

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

## Скороспелость и морфотип сортов мягкой пшеницы Западной и Восточной Сибири

С.Э. Смоленская<sup>1</sup>, В.М. Ефимов<sup>1, 2</sup>, Ю.В. Кручинина<sup>1</sup>, Б.Ф. Немцев<sup>3</sup>, Г.Ю. Чепурнов<sup>1</sup>, Е.С. Овчинникова<sup>1</sup>, И.А. Белан<sup>4</sup>,  
Е.В. Зуев<sup>5</sup>, Чжоу Чэньси<sup>2</sup>, В.В. Пискарев<sup>3</sup>, Н.П. Гончаров<sup>1, 2</sup> ✉

<sup>1</sup> Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

<sup>2</sup> Новосибирский национальный исследовательский государственный университет, Новосибирск, Россия

<sup>3</sup> Сибирский научно-исследовательский институт растениеводства и селекции – филиал Федерального исследовательского центра Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

<sup>4</sup> Омский аграрный научный центр, Омск, Россия

<sup>5</sup> Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), Санкт-Петербург, Россия

✉ gonch@bionet.nsc.ru

**Аннотация.** Глобальное и локальное изменение климата обуславливает создание высокоадаптивных сортов яровой мягкой пшеницы нового типа с оптимальной скороспелостью, отражающей региональные особенности климатических условий территорий ее возделывания. Методом главных компонент с использованием собственных данных и результатов, опубликованных другими исследователями, проведено сравнение 98 селекционных коммерческих сортов яровой мягкой пшеницы Западной и Восточной Сибири по морфотипу, времени районирования, длине вегетационного периода, массе 1000 зерен и характеру наследования ярового типа развития. Полиморфизм по доминантным генам *Vrn*, контролирующим яровость у селекционных сортов Сибири, минимален. У 75 % из них 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. Подтвержден вывод об оптимальности для климатических условий как Западной, так и Восточной Сибири контроля яровости двумя доминантными генами *Vrn*. Ни у одного из сортов не обнаружено характерного для приграничных с Сибирью областей Китая и Центральной Азии доминантного гена *Vrn-D1*. Данное наблюдение может служить дополнительным аргументом в пользу гипотезы европейского происхождения сорта Сибири. 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. Подтверждено преобладание красноколосых (*ferrugineum*, *milturum*) и остистых (*ferrugineum*, *erythrospertum*) разновидностей в Восточной Сибири, безостых и белоколосых (*lutescens* и *albidum*) – в Западной Сибири. Для Восточной Сибири характерны более мелкозерные сорта. Выполненная ретроспектива по годам районирования (включения в «Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию» РФ) позволяет отметить, что скороспелость/позднеспелость современных сортов Сибири не имеет ярко выраженной региональной компоненты, а является зональной (тайга, подтайга, лесостепь, степь).

Ключевые слова: мягкая пшеница; гены *Vrn*; селекционные и местные сорта; скороспелость; морфотип; селекция.

**Для цитирования:** 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

## Earliness and morphotypes of common wheat cultivars of Western and Eastern Siberia

S.E. Smolenskaya<sup>1</sup>, V.M. Efimov<sup>1, 2</sup>, Yu.V. Kruchinina<sup>1</sup>, B.F. Nemtsev<sup>3</sup>, G.Yu. Chepurnov<sup>1</sup>, E.S. Ovchinnikova<sup>1</sup>, I.A. Belan<sup>4</sup>,  
E.V. Zuev<sup>5</sup>, Zhou Chenxi<sup>2</sup>, V.V. Piskarev<sup>3</sup>, N.P. Goncharov<sup>1, 2</sup> ✉

<sup>1</sup> Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

<sup>2</sup> Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia

<sup>3</sup> Siberian Research Institute of Plant Production and Breeding – Branch of the Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

<sup>4</sup> Omsk Agrarian Scientific Center, Omsk, Russia

<sup>5</sup> Federal Research Center the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), St. Petersburg, Russia

✉ gonch@bionet.nsc.ru

**Abstract.** The global and local climate changes determine the producing of highly-adaptive common (bread) wheat commercial cultivars of a new generation whose optimal earliness matches the climatic features of the territory where the cultivars are farmed. Principal component analysis involving our own and published data has been applied to inves-

tigate 98 commercial common wheat cultivars from Western and Eastern Siberia comparing their morphotypes; cultivar zoning time; length of the vegetation period; 1000-grain weight, and inheritance of spring growth habit. It demonstrated that the dominant *Vrn* gene polymorphism determining the spring growth habit of the Siberian cultivars was minimally polymorphic. In 75 % of the tested cultivars, the spring growth habit was controlled by digenic, namely dominant *Vrn-A1* and *Vrn-B1* genes. In 25 % of them (24 cultivars), spring growth habit is controlled by a single gene. In 19 and 5 of these cultivars spring growth habit is controlled by only one dominant gene, *Vrn-B1* or *Vrn-A1*, respectively. In cv. Tulun 15, a trigenic control was identified. A conclusion about the optimality of the digenic control for the climatic conditions of both Western and Eastern Siberia has been confirmed. However, since none of the tested cultivars had the dominant *Vrn-D1* gene typical of the regions of China and Central Asia bordering Siberia, it can be considered as an additional argument in favor of the European origin of Siberian common wheat cultivars. The revealed high frequency of the *Vrn-B1c* allele in the Western Siberian cultivars and the *Vrn-B1a* allele in the Eastern Siberian cultivars suggests their selectivity. The analysis also confirmed the dominance of red glume (*ferrugineum*, *milturum*) and awned spike (*ferrugineum*, *erythrosperrum*) varieties in the Eastern Siberian cultivars, and white glume and awnedless spike (*lutescens* and *albidum*) ones in the Western Siberian cultivars. Small grain size cultivars are more typical of Eastern than Western Siberia. The retrospective analysis based on the cultivars' zoning time included in the "State Register for Selection Achievements Admitted for Usage" brought us to the conclusion that the earliness/lateness of modern Siberian commercial cultivars was not regionally but rather zonally-associated (taiga, subtaiga, forest-steppe and steppe zones).

Key words: common wheat; *Vrn* genes; commercial and local cultivars; earliness; morphotype; breeding.

**For citation:** 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 Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2022;26(7):662-674. DOI 10.18699/VJGB-22-81

## Введение

Пшеница – одна из трех наиболее распространенных в мире сельскохозяйственных культур. В отличие от риса и кукурузы, у нее широко возделываются как яровые, так и озимые формы. При этом яровая мягкая пшеница – важнейшая зерновая культура Южной и Северной Америки, Австралии, Центральной и Юго-Восточной Азии, а также регионов Северной Азии с резко континентальным климатом (Morgounov et al., 2018; Garcia et al., 2019; Rivelli et al., 2021).

В Российской Федерации выращивают в основном озимые и яровые сорта мягкой (*Triticum aestivum* L.) и яровые сорта твердой (*T. durum* Desf.) пшеницы. Незначительные площади заняты под озимой твердой (Фоменко, Грабовец, 2016) и шарозерной (*T. sphaerococcum* Persiv.) (Беспалова и др., 2015) пшеницей и яровой голозерной полбой (*T. dicoccum* Schrank. ex Schübler) (Темирбекова и др., 2020). В «Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию» РФ также включены два сорта английской пшеницы (*T. turgidum* L.) и сорт настоящей полбы (*T. spelta* L.) (Государственный реестр..., 2021)<sup>1</sup>. Из них мягкая пшеница является основой всего зернового комплекса России, занимая доминирующее положение среди не только других видов рода *Triticum* L., но и всех возделываемых в стране культур.

Западная и Восточная Сибирь с Южным Уралом и Поволжьем – основные зоны возделывания яровой мягкой пшеницы в стране. Глобальное и локальное изменение климата обуславливает создание высокоадаптивных сортов яровой мягкой пшеницы нового типа с оптимальной продолжительностью вегетационного периода (скороспелостью), отражающей региональные особенности климатических условий территорий ее возделывания, в

том числе и для резко континентальных Западной и Восточной Сибири.

Продолжительность вегетационного периода (скороспелость) как важнейший адаптивный признак (Lozada et al., 2021) не только определяет продуктивность растений, но и влияет на их устойчивость к стресс-факторам внешней среды (засуха, низкая температура, вредители, болезни и др.) (Zotova et al., 2019). Кроме того, возделывание яровых сортов с различной скороспелостью позволяет регулировать сроки уборки, а значит, снижать пиковые нагрузки на сельскохозяйственную технику и предотвращать потери урожая от перестоя (Белан и др., 2021). У пшениц длина вегетационного периода – сложный признак: его выраженность в значительной степени определяется аллельным разнообразием генов, детерминирующих тип развития *Vrn* (от англ. *response to vernalization*) и чувствительность к фотопериоду *Ppd* (от англ. *response to photoperiod*) (Киселёва, Салина, 2018). К настоящему времени у гексаплоидов выявлен ряд локусов VRN: гены *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, *Vrn-B3* и *Vrn-D4* (Goncharov, 2003; Yan et al., 2003, 2004, 2006; Kippes et al., 2014) и по меньшей мере два локуса PPD: гены *Ppd-B1*, *Ppd-D1* (Welsh et al., 1973; Beales et al., 2007; Diaz et al., 2012).

Молекулярная основа генетической регуляции скороспелости у пшениц интенсивно изучается (Rojo et al., 2020), но все еще существует значительная неопределенность в отношении ее фенотипического проявления, обусловленного взаимодействием генов *Vrn* и *Ppd* и их аллелей. По экспертным оценкам, гены *Vrn* контролируют до 75 % изменчивости по признаку «длина вегетационного периода (скороспелость)», в то время как на долю генов *Ppd* приходится около 20 % (Стельмах, 1981). Однако у яровых форм пшеницы и при их возделывании в широтах севернее 55° с. ш. и южнее 55° ю. ш. вклад этих генов в проявление признака существенно меняется. Результаты проведения корреляционного анализа продолжительности

<sup>1</sup> У двух последних культур тип развития не указан. Кроме того, в «Госреестре...» используются не принятые в отечественной традиции видовые названия пшениц (Дорофеев и др., 1979; Goncharov, 2011).

