

doi 10.18699/vjgb-25-132

Влияние аллельных вариантов гена *Vrn-A1* на длину вегетационного периода у *Triticum dicoccoides*

Г.Ю. Чепурнов  , Ч. Чэн^{2, 3}, А.Г. Блинов , В.М. Ефимов  , Н.П. Гончаров^{2, 3}

¹ Сибирский научно-исследовательский институт растениеводства и селекции – филиал Федерального исследовательского центра Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, р.п. Краснообск, Новосибирская область, Россия

² Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

³ Новосибирский национальный исследовательский государственный университет, Новосибирск, Россия

 chepurnovg@bionet.nsc.ru

Аннотация. Длина (продолжительность) вегетационного периода является одним из ключевых хозяйственных признаков зерновых культур. У пшениц основное влияние на него оказывают гены *Vrn*, контролирующие тип (яровость vs. озимость) и скорость развития растений. В настоящей работе по признаку «тип развития» изучено 137 образцов дикой полбы *Triticum dicoccoides* (Körn. ex Aschers. et Graebn.) Schweinf., среди которых выявлено 39 яровых. Методом секвенирования у яровых образцов установлены нуклеотидные последовательности промоторной области гена *Vrn-A1*. Идентифицировано пять аллельных вариантов: *Vrn-A1b.1*, *Vrn-A1b.2*, *Vrn-A1b.4*, *Vrn-A1d*, *Vrn-A1u*. Три яровых образца, P1355457, P1190919 и P1560817 *T. dicoccoides*, содержали одновременно два аллеля гена *Vrn-A1*: *Vrn-A1d* и не описанный ранее аллельный вариант, обозначенный авторами как *Vrn-A1b.8*. Промоторная область этого аллеля имела несколько делеций относительно интактного варианта, одна из которых захватывала 8 п. н. VRN-бокса. В контролируемых условиях теплицы у образцов была определена длина вегетационного периода и методом 2B-PLS анализа (two-block partial least squares analysis) оценена связь между аллельными вариантами гена *Vrn-A1* и длиной вегетационного периода яровых образцов *T. dicoccoides*. Коэффициент корреляции (*r*) между этими признаками составил 0.534. Был рассчитан также коэффициент корреляции между длиной вегетационного периода растений и регионами происхождения образцов (*r* = 0.478). Показано, что образцы, имеющие одинаковые аллели гена *Vrn-A1* и происходящие из одного региона, могут значительно отличаться между собой по длине вегетационного периода. Наличие фенотипических различий при одинаковом аллельном составе гена *Vrn-A1* указывает на вклад иных наследственных факторов, локализованных в геномах этих образцов, что обуславливает их ценность в качестве новых источников генетических ресурсов, способствующих расширению биоразнообразия сортов возделываемых видов пшениц.

Ключевые слова: дикая полба; *Triticum dicoccoides*; яровой тип развития; ген *Vrn-A1*; аллели; длина вегетационного периода; 2B-PLS анализ

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

Финансирование. Работа выполнена при финансовой поддержке государственного бюджетного проекта FWNR-2025-0009.

Благодарности. Растения выращены в ЦПК репродукции растений ИЦиГ СО РАН в рамках бюджетного проекта FWNR-2022-0017. Секвенирование выполнено в ЦКП геномики СО РАН (Новосибирск, РФ, URL: <http://www.niboch.nsc.ru/doku.php/corefacility>, дата обращения 02.04.2025). Авторы благодарны д.б.н. А.Б. Щербаню (ИЦиГ СО РАН) за предоставление дополнительной информации по образцам *Triticum dicoccoides*, изученным в его работе.

The influence of allelic variants of the *Vrn-A1* gene on the duration of the vegetation period in *Triticum dicoccoides*

G.Yu. Chepurnov  , Z. Chen^{2, 3}, A.G. Blinov , V.M. Efimov  , N.P. Goncharov^{2, 3}

¹ 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, Krasnoobsk, Novosibirsk region, Russia

² Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

³ Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia

 chepurnovg@bionet.nsc.ru

Abstract. The duration of the vegetation period (DVP) is an important agronomic trait in cereal. The main influence on it in wheat is exerted by *Vrn* genes, which determine the growth habit (spring vs. winter) and DVP. In the present study, 137 wild emmer *Triticum dicoccoides* (Körn. ex Aschers. et Graebn.) Schweinf. accessions were evaluated according to the growth habit trait, among which 39 spring ones were identified. The nucleotide sequences of the promoter region of the *Vrn-A1* gene were established in the spring accessions by sequencing. Five allelic variants of *Vrn-A1* genes previously found in *T. dicoccoides* were identified, namely *Vrn-A1b.1*, *Vrn-A1b.2*, *Vrn-A1b.4*, *Vrn-A1d*, *Vrn-A1u*. Three spring

accessions PI355457, PI190919, PI560817 simultaneously contained two alleles of the *Vrn-A1* gene: *Vrn-A1d* and previously undescribed functional allelic variant designated by the authors as *Vrn-A1b.8*. The promoter region of this allele had several deletions relative to the intact variant. One of such deletions covered 8 bp of the VRN box. In a single experiment, under controlled greenhouse conditions, the relationship between the allelic variants of the *Vrn-A1* gene and the duration of the vegetation period of the *T. dicoccoides* spring accessions was studied using the 2B-PLS (Two-Block Partial Least Squares) analysis. The correlation coefficient (*r*) between these traits was 0.534. The correlation coefficient between the duration of the vegetation period of wild emmer plants and the regions of origin of the studied accessions was also calculated (*r* = 0.478). It was shown that accessions with identical alleles of the *Vrn-A1* gene and originating from the same region can differ significantly from each other in the duration of the vegetation period. The presence of phenotypic differences with the same allelic composition of the *Vrn-A1* gene indicates the contribution of other hereditary factors localized in the genomes of these accessions, which determines their value as new donors of genetic resources that contribute to the expansion of the biodiversity of common and durum wheat commercial cultivars.

Key words: wild emmer; *Triticum dicoccoides*; spring growth habit; *Vrn-A1* gene; alleles; duration of vegetation period; 2B-PLS analysis

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

Введение

Дикая полба *Triticum dicoccoides* (Körn. ex Aschers. et Graebn.) Schweinf. является одним из возможных предков культивируемых тетрапloidных ($2n = 4x = 28$) пшениц (Rivera et al., 2025). Ее ареал охватывает Плодородный полумесяц (Юго-Западная Азия) и простирается от Израиля, Иордании, Ливана, Сирии, юга Турции и северного Ирака до юго-запада Ирана (Özkan et al., 2011; Lack, van Slageren, 2020), в котором, вероятнее всего, и была доместицирована полба *T. dicoccum* Schrank ex Schübl. (Novoselskaya-Dragovich et al., 2025). Благодаря такому обширному ареалу *T. dicoccoides* сохраняет значительный полиморфизм и обладает существенным потенциалом для улучшения современных сортов возделываемых видов пшениц (Kato et al., 1997; Nevo, 2001; Dong et al., 2010; Feng et al., 2017). Аллельные варианты генов *T. dicoccoides*, контролирующие хозяйственно важные признаки, часто использовались для повышения устойчивости растений твердой и мягкой пшеницы к различным болезням, таким как фузариоз колоса (Soresi et al., 2017, 2021), желтая ржавчина (Sela et al., 2014; Zhang H. et al., 2016), мучнистая роса (Xue et al., 2012; Ouyang et al., 2014; Liang et al., 2015; Saidou et al., 2015; Qiu et al., 2021) и др. Помимо интrogрессии генов, связанных с иммунитетом, дикая полба широко привлекается для улучшения возделываемых видов пшеницы и по другим признакам, включая повышение адаптивности сортов, за счет переноса доминантных генов *Vrn* (от англ. “response to vernalization”) и их аллелей, ответственных за формирование типа (яровость vs. озимость) и скорости развития растений (Strejčková et al., 2023).

