1* locus alleles among spring common wheat cultivars cultivated in Western Siberia. *Russ. J. Genet.* 2016;52(2):146-153. DOI 10.1134/S102279541601004X]
- Каталог сортов яровой мягкой пшеницы по генотипам системы локусов *Vrn* (чувствительность к яровизации). Одесса: ВСГИ, 1987
[Catalogue of Varieties of Spring Soft Wheat by Genotypes of the *Vrn* Loci System (Sensitivity to Vernalization). Odessa: Plant Breeding and Genetics Institute, 1987 (in Russian)]
- Киселева А.А., Салина Е.А. Генетические механизмы формирования времени колошения мягкой пшеницы. *Генетика*. 2018;54(4):381-396. DOI 10.7868/S001667581804001X
[Kiseleva A.A., Salina E.A. Genetic regulation of common wheat heading time. *Russ. J. Genet.* 2018;54(4):375-388. DOI 10.1134/S1022795418030067]
- Кумаков В.А. Принципы разработки оптимальных моделей (идиотипов) сортов растений. *С.-х. биология*. 1980;15(2):190-197
[Kumakov V.A. Principles of constructing optimum models (idiotypes) of plant varieties. *Sel'skokhozyaystvennaya Biologiya = Agricultural Biology*. 1980;15(2):190-197 (in Russian)]
- Лихенко И.Е., Стасюк А.И., Щербань А.Б., Зырянова А.Ф., Лихенко Н.И., Салина Е.А. Изучение аллельного состава генов *Vrn-1* и *Ppd-1* у раннеспелых и среднеранних сортов яровой мягкой пшеницы Сибири. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2014;18(4/1):691-703
[Likhenko I.E., Stasyuk A.I., Shcherban' A.B., Zyryanova A.F., Likhenko N.I., Salina E.A. Analysis of the allelic variation of the *Vrn-1* and *Ppd-1* genes in Siberian early and medium early varieties of spring wheat. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2014;18(4/1):691-703 (in Russian)]
- Лысенко Н.С., Киселева А.А., Митрофанова О.П., Потоккина Е.К. Каталог мировой коллекции ВИР. Вып. 815. Мягкая пшеница. Молекулярное тестирование аллелей *Vrn*- и *Ppd*-генов у допущенных к использованию в Российской Федерации селекционных сортов. СПб., 2014
[Lysenko N.S., Kiseleva A.A., Mitrofanova O.P., Potokina E.K. Catalog of the world collection of VIR. Iss. 815. Common wheat. Molecular Testing of *Vrn*- and *Ppd* Gene Alleles in Breeding Varieties Authorized for Use in the Russian Federation. St. Petersburg, 2014 (in Russian)]
- Моисеева Е.А., Гончаров Н.П. Генетический контроль ярового типа развития у стародавних и местных сортов мягкой пшеницы Сибири. *Генетика*. 2007;43(4):469-476
[Moiseeva E.A., Goncharov N.P. Genetic control of the spring habit in old local cultivars and landraces of common wheat from Siberia. *Russ. J. Genet.* 2007;43(4):369-375. DOI 10.1134/S1022795407040035]
- Ригин Б.В., Летифова М.С., Репина Т.С. Сравнительная генетика скорости развития растений видов рода *Triticum* L. *Генетика*. 1994;30(10):1326-1333
[Rigin B.V., Letifova M.S., Repina T.S. Comparative genetics of maturation rate of plant species of genus *Triticum* L. *Genetika (Moscow)*. 1994;30(10):1148-1154]
- Ригин Б.В., Зуев Е.В., Андреева А.С., Матвиенко И.И., Пыженкова З.С. Сравнительный анализ наследования высокой скорости развития линий Римакс и Рико яровой мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. *Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции*. 2021;182(2):81-88. DOI 10.30901/2227-8834-2021-2-81-88
[Rigin B.V., Zuev E.V., Andreeva A.S., Matvienko I.I., Pyzhenkova Z.S. Comparative analysis of the inheritance of a high development rate in the Rimax and Rico lines of spring bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Seleksii = Proceedings on Applied Botany, Genetics, and Breeding*. 2021;182(2):81-88. DOI 10.30901/2227-8834-2021-2-81-88 (in Russian)]
- Смоленская С.Э., Ефимов В.М., Кручинина Ю.В., Немцев Б.Ф., Чепурнов Г.Ю., Овчинникова Е.С., Белан И.А., Зуев Е.В., Чжоу Чэньси, Пискарев В.В., Гончаров Н.П. Скороспелость и морфотип сортов мягкой пшеницы Западной и Восточной Сибири. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2022;26(7):662-674. DOI 10.18699/VJGB-22-81