вегетационного периода у сортов пшеницы с признаками продуктивности противоречивы (Ведров, 2006; Meng et al., 2016; Пискарев и др., 2018; Ригин и др., 2018; Сидоров, 2018; Кузьмин и др., 2019; и др.) и в силу своей важности требуют всестороннего изучения.

В настоящее время разработаны диагностические молекулярные маркеры для определения аллелей генов *Vrn* и *Ppd*. Их использование позволило проанализировать наличие/отсутствие аллельных комбинаций этих генов в местных и коммерческих (селекционных) сортах пшеницы стран Европы, Азии, Северной и Южной Америки, Африки и Австралии (Zheng et al., 2013; Gomez et al., 2014; Cho et al., 2015; Shcherban et al., 2015; Whittal et al., 2018; Rojo et al., 2020). Показано, что самые скороспелые сорта несут минимум три доминантных гена *Vrn* (Zhang et al., 2008; Ригин и др., 2019, 2021а, б), в число которых ряд авторов включают редкий аллель *Vrn-B3* (Zhang et al., 2008). Отметим, что наличие данного аллеля обнаружено только в единственном отечественном коммерческом сорте Тулун 15 – самом скороспелом из допущенных к использованию в сибирском регионе (Лысенко и др., 2014). Исследователи идентифицировали новый доминантный ген *Vrn-A3*, связанный с ранним цветением у образца TN26 *T. dicoccum* (Nishimura et al., 2018). Предполагается, что оно вызвано цис-элементом GATA-бокс в этом гене. У мягких пшениц данный локус, как и локус VRN-2, выявленный у *T. monocosmum* L. (Tan, Yan, 2016), не функционален.

В России выполнены геногеографические исследования генов *Vrn* яровых местных форм (Генотипы..., 1985; Гончаров, Шитова, 1999; Моисеева, Гончаров, 2007) и селекционных (коммерческих) сортов отечественной селекции (Генотипы..., 1985; Каталог..., 1987; Shcherban et al., 2012b; Лысенко и др., 2014; и др.), сортов яровой мягкой пшеницы Сибири (Файт, Стельмах, 1993; Джалпакова и др., 1996; Лихенко и др., 2014; и др.), староместных сортов семи гексаплоидных видов рода *Triticum* из различных районов Евразии (Драгович и др., 2021), твердой пшеницы (Джалпакова и др., 1995; Konopatskaia et al., 2016) и полбы (Ригин и др., 1994). В качестве источника скороспелости предлагается использовать донор генома D полиплоидных пшениц *Aegilops squarrosa* L. (Гончаров, Чикида, 1995).

Поиск полиморфизмов по генам *Vrn* и определение их вклада в выраженность признака «длина вегетационного периода (скороспелость)», который является одним из основных в селекционных программах пшеницеевских регионов РФ, в том числе Восточной и Западной Сибири, актуален, так как доминантные гены *Ppd* у сибирских сортов не распространены (Лихенко и др., 2014; Balashova, Fait, 2021).

Цель настоящей работы – сравнение селекционных сортов яровой мягкой пшеницы Западной и Восточной Сибири по доминантным аллелям генов *Vrn* и морфотипу, а также определение их связи со скороспелостью, продуктивностью и годом районирования.

## Материалы и методы

**Биологический материал.** Данные о контроле ярового типа развития у районированных и/или включенных в «Государственный реестр селекционных достижений, до-

пущенных к использованию» (2021) взяты из ряда работ (Джалпакова и др., 1996; Лихенко и др., 2014; Лысенко и др., 2014; и др.) и получены в настоящем исследовании (Приложение)<sup>2</sup>; данные о морфотипах, длине вегетационного периода (скороспелости) и массе 1000 зерен – из официальных изданий Госсортокмиссии (Руководство..., 1928, 1937; и др.)<sup>3</sup>, «Каталога сортов сельскохозяйственных культур, созданных учеными Сибири и включенных в Госреестр РФ (районированных) в 1929–2008 гг.» (2009) и др. Использование последних обусловлено тем, что в этих источниках приведена амплитуда изменчивости признаков по всем госсортоучасткам филиалов Госсортокмиссии региона, необходимая для получения интегральных оценок. Информация о 98 селекционных сортах яровой мягкой пшеницы Западной и Восточной Сибири, районированных с 1929 по 2021 г. включительно, и четырех селекционных образцах приведена в Приложении. Часть включенных в него результатов получена в этой работе.

При неполноте данных сорт удалялся из рассмотрения, как, например, сорта Соановская 4 и Хлудовка, также исключены из обработки несколько сортов, созданных в сельскохозяйственных учреждениях Сибири, но районированных в других регионах, например в Перми (сорт Таежная) или на Дальнем Востоке (сорт Приобская). Кроме того, так как коллекция местных сортов была представлена в основном сортами Восточной Сибири (Гончаров, Шитова, 1999) и Тувы (Моисеева, Гончаров, 2007), данные их изучения использованы только при обсуждении результатов.

**Выделение суммарной ДНК и условия ПЦР-амплификации.** Выделение суммарной ДНК из листьев пшениц и условия ПЦР-амплификации с праймерами, специфическими для генов *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, проводили согласно протоколам, описанным ранее (Konopatskaia et al., 2016).

**Данные.** Информация о генотипах и фенотипах сортов яровой мягкой пшеницы Западной и Восточной Сибири по биологическим признакам: «разновидность», «длина вегетационного периода (скороспелость)», «масса 1000 зерен», «аллели генов *Vrn*», представлена в Приложении, о разновидностях – в табл. 1. Разновидности анализировали «целиком» – как комплексный признак, например, *ferrugineum*, *lutescens*, и «разлагали» по элементарным признакам их составляющих, т.е. окраске колоса, остистости/безостости и т.д.

**Статистическая обработка.** Для статистической обработки использовали количественные и качественные признаки сортов. Количественные (средняя длина вегетационного периода, масса 1000 зерен), а также двоичные признаки (остистость, окраска колоса, окраска зерновки, наличие/отсутствие аллелей *Vrn-A1*) перед обработкой центрировали и нормировали так, чтобы сумма квадратов каждого равнялась единице. Каждый качественный

<sup>2</sup> Приложение см. по адресу:

<https://sites.icgbio.ru/vogis/download/pict-2022-26/appx11.pdf>

<sup>3</sup> Как отмечалось ранее, при изучении в разных пунктах ранги сортов по признаку «длина вегетационного периода (скороспелость)» практически не меняются (Гончаров, Ефимов, 1990; Смирнов и др., 1992), поэтому мы, как и Е.С. Кузнецова (1929), считали, что это позволяет на примере типичного представителя вида, в нашем случае сорта, получить адекватную информацию.

**Таблица 1.** Сокращенная ботаническая классификация важнейших разновидностей мягкой пшеницы (из: Плотников и др., 1937)

Цвет зерновки	Колосковые чешуи	
	неопушенные (голые)	опушенные
	Колосья без остей	
	Колосья белые	
Белая	<i>albidum</i> Al.	<i>anglicum</i> Mazz.(=syn. <i>leucospermum</i> Körn.)
Красная	<i>lutescens</i> Al.	<i>velutinum</i> Schübl.
	Колосья красные	
Белая	<i>alborubrum</i> Körn.	<i>Delfi</i> Körn.
Красная	<i>milturum</i> Körn.	<i>pyrothrix</i> Al.
	Колосья с остями	
	Колосья белые, ости белые	
Белая	<i>graecum</i> Körn.	<i>meridionale</i> Körn.
Красная	<i>erythrosperrum</i> Körn.	<i>hostianum</i> Clem.
	Колосья красные, ости красные	
Белая	<i>erythroleucon</i> Körn.	<i>turcicum</i> Körn.
Красная	<i>ferrugineum</i> Al.	<i>barbarossa</i> Al.
	Колосья серо-синие или черно-синие, ости серо-синие	
Красная	<i>caesium</i> Al.	<i>coeruleovelutinum</i> Al.

признак с числом градаций больше двух (*Vrn-B1*, разновидность) кодировали совокупностью двоичных признаков (единицей кодировали принадлежность к данной градации, нулем – ко всем остальным). Так как эта совокупность все же представляет лишь один признак, после центрирования ее нормировали так, чтобы ее общая сумма квадратов тоже равнялась единице. Таким образом, все признаки получили равные веса. Для расчета главных компонент по всем биологическим характеристикам вычислили матрицу евклидовых расстояний между объектами и применили метод главных координат (Gower, 1966).

### Результаты

Результаты обработки биологических признаков сортов (см. Материалы и методы) и их хозяйственных характеристик (см. ниже) методом главных компонент приведены в табл. 2 и 3, на рис. 1–3. Вклады первых трех главных компонент были в сумме равны 69.3 % (см. табл. 2), что составляет около 70 % общей дисперсии.