Тип развития является важнейшим признаком, обусловливающим широкую адаптивность растений пшеницы к различным климатическим условиям (Law, Worland, 1997). Растения с озимым типом развития не переходят к генеративному развитию при отсутствии продолжительного (обычно не менее 50 дней) воздействия низкими положительными температурами – яровизации (Kiss et al., 2025). Этот механизм обеспечивает задержку растений в вегетативной фазе, предотвращая повреждение флагиальных меристем низкими температурами. Растения с яровым типом развития могут переходить от вегетативного к генеративному развитию без яровизации в течение одно-

го вегетационного сезона (Distelfeld et al., 2009a). Ранее неоднократно показано, что гены *Vrn*, контролирующие особенности роста и развития (продолжительность онтогенеза) растений пшеницы, определяют не только тип (яровость/озимость) развития, но и продолжительность отдельных фаз развития (Ефремова, Чуманова, 2023), т. е. контролируют длительность жизненного цикла от всходов до созревания и, как следствие, влияют на скороспелость и урожайность (Flood, Halloran, 1986; Goncharov, 1998; Distelfeld et al., 2009a; Kamran et al., 2014; Shcherban et al., 2015a; Afshari-Behbahanizadeh et al., 2024; Plotnikov et al., 2024; и др.). Помимо этих генов, на длину вегетационного периода растений пшеницы влияют и другие гены, такие как *Ppd* (от англ. “response to photoperiod”), контролирующие реакцию растений на длину дня (фотопериод), и гены *Eps* (от англ. “earliness per se”), детерминирующие скорость созревания растений без воздействия внешних сигналов (Distelfeld et al., 2009a; Kamran et al., 2014; Würschum et al., 2018). Отмечается, что на систему генов *Vrn* приходится до 75 % всей изменчивости по данному признаку, тогда как на оставшиеся две системы – около 25 % (Stelmakh, 1998). Значительное влияние генов *Vrn* на скороспелость – одна из причин их активного изучения. К настоящему времени известны структура, геномная и хромосомная локализация этих генов, а также изучены взаимодействия между ними и другими генами, влияющими на указанный признак (Yan et al., 2003, 2004b, 2006; Fu et al., 2005; Distelfeld et al., 2009b; Chen A., Dubcovsky, 2012; Shcherban et al., 2012a, b, 2013, 2015a; Chen F. et al., 2013; Kippes et al., 2014–2016; Shcherban, Salina, 2017).

Мутации трех генов, *Vrn-1*, *Vrn-2* и *Vrn-3*, контролирующие яровой тип развития у многих видов рода *Triticum* L. (Goncharov, 2004a, b; Yan et al., 2004a, b, 2006; Golovnina et al., 2010; Shcherban, Salina, 2017). Четвертый ген *Vrn* – *Vrn-D4* – описан у мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) (Kippes et al., 2014, 2015) и *T. sphaerococcum* Perc. (Гончаров, Шитова, 1999). Экспрессия *Vrn-1* является основным инициирующим фактором начала каскада процессов формирования соцветий (Yan et al., 2003; Trevaskis et al., 2007). Ген *Vrn-1* кодирует транскрипционные факторы MADS-box (Yan et al., 2004a; Trevaskis et al., 2007), которые снижают экспрессию генов *Vrn-2* и ин-

дуцируют экспрессию генов *Vrn-3*, выполняющих функцию фторигенов (Dubcovsky et al., 2006; Yan et al., 2006; Hemming et al., 2008). Показано, что яровой тип развития у гексаплоидных ($2n = 6x = 42$) пшениц может определяться мутациями в генах *Vrn-1*, *Vrn-D4* и *Vrn-3*, которые обусловливают их экспрессию без воздействия низкими положительными температурами (яровизации) (Yan et al., 2003, 2004b, 2006; Fu et al., 2005; Chen A., Dubcovsky, 2012; Shcherban et al., 2012a, b, 2013, 2015a; Kippes et al., 2014, 2015; Shcherban, Salina, 2017) или за счет мутаций, приводящих к уменьшению числа доменов цинковых пальцев и CCT, кодируемых генами *Vrn-2*, или изменяющих аминокислотный состав обозначенных доменных структур (Distelfeld et al., 2009b; Chen F. et al., 2013; Kippes et al., 2016).

Яровой тип развития у *T. dicoccoides* наследуется по доминантному типу (Goncharov, 1998). У этого вида аллельные варианты гена, детерминирующего яровой тип развития, описаны только в локусе VRN-1 (Yan et al., 2004a; Shcherban et al., 2015b; Konopatskaia et al., 2016; Muterko et al., 2016; и др.). На сегодняшний день описано семь таких аллелей, четыре из которых содержат делеции разной длины в промоторном регионе (*Vrn-A1b.2*, *Vrn-A1b.7*, *Vrn-A1f* и *Vrn-A1d*), два аллеля имеют встройку мобильного элемента в этой же области (*Vrn-A1a.3*) и делецию в первом инtronе (*Vrn-A1c*), и один отличается от интактного варианта 29-ю нуклеотидными заменами, одной делецией и одной вставкой SNP в промоторной области (*Vrn-B1dic*) (Yan et al., 2004a; Shcherban et al., 2015b; Konopatskaia et al., 2016; Muterko et al., 2016).