[Smolenskaya S.E., Efimov V.M., Kruchinina Yu.V., Nemtsev B.F., Chepurnov G.Yu., Ovchinnikova E.S., Belan I.A., Zuev E.V., Zhou Chenxi, Piskarev V.V., Goncharov N.P. Earliness and morphotypes of common wheat cultivars of Western and Eastern Siberia. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2022;26(7):662-674. DOI 10.18699/VJGB-22-81 (in Russian)]
- Стельмах А.Ф. Генетика типа развития и продолжительность вегетационного периода мягких пшениц. *Селекция и семеноводство (Киев)*. 1981;48:8-15
[Stelmakh A.F. Genetics of the habit of development and duration of the growing season of bread wheats. *Seleksiya i Semenovodstvo (Kyiv) = Breeding and Seed Production (Kyiv)*. 1981;48:8-15 (in Russian)]
- Стельмах А.Ф. Генетические эффекты локусов *Vrn1-3* и специфическое действие доминантного аллеля *Vrn3* у мягкой пшеницы. *Цитология и генетика*. 1987;21(4):278-286

- [Stelmakh A.F. Genetic effects of the *Vrn1-3* loci and the specific effect of the dominant *Vrn3* allele on bread wheat. *Tsitologiya i Genetika = Cytology and Genetics*. 1987;21(4):278-286 (in Russian)]
- Файт В.И. Генетическая система контроля различий по продолжительности яровизации у озимой пшеницы. *Цитология и генетика*. 2003;37(5):69-76
- [Fayt V.I. Genetic system for the control of differences in vernalization duration in winter wheat. *Tsitologiya i Genetika = Cytology and Genetics*. 2003;37(5):69-76 (in Russian)]
- Файт В.И. Генетический контроль продолжительности яровизации сортов озимой пшеницы. *Экол. генетика*. 2006а;4(2):29-36
- [Fayt V.I. Genetic control of vernalization requirement duration of winter wheat cultivars. *Ekologicheskaya Genetika = Ecological Genetics*. 2006а;4(2):29-36 (in Russian)]
- Файт В.И. Изогенные линии озимой пшеницы по генам контроля продолжительности яровизации. *Информ. вестн. ВОГУС*. 2006б;10(3):580-587
- [Fayt V.I. Near-isogenic lines on the genes controlling differences in duration of vernalization in winter common wheat. *Informatsionny Vestnik VOGiS = The Herald of Vavilov Society for Geneticists and Breeding Scientists*. 2006b;10(3):580-587 (in Russian)]
- Файт В.И., Симоненко Л.К., Мокану Н.В., Попова Н.В. Хромосомная локализация генов контроля продолжительности 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]
- Файт В.И., Губич Е.Ю., Зеленина Г.А. Различия сортов двуручек мягкой пшеницы по генам *Vrn-1* типа развития. *Plant Varieties Studying and Protection*. 2018;14(2):160-169. DOI 10.21498/2518-1017.14.2.2018.134762
- [Fayt V.I., Gubich O.Yu., Zelenina G.A. Differences in the alternate varieties of soft wheat for *Vrn-1* genes of development type. *Plant Varieties Studying and Protection*. 2018;14(2):160-169. DOI 10.21498/2518-1017.14.2.2018.134762 (in Russian)]
- Фляксбергер К.А. Пшеницы. М.; Л.: Сельхозгиз, 1938
- [Flaksberger K.A. Wheat. Moscow; Leningrad: Selkhozgiz Publ., 1938 (in Russian)]
- Чепурнов Г.Ю., Блинов А.Г. Влияние различных аллелей гена *Vrn-A1* на сроки колошения *T. monococtum*. В: Генофонд и селекция растений. Сб. матер. 6-й Междунар. конф. (Новосибирск, 23–25 ноября 2022 г.). Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 2022;206-209
- [Chepurnov G.Yu., Blinov A.G. Effect of different alleles of the *Vrn-A1* gene on the timing of heading in *T. monococtum*. In: Proceedings the 6th International Conference “Gene Pool and Plant Breeding” (GPB2022), Novosibirsk, November 23–25, 2022. Novosibirsk: Institute of Cytology and Genetics, 2022;206-209 (in Russian)]
- Adonina I.G., Goncharov N.P., Badaeva E.D., Sergeeva E.M., Petrash N.V., Salina E.A. (GAA)_n microsatellite as an indicator of the A genome reorganization during wheat evolution and domestication. *Comp. Cytogenet.* 2015;9(4):533-547. DOI 10.3897/CompCytogen.v9i4.5120
