

doi 10.18699/vjgb-25-84

# Картирование локусов и генов, определяющих время колошения и созревания яровой мягкой пшеницы в условиях длинного дня, и оценка их влияния на урожайность

А.А. Киселёва , А.И. Стасюк , И.Н. Леонова , Е.А. Салина 

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

**Аннотация.** Продолжительность вегетационного периода оказывает значительное влияние на формирование урожая и является одной из важных характеристик сортов яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.). К основным межфазным периодам, влияющим на продолжительность вегетации, относятся время от всходов до колошения и от колошения до созревания. Для выявления генов и локусов, ассоциированных с этими признаками в условиях длинного дня, характерного для Западной Сибири, и оценки их влияния на структуру урожая мы провели картирование QTL с последующей оценкой признаков урожайности у линий, несущих различные аллели генов, определяющих скорость развития. В качестве картирующей популяции мы использовали растения F<sub>2</sub>, полученные от скрещивания контрастных по скорости развития сортов Обская 2 и Тулун 15. QTL анализ выявил новый локус на длинном плече хромосомы 7В, ассоциированный со временем созревания, и два локуса на хромосоме 2D и коротком плече хромосомы 7В, ассоциированных со временем колошения. Анализ генов, входящих в состав локусов, позволил выявить гены-кандидаты для признака «всходы–созревание», паттерны экспрессии которых соответствовали генам известного регулятора скорости созревания *NAM-1*. Локализация локусов для признака «всходы–колошение» позволила предположить, что они соответствуют известным генам *Ppd-D1* и *Vrn-B3*. Анализ потомства линий с сочетанием аллелей *Ppd-D1a* и *Vrn-B3a* показал, что *Ppd-D1a* оказывает больший эффект на время колошения, чем *Vrn-B3a*, а сочетание этих двух аллелей приводит к наиболее раннему колошению, в среднем на пять дней раньше линий с аллелями *Ppd-D1b* и *vrn-B3*. Оценка признаков структуры урожая (количество и масса зерен с главного колоса и с растения, масса 1000 зерен) показала, что ген *Ppd-D1* ассоциирован со всеми признаками на высоком уровне значимости, при этом в большинстве случаев аллель *Ppd-D1a* негативно влиял на урожайность. Ген *Vrn-B3* влиял на признаки урожайности в меньшей степени по сравнению с *Ppd-D1*.

**Ключевые слова:** мягкая пшеница; время колошения; время созревания; урожайность; QTL картирование; *Ppd-D1*; *Vrn-B3*

**Для цитирования:** Киселёва А.А., Стасюк А.И., Леонова И.Н., Салина Е.А. Картирование локусов и генов, определяющих время колошения и созревания яровой мягкой пшеницы в условиях длинного дня, и оценка их влияния на урожайность. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2025;29(6):769-778. doi 10.18699/vjgb-25-84

**Финансирование.** QTL анализ и изучение локусов времени колошения и созревания проведены в рамках бюджетного проекта «Молодежные лаборатории» FWNР-2024-0009. Оценка влияния аллелей *Ppd-D1a* и *Vrn-B3a* на показатели продуктивности выполнена за счет гранта Российского научного фонда № 21-76-30003-П, <https://rscf.ru/project/21-76-30003/> <<https://rscf.ru/project/21-76-30003/>>.

## Mapping loci and genes controlling heading and maturity time in common wheat under long-day conditions and assessing their effects on yield-related traits

А.А. Kiseleva , А.И. Stasyuk , I.N. Leonova , E.A. Salina 

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

**Abstract.** The duration of the vegetation period significantly impacts yield formation and is one of the important characteristics of spring common wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties. The primary developmental phases influencing the vegetation period include the time from seedling emergence to heading and from heading to maturity. To identify genes and loci associated with these traits under long-day conditions typical of Western Siberia and to assess their impact on yield components, we conducted QTL mapping followed by an evaluation of yield-related traits in lines carrying different alleles of key heading time genes. For mapping, we used an F<sub>2</sub> population derived from a

cross between the varieties Obskaya 2 and Tulun 15, which contrast in their heading and maturity times. QTL analysis identified a novel locus on the long arm of chromosome 7B associated with maturity time, as well as two loci on chromosome 2D and the short arm of chromosome 7B associated with heading time. Gene analysis within these loci revealed candidate genes for the “seedling-maturity” trait, with expression patterns corresponding to the known maturity time regulator *NAM-1*. The localization of loci for the “seedling-to-heading” trait suggested their correspondence to the well-known genes *Ppd-D1* and *Vrn-B3*. Analysis of progeny carrying the *Ppd-D1a* and *Vrn-B3a* allele combination demonstrated that *Ppd-D1a* had a stronger effect on heading time than *Vrn-B3a*, and their combined presence resulted in the earliest heading – on average, five days earlier than in lines with the *Ppd-D1b* and *vrn-B3* alleles. Evaluation of yield-related traits (number and weight of grains per main spike and per plant, and 1,000-grain weight) indicated that *Ppd-D1* was significantly associated with all traits, with the *Ppd-D1a* allele generally exerting a negative effect on yield. In contrast, *Vrn-B3* had a comparatively smaller effect on yield traits than *Ppd-D1*.

**Key words:** common wheat; heading time; maturity time; yield traits; QTL mapping; *Ppd-D1*; *Vrn-B3*

**For citation:** Kiseleva A.A., Stasyuk A.I., Leonova I.N., Salina E.A. Mapping loci and genes controlling heading and maturity time in common wheat under long-day conditions and assessing their effects on yield-related traits. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii* = *Vavilov J Genet Breed.* 2025;29(6):769-778. doi 10.18699/vjgb-25-84

## Введение

Урожайность пшеницы и ее адаптивный потенциал к различным условиям среды во многом связаны с продолжительностью основных стадий развития. Особенно важен переход от вегетативного развития к генеративному – время колошения, а также время созревания. Чаще всего при анализе сортов для предсказания сроков колошения исследуют аллельный состав следующих генов: *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, *Ppd-D1* и реже *Vrn-B3* (*TaFT-1*), поскольку они оказывают наибольшее воздействие на данный признак (Zhang Y. et al., 2010; Kiss et al., 2014; Chen S. et al., 2018; Mizuno et al., 2022; Palomino, Cabrera, 2023). Основные гены, влияющие на время созревания, – это гены *NAM-B1* и *NAM-A1* (Hagenblad et al., 2012; Alhabbar et al., 2018b).

Большинство аллелей *Ppd-1*, определяющих нечувствительность к фотопериоду (доминантные аллели), характеризуется изменениями в промоторной области – делециями или инсерциями (Beales et al., 2007; Wilhelm et al., 2009; Nishida et al., 2013), где располагаются различные регуляторные последовательности. Кроме того, для *Ppd-B1* известны доминантные аллели, характеризующиеся увеличенным числом копий (Díaz et al., 2012). Доминантный аллель *Ppd-D1a* в настоящее время чаще всего используется в мировой селекции из всех генов *Ppd-1* (Seki et al., 2011). Так, согласно (Guo et al., 2010), этот аллель обнаружен у 33 % сортов мягкой пшеницы в Южной Америке, у 45.5 % сортов, возделываемых в южной части Европы, и у 8 % сортов в северной и западной частях Европы. Самое высокое распространение данный аллель получил в Азии – 57.4 % культивируемых в Китае сортов. Среди японских сортов 84 % являются носителями этого доминантного аллеля (Seki et al., 2011). В то же время среди сортов отечественной селекции аллель *Ppd-D1a*, который может не только ускорять переход к колошению, но и оказывать положительное влияние на другие характеристики растений, встречается довольно редко (Лихенко и др., 2014; Лысенко и др., 2014). В большинстве исследований эффект данного аллеля изучают в условиях короткого дня, в таких условиях он сокращает время перехода к колошению на 20–30 дней. Тем не менее имеются немногочисленные сведения, что аллель *Ppd-D1a* может ускорять время колошения на 3–5 дней даже в условиях длинного дня (Worland et al., 1998; Kiseleva et al., 2014).