Все перечисленные выше аллельные варианты генов *Vrn-1* были обнаружены ранее при изучении 92 яровых и

озимых образцов *T. dicoccoides* (Yan et al., 2004a; Shcherban et al., 2015b; Konopatskaia et al., 2016; Muterko et al., 2016). Эти работы охватывают лишь часть имеющихся в коллекциях образцов дикой пшеницы. Согласно отчету GRIN NPGS, по результатам испытаний 2001 г. на Исследовательской станции USDA в штате Айдахо высевали 792 образца *T. dicoccoides*, из которых 292 были отнесены к формам с яровым или факультативным типом развития (URL: <https://npgsweb.ars-grin.gov/gringlobal/method?id=491608>, дата обращения 02.04.2025). Однако, в отличие от мягкой пшеницы, опубликованные к настоящему времени исследования не дают информации о влиянии выявленных аллельных вариантов генов *Vrn-1* на изменение длины вегетационного периода яровых растений *T. dicoccoides*.

Настоящее исследование имеет две основные задачи: 1) секвенирование и анализ участка промоторной области гена *Vrn-A1*, включающего VRN-box и GArG-box, у 39 не изученных ранее яровых образцов *T. dicoccoides*; 2) оценка ассоциативной связи между аллельными вариантами гена *Vrn-A1* и длиной вегетационного периода у яровых образцов *T. dicoccoides* в контролируемых условиях.

Материал и методы

Растительный материал, условия выращивания, оценка типа развития и продолжительности вегетационного периода. Материалом для исследования послужили 137 образцов *T. dicoccoides* различного эколого-географического происхождения, из которых было выявлено 39 образцов с яровым типом развития, взятых в дальнейшее изучение (табл. 1, рис. 1). От каждого образца было получено потомство семян для оценки типа развития и сроков колошения растений. Растения высаживали 5-днев-