- Ausemus E.R., Herrington J.B., Reitz L.P., Worzella W.W. A summary of genetic studies in hexaploid and tetraploid wheats. *J. Am. Soc. Agron.* 1946;38:1082-1099
- Barrett B., Bayram M., Kidwell K., Weber W.E. Identifying AFLP and microsatellite markers for vernalization response gene *Vrn-B1* in hexaploid wheat using reciprocal mapping populations. *Plant Breed.* 2002;121(5):400-406. DOI 10.1046/j.1439-0523.2002.732319.x
- Berezhnaya A., Kiseleva A., Leonova I., Salina E. Allelic variation analysis at the vernalization response and photoperiod genes in Russian wheat varieties identified two novel alleles of *Vrn-B3*. *Biomolecules*. 2021;11(12):1897. DOI 10.3390/biom11121897
- Bonnin I., Rousset M., Madur D., Sourdille P., Dupuits C., Brunel D., Goldringer I. FT genome A and D polymorphisms are associated with the variation of earliness components in hexaploid wheat. *Theor. Appl. Genet.* 2008;116(3):383-394. DOI 10.1007/s00122-007-0676-0
- Chen A., Li C., Hu W., Lau M.Y., Lin H., Rockwell N., Martin S.S., Jernstedt J., Lagarias K., Dubcovsky J. Phytochrome C plays a major role in the acceleration of wheat flowering under long-day photoperiod. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2014;111(28):10037-10044. DOI 10.1073/pnas.1409795111
- Chen F., Gao M., Zhang J., Zuo A., Shang X., Cui D. Molecular characterization of vernalization and response genes in bread wheat from the Yellow and Huai Valley of China. *BMC Plant Biol.* 2013;13(1):199. DOI 10.1186/1471-2229-13-199
- Chen Y., Carver B.F., Wang S., Zhang F., Yan L. Genetic loci associated with stem elongation and winter dormancy release in wheat. *Theor. Appl. Genet.* 2009;118(5):881-889. DOI 10.1007/s00122-008-0946-5
- Chen Y., Carver B.F., Wang S., Cao S., Yan L. Genetic regulation of developmental phases in winter wheat. *Mol. Breed.* 2010;26(4):573-582. DOI 10.1007/s11032-010-9392-6
- Chen Z., Cheng X., Chai L., Wang Z., Du D., Wang Z., Bian R., Zhao A., Xin M., Guo W., Hu Z., Peng H., Yao Y., Sun Q., Ni Z. Pleiotropic QTL influencing spikelet number and heading date in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor. Appl. Genet.* 2020;133(6):1825-1838. DOI 10.1007/s00122-020-03556-6
- Chepurnov G.Y., Ovchinnikova E.S., Blinov A., Chikida N.N., Belousova M.Kh., Goncharov N.P. Analysis of structural organization and expression of *Vrn-D1* genes that control the growth habit (spring vs. winter) in *Aegilops tauschii* Coss. *Plants*. 2023;12(20):3596. DOI 10.3390/plants12203596
- Chu C.-G., Tan C.T., Yu G.-T., Zhong S., Xu S.S., Yan L. A novel retrotransposon inserted in the dominant *Vrn-B1* allele confers spring growth habit in tetraploid wheat (*Triticum turgidum* L.). *G3*. 2011;1(7):637-645. DOI 10.1534/g3.111.001131
- Cockram J., Jones H., Leigh F.J., O’Sullivan D., Powell W., Laurie D.A., Greenland A.J. Control of flowering time in temperate cereals: genes, domestication, and sustainable productivity. *J. Exp. Bot.* 2007;58(6):1231-1244. DOI 10.1093/jxb/erm042
- Dhillon T., Pearce S.P., Stockinger E.J., Distelfeld A., Li C., Knox A.K., Vashegyi I., Vagujfalvi A., Galiba G., Dubcovsky J. Regulation of freezing tolerance and flowering in temperate cereals: the *VRN-1* connection. *Plant Physiol.* 2010;153(4):1846-1858. DOI 10.1104/pp.110.159079
- Diaz 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
- Distelfeld A., Tranquilli G., Li C., Yan L., Dubcovsky J. Genetic and molecular characterization of the *VRN2* loci in tetraploid wheat. *Plant Physiol.* 2009;149(1):245-257. DOI 10.1104/pp.108.129353
- Dubcovsky J., Lijavetzky D., Appendino L., Tranquilli G. Comparative RFLP mapping of *Triticum monococtum* genes controlling vernalization requirement. *Theor. Appl. Genet.* 1998;97(5):968-975. DOI 10.1007/s001220050978