Еще один важный ген – *Vrn-B3*, который считается центральным регулятором времени колошения. Аллель *Vrn-B3a* обуславливает раннее цветение. Его экспрессия усилена в результате инсерции ретроэлемента протяженностью 5300 п. н. в промоторной области (Yan et al., 2006). Этот аллель очень редко встречается у культивируемых сортов (Zhang X.K. et al., 2008; Iqbal et al., 2011; Chen F. et al., 2013; Лысенко и др., 2014). Известны еще четыре аллеля гена *Vrn-B3*, обозначенные литерами b/c/d/e, но они имеют гораздо менее выраженный эффект на время колошения (Chen F. et al., 2013; Berezhnaya et al., 2021).

Аллель дикого типа гена *NAM-B1* связан с более ранним созреванием, при этом у современных сортов он практически не встречается из-за его негативного влияния на урожайность (Lundström et al., 2017). Для его гомеолога *NAM-A1* тоже были описаны аллели (*NAM-A1a* и *NAM-A1b*), ассоциированные с более ранним созреванием (Alhabbar et al., 2018a).

Условия внешней среды в значительной степени влияют на скорость развития мягкой пшеницы. Для разных регионов выращивания пшеницы в России характерны различия в климатических условиях. Несмотря на очевидную важность изучения регуляции времени колошения и созревания в условиях длинного дня, характерного для большинства регионов России, генетические механизмы, проявляющиеся при таком фотопериоде, мало изучены. Например, в некоторых работах показано влияние *Vrn-1*, *Vrn-B3* и *NAM-A1* на время созревания (Zaitseva, Lemesh, 2015; Alhabbar et al., 2018a; Whittal et al., 2018), но в нашем предыдущем исследовании не обнаружено связи между аллельным состоянием этих генов и временем созревания на яровых сортах в условиях Западной Сибири и выявлены новые локусы на хромосомах 2A, 3B, 4A, 5B, 7A и 7B, ассоциированные с этим признаком (Kiseleva et al., 2023).

Таким образом, генетический контроль скорости развития растений пшеницы сильно зависит от условий выращивания, и в разных климатических зонах на признак будут влиять разные гены. Для Западной Сибири актуальны скороспелые сорта мягкой пшеницы с высокой урожайностью, поскольку в настоящее время среди зарегистрированных для данного региона сортов большая часть относится к среднеспелым, а возделывание яровых сортов с различными сроками созревания позволяет варьировать время уборки урожая, что необходимо для уменьшения

потери урожая от перестоя (Белан и др., 2021). Это определяет необходимость дополнительного анализа и изучения известных и выявления новых локусов и генов, контролирующих продолжительность основных периодов развития, а также создания сортов и линий пшеницы, сроки колошения и созревания которых соответствуют конкретным условиям среды.

Цель нашей работы – определение локусов и входящих в их состав генов, ассоциированных с продолжительностью основных фаз развития яровой мягкой пшеницы, и оценка их влияния на урожайность в условиях Западной Сибири.

## Материалы и методы

**Материал.** Картирующая популяция была получена от скрещивания сортов яровой мягкой пшеницы Обская 2 и Тулун 15. Сорт Обская 2 входит в группу среднеспелых и характеризуется высокой урожайностью и хлебопекарными качествами на уровне ценной пшеницы. Тулун 15 относится к раннеспелым сортам, имеет высокое качество зерна, но уступает сорту Обская 2 по урожайности. Гибридизация сортов, последующее самоопыление гибридов  $F_1$  и выращивание растений  $F_2$  были проведены в условиях тепличного комплекса ФИЦ ИЦиГ СО РАН. Последующие поколения ( $F_3$  и  $F_4$ ) были также получены самоопылением при последующем выращивании в полевых условиях (рис. S1)<sup>1</sup>.

**Анализ фенотипа.** Растения поколений  $F_3$  и  $F_4$ , полученные в результате скрещивания сортов Обская 2 × Тулун 15, высевали в 2018 и 2019 гг. на опытном поле Сибирского НИИ растениеводства и селекции (пос. Краснообск, Новосибирская область, 54.914070°N, 82.975379°E).

Колошение растений пшеницы определяли как время выхода колоса из трубки на 1/2, а время колошения – как продолжительность периода (количество дней) от всходов до момента колошения для каждого отдельного растения в рядке. Созревание определяли твердым зерном, пожелтением и высыханием колосьев и стеблей для каждого отдельного растения в рядке. Период налива зерна вычисляли как разницу между временем созревания и колошения. Почва опытного участка – чернозем выщелоченный. Полевой опыт закладывали на делянках шириной 0.5 м, по 20 зерен в ряду. Высевали по два ряда каждого образца с расстоянием между рядами 20 см. Созревшие растения убирали в снопы, подсушивали, после чего проводили оценку элементов структуры урожая. Оценивали число зерен в главном колосе, массу зерна с главного колоса, число и массу зерен с растения, массу 1000 зерен. Структурный анализ выполняли для 20 растений каждого образца.

Погодные условия в Новосибирской области в период вегетации отличались от среднесезонных. Так, в мае 2018 г. фактическая среднемесячная температура была 7 °C при норме 12.5 °C, а количество осадков составило 82 мм, что в 2.5 раза выше нормы. Температура в июне, июле и августе 2018 г. была близка к среднесезонным значениям. По количеству осадков июнь и июль существенно не отличались от нормы. В августе наблюдалась

теплая сухая погода с количеством выпавших осадков 35 мм при норме 53 мм. В 2019 г. весь вегетационный период температурный режим соответствовал среднесезонным наблюдениям. По влагообеспеченности май 2019 г. существенно не отличался от среднесезонных данных. В июне и августе наблюдался дефицит влаги, так как выпало 26 и 22 мм осадков при норме 59 и 53 мм соответственно. В июле была теплая и влажная погода, выпало 98 мм осадков при норме 69 мм.

**Выделение ДНК и ПЦР.** Геномную ДНК выделяли из листьев растений пшеницы с использованием модифицированного протокола, опубликованного в работе (Plaschke et al., 1995). Для определения аллелей генов *Vrn-1*, *Vrn-B3* и *Ppd-D1* были выбраны опубликованные ранее аллель-специфичные праймеры (Yan et al., 2004, 2006; Fu et al., 2005; Beales et al., 2007; Shcherban et al., 2012). Амплификацию проводили на приборе T100 Thermal Cycler (BioRad, США) с применением реактивов BioMaster HS-Taq ПЦР-Color («Биолабмикс», Россия) согласно протоколам, опубликованным в соответствующих статьях.

**Генотипирование, построение генетических карт и картирование QTL.** В ходе исследования картирующей  $F_2$  популяции мягкой пшеницы, полученной от скрещивания сортов Обская 2 × Тулун 15 (84 линии) ДНК этих линий и родительских сортов была генотипирована на высокопроизводительном чипе Illumina Infinium 20K Wheat (TraitGenetics GmbH, Германия). Всего проанализировано 17267 маркеров.

Генетические карты построены в программе MultiPoint UltraDense (Mester et al., 2003). Удаляли маркеры с количеством ошибок более 25 и сегрегацией ( $\chi^2$ ) более 42. Минимальный размер для группы косегрегирующих маркеров (сцепленные маркеры, локализующиеся в одной позиции) был равен 2. При делении на кластеры  $rf = 1.5$ . Упорядочение маркеров в кластерах осуществлялось по алгоритму GES (guided evolutionary strategy) с ресемплингом методом складного ножа (jackknife). Далее для получения стабильных карт выполнялся контроль монотонности с удалением выбивающихся маркеров и последовательным удалением дестабилизирующих маркеров.

С помощью разработанных генетических карт и данных, полученных в результате анализа фенотипа, было проведено картирование локусов, определяющих время колошения, время созревания и период налива зерна на материале популяций от скрещивания Обская 2 × Тулун 15. Для картирования локусов использовали программу MultiQTL по алгоритму CIM (Compositive Interval Mapping).

**Приоритизация генов из локусов.** Функциональную характеристику генов-кандидатов и аннотацию последовательностей проводили на основе данных IWGSC RefSeq v.1.0. Для оценки паттернов экспрессии генов использовали данные секвенирования транскриптома мягкой пшеницы сорта Ажурная, полученные на материале различных частей растения в ходе развития от прорастания до полной спелости (Ramírez-González et al., 2018). В качестве «референсных» транскриптов были выбраны последовательности *NAM-A1* (*TraesCS6A02G108300.1/2*) и *NAM-D1* (*TraesCS6D02G096300.1*), поскольку *NAM-B1* у CS представлен нефункциональным аллелем, ID для него в аннотации генов по RefSeq не представлено.