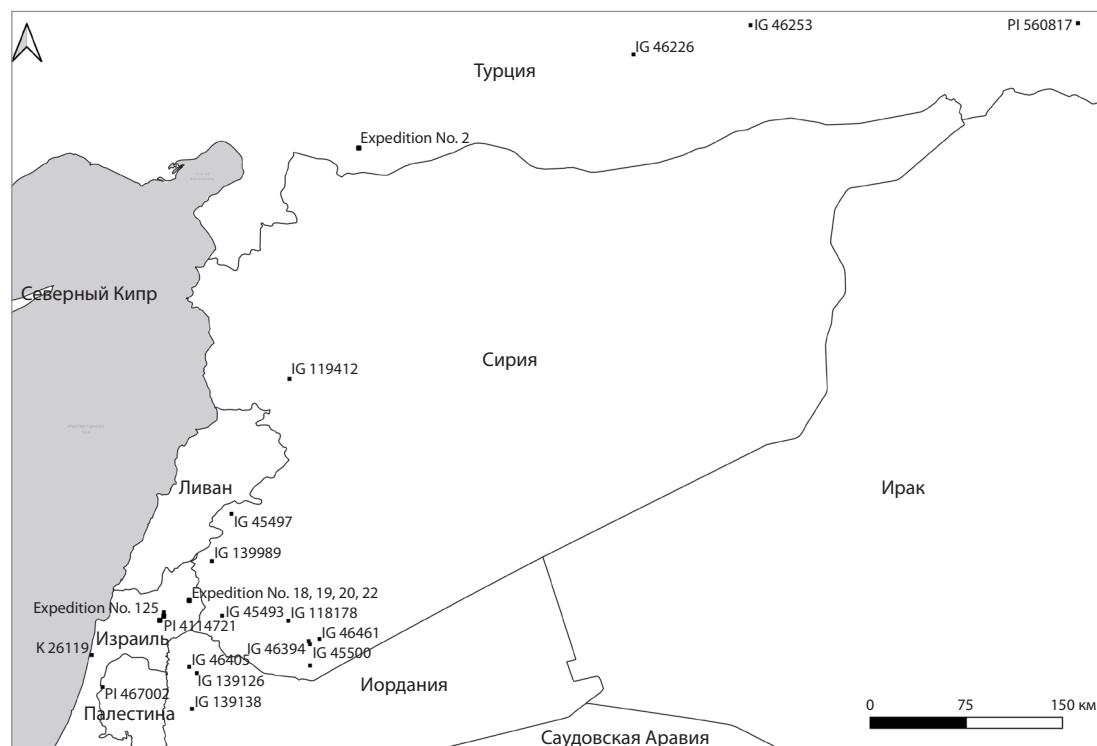


Рис. 1. Места сбора образцов *T. dicoccoides*, изученных в данной работе.

Таблица 1. Использованные в исследовании образцы *T. dicoccoides*, место сбора образцов, продолжительность периода до наступления колошения и аллельные варианты гена *Vrn-A1*

№ п/п	Наименование образца	Место сбора образца	Дней до колошения, среднее ± стандартное отклонение	Аллельный вариант <i>Vrn-A1</i>
1	IG 46405	Иордания	93 ± 10.1	<i>Vrn-A1u</i>
2	IG 45491	Сирия	83 ± 1.7	
3	IG 139138	Иордания	83 ± 5.1	
4	IG 45493	Сирия	69 ± 2.4	
5	IG 46394		83 ± 1.8	
6	IG 45500		69 ± 9.4	
7	IG 46226	Турция	73 ± 2.9	
8	Expedition No. 2		89 ± 7.7	
9	IG 46461	Сирия	69 ± 1.3	
10	IG 45497		73 ± 4.3	
11	PI 415151	Израиль	86 ± 7.5	<i>Vrn-A1d</i>
12	PI 414721		83 ± 6.9	
13	IG 139126	Иордания	62 ± 7.8	
14	PI 467016	Израиль	83 ± 1.9	
15	PI 467002		44 ± 2.8	
16	к-26119		46 ± 2.1	
17	PI 467027		56 ± 8.6	
18	DC 91	Неизвестно	76 ± 7.4	
19	PI 346783	Венгрия	67 ± 6.9	
20	PI 355457	Германия	62 ± 8.7	<i>Vrn-A1d/Vrn-A1b.7</i>
21	PI 190919	Бельгия	56 ± 1.6	
22	PI 560817	Турция	62 ± 1.5	
23	Expedition No. 20	Израиль	54 ± 4.3	<i>Vrn-A1d</i>
24	Expedition No. 8		45 ± 5.4	
25	Expedition No. 19		46 ± 7.4	
26	Expedition No. 18		54 ± 5.8	
27	Expedition No. 22		72 ± 5.3	
28	Expedition No. 125		72 ± 3.3	
29	к-5199	Израиль	41 ± 9.4	<i>Vrn-A1b.1</i>
30	IG 45495	Сирия	93 ± 7.2	
31	Неизвестно	Белоруссия	38 ± 2.4	<i>Vrn-A1b.2</i>
32	PI 352366	Германия	38 ± 3.6	
33	к-41965	Израиль	48 ± 8.2	
34	IG 46253	Турция	34 ± 6.4	
35	PI 30989	Израиль	93 ± 3.6	<i>Vrn-A1b.4</i>
36	IG 139989	Сирия	86 ± 9.7	
37	IG 119412		80 ± 10.2	
38	IG 118178		93 ± 7.8	
39	Expedition No. 116	Израиль	86 ± 3.6	

ными проростками в количестве 10 штук на образец в гидропонной теплице ИЦиГ СО РАН без предварительной яровизации. Выращивали при температуре 23–25 °C на длинном дне (16 ч) при стандартной влажности. Число дней от высадки проростков до колошения регистрировали для каждого растения индивидуально. На основе полученных данных оценивали среднее значение этого признака для каждого образца.