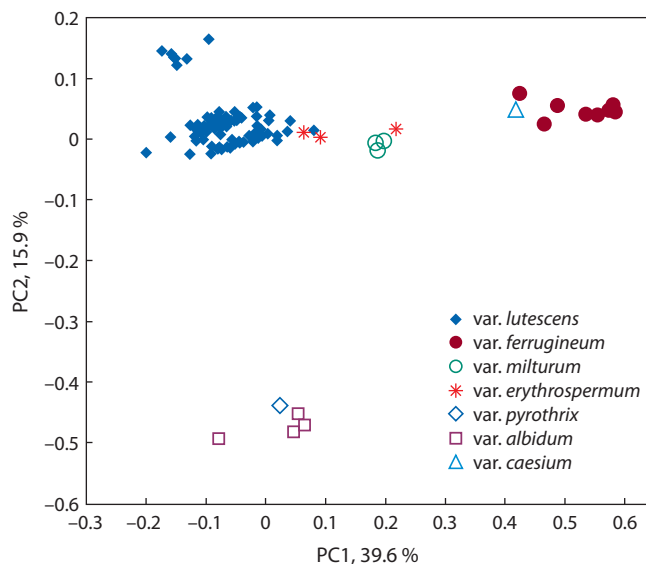
Хозяйственные признаки сортов – это регион возделывания и год районирования (внесение в Госреестр РФ). Они рассматривались нами как внешние и в расчет главных компонент не входили. Для биологической интерпретации полученных компонент достаточно вычислить их корреляции с любыми количественными признаками, как с биологическими, на основании которых рассчитывались главные компоненты, так и с хозяйственными (см. табл. 3).

На рис. 1 представлена конфигурация сортов на плоскости первых двух компонент. Положение сортов на плоскости главных компонент в первую очередь определяется

**Таблица 2.** Дисперсии главных компонент ( $\lambda$ ) и их накопленные суммы (Sum)

PC	$\lambda$	$\lambda, \%$	Sum	Sum, %
PC1	3.17	39.6	3.17	39.6
PC2	1.27	15.9	4.44	55.5
PC3	1.11	13.9	5.55	69.3
PC4	0.77	9.6	6.32	79.0
PC5	0.52	6.5	6.84	85.5
PC6	0.37	4.6	7.21	90.1
PC7	0.32	4.0	7.53	94.1
PC8	0.28	3.5	7.81	97.6
PC9	0.10	1.3	7.91	98.9
PC10	0.04	0.5	7.96	99.5
PC11	0.04	0.5	8.00	100.0

Примечание. PC – главные компоненты.



**Рис. 1.** Расположение сортов, классифицированных по разновидности, на плоскости первых двух главных компонент.

их морфотипом, т. е. разновидностью, к которой они относятся. Сорты разновидностей *lutescens*, *erythrosperrum* и *milturum* занимают левый верхний угол на рис. 1 (группа LEM), разновидности *ferrugineum* и *caesium* – правый верхний (группа FC), разновидности *albidum* и *pyrothrix* – левый нижний угол (группа AP). Таким образом, первую компоненту определяют различия между группами LEM и FC, а вторую – между группами LEM и AP.

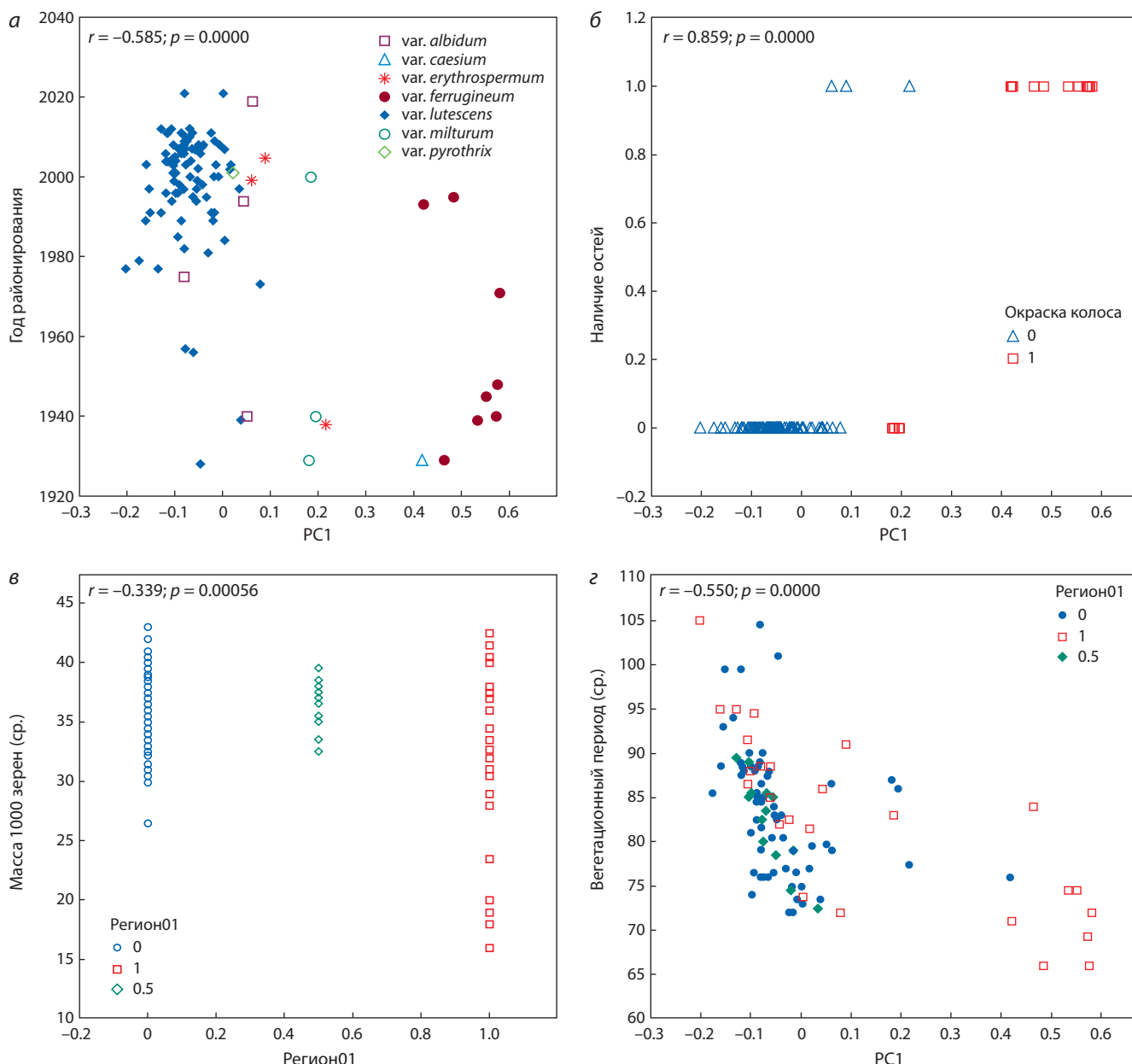
Хозяйственные признаки – регион и год районирования – коррелируют только с первой компонентой,  $r = 0.392$  и  $-0.585$  соответственно. Из биологических признаков с ней коррелируют «остистость», «окраска колоса», «длина вегетационного периода», «масса 1000 зерен», «наличие аллеля *Vrn-B1a*», «*ferrugineum*», «*lutescens*». Отметим обратную корреляцию *Vrn-B1a* и массы 1000 зерен,  $r = -0.354$ , т. е. наличие в генотипе сортов этого доминант-



**Таблица 3.** Коэффициенты корреляции главных компонент (x1000) с биологическими признаками и хозяйственными характеристиками сортов

Показатель	Регион01	West	East	Год райониро- вания	PC1	PC2	PC3	Наличие остей	Окраска колоса	Окраска зерновки	Вер. пер. (cp.)	Масса 1000 зерен (cp.)	Vrn-A1	Vrn-B1a	Vrn-B1c	Vrn-B1null	albium	caesium	erythro- spermum	ferrugineum	lutescens	miturum	pyrothrix
1000	-926	940	-203	392	7	-81	363	363	66	-47	-339	190	280	-316	20	-35	-76	3	460	-260	3	-76	
-926	1000	-741	253	-439	22	16	-413	-413	-31	33	377	-150	-345	329	40	5	60	-29	-497	331	-29	60	
940	-741	1000	-132	299	32	-129	273	273	89	-53	-262	202	186	-265	70	-59	-80	-20	369	-164	-20	-80	
-203	253	-132	1000	-585	26	-244	-485	-582	55	95	640	10	-166	36	145	-83	-270	-81	-431	537	-266	42	
392	-439	299	-585	1000	0	0	859	893	-25	-550	-863	207	398	-295	-133	21	236	120	867	-790	184	12	
7	22	32	26	0	1000	0	127	111	949	-147	-1	-312	-308	231	100	-857	44	16	126	420	-14	-390	
-81	16	-129	-244	0	0	1000	103	132	-234	377	-147	-861	-202	415	-208	234	52	22	90	-244	78	50	
232	-239	196	-123	0	0	0	244	153	150	680	105	252	-155	-277	459	-104	59	334	61	-185	161	-124	
-152	185	-103	146	0	0	0	297	-152	-129	-244	218	-40	-614	125	548	98	54	529	3	-173	326	91	
-144	170	-103	-120	0	0	0	-119	212	-13	15	35	203	-425	697	-255	39	125	-199	-63	-95	431	-47	
-8	-47	-57	101	0	0	0	236	-65	45	8	274	19	337	191	-571	-76	90	469	-45	-122	-106	49	
-45	26	-57	125	0	0	0	-124	269	-7	-105	299	-110	106	-268	161	-60	22	-139	-69	-163	611	134	
-176	165	-163	-212	0	0	0	-32	-61	47	-16	-92	-7	6	-18	12	-24	93	535	-409	-153	479	-57	
-36	37	-30	12	0	0	0	-5	-8	-27	6	-12	3	-8	9	0	-421	-62	8	12	-12	3	890	
-143	143	-126	-103	0	0	0	28	29	-12	1	0	-1	4	-10	7	-21	947	-169	-207	42	-168	67	
363	-413	273	-485	859	127	103	1000	716	85	-345	-640	93	179	-216	27	-75	272	476	799	-739	-65	-37	
363	-413	273	-582	893	111	132	716	1000	85	-340	-732	93	280	-180	-122	-75	272	-65	799	-739	476	-37	
66	-31	89	55	-25	949	-234	85	85	1000	-80	48	-58	-178	72	122	-890	23	40	68	459	40	-438	
-47	33	-53	95	-550	-147	377	-345	-340	-80	1000	410	-196	-220	107	132	112	-90	44	-408	214	52	-45	
-339	377	-262	640	-863	-1	-147	-640	-732	48	410	1000	-54	-354	190	195	-72	-166	74	-752	589	-100	36	
190	-150	202	10	207	-312	-861	93	93	-58	-196	-54	1000	246	-390	134	52	25	44	75	-126	44	25	
280	-345	186	-166	398	-308	-202	179	280	-178	-220	-354	246	1000	-566	-516	136	12	-107	277	-279	85	122	
-316	329	-265	36	-295	231	415	-216	-180	72	107	190	-390	-566	1000	-413	-40	39	-69	-230	215	-1	-78	
20	40	70	145	-133	100	-208	27	-122	122	132	195	134	-516	-413	1000	-108	-53	190	-68	84	-93	-53	
-35	5	-59	-83	21	-857	234	-75	-75	-890	112	-72	52	136	-40	-108	1000	-21	-36	-60	-408	-36	-21	
-76	60	-80	-270	236	44	52	272	272	23	-90	-166	25	12	39	-53	-21	1000	-18	-30	-201	-18	-10	
3	-29	-20	-81	120	16	22	476	-65	40	44	74	44	-107	-69	190	-36	-18	1000	-52	-352	-31	-18	
460	-497	369	-431	867	126	90	799	799	68	-408	-752	75	277	-230	-68	-60	-30	-52	1000	-590	-52	-30	
-260	331	-164	537	-790	420	-244	-739	-739	459	214	589	-126	-279	215	84	-408	-201	-352	-590	1000	-352	-201	
3	-29	-20	-266	184	-14	78	-65	476	40	52	-100	44	85	-1	-93	-36	-18	-31	-52	-352	1000	-18	
-76	60	-80	42	12	-390	50	-37	-37	-438	-45	36	25	122	-78	-53	-21	-10	-18	-30	-201	-18	1000	