- Dubcovsky J., Chen C., Yan L. Molecular characterization of the allelic variation at the *VRN-H2* vernalization locus in barley. *Mol. Breed.* 2005;15(4):395-407. DOI 10.1007/s11032-005-0084-6
- Dubcovsky J., Loukoianov A., Fu D., Valarik M., Sanchez A., Yan L. Effect of photoperiod on the regulation of wheat vernalization genes *VRN1* and *VRN2*. *Plant Mol. Biol.* 2006;60(4):469-480. DOI 10.1007/s11103-005-4814-2
- Faure S., Higgins J., Turner A., Laurie D.A. The *FLOWERING LOCUS T*-like gene family in barley (*Hordeum vulgare*). *Genetics*. 2007;176(1):599-609. DOI 10.1534/genetics.106.069500
- Ferrándiz C., Gu Q., Martienssen R., Yanofsky M.F. Redundant regulation of meristem identity and plant architecture by *FRUITFULL*,

- APETALAI* and *CAULIFLOWER*. *Development*. 2000;127(4):725-734. DOI 10.1242/dev.127.4.725
- Flood R.G., Halloran G.M. Genetics and physiology of vernalization response in wheat. *Adv. Agron.* 1986;39:87-125. DOI 10.1016/S0065-2113(08)60466-6
- Fu D., Szűcs P., Yan L., Helguera M., Skinner J.S., von Zitzewitz J., Hayes P.M., Dubcovsky J. Large deletions within the first intron in *VRN-1* are associated with spring growth habit in barley and wheat. *Mol. Gen. Genomics*. 2005;273(1):54-65. DOI 10.1007/s00438-004-1095-4
- Fu Hao, Bohuslavskyi R.L. Inheritance of growth habit in einkorn wheat. *Visnik Ukrain's'kogo Tovaristva Genetikiv i Selekcioneriv*. 2023;20(1-2):24-30. DOI 10.7124/visnyk.utgis.20.1-2.1510
- Galiba G., Quarrie S.A., Sutka J., Morgounov A., Snape J.W. RFLP mapping of the vernalization (*Vrn1*) and frost resistance (*Fr1*) genes on chromosome 5A of wheat. *Theor. Appl. Genet.* 1995;90(7):1174-1179. DOI 10.1007/BF00222940
- Golovkina K.A., Kondratenko E.Y., Blinov A.G., Goncharov N.P. Molecular characterization of vernalization loci *VRN1* in wild and cultivated wheats. *BMC Plant Biol.* 2010;10(1):168. DOI 10.1186/1471-2229-10-168
- Goncharov N.P. Genetic resources of wheat related species: The *Vrn* genes controlling growth habit (spring vs. winter). *Euphytica*. 1998; 100:371-376. DOI 10.1023/A:1018323600077
- 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
- Gotoh T. Genetic studies on growth habit of some important spring wheat cultivars in Japan, with special reference to the identification of the spring genes involved. *Japan. J. Breed.* 1979;29(2):133-145. DOI 10.1270/jsbbs1951.29.133
- Guo X., Wang Y., Meng L., Liu H., Yang L., Zhou Y., Zhang H. Distribution of the *Vrn-D1b* allele associated with facultative growth habit in Chinese wheat accessions. *Euphytica*. 2015;206:1-10. DOI 10.1007/s10681-015-1440-1
- International Wheat Genome Sequencing Consortium (IWGSC). Shifting the limits in wheat research and breeding using a fully annotated reference genome. *Science*. 2018;361(6403):eaar7191. DOI 10.1126/science.aar7191
- Ivaničová Z., Jakobson I., Reis D., Šafář J., Milec Z., Abrouk M., Doležel J., Järve K., Valárik M. Characterization of new allele influencing flowering time in bread wheat introgressed from *Triticum militinae*. *New Biotechnol.* 2016;33(5/B):718-727. DOI 10.1016/j.nbt.2016.01.008
- Iwaki K., Nakagawa K., Kuno H., Kato K. Ecogeographical differentiation in East Asian wheat, revealed from the geographical variation of growth habit and *Vrn* genotype. *Euphytica*. 2000;111(2):137-143. DOI 10.1023/A:1003862401570
- Iwaki K., Haruna S., Niwa T., Kato K. Adaptation and ecological differentiation in wheat with special reference to geographical variation of growth habit and *Vrn* genotype. *Plant Breed.* 2001;120(2):107-114. DOI 10.1046/j.1439-0523.2001.00574.x
- Iwaki K., Nishida J., Yanagisawa T., Yoshida H., Kato K. Genetic analysis of *Vrn-B1* for vernalization requirement by using linked dCAPS markers in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor. Appl. Genet.* 2002;104(4):571-576. DOI 10.1007/s00122-001-0769-0