Выделение тотальной ДНК, ПЦР-амплификация и анализ нуклеотидных последовательностей промотора гена *Vrn-A1*. Суммарную ДНК выделяли с помощью набора DNeasy Plant Mini Kit (QIAGEN, Хильден, Германия) в соответствии с протоколом производителя. Для экстракции ДНК использовали 50–100 мг свежесобранных листьев, полученных от растений каждого образца. Количество и качество выделенной ДНК определяли с помощью спек-

трофотометра NanoDrop2000 (Thermo Scientific, Уолтем, США) и электрофоретического разделения в 1 % агарозном геле, содержащем бромид этидия (0.5 мг/мл) в 1xTAE. Полимеразные цепные реакции (ПЦР) проводили в 20 мкл реакционной смеси, содержащей 10 мМ Tris-HCl (pH 8.9), 1 мМ $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, 4 мМ MgCl_2 , 200 мКМ каждого dNTP, 0.5 мКМ каждого праймера, 1 ед. *Taq* ДНК-полимеразы и 0.1 мкг геномной ДНК. Для исследования целевого участка промоторной области использовались праймеры VRN1AF (5'-GAAAGGAAAAATTCTGCTCG-3') и VRN1-INT1R (5'-GCAGGAAATCGAAATCGAAG-3'). Праймеры амплифицировали фрагмент длиной 688 п. н. (в случае интактного аллельного варианта) от положения -439 п. н. выше стартового кодона до 246 п. н. выше стартового кодона. Программа ПЦР включала начальный этап денатурации в течение 5 мин при 94 °C и 33 цикла амплификации, состоящих из 30 с денатурации при 94 °C, 40 с отжига при 52 °C и 1 мин элонгации при 72 °C. Продукты ПЦР разделяли путем электрофореза в агарозном геле и очищали с помощью набора QIAquick Gel Extraction Kit (QIAGEN). Продукты ПЦР клонировали в вектор pAL2-T по протоколу набора Quick-TA («ЕвроГен», Москва, Россия). Реакции секвенирования проводили с использованием 200 нг продукта и набора для секвенирования BigDye Terminator v3.1 (Thermo Scientific, США) на генетическом анализаторе ABI 3130XL (Applied Biosystems, Уолтем, США) в Центре геномики СО РАН (URL: <http://www.niboch.nsc.ru/doku.php/corefacility>, дата обращения 02.04.2025).

Статистический анализ. Для статистической обработки использовались количественные и качественные характеристики образцов. Анализ аллельных вариантов генов *Vrn-A1* и их связи со сроками колошения (длиной вегетационного периода) проводился с учетом ранее опубликованных данных, полученных в идентичных условиях выращивания (гидропонная система, 16-часовой фотoperиод) (Shcherban et al., 2015b; Konopatskaia et al., 2016; Muterko et al., 2016). Данные представлены в виде матрицы «образцы–признаки». Каждый объект описан тремя признаками: дата колошения образца (количественный), аллельный вариант гена *Vrn-A1* (качественный), регион сбора образца (качественный). К каждой паре блоков применялся двухблочный метод частичных наименьших квадратов (Two-Block Partial Least Squares, 2B-PLS) (Rohlf, Corti, 2000). Затем рассчитывались корреляции между полученными бикомпонентами. Расчеты и визуализацию результатов проводили в программном пакете для статистического анализа Statistica 12.6 (StatSoft).

Результаты

Установление типа развития и продолжительности вегетационного периода у исследуемых образцов *T. dicoccoides*

Для определения типа развития растений (яровой/озимый) 137 образцов дикой полбы *T. dicoccoides* были выращены в гидропонной теплице Института цитологии и генетики СО РАН. Двенадцать из изученных образцов (IG 45495, IG 45491, IG 46394, PI 414721, IG 45500, PI 355457, PI 560817, к-41965, к-26119, PI 467002, к-5199, PI 352366)

ранее были охарактеризованы как яровые (URL: <https://npgsweb.ars-grin.gov/gringlobal/method?id=491608>; URL: <https://www.genesys-pgr.org>; URL: <https://grs.icarda.org>, дата обращения 02.04.2025). Мы использовали их в качестве яровых контролей. Среди контролей позднее остальных выколашивались растения образца IG 45495 (Сирия). Из 125 не исследованных ранее образцов 98 не переходили к генеративному развитию и оставались в фазе кущения, остальные 27 формировали колосья не позднее ярового контроля IG 45495. Учитывая тот факт, что проростки всех растений высаживались без предварительной яровизации, мы отнесли 98 образцов, не переходящих к колошению, к озимым, а 27 образцов – к яровым. В дальнейшем изучение генетической структуры аллелей гена *Vrn-A1* проводилось только у 27 выявленных яровых образцов и 12 яровых контролей.