Примечание. Цвет: светло-красный, светло-зеленый -  $p < 0.001$ , красный, зеленый -  $p < 10^{-4}$ , West - Западная Сибирь, East - Восточная Сибирь, PC - главная компонента. Вер. пер. (cp.) - вегетационный период (среднее).



**Рис. 2.** Диаграмма рассеяния пар признаков.

а – «год районирования» относительно PC1 по признаку «разновидность»; б – «наличие остей» относительно PC1 по признаку «окраска колоса»; в – «масса 1000 зерен» относительно признака «регион»; з – «вегетационный период» относительно PC1 по признаку «регион».

ного аллеля обуславливает снижение массы 1000 зерен, в то время как на проявлении остальных биологических признаков наличие любых генов *Vrn* не сказывается. Они коррелируют только друг с другом, образуя отдельный блок главных компонент с третьей по шестую.

Таким образом, биологический смысл первой компоненты (см. рис. 2 и 3) – это более раннее создание (районирование) сортов Восточной Сибири, наличие остей и окрашенный колос, а также уменьшение у них длины вегетационного периода и массы 1000 зерен, повышенная частота аллеля *Vrn-B1a* и разновидности *ferrugineum* и пониженная – разновидности *lutescens*.

Отметим, что при распределении разновидностей по региону большинство из них встречается как в Восточ-

ной Сибири, так и в Западной (см. табл. 3). При этом для Восточной Сибири характерны более мелкозерные сорта ( $r = -0.262$ ), чем для Западной, в то время как для Западной Сибири – крупнозерные ( $r = 0.377$ ) (см. табл. 3, рис. 2, в).

**Год районирования.** До 1990-х годов в Восточной Сибири явно выдерживалась селекция на остистые формы (рис. 2, а). В последние годы такая тенденция нарушилась. Связано ли это с «модой» на сорта или возможными изменениями локального климата, сказать трудно.

**Гены *Vrn*.** Важным в нашем исследовании было определение аллелей локуса *VRN-1* и выявление их влияния на длину вегетационного периода. Полиморфизм по доминантным генам *Vrn*, контролирующим яровость у 98 селекционных сортов яровой мягкой пшеницы Восточной и

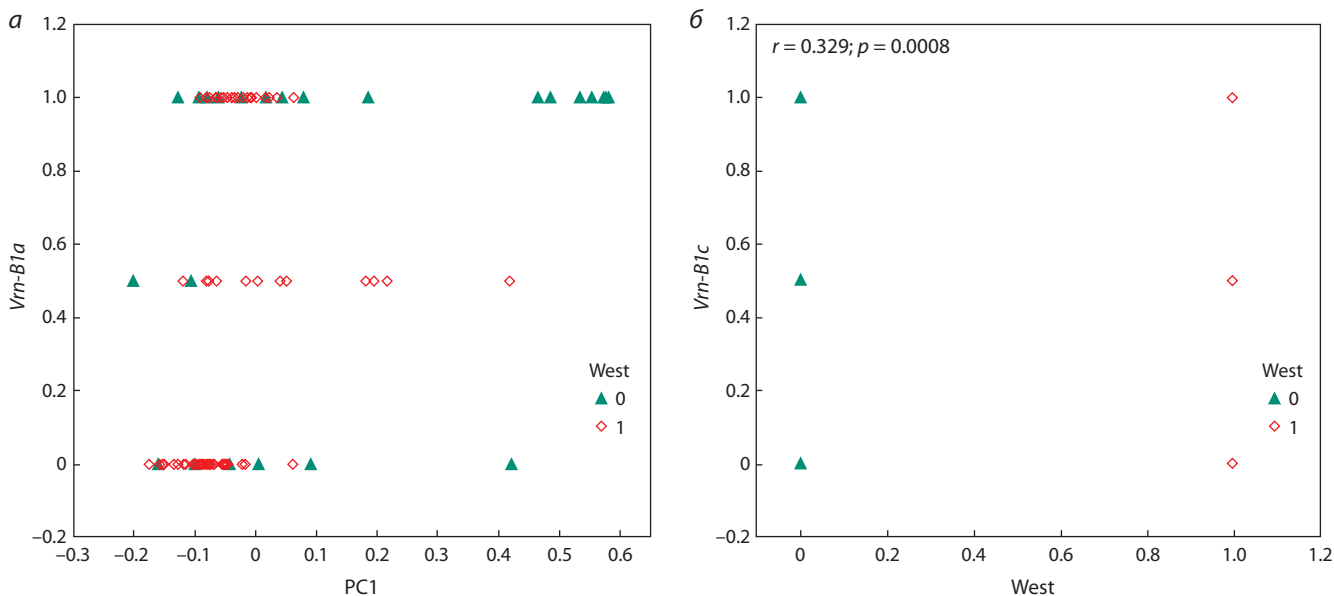


Рис. 3. Диаграмма рассеяния признаков «наличие аллеля *Vrn-B1a*» (а) и «наличие аллеля *Vrn-B1c*» (б) относительно регионов Сибири.

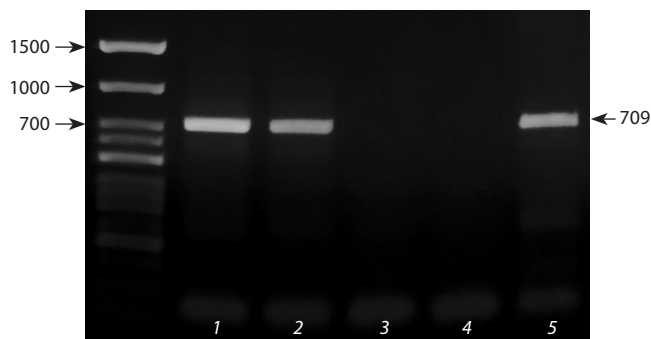


Рис. 4. Электрофореграмма продуктов ПЦР первого интрона гена *Vrn-B1* пшениц.  
Образцы: 1 – Баганочка; 2 – АНК; 3 – к-39218 *T. aestivum* var. *lutinflatum* Zhuk.; 4 – к-30234 *T. araraticum* Jakubz.; 5 – Барнаульская 32. Стрелкой указан диагностический продукт размером 709 п.н.

частота встречаемости аллеля *Vrn-B1c* для Западной Сибири (см. табл. 3, рис. 3, б) и *Vrn-B1a* (см. рис. 3, а) – для Восточной Сибири.

На рис. 4 представлена электрофореграмма продуктов амплификации первого интрона гена *Vrn-B1*. Наличие фрагмента амплификации длиной 709 п.н. свидетельствует о присутствии доминантного аллеля *Vrn-B1a*, а отсутствие ПЦР-фрагмента указывает на наличие интактного гена *vrn-1B*.

## Обсуждение

**Морфотип.** Селекционеров интересует комплексный анализ фенотипов селекционируемых сортов. Важно было проанализировать на значительной по объему выборке из 98 районированных в разное время (1929–2021 гг.) яровых сортов мягкой пшеницы и определить, чем отличаются морфотипы сортов Восточной и Западной Сибири и какова их динамика за последние 100 лет научной селекции<sup>4</sup>. Морфотипы (основные апробационные (классификационные) признаки сортов мягкой пшеницы) условно были разделены на две группы: 1) остистость/безостистость и цвет колоса, о влиянии которых на скороспелость в литературе есть предположения (Писарев, 1925); 2) цвет зерна использовали в качестве нейтрального признака (т. е. информации о влиянии которого в доступной нам литературе нет). Результаты, представленные в табл. 3 и на рис. 2, б, позволяют сделать заключение о максимальном вкладе в первую компоненту признака «регион» (Западной и Восточной Сибири), а также признаков «наличие остей» ( $r = 0.859$ ) и «окраска колоса» ( $r = 0.893$ ). Можно сделать вывод о преобладании красноколосых (разновидности *ferrugineum*, *millurum*) и остистых форм (*ferrugineum*, *erythrospermum*) в Восточной Сибири ( $r = 0.863$ ).