- Jin F.F., Wei L. The expression patterns of three *VRN* genes in common wheat (*Triticum aestivum* L.) in response to vernalization. *Cereal Res. Commun.* 2016;44(1):1-12. DOI 10.1556/0806.43.2015.041
- Kato K. Chromosomal location of the genes for vernalization response, *Vrn2* and *Vrn4*, in common wheat, *Triticum aestivum* L. *Wheat Inf. Serv.* 1993;76:53-53
- Kippes N., Zhu J., Chen A., Vanzetti L., Lukaszewski A., Nishida H., Kato K., Dvorak J., Dubcovsky J. Fine mapping and epistatic interaction of the vernalization gene *VRN-D4* in hexaploid wheat. *Mol. Genet. Genomics*. 2014;289(1):47-62. DOI 10.1007/s00438-013-0788-y
- Kippes N., Debernardi J.M., Vasquez-Gross H.A., Akpinar B.A., Budak H., Kato K., Chaod S., Akhunov E., Dubcovsky J. Identification of the *VERNALIZATION 4* gene reveals the origin of spring growth habit in ancient wheats from South Asia. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2015;112(39):E5401-E5410. DOI 10.1073/pnas.1514883112
- Kippes N., Chen A., Zhang X., Lukaszewski A.J., Dubcovsky J. Development and characterization of a spring hexaploid wheat line with no functional *VRN2* genes. *Theor. Appl. Genet.* 2016;129(7):1417-1428. DOI 10.1007/s00122-016-2713-3
- Kippes N., Guedira M., Lin L., Alvarez M.A., Brown-Guedira G.L., Dubcovsky J. Single nucleotide polymorphisms in a regulatory site of *VRN-A1* first intron are associated with differences in vernalization requirement in winter wheat. *Mol. Gen. Genomics*. 2018; 293(5):1231-1243. DOI 10.1007/s00438-018-1455-0
- Knott D.R. The inheritance of rust resistance: IV. Monosomic analysis of rust resistance and some other characters in six varieties of wheat including Gabo and Kenya farmer. *Can. J. Plant Sci.* 1959; 39(2):215-228. DOI 10.4141/cjps59-031
- Konopatskaia I., Vavilova V., Kondratenko E.Ya., Blinov A., Goncharov N.P. Allelic variation of *VRN1* gene in tetraploid wheat species with spring growth habit. *BMC Plant Biol.* 2016;16(Suppl. 3):244. DOI 10.1186/s12870-016-0924-z
- Koval S.F., Goncharov N.P. Multiple allelism at *VRN1* locus of common wheat. *Acta Agr. Hung.* 1998;46(2):113-119
- Krasileva K.V., Vasquez-Gross H.A., Howell T., Bailey P., Paraiso F., Clissold L., Simmonds J., Ramirez-Gonzalez R.H., Wang X., Borrill P., Fosker C., Ayling S., Phillips A.L., Uauy C., Dubcovsky J. Uncovering hidden variation in polyploid wheat. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2017;114(6):E913-E921. DOI 10.1073/pnas.1619268114
- Law C.N., Worland A.J., Giorgi B. The genetic control of ear-emergence time by chromosomes 5A and 5D of wheat. *Heredity*. 1976; 36(1):49-58. DOI 10.1038/hdy.1976.5
- Li C., Dubcovsky J. Wheat FT protein regulates *VRN1* transcription through interactions with FDL2. *Plant J.* 2008;55(4):543-554. DOI 10.1111/j.1365-3113X.2008.03526.x
- Liu Y., He Z., Appels R., Xia X. Functional markers in wheat: current status and future prospects. *Theor. Appl. Genet.* 2012;125:1-10. DOI 10.1007/s00122-012-1829-3
- 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
- McIntosh R.A. Catalogue of Gene Symbols for Wheat. In: Proceedings of the Fourth International Wheat Genetics Symposium, Held at the University of Missouri, Columbia, Missouri, USA, August 6-11, 1973. Missouri, 1973;893-937
- McIntosh R.A., Yamazaki Y., Dubcovsky J., Rogers J., Morris C., Appels R., Xia X.C. Catalogue of gene symbols for wheat. 2013. Retrieved from <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/symbolClassList.jsp> (accessed 20 Febr. 2023)
- Milec Z., Tomková L., Sumíková T., Pánková K. A new multiplex PCR test for the determination of *Vrn-B1* alleles in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Mol. Breed.* 2012;30(1):317-323. DOI 10.1007/s11032-011-9621-7