У всех яровых образцов определяли продолжительность периода от высадки проростков до колошения (в днях). Растения демонстрировали большой разброс по длине вегетационного периода; самый скороспелый образец IG 46253 (Турция) выколашился за 34 дня, а самый позднеспелый IG 45495 – за 93 дня (см. табл. 1). Полученные данные были использованы для расчета корреляции между аллельными вариантами гена *Vrn-A1* и длиной вегетационного периода растений.

Анализ нуклеотидных последовательностей промоторной области гена *Vrn-A1*

У исследованных образцов *T. dicoccoides* выявлено шесть вариантов промотора гена *Vrn-A1*. Пять из них соответствовали аллелям, описанным ранее у этого вида. Десять образцов имели аллель *Vrn-A1u*, два – аллель *Vrn-A1b.1*, четыре – аллель *Vrn-A1b.2*, пять – аллель *Vrn-A1b.4* и восемнадцать – аллель *Vrn-A1d* (см. табл. 1). Среди 39 проанализированных последовательностей ни одна не содержала никаких дополнительных SNP или иных мутаций в районах VRN-box и GArG-box относительно описанных ранее вариантов (рис. 2). Три образца (PI 355457, PI 190919, PI 560817) представляли наибольший интерес, так как содержали одновременно два промотора гена *Vrn-A1*. Одна из последовательностей была идентична аллельному варианту *Vrn-A1d*. Другая последовательность содержала три делеции относительно интактного варианта промотора, а именно: одну длиной 32 п. н., расположенную между -234 и -201 п. н. выше стартового кодона, вторую длиной 19 п. н. – между -159 и -139 п. н. выше стартового кодона, и третью делецию длиной 1 п. н. – на 138 п. н. выше стартового кодона. Делеция, расположенная дальше других от стартового кодона, захватывала 8 п. н. в составе VRN-box, а оставшаяся последовательность этого сайта содержала замену Т на С в положении -197 п. н. выше стартового кодона. Этот аллельный вариант, обнаруженный в настоящей работе, был обозначен как *Vrn-A1b.8*. Все последовательности опубликованы в GenBank (номера последовательностей PV699347–PV699388).

Проведение 2B-PLS анализа

При статистической обработке полученных результатов мы использовали три блока описаний образцов: время ко-

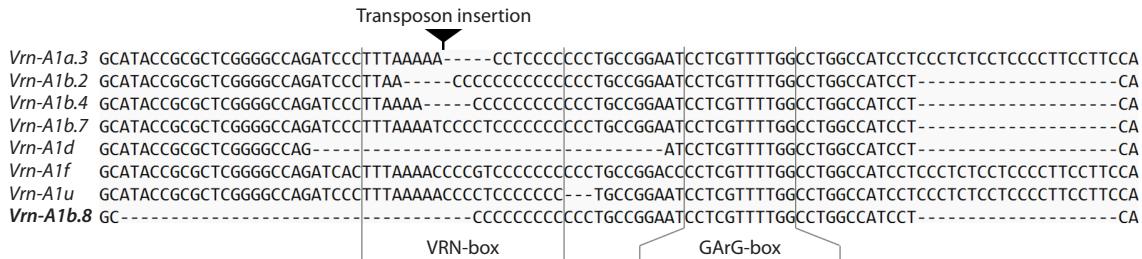


Рис. 2. Выравнивание последовательностей промотора гена *Vrn-A1*, обнаруженных у 39 яровых *T. dicoccoides*. Впервые выявленная последовательность обозначена полужирным шрифтом.