Остальные основные разновидности культуры распределены по изученным регионам более или менее равно-

<sup>4</sup> Предварительное районирование сортов сельскохозяйственных культур в РСФСР было выполнено в 1924 г. (Руководство..., 1928).

Западной Сибири, минимален (см. Приложение). У 75 % из них он контролируется дигенно – доминантными генами *Vrn-A1* и *Vrn-B1*, и только у 24 сортов (25 %) – моногенно. Из них у 19 сортов яровой тип развития обусловлен доминантным геном *Vrn-A1* и у 5 – *Vrn-B1*. У одного сорта, Тулун 15, выявлен тригенный контроль. Ни у одного из сортов не найдено характерного для приграничных с Сибирью областей Китая и Центральной Азии доминантного гена *Vrn-D1*. Обнаружено два аллеля доминантного гена *Vrn-A1*. Однако частота аллеля *Vrn-A1b* менее 2 %, в то время как аллель *Vrn-A1a* присутствует у большинства сортов. Исключение – ряд сортов омской селекции, таких как Омская 9, Омская 12 и др., яровой тип развития которых определяется моногенно доминантным геном *Vrn-B1*, но и их число не превышает 5 % от сортимента (см. Приложение).

У гена *Vrn-B1* выделяли три состояния: доминантный аллель *Vrn-B1a*, доминантный аллель *Vrn-B1c* и его рецессивное состояние – *vrn-B1*. Выявлена повышенная

мерно, с некоторым преобладанием белоколосой безостой разновидности *lutescens* в сортименте Западной Сибири ( $r = 0.321$ ). Причем основной вклад в первую компоненту дают признаки «цвет колоса» и «наличие остей». Подтверждены ранее неоднократно сделанные наблюдения о преобладании красноколосых (*ferrugineum*, *milturum*) и остистых (*ferrugineum*, *erythrospermum*) разновидностей в Восточной Сибири и белоколосой безостой разновидности *lutescens* – в сортименте Западной Сибири (см. рис. 2, а и б).

**Масса 1000 зерен** связана с урожайностью и мукомольными характеристиками. Неоднократно была выявлена корреляция урожайности зерна сортов мягкой яровой пшеницы с показателями природы и массы 1000 зерен (Мельникова и др., 2020) и с выходом муки (Потоцкая и др., 2019). Сорта Восточной Сибири более мелкозерны, чем сорта Западной Сибири (см. табл. 3, рис. 2, в). Ранее было показано, что и сорта яровой мягкой пшеницы Северного Казахстана более мелкозерные, чем сорта Западной Сибири (Москаленко, 2007), т.е. можно сделать заключение, что более континентальные условия обуславливают возделывание более мелкозерных форм. Признак положительно связан с длиной вегетационного периода ( $r = 0.410$ ).

Оценка связи региональной компоненты с двумя важнейшими признаками, «длина вегетационного периода (скороспелость)» и «масса 1000 зерен», методами многомерной статистики выявила корреляцию первого из них с региональной компонентой и полиморфизмами по второму признаку.

**Гены *Vrn***. Результаты изучения сортов яровой мягкой пшеницы Сибири позволяют отметить, что полиморфизм по яровому типу развития у них поддерживается только за счет множественных аллелей двух доминантных генов *Vrn* – *Vrn-A1* и *Vrn-B1* (см. Приложение). Более того, у 95 % изученных местных и стародавних образцов Сибири (Гончаров, Шитова, 1999) и Тувы (Моисеева, Гончаров, 2007) он определяется двумя доминантными генами *Vrn*.

Для доминантного гена *Vrn-A1* показано наличие двух аллелей, *Vrn-A1a* и *Vrn-A1b* (Лысенко и др., 2014; Ефремова и др., 2016; и др.). Однако последний в сортименте Сибири крайне редок – около 2 % (см. Приложение). Возможно, еще один аллель доминантного гена *Vrn-A1* несет ряд сортов приграничного с Западной Сибирью Северного Казахстана (Koval, Goncharov, 1998).

В то же время в сибирском сортименте широко распространен аллелизм по локусу *VRN-B1* (Shcherban et al., 2012a). При этом показано преобладание аллеля *Vrn-B1c* среди сортов с моногенным контролем ярового типа развития в Западной Сибири и Северном Казахстане (Shcherban et al., 2012b). Эти же исследователи считают, что при отсутствии эпистатических эффектов доминантного гена *Vrn-A1* данный аллель вызывает более раннее колошение по сравнению с растениями с аллелем *Vrn-B1a*, что позволяет им избежать ранних осенних заморозков. Однако ситуация с моногенным контролем в Западной Сибири довольно редка: за последние 70 лет было районировано только два сорта, или 2 % от всего сортимента с яровым типом развития, причем оба сорта созданы в СибНИИСХ (ныне АНЦ, Омск).

Увеличение выборки проанализированных коммерческих сибирских сортов мягкой пшеницы и использование для рассмотрения геногеографии метода главных компонент дали возможность показать неслучайное распределение доминантных аллелей гена *Vrn-B1* в селекционных сортах Западной и Восточной Сибири (см. рис. 3, а и б). И если ранее была выявлена их селективность только для позднеспелых сортов Западной Сибири и Северного Казахстана с моногенным контролем доминантным геном *Vrn-B1* (Shcherban et al., 2012a, b), то в нашем исследовании и при дигенном контроле яровости выявлена повышенная частота встречаемости аллеля *Vrn-B1c* для Западной Сибири и аллеля *Vrn-B1a* – для Восточной Сибири (см. Приложение, рис. 3, а и б). На основании этих результатов сделан вывод не только об оптимальности для климатических условий как Западной, так и Восточной Сибири контроля яровости двумя доминантными генами *Vrn*, но и о вероятной селективности множественных аллелей гена *Vrn-B1* у сортов с таким типом контроля признака.

Привлечение данных литературы позволило также сравнить частоты встречаемости генотипов с разными доминантными аллелями генов *Vrn-1* у сортов Сибири и сопредельных регионов (Моисеева, Гончаров, 2007; Ефремова и др., 2016). Ни у одного из сортов не обнаружено характерного для приграничных с Сибирью областей Китая и Центральной Азии доминантного гена *Vrn-D1*. Это наблюдение может служить дополнительным аргументом в пользу гипотезы европейского происхождения современного сортимента Сибири.

Только у одного сорта, Тулун 15, выявлен тригенный контроль ярового типа развития (Лысенко и др., 2014). Вероятно, наличия в генотипе трех доминантных генов для сортов Сибири слишком много для их успешного возделывания в регионе. Косвенно об этом можно судить по результатам изучения созданных на Северо-Западе РФ ультраскороспелых линий мягкой пшеницы Рико, Римакс, Фори и Рифор, тип развития которых обусловлен тремя доминантными генами, *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, и одним *Ppd-D1a* (Ригин и др., 2019, 2021a). В то же время у Тулуна 15 иной, чем у них, третий доминантный ген *Vrn*, а именно – характерный для китайских пшениц *Vrn-B3* (Zhang et al., 2008). Этот сорт также несет доминантный ген *Ppd-D1a* (Berezhnaya et al., 2021), не характерный для ярового сортимента не только Сибири, но и РФ (Balashova, Fait, 2021). Отметим только, что в Восточной Сибири, точнее в Якутии, районирован еще один сорт с доминантным геном *Ppd-D1a* – Приленская (Лысенко и др., 2014). Однако фотопериодическая чувствительность сибирских сортов – это уже тема другого исследования, поэтому мы здесь на ней останавливаться не будем.

Полагаем, что для увеличения разнообразия (полиморфизма) по длине вегетационного периода в сортимент яровой мягкой пшеницы целесообразно интрогрессировать доминантные аллели генов *Vrn* от ее диких сородичей (Гончаров, Чикида, 1995; Goncharov, 1998) либо использовать редкие аллели уже имеющихся в ее генпуле (Stelmakh, Avsenin, 1996; Koval, Goncharov, 1998), но до настоящего времени молекулярно-генетически не изученных и крайне редко используемых в селекции культур. Возможно ли широкое применение в селекции доминантного гена



*Vrn-B3* – вопрос открытый и требует детального изучения. К настоящему времени у мягкой пшеницы только для двух генов, *Vrn-A1* и *Vrn-B1*, обнаружено наличие множественных аллелей, влияющих на различия во времени колошения. Отметим, что донор генома  $A^u$  *T. urartu* Thun. ex Gandil. не несет каких-либо новых для яровой мягкой пшеницы мутаций (Golovnina et al., 2010). Вероятно, не перспективно и использование донора генома  $A^b$  *T. monoccum* L. (Гончаров и др., 2007).

На рис. 4 представлен диагностический продукт гена *Vrn-B1* размером 709 п. н. ярового сорта Барнаульская 32 (Озимка). Сообщалось, что он был получен переделкой (трансформацией) озимой пшеницы в яровую (Каталог..., 2009). У него нами показано наличие стандартной делеции в последовательности гена *Vrn-B1*, характерной для других сортов Сибири. Вероятно, сорт не является результатом «переделки» и, следовательно, его мутация по гену *Vrn-B1* не может быть использована для расширения полиморфизма вида по доминантным генам *Vrn*.

**Год районирования сортов.** Очень интересная и часто обсуждаемая селекционерами тема изменчивости морфотипов сортов в динамике (Гончаров Н.П., Гончаров П.Л., 2018). До 1990-х годов в Восточной Сибири четко выдерживалась селекция на остистые и красноколосые формы (см. рис. 2, а) (Каталог..., 2009). В последние годы такая тенденция в селекции изменилась. Переломным моментом стали 1990–2000-е гг., когда существенно ослабили и плановая селекция, и научный патронаж над отраслью и были ликвидированы ряд научно-исследовательских учреждений и созданные в 1972 г. селекцентры (Гончаров, Косолапов, 2021).