- Milec Z., Strejčková B., Šafář J. Contemplation on wheat vernalization. *Front. Plant Sci.* 2023;13:1093792. DOI 10.3389/fpls.2022.1093792

- Murai K., Miyamae M., Kato H., Takumi S., Ogihara Y. *WAP1*, a wheat *APETALAI* homolog, plays a central role in the phase transition from vegetative to reproductive growth. *Plant Cell Physiol.* 2003;44(12):1255-1265. DOI 10.1093/pcp/peg171
- Muterko A. Copy number variation and expression dynamics of the dominant *Vernalization-A1a* allele in wheat. *Plant Mol. Biol. Rep.* 2023;1-16. <https://doi.org/10.1007/s11105-023-01406-5>
- Muterko A.F., Salina E.A. Analysis of the *VERNALIZATION-A1* exon-4 polymorphism in polyploid wheat. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding.* 2017;21(3): 323-333. DOI 10.18699/VJ16.19-o
- Muterko A., Balashova I., Cockram J., Kalendar R., Sivolap Y. The new wheat vernalization response allele *Vrn-D1s* is caused by DNA transposon insertion in the first intron. *Plant Mol. Biol. Rep.* 2015;33:294-303. DOI 10.1007/s11105-014-0750-0
- Muterko A., Kalendar R., Salina E. Novel alleles of the *VERNALIZATION1* genes in wheat are associated with modulation of DNA curvature and flexibility in the promoter region. *BMC Plant Biol.* 2016;16(Suppl. 1):9. DOI 10.1186/s12870-015-0691-2
- 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
- Nishimura K., Moriyama R., Katsura K., Saito H., Takisawa R., Kitajima A., Nakazaki T. The early flowering trait of an emmer wheat accession (*Triticum turgidum* L. ssp. *dicoccum*) is associated with the *cis*-element of the *Vrn-A3* locus. *Theor. Appl. Genet.* 2018;131(10): 2037-2053. DOI 10.1007/s00122-018-3131-5
- Nishimura K., Handa H., Mori N., Kawaura K., Kitajima A., Nakazaki T. Geographical distribution and adaptive variation of *VRN-A3* alleles in worldwide polyploid wheat (*Triticum* spp.) species collection. *Planta.* 2021;253(6):132. DOI 10.1007/s00425-021-03646-9
- Nishiura A., Kitagawa S., Matsumura M., Kazama Y., Abe T., Mizuno N., Nasuda S., Murai K. An early-flowering einkorn wheat mutant with deletions of *PHYTOCLOCK 1/LUX ARRHYTHMO* and *VERNALIZATION 2* exhibits a high level of *VERNALIZATION 1* expression induced by vernalization. *J. Plant Physiol.* 2018;222: 28-38. DOI 10.1016/j.jplph.2018.01.002
- Preston J.C., Kellogg E.A. Reconstructing the evolutionary history of paralogous *APETALAI/FRUITFULL*-like genes in grasses (Poaceae). *Genetics.* 2006;174(1):421-437. DOI 10.1534/genetics.106.057125
- Pugsley A.T. Genetic studies of phasic development and their application to wheat breeding. In: Proceedings of the Third International Wheat Genetics Symposium, Australian Academy of Science, Canberra (5-9 August, 1968). Canberra: Australian Academy of Science, 1968;288-293
- Pugsley A.T. A genetic analysis of the spring-winter habit of growth in wheat. *Austr. J. Agr. Res.* 1971;22(1):21-31. DOI 10.1071/AR 9710021
- Pugsley A.T. Additional genes inhibiting winter habit in wheat. *Euphytica.* 1972;21(3):547-552. DOI 10.1007/BF00039355
- Pugsley A.T. The impact of plant physiology on Australian wheat breeding. *Euphytica.* 1983;32:743-748. <https://doi.org/10.1007/BF00042154>
- Royo C., Dreisigacker S., Soriano J.M., Lopes M.S., Ammar K., Villegas D. Allelic variation at the vernalization response (*Vrn-1*) and photoperiod sensitivity (*Ppd-1*) genes and their association with the development of durum wheat landraces and modern cultivars. *Front. Plant Sci.* 2020;11:838. DOI 10.3389/fpls.2020.00838
- Santra D.K., Santra M., Allan R.E., Campbell K.G., Kidwell K.K. Genetic and molecular characterization of vernalization genes *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, and *Vrn-D1* in spring wheat germplasm from the Pacific Northwest region of the USA. *Plant Breed.* 2009;128(6):576-584. DOI 10.1111/j.1439-0523.2009.01681.x