<sup>1</sup> Рис. S1, S2 и табл. S1–S8 см. по адресу:  
<https://vavilovj-icg.ru/download/pict-2025-29/appx26.xlsx>

**Статистический анализ.** Описательная статистика, ANOVA, анализ Тьюки, коэффициенты корреляции Пирсона ( $r$ ) были рассчитаны с применением базовых функций языка программирования R. Все графики построены с помощью пакета R ggplot2 (Wickham, 2016).

## Результаты

### Оценка продолжительности фаз развития растений картирующей популяции

Время колошения растений в популяции варьировало от 34 до 41 дня. Данные описательной статистики для трех признаков представлены в табл. S1. Распределение признака «время колошения» было приближено к нормальному (рис. 1), распределение времени созревания и периода налива зерна смещено в сторону меньшего значения. Корреляция между временем созревания и периодом налива зерна была очень высокой:  $r^2 = 0.96$ .

### Генетические карты и QTL картирование

Для построения генетических карт популяции Обская 2 × Тулун 15 были отобраны 3323 полиморфных маркера. Картировано 2629 маркеров, из них 534 скелетных. Всего было разработано 25 групп сцепления, и хромосомы 3В, 3D, 5D представлены несколькими группами. Обобщенные данные приведены в табл. S2, графическое изображение карт – на рис. S2.

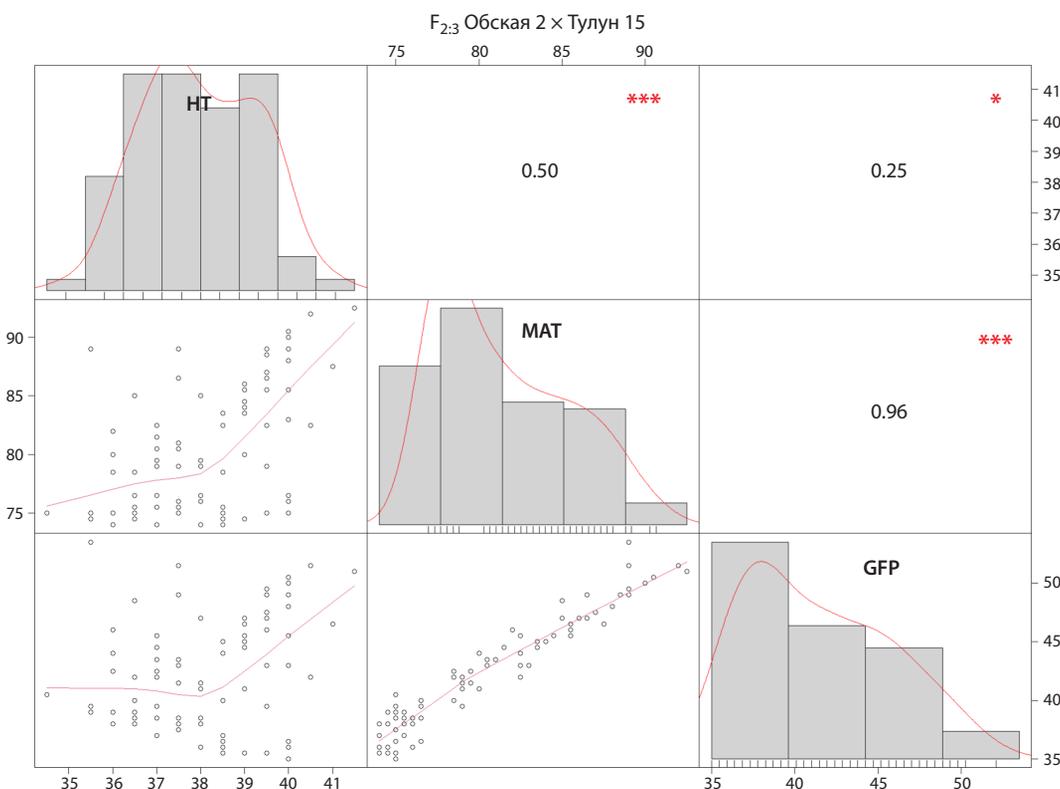
С использованием модели CIM были картированы значимые локусы на хромосомах 2D и 7В, ассоциированные с продолжительностью фаз развития мягкой пшеницы

(рис. 2). При этом локус на хромосоме 2D был связан только со временем колошения и объяснял 37 % вариации данного признака (PEV). Локус на коротком плече хромосомы 7В тоже был ассоциирован со временем колошения, объясняя 20 % вариации. А два локуса на длинном плече этой хромосомы были связаны со временем созревания и периодом налива зерна и совпадали между собой. Значения PEV для времени созревания составило 11.5 %, для периода налива зерна – 18 %.

Локус на хромосоме 2D, ассоциированный со временем колошения, приходился на интервал между маркерами BS00022276\_51 (позиция на RefSeq v.1.0 29454345) и wsnp\_CAP12\_c1503\_764765 (позиция на RefSeq v.1.0 35683599). Таким образом, наиболее вероятным генотипом для этого QTL является *Ppd-D1* (позиция 33952048–33956269), локализация которого на физической карте как раз соответствует промежутку между выявленными маркерами.

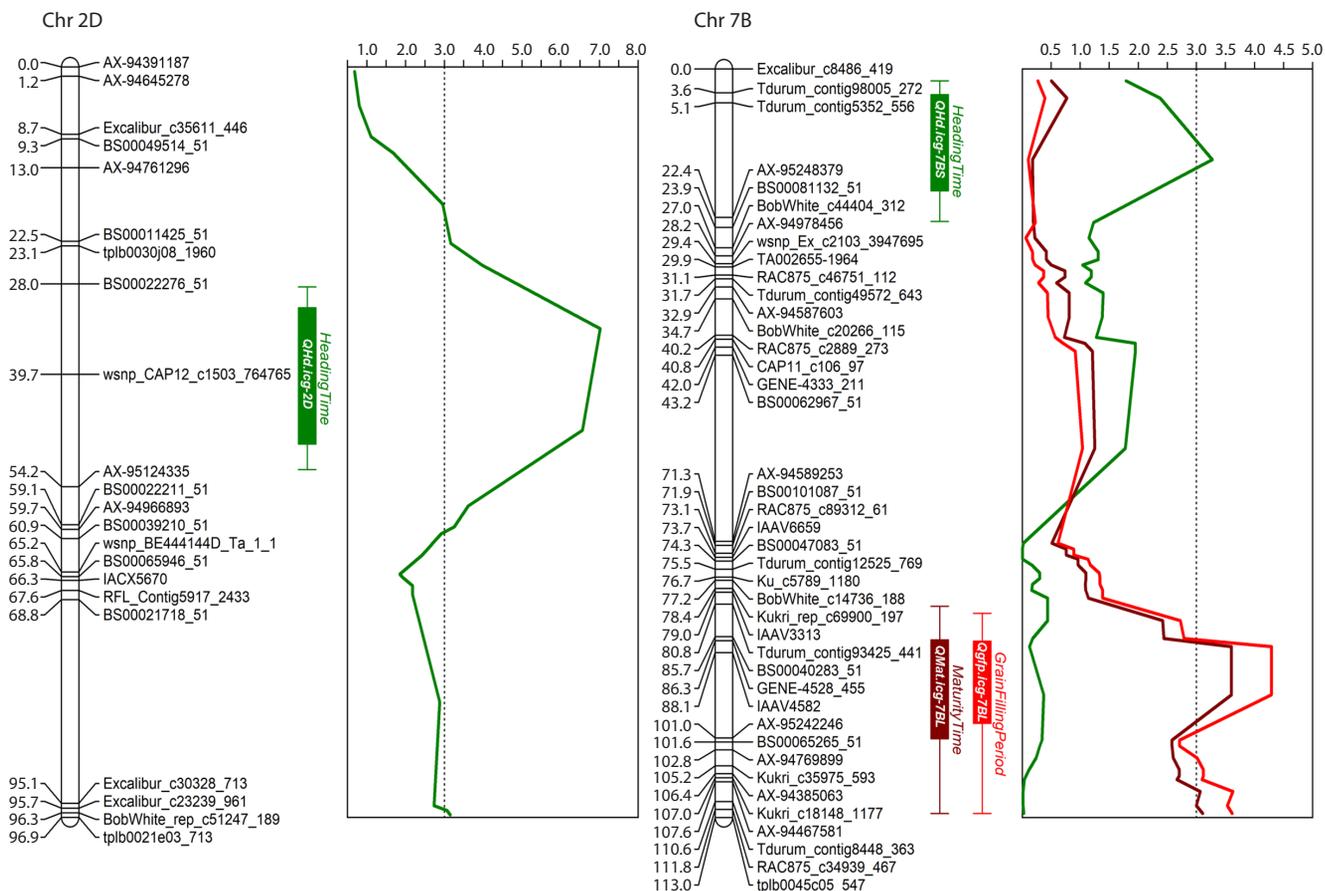
Локус на хромосоме 7В, ассоциированный со временем колошения, приходился на интервал между маркерами Tdurum\_contig5352\_556 (позиция на RefSeq v.1.0 5061935) и AX-95248379 (позиция на RefSeq v.1.0 12717101). Наиболее вероятный ген-кандидат для этого QTL – *Vrn-B3* (позиция 9702354–9704354), локализация которого на физической карте соответствует промежутку между маркерами.