Хорошо известно, что, приступая к выведению нового сорта, селекционер должен поставить стратегические задачи и намечать пути их решения, принимая во внимание, что через 15–20 лет требования к сорту могут кардинально измениться, так как меняются критерии, экономическая ситуация и технологии возделывания и переработки. Однако при налаженном селекционном процессе планирование работ по выведению нового сорта не должно создавать проблем, поскольку сортовой «конвейер» в конкретных учреждениях не останавливается и новые сорта регулярно передаются в Государственное сортоиспытание (ГСИ) за счет ранее развернутых программ селекции. Проблема состоит только в бережном сохранении преемственности как специалистов, так и селекционного (селектируемого) материала. Например, интересно, какой инорайонный материал (гермиплазма) пришел на поля Сибири с международной программой улучшения пшеницы в казахстанско-сибирской сети (КАСИБ) (Кузьмин и др., 2019).

Сортосмена, несомненно, важна для динамического развития растениеводства в Сибирском федеральном округе. Однако сорт должен возделываться столько, сколько он может обеспечивать получение стабильного урожая высокого качества.

**Длина вегетационного периода.** Сравнение полученных данных с результатами изучения местных сортов позволило заметить отсутствие существенного изменения частот встречаемости генотипов по доминантным генам *Vrn* у селекционных сортов мягкой пшеницы Сибири, по крайней мере, почти за последние 100 лет (см. Приложе-

ние). Первое предварительное районирование сортов в нашей стране выполнено под руководством В.В. Таланова в 1924 г. (Руководство..., 1928), в то время как племенная книга появится только в 1929 г.

Длина вегетационного периода – один из основных параметров селекции, характеризующий сорт или образец по степени спелости, от раннеспелого до позднеспелого через среднеранние, среднеспелые, среднепоздние и т. д. (Гончаров Н.П., Гончаров П.Л., 2018). Для разных видов возделываемых растений исследователи дают разные градации признака. Тем не менее скороспелость и позднеспелость – наиболее четко выраженные характеристики сорта любой сельскохозяйственной культуры. Однако результаты, представленные в табл. 3, не позволяют сделать однозначные выводы. Вклады признаков (относительные колебания длины вегетационного периода) в собственные векторы и доли дисперсии, приходящиеся на соответствующие главные компоненты, малы. Кроме того, корреляцию с первой из главных компонент, на которые разлагается длина вегетационного периода, дали признаки «красноколосость» ( $r = 0.893$ ) и «остистость» ( $r = 0.859$ ), т. е. красноколосые и остистые формы имеют меньшую обобщенную продолжительность длины вегетационного периода.

Важно, что в признаке «длина вегетационного периода» нет региональной компоненты (см. табл. 3). И несмотря на то, что ряд сортов районирован одновременно в Западной и Восточной Сибири, их процент не велик даже в последние годы, когда сорта стали районировать не по областям, а по более крупным регионам (федеральным округам), отказавшись от ранее принятого областного зонирования.

При создании новых сортов селекционеры исходят из концепции соответствия длины их вегетационного периода условиям предполагаемой зоны возделывания. Рассмотрение ретроспективы для определения наиболее перспективных направлений селекции мягкой пшеницы позволяет отметить, что скороспелость/позднеспелость современных сортов Сибири не имеет региональной компоненты, а является зональной (тайга, подтайга, лесостепь, степь). Широотно-долготная составляющая признака «длина вегетационного периода» у яровых сортов мягкой пшеницы и раньше не обнаруживалась (Гончаров, Речкин, 1993; Речкин, Гончаров, 1993), и на материале географических посевов был показан неширотный характер его проявления (Гончаров, Речкин, 1993). Хотя основной вывод, на котором настаивали и Н.И. Вавилов (1928), и Е.С. Кузнецова (1929), – наличие в географических посевах двух групп растений (первая сокращает длину периода «всходы–колошение» с юга на север, вторая – удлиняет его). Только два сорта яровой мягкой пшеницы Сибири имеют доминантный ген *Ppd-D1a* (Лысенко и др., 2014; Berezhnaya et al., 2021). Отсутствие тесной связи (корреляции) длины вегетационного периода у яровой мягкой пшеницы с урожайностью было неоднократно показано (Ведров, Халипский, 2009; Пискарев и др., 2018).

В заключение отметим, что накопленные массивы многолетних данных позволяют рассмотреть ретроспективу, что крайне необходимо при снижении уровня научного патронажа растениеводства как в Сибири, так и в РФ в целом.

## Заключение

Селекция на скороспелость – одно из актуальных направлений селекции яровой пшеницы в Сибири. В настоящее время можно вести исследования на основе многолетних наблюдений с извлечением из них содержательной информации методами многомерной статистики. Простота и наглядность используемого представления результатов позволяют применять их для решения прикладных задач, например при принятии решений о включении сорта в «Госреестр».

Исследование географического распределения доминантных генов *Vrn* дало возможность оценить преимущества сортов с определенными аллелями по этим генам в конкретных регионах Сибири. Для климатических условий как Западной, так и Восточной Сибири оптимален контроль яростности двумя доминантными генами *Vrn*. Ретроспектива выполнена для определения наиболее перспективных направлений селекции, она позволила отметить, что скороспелость/позднеспелость современных сортов яровой мягкой пшеницы не имеет региональной компоненты Западная/Восточная Сибирь. Тем не менее аллель *Vrn-B1a* предпочтителен для сортов яровой мягкой пшеницы Восточной Сибири, тогда как аллель *Vrn-B1c* – для сортов Западной Сибири.

## Список литературы / References

Белан И.А., Росеева Л.П., Блохина Н.П., Григорьев Ю.П., Мухина Я.В., Трубочеева Н.В., Першина Л.А. Ресурсный потенциал сортов пшеницы мягкой яровой для условий Западной Сибири и Омской области (аналитический обзор). *Аграр. 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. The resource potential of soft spring wheat varieties in West Siberia and the Omsk region (analytical review). *Agrarnaya Nauka Evro-Severo-Vostoka = Agricultural Science Euro-North-East*. 2021;22(4):449-465. DOI 10.30766/2072-9081.2021.22.4.449-465. (in Russian)]  
Беспалова Л.А., Боровик А.Н., Колесников Ф.А., Мирошниченко Т.Ю. Этапы и результаты селекции шарозерной пшеницы (*T. sphaerococcum* Perc.) в Краснодарском НИИСХ им. П.П. Лукьяненко. *Зерновое хозяйство России*. 2015;2:85-93.  
[Bespalova L.A., Borovik A.N., Kolesnikov F.A., Miroshnichenko T.Yu. Stages and results of breeding of sphaerococcum triticale (*T. sphaerococcum* Perc.) in Krasnodar RIA after P.P. Lukyanenko. *Zernovoe Khozjajstvo Rossii = Grain Economy of Russia*. 2015;2:85-93. (in Russian)]  
Вавилов Н.И. Географическая изменчивость растений. *Научное слово*. 1928;1:23-33.  
[Vavilov N.I. Geographical variability of plants. *Nauchnoe Slovo = Scientific Word*. 1928;1:23-33. (in Russian)]  
Ведров Н.Г. Хлеб и нравственность. Красноярск: Красноярский ГАУ, 2006.  
[Vedrov N.G. Bread and Morality. Krasnoyarsk: Krasnoyarsk State Agrarian University Publ., 2006. (in Russian)]  
Ведров Н.Г., Халипский А.Н. Сравнительная оценка сортов яровой пшеницы западносибирской и восточносибирской селекции. *Вестн. КрасГАУ*. 2009;7:95-102.  
[Vedrov N.G., Chalipsky A.N. Comparative estimation of spring wheat cultivars bred in West and East Siberia. *Vestnik KrasGAU = Bulletin of the Krasnoyarsk State Agrarian University*. 2009;7:95-102. (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. Iss. 427. Leningrad: VNIIR, 1985. (in Russian)]  
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., 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., Ефимов В.М. Главные компоненты признака «продолжительность периода всходы–колошение» мягкой пшеницы. В: Характеристика генома некоторых видов сельскохозяйственных растений. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1990;75-86.  
[Goncharov N.P., Efimov V.M. The principal components of the duration of the shoots–heading period trait in common wheat. In: Characteristics of the Genomes of Some Species of Agricultural Plants. Novosibirsk: ICG Publ., 1990;75-86. (in Russian)]  
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.]  
Гончаров Н.П., Косолапов В.М. Селекция растений – основа продовольственной безопасности России. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2021;25(4):361-366. DOI 10.18699/VJ21.039.  
[Goncharov N.P., Kosolapov V.M. Plant breeding is the food security basis in the Russian Federation. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2021;25(4):361-366. DOI 10.18699/VJ21.039. (in Russian)]  
Гончаров Н.П., Речкин Д.В. Географическая изменчивость вегетационного периода сельскохозяйственных культур и модели их рационального размещения. *Сиб. вестн. с.-х. науки*. 1993;2:42-48.  
[Goncharov N.P., Rechkin D.V. Geographical variability of the growing season of agricultural crops and models of their rational distribution. *Sibirskiy Vestnik Selskokhozyaystvennoy Nauki = Siberian Herald of Agricultural Sciences*. 1993;2:42-48. (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.]  
Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. Т. 1. Сорта растений (официальное издание). М.: Росинформгортех, 2021.  
[State Register for Selection Achievements Admitted for Usage (National List). Vol. 1. Plant Varieties (official publication). Moscow: Rosinformagrotekh Publ., 2021. (in Russian)]  
Джалпакова К.Д., Берсимбаев Р.И., Гончаров Н.П. Генетический контроль типа развития у сортов мягкой пшеницы Казахстана. *Генетика*. 1996;32:73-78.  
[Dzhalpakova K.D., Goncharov N.P., Bersimbaev R.I. Genetic control of growth habit in common wheat cultivars from Kazakhstan. *Genetika (Moscow)*. 1996;32(1):62-66.]  
Джалпакова К.Д., Гончаров Н.П., Берсимбаев Р.И. Генетика типа и скорости развития твердой пшеницы Казахстана и Западной Сибири. *Докл. РАСХН*. 1995;2:8-10.