- Shcherban A.B., Salina E.A. Evolution of *VRN-1* homoeologous loci in allopolyploids of *Triticum* and their diploid precursors. *BMC Plant Biol.* 2017;17(Suppl. 1):188. DOI 10.1186/s12870-017-1129-9
- 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.* 2012a;29(3):675-685. DOI 10.1007/s11032-011-9581-y
- Shcherban A.B., Emtseva M.V., Efremova T.T. Molecular genetical characterization of vernalization genes *Vrn-A1*, *Vrn-B1* and *Vrn-D1* in spring wheat germplasm from Russia and adjacent regions. *Cereal Res. Commun.* 2012b;40(3):351-361. DOI 10.1556/CRC.40.2012.3
- Shcherban A.B., Khlestkina E.K., Efremova T.T., Salina E.A. The effect of two differentially expressed wheat *VRN-B1* alleles on the heading time is associated with structural variation in the first intron. *Genetica.* 2013;141(4-6):133-141. DOI 10.1007/s10709-013-9712-y
- Shcherban A.B., Börner A., Salina E.A. Effect of *VRN-1* and *PPD-D1* genes on heading time in European bread wheat cultivars. *Plant Breed.* 2015a;134(1):49-55. DOI 10.1111/pbr.12223
- Shcherban A.B., Strygina K.V., Salina E.A. *VRN-1* gene-associated prerequisites of spring growth habit in wild tetraploid wheat *T. dicoccoides* and the diploid A genome species. *BMC Plant Biol.* 2015b;15(1):94. DOI 10.1186/s12870-015-0473-x
- Shcherban A.B., Schichkina A.A., Salina E.A. The occurrence of spring forms in tetraploid Timopheevi wheat is associated with variation in the first intron of the *VRN-A1* gene. *BMC Plant Biol.* 2016;16(3): 107-118. DOI 10.1186/s12870-016-0925-y
- Shitsukawa N., Ikari C., Shimada S., Kitagawa S., Sakamoto K., Saito H., Ryuto H., Fukunishi N., Abe T., Takumi S., Nasuda S., Murai K. The einkorn wheat (*Triticum monococcum*) mutant, maintained vegetative phase, is caused by a deletion in the *VRN1* gene. *Genes Genet. Syst.* 2007;82(2):167-170
- Singh M.P. Monosomic analysis in wheat. *Heredity.* 1967;22(4):591-596. DOI 10.1038/hdy.1967.72
- Smith L. Mutant and Linkage Studies in *Triticum monococcum* and *T. aegilopoides*. Columbia: University of Missouri, Agricultural Experiment Station, 1939
- 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.F. Geographic distribution of *Vrn*-genes in landraces and improved varieties of spring bread wheat. *Euphytica.* 1990;45:113-118. DOI 10.1007/BF00033278
- Stelmakh A.F. Genetic effects of *Vrn* genes on heading date and agronomic traits in bread wheat. *Euphytica.* 1993;65:53-60. DOI 10.1007/BF00022199
- Stelmakh A.F., Avsenin V.I. Alien introgressions of spring habit dominant genes into bread wheat genomes. *Euphytica.* 1996;89:65-68. DOI 10.1007/BF00015720
- 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
- Strejčková B., Milec Z., Holušová K., Cápál P., Vojtková T., Čegan R., Šafář J. In-depth sequence analysis of bread wheat *VRN1* genes. *Int. J. Mol. Sci.* 2021;22:12284. DOI 10.3390/ijms222212284
- Strejčková B., Mazzucotelli E., Čegan R., Milec Z., Brus J., Çakır E., Mastrangelo A.M., Özkan H., Šafář J. Wild emmer wheat, the progenitor of modern bread wheat, exhibits great diversity in the *VERNALIZATION1* gene. *Front. Plant Sci.* 2023;13:1106164. DOI 10.3389/fpls.2022.1106164
- 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
- Tan C., Yan L. Duplicated, deleted and translocated *VRN2* genes in hexaploid wheat. *Euphytica.* 2016;208(2):277-284. DOI 10.1007/s10681-015-1589-7

- Trevaskis B., Bagnall D.J., Ellis M.H., Peacock W.J., Dennis E.S. MADS box genes control vernalization-induced flowering in cereals. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2003;100(22):13099-13104. DOI 10.1073/pnas.1635053100