Для локусов времени созревания и периода налива зерна на длинном плече хромосомы 7В известных генов не обнаружено. Поиск в базе данных WheatQTLdb также не выявил локусов со схожим расположением.



**Рис. 1.** Коэффициент корреляции Пирсона между признаками скорости развития.

HT – время колошения; MAT – время созревания; GFP – период налива зерна. Достоверные различия: \*  $p < 0.05$ , \*\*\*  $p < 0.001$ .



**Рис. 2.** Генетические карты хромосом 2D и 7B (представлены только скелетные маркеры) с обозначенными на них локусами времени колошения (зеленый цвет), времени созревания (бордовый) и периода налива зерна (красный).

### Гены-кандидаты из состава локуса времени созревания и периода налива зерна

Локус *QMat.icg-7BL* расположен в интервале 712618516–721195460 (RefSeq v.1.0), в нем находится 141 ген (табл. S3). Анализ паттернов экспрессии этих генов в разных тканях в ходе развития растения позволил выявить несколько кандидатов (табл. S4).

Всего было описано восемь генов, преимущественно экспрессирующихся во флаговом и пятом листе после колошения или в зерне: *TraesCS7B02G455300*, *TraesCS7B02G459500*, *TraesCS7B02G459600*, *TraesCS7B02G460500*, *TraesCS7B02G460300*, *TraesCS7B02G454000*, *TraesCS7B02G461300* и *TraesCS7B02G461400*.

### Отбор растений с различными аллелями генов *Ppd-D1* и *Vrn-B3*

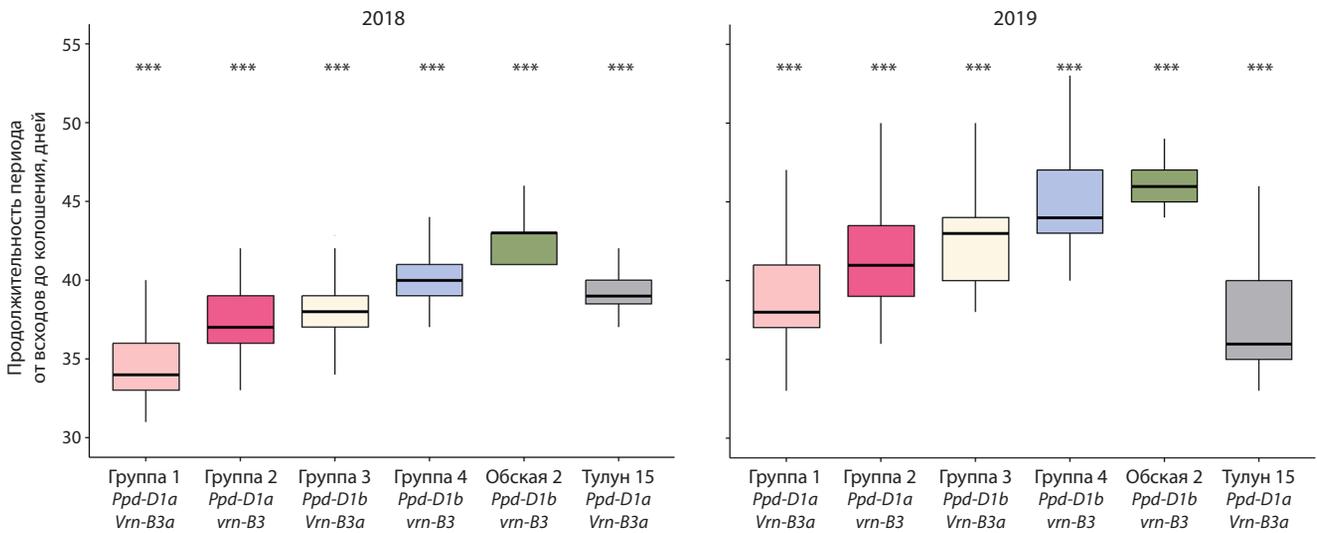
Гены *Ppd-D1* и *Vrn-B3* были выявлены как основные кандидаты, определяющие время колошения у растений изучаемой популяции в результате QTL анализа, поэтому была проведена ПЦР для идентификации их аллелей. Генотипирование показало, что ранний сорт Тулун 15 содержит аллели *Ppd-D1a* и *Vrn-B3a*, а сорт Обская 2 – аллели *Ppd-D1b* и *vrn-B3*. При этом оба сорта характеризовались одинаковым аллельным составом генов *Vrn-1*: *Vrn-Ala*, *Vrn-B1c*, *vrn-D1*.

Далее были генотипированы растения популяции  $F_2$ . В результате отобрано 34 растения, у которых *Ppd-D1* и *Vrn-B3* находились в гомозиготном состоянии. По аллельному составу отобранные растения были распределены на четыре группы (см. рис. S1). Потомство  $F_3$  и  $F_4$  этих растений высеяно в поле для определения сроков колошения для каждой группы.

### Оценка времени колошения у растений популяции $F_3$ и $F_4$

Оценка времени от всходов до колошения в 2018 г. показала, что раньше всех выколашивались растения из группы 1 (34.5 дня), несущие доминантные аллели *Ppd-D1a* и *Vrn-B3a* (рис. 3). Растения, несущие аллель *Ppd-D1a* и аллель *vrn-B3* (группа 2), выколашивались на 2.8 дня позже растений из группы 1 (37.3 дня). Растения из группы 3 (*Ppd-D1b* и *Vrn-B3a*) выколосились на 38-й день от всходов. Позже всех выколашивались растения из группы 4 (40.3 дня), у которых оба гена были в рецессивном состоянии. Колошение родительского сорта Обская 2, несмотря на одинаковый аллельный состав с группой 4, было самым поздним – 42.9 дня, а у сорта Тулун 15 – на 3 дня позже растений из группы 1 с таким же составом аллелей (*Ppd-D1a* и *Vrn-B3a*).

Оценка продолжительности периода от всходов до колошения в 2019 г. показала, что самым коротким этот



**Рис. 3.** Сравнение продолжительности периода от всходов до колошения у растений популяций  $F_3$ – $F_4$ , полученных от скрещивания сортов Обская 2 и Тулун 15.

\*\*\* Достоверные отличия гибридов от родительских сортов при  $p < 0.001$ .

период (37.1 дня) был у родительского сорта Тулун 15 (см. рис. 3). Растения из группы 1, имеющие такой же аллельный состав генов *Vrn* и *Ppd*, выколосились на 39-й день от всходов, т. е. на 5.8 дня раньше, чем растения из группы 4 (рецессивные *vrn-B3* и *Ppd-D1b*). У растений из группы 2, несущих доминантный аллель *Ppd-D1a* и рецессивный аллель *vrn-B3*, период от всходов до колошения был на 2.5 дня длиннее, чем в группе 1, и составил 41.5 дня. Еще более поздние сроки колошения (42.8 дня) отмечены в группе 3, растения которой содержат рецессивный аллель *Ppd-D1b* и доминантный *Vrn-B3a*. Из всей гибридной популяции позже всех выколашивались растения группы 4, содержащие рецессивные аллели *Ppd-D1b* и *vrn-B3*, – 44.8 дня от всходов. Сорт Обская 2 показал самое продолжительное время от всходов до колошения – 46.8 дня.