- [Dzhalpakova K.D., Goncharov N.P., Bersimbaev R.I. Genetics of growth habit and earliness in Kazakhstan and West Siberian durum wheat. *Russ. Agr. Sci.* 1995;3:6-10.]
- Дорофеев В.Ф., Филатенко А.А., Мигушова Э.Ф., Удачин Р.А., Якубцинер М.М. Культурная флора СССР. Т. 1. Пшеница. Л.: Колос, 1979.
- [Dorofeev V.F., Filatenko A.A., Migushova E.F., Udachin R.A., Yakubtsiner M.M. Flora of Cultivated Plants of USSR. Vol. 1. Wheat. Leningrad: Kolos Publ., 1979. (in Russian)]
- Драгович А.Ю., Фисенко А.В., Янковская А.А. Гены яровизации (*VRN*) и фотопериода (*PPD*) у староместных яровых сортов гексаплоидной пшеницы. *Генетика.* 2021;57(3):332-344. DOI 10.31857/S0016675821030061.
- [Dragovich A.Y., Yankovskaya A.A., Fisenko A.V. Vernalization (*VRN*) and photoperiod (*PPD*) genes in spring hexaploid wheat landraces. *Russ. J. Genet.* 2021;57(3):329-340. DOI 10.1134/S1022795421030066.]
- 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.
- [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 сельскохозяйственных культур, созданных учеными Сибири и включенных в Госреестр РФ (районированных) в 1929–2008 гг. (сост. П.Л. Гончаров и др.). Новосибирск, 2009.
- [Catalog of Varieties of Agricultural Crops Produced by Scientists of Siberia and Included in the State Register of the Russian Federation (zoned) in 1929–2008. (Compiled by P.L. Goncharov et al.). Novosibirsk, 2009. (in Russian)]
- 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.]
- Кузнецова Е.С. Географическая изменчивость вегетационного периода культурных растений (по данным географических посевов 1923–1929 гг.). *Труды по прикл. ботанике и селекции.* 1929; 21(1):321-446.
- [Kuznetsova E.S. Geographical variability of the vegetation period of cultivated plants (according to the data of geographical crops in 1923–1929). *Trudy po Prikladnoy Botanike i Seleksii = Proceedings on Applied Botany and Breeding.* 1929; 21(1):321-446. (in Russian)]
- Кузьмин О.Г., Чурсин А.С., Моргунов А.И., Шепелев С.С., Пожерукова В.Е. Селекционная оценка сортов 18-го Казахстанско-Сибирского питомника в условиях южной лесостепи Омской области. *Вестн. Омск. гос. аграр. ун-та.* 2019;1:11-21.
- [Kuz'min O.G., Chursin A.S., Morgounov A.I., Shepelev S.S., Pozherukova V.E. Breeding assessment of varieties of the 18th Kazakhstan-Siberian nursery under the conditions of the southern forest-steppe of the Omsk region. *Vestnik Omskogo Gosudarstvennogo Agrarnogo Universiteta = Herald of Omsk Agrarian State University.* 2019;1:11-21. (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. *Vavilov Journal Genetics and Breeding = Vavilov Journal of Genetics and Breeding.* 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., 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)]
- Мельникова О.В., Ториков В.Е., Никифоров В.М., Тищенко Е.В. Корреляционная зависимость урожайности зерна мягкой яровой пшеницы от показателей природы и массы 1000 зерен. В: Агроэкологические аспекты устойчивого развития АПК. Брянск: Брянский ГАУ, 2020;703-712.
- [Melnikova O.V., Torikov V.E., Nikiforov V.M., Tishchenko E.V. Correlation dependence of grain yield of common spring wheat on indicators of nature and 1000 grain weight. In: Agroecological Aspects of the Sustainable Development of the Agroindustrial Complex. Bryansk: Bryansk State Agrarian University, 2020;703-712. (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.]
- Москаленко В.М. Изменчивость и наследование массы зерна колоса и растения у эколого-отдаленных гибридов мягкой яровой пшеницы в условиях Западной Сибири и Северного Казахстана. *Сиб. вестн. с.-х. науки.* 2007;6:111-113.
- [Moskalenko V.M. Variation and inheritance of productivity elements of the ear and plant in ecologically distant hybrids of spring common wheat under the conditions of West Siberia and North Kazakhstan. *Sibirskiy Vestnik Selskokhozyaystvennoy Nauki = Siberian Herald of Agricultural Sciences.* 2007;6:111-113. (in Russian)]
- Писарев В.Е. Скороспелые пшеницы Восточной Сибири. *Труды по прикл. ботанике и селекции.* 1925;14(1):112-135.
- [Pisarev V.E. Early ripening wheat of Eastern Siberia. *Trudy po Prikladnoy Botanike i Seleksii = Proceedings on Applied Botany and Breeding.* 1925;14(1):112-135. (in Russian)]
- Пискарев В.В., Зуев Е.В., Брыкова А.Н. Исходный материал для селекции яровой мягкой пшеницы в условиях Новосибирской области. *Вавиловский журнал генетики и селекции.* 2018;22(7):784-794. DOI 10.18699/VJ18.422.
- [Piskarev V.V., Zuev E.V., Brykova A.N. Sources for the breeding of soft spring wheat in the conditions of Novosibirsk region. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding.* 2018;22(7):784-794. DOI 10.18699/VJ18.422. (in Russian)]
- Плотников Н.Я., Таланова В.В., Прийма Д.Я. Пшеница. Характеристика культуры и описание признаков. В: Руководство по апробации сельскохозяйственных культур. Т. 1. Зерновые культуры. Л.: Сельхозгиз, 1937;7-15.
- [Plotnikov N.Ya., Talanova V.V., Priyma D.Ya. Wheat: Characteristics of the crop and description of traits. In: Crop Approbation Guide. Vol. 1. Cereal Crops. Leningrad: Selkhozgiz Publ., 1937; 7-15. (in Russian)]
- Потоцкая И.В., Шаманин В.П., Шепелев С.С., Пожерукова В.Е., Моргунов А.И. Синтетическая пшеница как источник улучшения качества зерна в селекции пшеницы. *Вестн. Курск. гос. СХА.* 2019;2:56-63.