- Trevaskis B., Hemming M.N., Peacock W.J., Dennis E.S. *HvVRN2* responds to daylength, whereas *HvVRN1* is regulated by vernalization and developmental status. *Plant Physiol.* 2006;140(4):1397-1405. DOI 10.1104/pp.105.073486
- Tsunewaki K. Monosomic analysis of synthesized hexaploid wheats. *Japan. J. Genet.* 1962;37(2):155-168. DOI 10.1266/jjg.37.155
- Tsunewaki K., Jenkins B.S. Monosomic and conventional gene analysis in common wheat. II. Growth habit and awedness. *Japan. J. Genet.* 1961;46(11/12):428-443. DOI 10.1266/jjg.36.428
- van Beem J., Mohler V., Lukman R., van Ginkel M., William M., Crossa J., Worland A.J. Analysis of genetic factors influencing the developmental rate of globally important CIMMYT wheat cultivars. *Crop Sci.* 2005;45(5):2113-2119. DOI 10.2135/cropsci2004.0665
- Würschum T., Boeven P.H., Langer S.M., Longin C.F., Leiser W.L. Multiply to conquer: copy number variations at *Ppd-B1* and *Vrn-A1* facilitate global adaptation in wheat. *BMC Genet.* 2015;16:96. <https://doi.org/10.1186/s12863-015-0258-0>
- Yan L., Loukoianov A., Tranquilli G., Helguera M., Fahima T., Dubcovsky J. Positional cloning of the wheat vernalization gene *VRN1*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2003;100(10):6263-6268. DOI 10.1073_pnas.0937399100
- Yan L., Loukoianov A., Blechl A., Tranquilli G., Ramakrishna W., San-Miguel P., Bennetzen J.L., Echenique V., Dubcovsky J. The wheat *VRN2* gene is a flowering repressor down-regulated by vernalization. *Science.* 2004a;303(5664):1640-1644. DOI 10.1126/science.1094305
- Yan L., Helguera M., Kato K., Fukuyama S., Sherman J., Dubcovsky J. Allelic variation at the *VRN-1* promoter region in polyploid wheat. *Theor. Appl. Genet.* 2004b;109(8):1677-1686. DOI 10.1007/s00122-004-1796-4
- Yan L., Fu D., Li C., Blechl A., Tranquilli G., Ramakrishna W., San-Miguel P., Bennetzen J.L., Echenique V., Dubcovsky J. The wheat and barley vernalization gene *VRN3* is an orthologue of *FT*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2006;103(51):19581-19586. DOI 10.1073/pnas.0607142103
- Zhang B., Wang X., Wang X., Ma L., Wang Z., Zhang X. Molecular characterization of a novel vernalization allele *Vrn-B1d* and its effect on heading time in Chinese wheat (*Triticum aestivum* L.) landrace Hongchunmai. *Mol. Breed.* 2018;38(10):127. DOI 10.1007/s11032-018-0870-6
- Zhang J., Wang Y., Wu S., Yang J., Liu H., Zhou Y. A single nucleotide polymorphism at the *Vrn-D1* promoter region in common wheat is associated with vernalization response. *Theor. Appl. Genet.* 2012; 125(8):1697-1704. DOI 10.1007/s00122-012-1946-z
- Zhang X., Gao M., Wang S., Chen F., Cui D. Allelic variation at the vernalization and photoperiod sensitivity loci in Chinese winter wheat cultivars (*Triticum aestivum* L.). *Front. Plant Sci.* 2015;6:470. DOI 10.3389/fpls.2015.00470
- Zhang X.K., Xiao Y.G., Zhang Y., Xia X.C., Dubcovsky J., He Z.H. Allelic variation at the vernalization genes *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, and *Vrn-B3* in Chinese wheat cultivars and their association with growth habit. *Crop Sci.* 2008;48(2):458-470. DOI 10.2135/cropsci2007.06.0355
- Zotova L., Kurishbayev A., Jatayev S., Goncharov N.P., Shamambayeva N., Kashapov A., Nuralov A., Otemissova A., Sereda S., Shvidchenko V., Lopato S., Schramm C., Jenkins C., Soole K., Langridge P., Shavrukov Y. General transcription repressor gene, *TaDrl1*, mediates expressions of *TaVrn1* and *TaFT1* controlling flowering in bread wheat under drought and slowly dehydration. *Front. Genet.* 2019;10:63. DOI 10.3389/fgene.2019.00063

Благодарности. Исследование выполнено при поддержке Российского научного фонда (проект № 22-16-20026) и Правительства Новосибирской области.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 12.10.2023. После доработки 01.11.2023. Принята к публикации 02.11.2023.