ANOVA подтвердил, что аллели генов *Ppd-D1* и *Vrn-B3* влияют на время колошения в оба года исследований с высоким уровнем значимости (табл. S5). Присутствие аллеля *Ppd-D1a* ускорило колошение в 2018 г. на 3.5 дня, а в 2019 – на 4.4 дня. Присутствие аллеля *Vrn-B3a* ускорило колошение в 2018 г. на 2.3 дня, а в 2019 – на 2.5 дня. Сочетание этих аллелей приводило к колошению на 5.5 (2018) и 6.5 дня (2019) раньше по сравнению с сочетанием рецессивных аллелей этих генов.

### Влияние аллелей генов *Ppd-D1* и *Vrn-B3* на компоненты урожайности

В оба года были также оценены параметры «число зерен в главном колосе», «масса зерен с главного колоса», «число зерен с растения», «масса зерен с растения», «масса 1000 зерен» (табл. S6). По результатам ANOVA, группа, к которой относятся растения (на основании сочетания аллелей *Ppd-D1* и *Vrn-B3*), значимо влияла на все признаки, а год выращивания – на все, кроме количества зерен с растения и массы зерен с растения (табл. S7).

Количество зерен с главного колоса у растений сорта Обская 2 в 2018 г. было самым высоким, 39.25, и значимо

( $p$ -value  $< 0.001$ ) отличалось от растений из всех четырех изучаемых групп. Самое низкое число зерен с колоса наблюдалось у растений из группы 1 (25.65 зерна), которая достоверно отличалась по этому признаку от групп 3 (29.08 зерна) и 4 (28.56 зерна). У растений из группы 2 и у сорта Тулун 15 число зерен в колосе было 26.83 и 31.60 соответственно, но достоверных различий с растениями других групп не выявлено. В 2019 г. значимые различия отмечены только между группами 1 (38.68 зерна) и 3 (43.67 зерна).

Масса зерен с главного колоса у сорта Обская 2 в оба года была значимо выше, чем у всех других растений в эксперименте: 1.99 г в 2018 г. и 2.21 г в 2019 г. Растения сорта Тулун 15 имели самую низкую массу зерен с колоса как в 2018 (0.94 г), так и в 2019 г. (1.38 г). Однако в 2018 г. у этого сорта существенных различий с растениями из всех четырех групп не было, а в 2019 г. значимые различия наблюдались с растениями из группы 3 (1.76 г). При сравнении растений между группами в 2018 г. этот признак был значимо ниже у групп 1 (1.04 г) и 2 (1.02 г), чем у групп 3 (1.25 г) и 4 (1.20 г). В 2019 г. масса зерен с главного колоса у групп 1 (1.51 г) и 2 (1.40 г) была значимо ниже, чем у растений из группы 3 (1.76 г).

Число зерен с растения в 2018 г. было наименьшим у группы 1 (45.54 зерна) и значимо отличалось в сравнении с группами 2 (63.18), 3 (66.52), 4 (59.91) и сортом Обская 2 (72.30 зерна). С сортом Тулун 15 (54.60 зерна) достоверных различий не выявлено. В 2019 г. между всеми изучаемыми растениями значимых различий по этому признаку не было.

Масса зерен с растения в 2018 г. была самой высокой у сорта Обская 2 (3.56 г) и значимо отличалась от остальных групп. Значимые отличия наблюдались и у растений из группы 1 (1.78 г) с растениями из групп 3 (2.71 г) и 4 (2.44 г). В 2019 г. сорт Обская 2 также характеризовался достоверно большей массой зерен с растения (3.53 г) в сравнении со всеми другими растениями в эксперимен-

те. Масса зерен с растения в группах 1, 2, 3, 4 и у сорта Тулун 15 была 2.03 г, 2.13, 2.39, 2.28 и 2.34 г соответственно, но достоверных различий между ними в 2019 г. не обнаружено.

Наиболее высокий показатель массы 1000 зерен в оба года (48.95 г в 2018 г. и 45.94 г в 2019 г.) отмечен у сорта Обская 2, что значимо выше, чем у других растений в эксперименте. У сорта Тулун 15 этот показатель был самым низким: 29.58 г в 2018 г. и 34.15 г в 2019 г., а значимые различия в 2018 г. были с растениями из групп 1 (38.86 г), 2 (36.51 г) и 4 (38.62 г), а в 2019 г. – с растениями из группы 3 (39.28 г). В 2018 г. растения из группы 1 (38.86 г) значимо не отличались от растений из групп 2 (36.51 г), 3 (40.96 г) и 4 (38.62 г). Также не выявлено различий между группами 3 и 4. В 2019 г. не было достоверных отличий у группы 1 (37.70 г) в сравнении с группами 3 (39.28 г) и 4 (37.15 г). У растений из группы 2 масса 1000 зерен составила 32.93 г, что значимо ниже, чем в группах 1, 3 и 4.

Все эти наблюдения подтверждаются факторным анализом, где в качестве фактора использовали аллели генов *Ppd-D1* и *Vrn-B3* (см. табл. S7). Так, ANOVA показал, что аллельное состояние гена *Ppd-D1* значимо ассоциировано со всеми оцененными признаками в оба года исследований на высоком уровне значимости, кроме количества зерен с растения в 2019 г. При этом влияние аллельного состояния гена *Vrn-B3* демонстрировало более низкий уровень значимости для всех признаков по сравнению с *Ppd-D1*. И в 2019 г. *Vrn-B3* показал значимый уровень ассоциации только с массой 1000 зерен. В целом можно сказать, что линии из групп 3 и 4 имеют высокий потенциал урожайности, но все равно меньший, чем исходный сорт Обская 2.

## Обсуждение

### Новый локус, ассоциированный со временем созревания

Корреляция между временем созревания и периодом налива зерна была очень высокой (0.96), что говорит о том, что основной вклад в формирование общего времени созревания в случае данной популяции и в условиях длинного дня вносит именно вторая фаза – период налива зерна, а не время колошения, хотя разброс этого признака составил около 7 дней, что является довольно значительным различием. Ранее некоторые авторы отмечали, что время созревания не всегда зависит от времени колошения и, вероятно, формируется под влиянием независимых механизмов (May, Van Sanford, 1992; Kajimura et al., 2011). Однако генов, специфически ассоциированных со временем созревания, у мягкой пшеницы, помимо *NAM-I* генов, практически неизвестно (Hagenblad et al., 2012).

В настоящей работе мы выявили на длинном плече хромосомы 7В локус *QMat.icg-7BL*, ассоциированный со временем созревания; он локализован в интервале 712618516–721195460 (RefSeq v.1.0). Несмотря на наличие значительного числа работ по определению маркеров и локусов времени созревания, в результате которых были описаны локусы на большинстве хромосом мягкой пшеницы, кроме 3А и 6А (Kulwal et al., 2003; McCartney et al., 2005; Huang et al., 2006; Kamran et al., 2013; Yu et al., 2015; Perez-Lara et al., 2016; Zou et al., 2017), ассоциаций

именно на 7В для времени созревания известно всего несколько. Мы предположили, что этот локус совпадает с ранее установленным нами локусом времени созревания, выявленным с помощью GWAS на материале популяции отечественных сортов яровой мягкой пшеницы (Kiseleva et al., 2023). Но картированный в нашей работе *QMat.icg-7BL* был расположен ближе к теломере и не пересекался с локусом на 7В, картированным в упомянутой публикации. Сопоставление его локализации с другим локусом на хромосоме 7В, ассоциированным со временем созревания (Kulwal et al., 2003), также не выявило пересечений. Таким образом, можно говорить, что мы выявили новый локус времени созревания.