- [Pototskaya I.V., Shamanin V.P., Shepelev S.S., Pozherukova V.E., Morgunov A.I. Synthetic wheat as a source of grain quality in wheat breeding. *Vestnik Kurskoy Gosudarstvennoy Selskokhozyaystvennoy Akademii = Bulletin of the Kursk State Agricultural Academy*. 2019; 2:56-63. (in Russian)]
- Речкин Д.В., Гончаров Н.П. Пространственные модели рационального размещения сельскохозяйственных культур: длина вегетационного периода. *Сиб. вестн. с.-х. науки*. 1993;4:7-15.
- [Rechkin D.V., Goncharov N.P. Spatial models of the rational placement of agricultural plants: the duration of the vegetative period. *Sibirskiy Vestnik Selskokhozyaystvennoy Nauki = Siberian Herald of Agricultural Sciences*. 1993;4:7-15. (in Russian)]
- 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*. 2021a;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*. 2021a;182(2):81-88. DOI 10.30901/2227-8834-2021-2-81-88. (in Russian)]
- Ригин Б.В., Зуев Е.В., Андреева А.С., Пыженкова З.С., Матвиенко И.И. Линия Рико – самая скороспелая среди представителей коллекции яровой мягкой пшеницы ВИР. *Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции*. 2019;180(4):94-98. DOI 10.30901/2227-8834-2019-4-94-98.
- [Rigin B.V., Zuev E.V., Andreeva A.S., Pyzhenkova Z.S., Matvienko I.I. The line Rico is the earliest maturing accession in the VIR collection of spring bread wheat. *Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Seleksii = Proceedings on Applied Botany, Genetics, and Breeding*. 2019;180(4):94-98. DOI 10.30901/2227-8834-2019-4-94-98. (in Russian)]
- Ригин Б.В., Зуев Е.В., Матвиенко И.И., Андреева А.С. Молекулярное маркирование генов *Vrn*, *Ppd* и реакция на яровизацию ультраскороспелых линий яровой мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. *Биотехнология и селекция растений*. 2021b;4(3):26-36. DOI 10.30901/2658-6266-2021-3-02.
- [Rigin B.V., Zuev E.V., Matvienko I.I., Andreeva A.S. Molecular labeling of *Vrn*, *Ppd* genes and vernalization response of the ultra-early lines of spring bread wheat *Triticum aestivum* L. *Biotechnologiya i Seleksiya Rasteniy = Plant Biotechnology and Breeding*. 2021b; 4(3):26-36. DOI 10.30901/2658-6266-2021-3-02. (in Russian)]
- Ригин Б.В., Зуев Е.В., Тюнин В.А., Шрейдер Е.Р., Пыженкова З.С., Матвиенко И.И. Селекционно-генетические аспекты создания продуктивных форм мягкой яровой пшеницы с высокой скоростью развития. *Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции*. 2018;179(3):194-202. DOI 10.30901/2227-8834-2018-3.
- [Rigin B.V., Zuev E.V., Tyunin V.A., Schreider E.R., Pyzhenkova Z.S., Matvienko I.I. Breeding and genetic aspects of creating productive forms of fast-developing spring bread wheat. *Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Seleksii = Proceedings on Applied Botany, Genetics, and Breeding*. 2018;179(3):194-202. DOI 10.30901/2227-8834-2018-3. (in Russian)]
- Ригин Б.В., Летицова 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.]
- Руководство к апробации селекционных сортов важнейших полевых культур РСФСР. Вып. 1. Пшеница. Л., 1928.
- [Guidelines for the Testing of Breeding Varieties of the Most Important Field Crops of the RSFSR. Iss. 1. Wheat. Leningrad, 1928. (in Russian)]
- Руководство по апробации сельскохозяйственных культур. В 4-х т. Т. 1. Зерновые культуры. М.; Л.: Сельхозгиз, 1937.
- [Guidelines for the Testing of Agricultural Crops. In 4 vols. Vol. 1. Cereal Crops. Moscow; Leningrad: Selkhozgiz Publ., 1937. (in Russian)]
- Сидоров А.Н. Селекция яровой пшеницы в Красноярском крае. Красноярск, 2018.
- [Sidorov A.N. Breeding of Spring Wheat in the Krasnoyarsk Krai. Krasnoyarsk, 2018. (in Russian)]
- Смирязев А.В., Мартынов С.П., Кильчевский А.В. Биометрия в генетике и селекции растений. М.: МСХА, 1992.
- [Smiryayev A.V., Martynov S.P., Kilchevsky A.V. Biometrics in Plant Genetics and Breeding. M.: MSHA, 1992. (in Russian)]
- Стельмах А.Ф. Генетика типа развития и продолжительность вегетационного периода мягких пшениц. *Селекция и семеноводство (Київ)*. 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 = Breeding and Seed Production (Kyiv)*. 1981;48:8-15. (in Russian)]
- Темирбекова С.К., Бегулов М.Ш., Афанасьева Ю.В., Куликов И.М., Ионов Н.Э. Адаптивный потенциал полбы голозерной в условиях второго, третьего и седьмого регионов Российской Федерации. *Вестн. рос. с.-х. науки*. 2020;1:34-38. DOI 10.30850/vrsn/2020/1/34-38.
- [Temirbekova S.K., Begeulov M.Sh., Afanaseva Yu.V., Kulikov I.M., Ionova N.E. Adaptive capacity of einkorn huskless in the second, third and seventh Russian Federation regions. *Vestnik Rossiyskoy Selskokhozyaystvennoy Nauki = Vestnik of Russian Agricultural Science*. 2020;1:34-38. DOI 10.30850/vrsn/2020/1/34-38. (in Russian)]
- Файт В.И., Стельмах А.Ф. Генетический контроль типа и скорости развития яровой пшеницы Западной Сибири. Сообщение I. Идентификация доминантных аллелей генов типа развития. *Сиб. вестн. с.-х. науки*. 1993;2:32-36.
- [Fait V.I., Stelmakh A.F. Genetic control of the habit and rate of spring wheat development in West Siberia. Part I. Identification of dominant alleles of development type genes. *Sibirskiy Vestnik Selskokhozyaystvennoy Nauki = Siberian Herald of Agricultural Sciences*. 1993;2:32-36. (in Russian)]
- Фоменко М.А., Грабовец А.И. Новое поколение сортов озимой мягкой пшеницы селекции Донского ЗНИИСХ. *Зернобобовые и крупяные культуры*. 2016;4(20):85-90.
- [Fomenko M.A., Grabovets A.I. A new generation of winter wheat varieties breeding Don SNIISH. *Zernobobovoye i Krupyanye Kul'tury = Legumes and Groat Crops*. 2016;4(20):85-90. (in Russian)]
- Balashova I., Fait V. Allele frequencies of *Ppd-D1a*, *Ppd-B1a*, and *Ppd-B1c* of photoperiodic sensitivity genes in spring bread wheat varieties (*Triticum aestivum* L.) of various origin. *Agric. Sci. Pract.* 2021;8(1):3-13. DOI 10.15407/agrisp8.01.003.
- Beales J., Turner A., Griffiths S., Snape J.W., Laurie D.A. A pseudo-response regulator is misexpressed in the photoperiod insensitive *Ppd-D1a* mutant of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor. Appl. Genet.* 2007;115(5):721-733. DOI 10.1007/s00122-007-0603-4.
- 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.
- Cho E., Kang C.-S., Yoon Y.M., Park C.S. The relationship between allelic variations of *Vrn-1* and *Ppd-1* and agronomic traits in Korean wheat cultivars. *Indian J. Genet.* 2015;75(3):294-300. DOI 10.5958/0975-6906.2015.00046.2.
- 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.
- Garcia M., Eckermann P., Haefele S., Satija S., Sznajder B., Timmins A., Baumann U., Wolters P., Mather D.E., Fleury D. Genome-wide association mapping of grain yield in a diverse collection of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) evaluated in southern Australia. *PLoS One*. 2019;14(2):e0211730. DOI 10.1371/journal.pone.0211730.



- Golovkina K.A., Kondratenko E.Ya., Blinov A.G., Goncharov N.P. Molecular characterization of vernalization loci *VRN1* in wild and cultivated wheats. *BMC Plant Biol.* 2010;10:168. DOI 10.1186/1471-2229-10-168.
- Gomez D., Vanzetti L., Helguera M., Lombardo L., Frascina J., Miralles D.J. Effect of *Vrn-1*, *Ppd-1* genes and earliness *per se* on heading time in Argentinean bread wheat cultivars. *Field Crops Res.* 2014;158:73-81. DOI 10.1016/j.fcr.2013.12.023.
- 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. Genus *Triticum* L. taxonomy: the present and the future. *Plant Syst. Evol.* 2011;295:1-11. DOI 10.1007/s00606-011-0480-9.
- Gower J.C. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika.* 1966;53(3-4):325-338. DOI 10.2307/2333639.
- Kippes N., Zhu J., Chen A., Vanzetti L., Lukaszewski A., Nishida H., Kato K., Dvorak J., Dubcovsky J. Fine mapping and epistatic interactions of the vernalization gene *VRN-D4* in hexaploid wheat. *Mol. Genet. Genomics.* 2014;289(1):47-62. DOI 10.1007/s00438-013-0788-y.
- Konopatskaia I., Vavilova V., Kondratenko E.Y., Blinov A., Goncharov N.P. *VRN1* genes variability in tetraploid wheat species with a spring growth habit. *BMC Plant Biol.* 2016;16(3):93-106. DOI 10.1186/s12870-016-0924-z.
- Koval S.F., Goncharov N.P. Multiple allelism at *VRN1* locus of common wheat. *Acta Agron. Hung.* 1998;46(2):113-119.
- Lozada D.N., Carter A.H., Mason R.E. Unlocking the yield potential of wheat: influence of major growth habit and adaptation genes. *Crop Breed. Genet. Genom.* 2021;3(2):e210004. DOI 10.20900/CBGG20210004.
- Meng L.Z., Liu H.W., Yang L., Mai C.Y., Yu L.Q., Li H.J., Zhang H.J., Zhou Y. Effects of the *Vrn-D1b* allele associated with facultative growth habit on agronomic traits in common wheat. *Euphytica.* 2016;211(1):113-122. DOI 10.1007/s10681-016-1747-6.
- Morgounov A., Sonder K., Abugaliev A., Bhadauria V., Cuthbert R.D., Shamanin V., Zelenskiy Y., DePauw R.M. Effect of climate change on spring wheat yields in North America and Eurasia in 1981–2015 and implications for breeding. *PLoS One.* 2018;13(10):e0204932. DOI 10.1371/journal.pone.0204932.
- 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.
- Rivelli G.M., Fernández Long M.E., Abeledo L.G., Calderini D.F., Miralles D.J., Rondonini D.P. Assessment of heat stress and cloudiness probabilities in post-flowering of spring wheat and canola in the Southern Cone of South America. *Theor. Appl. Climatol.* 2021; 145(3):1485-1502. DOI 10.1007/s00704-021-03694-x.
- Royo C., Dreisigacker S., Ammar K., Villegas D. Agronomic performance of durum wheat landraces and modern cultivars and its association with genotypic variation in vernalization response (*Vrn-1*) and photoperiod sensitivity (*Ppd-1*) genes. *Eur. J. Agron.* 2020;120: 126129. DOI 10.1016/j.eja.2020.126129.
- 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.* 2015;134(1):49-55. DOI 10.1111/pbr.12223.
- 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):425-435. DOI 10.1556/CRC.40.2012.3.4.
- 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.
- 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.
- Welsh J.R., Keim D.L., Pirasteh B., Richards R.D. Genetic control of photoperiod response in wheat. In: Proceedings of the Fourth International Wheat Genetics Symposium, Held at the University of Missouri, Columbia, Missouri, USA, August 6-11. Missouri: University of Missouri, 1973;879-884.
- 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.
- 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.
- 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.* 2004;303(5664):1640-1644. DOI 10.1126/science.1094305.
- 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.
- 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.
- Zheng B., Biddulph B., Li D., Kuchel H., Chapman S. Quantification of the effects of *VRN1* and *Ppd-D1* to predict spring wheat (*Triticum aestivum*) heading time across diverse environments. *J. Exp. Bot.* 2013;64(12):3747-3761. DOI 10.1093/jxb/ert209.
- 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.

#### ORCID ID

V.M. Efimov orcid.org/0000-0003-3035-8049  
Yu.V. Kruchinina orcid.org/0000-0002-1084-9521

I.A. Belan orcid.org/0000-0002-8911-4199  
E.V. Zuev orcid.org/0000-0001-9259-4384  
V.V. Piskarev orcid.org/0000-0001-9225-5227

**Благодарности.** Исследование выполнено при поддержке Российского научного фонда (проект № 22-16-20026) и Правительства Новосибирской области. Секвенирование проведено в Межинститутском ЦКП «Геномика» СО РАН (<http://sequest.niboch.nsc.ru/>). Авторы выражают искреннюю признательность академику В.А. Зыкину (СибНИИХС, Омск) за предоставление коллекции стародавних селекционных сортов Западной Сибири.

**Прозрачность финансовой деятельности.** Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

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

Поступила в редакцию 18.08.2022. После доработки 12.09.2022. Принята к публикации 12.09.2022.