В границах данного локуса был обнаружен 141 ген. На основании анализа паттернов экспрессии в разных тканях в ходе развития растения были выявлены несколько генов, кандидатов для времени созревания. Ген *TraesCS7B02G455300* характеризовался паттерном экспрессии, наиболее близким к паттерну генов *NAM-A1* и *NAM-D1*, – пик во флаговом листе на стадии полной спелости. Этот ген кодирует 12-оксофитодиеноатредуктазу 1, важный фермент, участвующий в биосинтезе жасмоновой кислоты. В литературе он был предложен в качестве одного из генов-кандидатов для регулирования плотности соломины (Taria et al., 2025). Гены *TraesCS7B02G459500*, *TraesCS7B02G459600*, *TraesCS7B02G460500* и *TraesCS7B02G460300* также экспрессировались во флаговом листе после стадии колошения и дополнительно имели похожий паттерн экспрессии в пятом листе. *TraesCS7B02G454000* экспрессировался сильнее по мере созревания в пятом листе и в первом листе только на стадии кушения. *TraesCS7B02G461300* и *TraesCS7B02G461400* аннотированы как Pseudo-Response Regulators, т. е. они относятся к тому же семейству, что и один из основных генов времени колошения, *Ppd-1*. Эти гены имели хотя и слабый уровень экспрессии, но характерный только для зерна на стадиях молочной и восковой спелости.

### Аллели *Ppd-D1a* и *Vrn-B3a* значимо влияют на время колошения в условиях длинного дня

При одинаковом сочетании аллелей *Vrn-A1a*, *Vrn-B1c* и *vrn-D1* наличие доминантных аллелей *Ppd-D1a* и *Vrn-B3a* приводит к самому быстрому выколашиванию в условиях длинного дня. Если присутствует доминантный аллель *Ppd-D1a* и рецессивный *vrn-B3*, время колошения увеличивается на 2.5–3 дня. У растений с рецессивным аллелем *Ppd-D1b* и доминантным *Vrn-B3a* происходит удлинение периода «всходы–колошение» еще на 1–1.3 дня.

Полученные результаты позволяют говорить о том, что доминантный аллель *Ppd-D1a* оказывает более сильное влияние на скорость перехода к генеративной фазе развития растений пшеницы, чем доминантный аллель *Vrn-B3a*, что также согласуется с результатами QTL анализа, который показал, что локус на хромосоме 2D объясняет больший процент вариации данного признака.

Растения, у которых оба гена находятся в рецессивной форме (группа 4), наиболее поздно, по сравнению с другими группами, переходят к колошению. Сорт Обская 2, так же как и растения из группы 4, содержит рецессивные

аллели *Ppd-D1b* и *vrn-B3* и выколашивается позже еще на 2–2.5 дня. QTL анализ не выявил других значимых локусов, ассоциированных со временем колошения. Это может быть связано с наличием минорных локусов, которые не были определены в анализе при достаточном уровне значимости и, вероятно, унаследованы растениями из группы 4 от раннеспелого сорта Тулун 15. Так, на сроки колошения, кроме изученных в настоящей работе генов, могут оказывать влияние такие известные гены, как *TaELF3*, *PhyC*, *PhyB*, *WPCL*, и многочисленные QTL на всех хромосомах, ассоциированные со скоростью перехода к генеративной фазе развития (Chen A. et al., 2014; Milec et al., 2014; Mizuno et al., 2016; Pearce et al., 2016; Wang et al., 2016; Zikhali et al., 2016).

При сопоставлении результатов оценки сроков колошения за два года (см. рис. 3) можно отметить, что во второй год исследований у гибридных растений всех групп и у сорта Обская 2 колошение наступило на 4–5 дней позже. Исключением является сорт Тулун 15, у которого продолжительность периода «всходы–колошение» осталась неизменной – 37 дней. Вероятно, увеличение этого периода связано с различиями погодных условий в 2018 и 2019 гг. Так, по данным сайта gismeteo.ru, среднемесячная температура воздуха в июне 2018 г. была 21.3 °С, а в июне 2019 г. – 18.5 °С, что на 2.8 °С ниже. Стабильность времени перехода к колошению сорта Тулун 15 может свидетельствовать о его высокой экологической пластичности.

Мы видим, что эффекты при сочетании аллелей *Ppd-D1a* и *Vrn-B3a* складываются (см. табл. S5). По принятой схеме инициации флоральной меристемы, которая ведет к колошению (Li C. et al., 2024), *Ppd-D1* является основным индуктором гена *Vrn-B3*. Возможно, *Ppd-D1a* не влияет на *Vrn-B3a*, поскольку его экспрессия уже усилена в результате изменений (инсерции) в промоторной области. Таким образом, можно предположить, что в случае присутствия аллеля *Vrn-B3a* *Ppd-D1a* влияет на время колошения через гены-гомеологи *Vrn-3* на хромосомах 7A и 7D. Хотя исследований, показывающих воздействие этих генов на время колошения мало, в работе (Bonnin et al., 2008) было показано, что нуклеотидные полиморфизмы в генах *Vrn-A3* и *Vrn-D3* ассоциированы со временем колошения.

### Влияние аллелей раннего колошения на другие хозяйственно ценные признаки

Эффект генов *Ppd-1* на различные сельскохозяйственно значимые признаки уже обсуждался ранее. Например, в работе (Boden et al., 2015) показано, что эти гены играют важную роль в формировании архитектуры соцветий и развитии парных колосков у пшеницы. Также показано более комплексное влияние *Ppd-1* на характеристики колоса, а именно на длину колоса, число колосков, длину пыльников (Okada et al., 2019), изменение числа побегов и колосков (Li W.L. et al., 2002). В ряде исследований отмечено влияние *Ppd-1* на количество зерна с главного колоса и массу 1000 зерен (Wu et al., 2021). Согласно нашим результатам, *Ppd-D1a* был значимо отрицательно ассоциирован с такими признаками, как количество и масса зерен с колоса и с растения, масса 1000 зерен.

О влиянии генов *Vrn-3* на эти признаки информации мало. По нашим данным, эффект аллеля *Vrn-B3a* на изученные признаки был менее выражен по сравнению с *Ppd-D1a*, и его проявление сильнее зависело от условий выращивания.

В большинстве случаев, если различия были значимые ( $p$ -value < 0.001), доминантные аллели изученных генов были ассоциированы с меньшим значением признака (меньшее количество и вес зерен). При этом значения для родительского сорта Тулун 15 были еще меньше, что говорит о дополнительных генетических механизмах регулирования формирования данных признаков, не зависящих от продолжительности вегетативной фазы.

### Отбор линий из разных групп спелости с хорошими показателями продуктивности

Среди растений поколения F<sub>4</sub> был произведен поиск высокопродуктивных линий во всех четырех группах, различающихся по срокам колошения. Отбор проводился по признакам «масса зерен с растения» и «масса 1000 зерен», характеризующим урожайность и крупность зерна. Кроме того, при отборе учитывалась и визуальная оценка растений в поле. Известно, что урожайность пшеницы имеет высокую корреляцию с продолжительностью вегетационного периода. В нашем эксперименте в каждой из групп наблюдалось варьирование как по массе зерен с растения, так и по массе 1000 зерен. Несмотря на то что в целом наиболее раннеспелая группа 1 характеризуется снижением показателей продуктивности, среди растений этой группы выделились линии, не уступающие по признакам «масса зерен с растения» и «масса 1000 зерен» растениям из группы 4 с поздним сроком колошения и существенно превышающие раннеспелую родительскую форму Тулун 15. У растений из группы 3 тоже были выделены линии с хорошими показателями этих признаков. Среди растений из группы 2 отмечены линии с конкурентными показателями массы зерен с растения, но по сравнению с другими группами показатель «масса 1000 зерен» был наименьшим. По результатам анализа было отобрано 19 линий из всех четырех групп растений, которые признаны перспективными для дальнейшей селекции (табл. S8).

### Заключение

Полученные результаты позволяют сделать вывод, что аллели *Ppd-D1a* и *Vrn-B3a* оказывают существенное влияние на сроки колошения яровой мягкой пшеницы в условиях длинного дня. При этом *Ppd-D1a* сильнее ускоряет колошение, но оказывает более выраженное негативное действие на признаки, характеризующие продуктивность. Сделано предположение, что в случае присутствия аллеля *Vrn-B3a* *Ppd-D1a* может влиять на время колошения через его гомеологи *Vrn-A3* и *Vrn-D3*. Прикладной характер результатов данной работы связан с получением новых перспективных селекционных линий яровой пшеницы, сроки колошения которых будут оптимальными для многих регионов России и мира с продолжительным фотопериодом.

## Список литературы / References

- Белан И.А., Россеева Л.П., Блохина Н.П., Григорьев Ю.П., Мухина Я.В., Трубачеева Н.В., Першина Л.А. Ресурсный потенциал сортов пшеницы мягкой яровой для условий Западной Сибири и Омской области (аналитический обзор). *Аграрная наука Евро-Северо-Востока*. 2021;22(4):449-465. doi 10.30766/2072-9081.2021.22.4.449-465
- [Belan I.A., Rosseeva L.P., Blokhina N.P., Grigoriev Y.P., Mukhina Y.V., Trubacheeva N.V., Pershina L.A. Resource potential of soft spring wheat varieties for the conditions of Western Siberia and Omsk region (analytical review). *Agrarnaya Nauka Euro-Severo-Vostoka = Agric Science Euro-North-East*. 2021;22(4):449-465. doi 10.30766/2072-9081.2021.22.4.449-465 (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 Selekcii = Vavilov J Genet Breed*. 2014;18(4/1):691-703 (in Russian)]
- Лысенко Н.С., Киселева А.А., Митрофанова О.П., Потокина 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.: ВИР, 2014
- [Lysenko N.S., Kiseleva A.A., Mitrofanova O.P., Potokina E.K. VIR World Collection Catalogue. Iss. 815. Bread Wheat: Molecular Testing of the *Vrn* and *Ppd* Alleles in the Selection Varieties Approved for Use in the Russian Federation. St. Petersburg: VIR Publ., 2014 (in Russian)]
- Alhabbar Z., Islam S., Yang R., Diepeveen D., Anwar M., Balot S., Sultana N., Maddern R., She M., Zhang J., Ma W., Juhasz A. Associations of *NAM-A1* alleles with the onset of senescence and nitrogen use efficiency under Western Australian conditions. *Euphytica*. 2018a;214(10):180. doi 10.1007/s10681-018-2266-4
- Alhabbar Z., Yang R., Juhasz A., Xin H., She M., Anwar M., Sultana N., Diepeveen D., Ma W., Islam S. *NAM* gene allelic composition and its relation to grain-filling duration and nitrogen utilisation efficiency of Australian wheat. *PLoS One*. 2018b;13(10):e0205448. doi 10.1371/journal.pone.0205448
- Beales J., Turner A., Griffiths S., Snape J.W., Laurie D.A. A *Pseudo-Response Regulator* is misexpressed in the photoperiod insensitive *Ppd-D1* a mutant of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet*. 2007;115(5):721-733. doi 10.1007/s00122-007-0603-4
- 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
- Boden S.A., Cavanagh C., Cullis B.R., Ramm K., Greenwood J., Jean Finnegan E., Trevaskis B., Swain S.M. *Ppd-1* is a key regulator of inflorescence architecture and paired spikelet development in wheat. *Nat Plants*. 2015;1(2):14016. doi 10.1038/nplants.2014.16
- 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.C., Martin S.S., Jernstedt J.A., Lagarias J.C., 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;13:199. doi 10.1186/1471-2229-13-199
- Chen S., Wang J., Deng G., Chen L., Cheng X., Xu H., Zhan K. Interactive effects of multiple vernalization (*Vrn-1*-) and photoperiod (*Ppd-1*)-related genes on the growth habit of bread wheat and their association with heading and flowering time. *BMC Plant Biol*. 2018;18(1):374. doi 10.1186/s12870-018-1587-8
- 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
- Fu D., Szucs 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 Genet Genomics*. 2005;273(1):54-65. doi 10.1007/s00438-004-1095-4
- Guo Z., Song Y., Zhou R., Ren Z., Jia J. Discovery, evaluation and distribution of haplotypes of the wheat *Ppd-D1* gene. *New Phytol*. 2010;185(3):841-851. doi 10.1111/j.1469-8137.2009.03099.x
- Hagenblad J., Asplund L., Balfourier F., Ravel C., Leino M.W. Strong presence of the high grain protein content allele of *NAM-B1* in Fennoscandian wheat. *Theor Appl Genet*. 2012;125(8):1677-1686. doi 10.1007/s00122-012-1943-2
- Huang X.Q., Cloutier S., Lycar L., Radovanovic N., Humphreys D.G., Noll J.S., Somers D.J., Brown P.D. Molecular detection of QTLs for agronomic and quality traits in a doubled haploid population derived from two Canadian wheats (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet*. 2006;113(4):753-766. doi 10.1007/s00122-006-0346-7
- Iqbal M., Shahzad A., Ahmed I. Allelic variation at the *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, *Vrn-B3* and *Ppd-D1a* loci of Pakistani spring wheat cultivars. *Electron J Biotechnol*. 2011;14(1):1-8. doi 10.2225/vol14-issue1-fulltext-6
- Kajimura T., Murai K., Takumi S. Distinct genetic regulation of flowering time and grain-filling period based on empirical study of D-genome diversity in synthetic hexaploid wheat lines. *Breed Sci*. 2011; 61(2):130-141. doi 10.1270/jsbbs.61.130
- Kamran A., Iqbal M., Navabi A., Randhawa H., Pozniak C., Spaner D. Earliness per se QTLs and their interaction with the photoperiod insensitive allele *Ppd-D1a* in the Cutler × AC Barrie spring wheat population. *Theor Appl Genet*. 2013;126(8):1965-1976. doi 10.1007/s00122-013-2110-0
- Kiseleva A.A., Eggi E.E., Koshkin V.A., Sitnikov M.N., Roder M., Salina E.A., Potokina E.K. Detection of genetic determinants that define the difference in photoperiod sensitivity of *Triticum aestivum* L. near-isogenic lines. *Russ J Genet*. 2014;50(7):701-711. doi 10.1134/S102279541405007X
- Kiseleva A.A., Leonova I.N., Ageeva E.V., Likhenko I.E., Salina E.A. Identification of genetic loci for early maturity in spring bread wheat using the association analysis and gene dissection. *PeerJ*. 2023;11: e16109. doi 10.7717/peerj.16109
- Kiss T., Balla K., Veisz O., Láng L., Bedő Z., Griffiths S., Isaac P., Karsai I. Allele frequencies in the *VRN-A1*, *VRN-B1* and *VRN-D1* vernalization response and *PPD-B1* and *PPD-D1* photoperiod sensitivity genes, and their effects on heading in a diverse set of wheat cultivars (*Triticum aestivum* L.). *Mol Breed*. 2014;34(2):297-310. doi 10.1007/s11032-014-0034-2
- Kulwal P.L., Roy J.K., Balyan H.S., Gupta P.K. QTL mapping for growth and leaf characters in bread wheat. *Plant Sci*. 2003;164(2): 267-277. doi 10.1016/S0168-9452(02)00409-0
- Li C., Lin H., Debernardi J.M., Zhang C., Dubcovsky J. *GIGANTEA* accelerates wheat heading time through gene interactions converging on *FLOWERING LOCUS T1*. *Plant J*. 2024;118(2):519-533. doi 10.1111/tpj.16622
- Li W.L., Nelson J.C., Chu C.Y., Shi L.H., Huang S.H., Liu D.J. Chromosomal locations and genetic relationships of tiller and spike characters in wheat. *Euphytica*. 2002;125:357-366. doi 10.1023/A:1016069809977
- Lundström M., Leino M.W., Hagenblad J. Evolutionary history of the *NAM-B1* gene in wild and domesticated tetraploid wheat. *BMC Genet*. 2017;18(1):118. doi 10.1186/s12863-017-0566-7

- May L., Van Sanford D.A. Selection for early heading and correlated response in maturity of soft red winter wheat. *Crop Sci.* 1992;32(1): 47-51. doi 10.2135/cropsci1992.0011183X003200010011x
- McCartney C.A., Somers D.J., Humphreys D.G., Lukow O., Ames N., Noll J., Cloutier S., McCallum B.D. Mapping quantitative trait loci controlling agronomic traits in the spring wheat cross RL4452 × ‘AC Domain’. *Genome.* 2005;48(5):870-883. doi 10.1139/G05-055
- Mester D., Ronin Y., Hu Y., Peng J., Nevo E., Korol A. Efficient multipoint mapping: making use of dominant repulsion-phase markers. *Theor Appl Genet.* 2003;107(6):1102-1112. doi 10.1007/s00122-003-1305-1
- Milec Z., Valárik M., Bartoš J., Safář J. Can a late bloomer become an early bird? Tools for flowering time adjustment. *Biotechnol Adv.* 2014;32(1):200-214. doi 10.1016/j.biotechadv.2013.09.008
- Mizuno N., Kinoshita M., Kinoshita S., Nishida H., Fujita M., Kato K., Murai K., Nasuda S. Loss-of-function mutations in three homoeologous *PHYTOCLOCK 1* genes in common wheat are associated with the extra-early flowering phenotype. *PLoS One.* 2016;11(10): e0165618. doi 10.1371/journal.pone.0165618
- Mizuno N., Matsunaka H., Yanaka M., Nakata M., Nakamura K., Nakamaru A., Kiribuchi-Otobe C., Ishikawa G., Chono M., Hata K., Fujita M., Kobayashi F. Allelic variations of *Vrn-1* and *Ppd-1* genes in Japanese wheat varieties reveal the genotype-environment interaction for heading time. *Breed Sci.* 2022;72(5):343-354. doi 10.1270/jbsbs.22017
- 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(1):27-37. doi 10.1007/s11032-012-9765-0
- Okada T., Jayasinghe J.E.A.R.M., Eckermann P., Watson-Haigh N.S., Warner P., Hendrikse Y., Baes M., ... Albertsen M., Wolters P., Fleury D., Baumann U., Whitford R. Effects of *Rht-B1* and *Ppd-D1* loci on pollinator traits in wheat. *Theor Appl Genet.* 2019;132(7):1965-1979. doi 10.1007/s00122-019-03329-w
- Palomino C., Cabrera A. Evaluation of the allelic variations in vernalisation (*VRN1*) and photoperiod (*PPD1*) genes and genetic diversity in a Spanish spelt wheat collection. *Int J Mol Sci.* 2023;24(22):16041. doi 10.3390/ijms242216041
- Pearce S., Kippes N., Chen A., Debernardi J.M., Dubcovsky J. RNA-seq studies using wheat *PHYTOCHROME B* and *PHYTOCHROME C* mutants reveal shared and specific functions in the regulation of flowering and shade-avoidance pathways. *BMC Plant Biol.* 2016; 16(1):141. doi 10.1186/s12870-016-0831-3
- Perez-Lara E., Semagn K., Chen H., Iqbal M., N'Diaye A., Karaman A., Navabi A., Pozniak C., Spaner D. QTLs associated with agronomic traits in the Cutler × AC Barrie spring wheat mapping population using single nucleotide polymorphic markers. *PLoS One.* 2016;11(8):e0160623. doi 10.1371/journal.pone.0160623
- Plaschke J., Ganai M.W., Röder M.S. Detection of genetic diversity in closely related bread wheat using microsatellite markers. *Theor Appl Genet.* 1995;91(6-7):1001-1007. doi 10.1007/BF00223912
- Ramírez-González R.H., Borrill P., Lang D., Harrington S.A., Brinton J., Venturini L., Davey M., ... Sharpe A.G., Paux E., Spannagl M., Bräutigam A., Uauy C. The transcriptional landscape of polyploid wheat. *Science.* 2018;361(6403):eaar6089. doi 10.1126/science.aar6089
- Seki M., Chono M., Matsunaka H., Fujita M., Oda S., Kubo K., Kiribuchi-Otobe C., Kojima H., Nishida H., Kato K. Distribution of photoperiod-insensitive alleles *Ppd-B1a* and *Ppd-D1a* and their effect on heading time in Japanese wheat cultivars. *Breed Sci.* 2011;61(4): 405-412. doi 10.1270/jbsbs.61.405
- 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
- Taria S., Arora A., Krishna H., Manjunath K.K., Kumar Sudhir, Singh B., Meena S., Malakondaiah A.C., Kousalya S., Padaria J.C., Singh P.K., Alam B., Kumar Sushil, Arunachalam A. Mapping of the QTLs governing stem-specific weight for stem reserve mobilisation in wheat (*Triticum aestivum* L.) under combined heat and drought stress. *Plant Physiol Rep.* 2025. doi 10.1007/s40502-025-00854-3
- Wang J., Wen W., Hanif M., Xia X., Wang H., Liu S., Liu J., Yang L., Cao S., He Z. *TaELF3-1DL*, a homolog of *ELF3*, is associated with heading date in bread wheat. *Mol Breed.* 2016;36(12):161. doi 10.1007/s11032-016-0585-5
- Whittal A., Kaviani M., Graf R., Humphreys G., Navabi A. Allelic variation of vernalization and photoperiod response genes in a diverse set of North American high latitude winter wheat genotypes. *PLoS One.* 2018;13(8):e0203068. doi 10.1371/journal.pone.0203068
- Wickham H. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer, 2016. doi 10.1007/978-3-319-24277-4
- Wilhelm E.P., Turner A.S., Laurie D.A. Photoperiod insensitive *Ppd-A1a* mutations in tetraploid wheat (*Triticum durum* Desf.). *Theor Appl Genet.* 2009;118(2):285-294. doi 10.1007/s00122-008-0898-9
- Worland A.J.J., Börner A., Korzun V., Li W.M.M., Petrović S., Sayers E.J.J. The influence of photoperiod genes on the adaptability of European winter wheats. *Euphytica.* 1998;100(1/3):385-394. doi 10.1023/A:1018327700985
- Wu Y., Liu J., Hu G., Xue H., Xu H., Zhao C., Qin R., Cui F., Sun H. Functional analysis of the “Green Revolution” gene *Photoperiod-1* and its selection trends during bread wheat breeding. *Front Plant Sci.* 2021;12:745411. doi 10.3389/fpls.2021.745411
- 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.* 2004;109(8):1677-1686. doi 10.1007/s00122-004-1796-4
- Yan L., Fu D., Li C., Blechl A., Tranquilli G., Bonafede M., Sanchez A., Valarik M., Yasuda S., 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
- Yu M., Chen G.-Y., Pu Z.-E., Zhang L.-Q., Liu D.-C., Lan X.-J., Wei Y.-M., Zheng Y.-L. Quantitative trait locus mapping for growth duration and its timing components in wheat. *Mol Breed.* 2015; 35(1):44. doi 10.1007/s11032-015-0201-0
- Zaitseva O.I., Lemesh V.A. Allelic composition in the *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, and *Vrn-B3* genes of double haploid lines of hexaploid triticale. *Russ J Genet.* 2015;51(7):653-660. doi 10.1134/S1022795415070145
- 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
- Zhang Y., Liu W.C., Li J., Wei H.T., Hu X.R., Li Y.J., Lu B.R., Yang W.Y. Distribution and selective effects of *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, and *Vrn-D1* genes in derivative varieties from four cornerstone breeding parents of wheat in China. *Agric Sci China.* 2010;9(10):1389-1399. doi 10.1016/S1671-2927(09)60230-3
- Zikhali M., Wingen L.U., Griffiths S. Delimitation of the *Earliness per se D1* (*Eps-D1*) flowering gene to a subtelomeric chromosomal deletion in bread wheat (*Triticum aestivum*). *J Exp Bot.* 2016;67(1): 287-299. doi 10.1093/jxb/erv458
- Zou J., Semagn K., Iqbal M., N'Diaye A., Chen H., Asif M., Navabi A., Perez-Lara E., Pozniak C., Yang R.-C., Randhawa H., Spaner D. Mapping QTLs controlling agronomic traits in the ‘Attila’ × ‘CDC Go’ spring wheat population under organic management using 90K SNP array. *Crop Sci.* 2017;57(1):365-377. doi 10.2135/cropsci2016.06.0459

**Конфликт интересов.** Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 13.03.2025. После доработки 15.05.2025. Принята к публикации 16.05.2025.