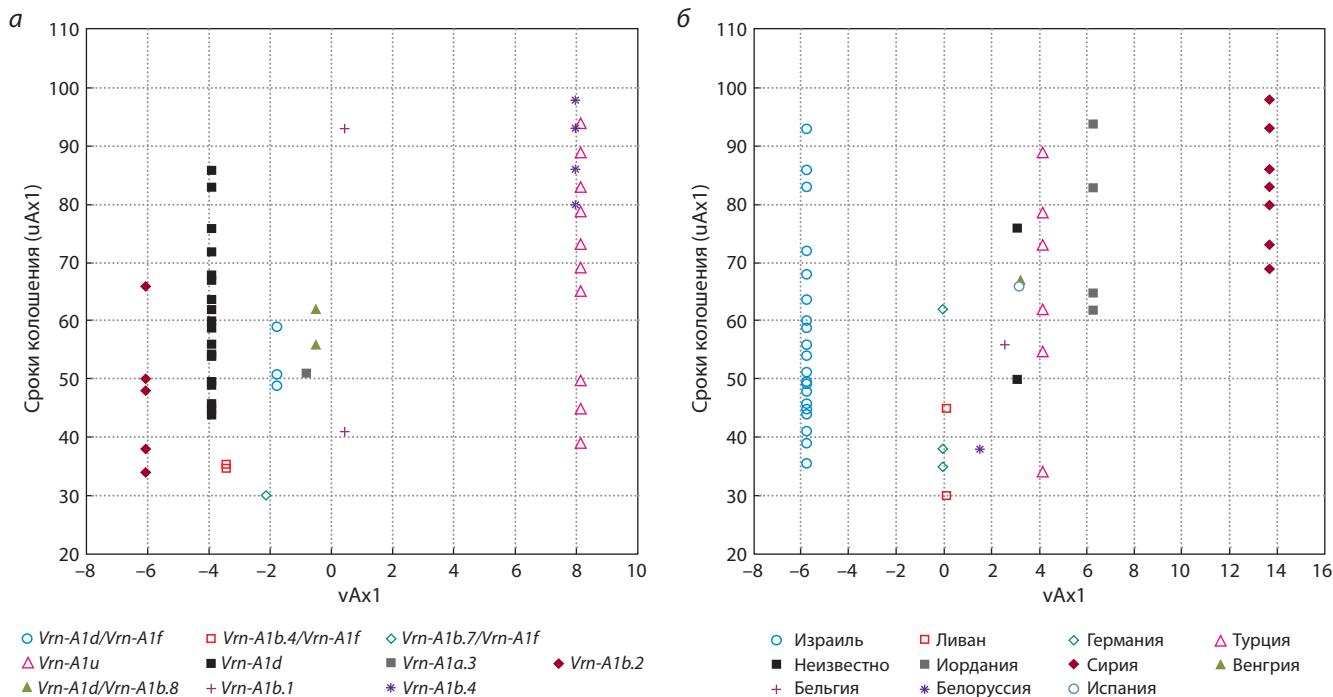


Рис. 3. Конфигурация образцов на плоскости первых бикомпонент.

a – *vAx1* рассчитана по аллельным вариантам гена *Vrn-A1*; *b* – *vAx1* рассчитана по регионам происхождения образцов.

лошения (количественный признак), аллельный вариант гена *Vrn-A1* (число двоичных признаков равно числу аллелей) и регион происхождения (число двоичных признаков равно числу регионов происхождения). К каждой паре блоков (колошение—аллель, колошение—регион происхождения, аллель—регион происхождения) был применен двухблочный метод частичных наименьших квадратов (2B-PLS) (Rohlf, Corti, 2000). Данные об аллельных вариантах гена *Vrn-A1* и сроках колошения образцов, изученные в настоящей работе, мы дополнili аналогичными данными, взятыми из ранее опубликованных исследований, в которых растения выращивались в таких же условиях (гидропонная теплица, 16-часовой световой день) (Shcherban et al., 2015b; Konopatskaia et al., 2016; Muterko et al., 2016).

В ходе анализа мы учитывали и информацию о месте происхождения (сбора) образцов, чтобы оценить влияние на колошение растений различных аллелей генов *Vrn-1*, обеспечивающих приспособленность растений пшеницы к среде произрастания. Если в одном образце обнаруживалось по два аллеля гена *Vrn-1A*, мы учитывали такой слу-

чай как отдельный вариант, записывая имеющиеся в образце аллели через косую черту, например *Vrn-A1d/Vrn-A1f*. Рассматривалась только первая пара осей (обозначены как *uAx1* и *vAx1*), имеющая наибольшую ковариацию (рис. 3). Если блок состоял только из одного признака («сроки колошения»), то анализируемый признак составлял единственную (первую) бикомпоненту этого блока (*uAx1*).

Применяя 2B-PLS анализ для расчета связи между длительной вегетационного периода и аллельными вариантами гена *Vrn-A1*, мы выразили одну ось (uAx1) из признака «сроки колошения», а другую (vAx1) – из двоичной матрицы «образцы аллели». Коэффициент корреляции (r) между осями составлял 0.53 (средняя связь), p -value = $= 3.88 \times 10^{-6}$ (табл. 2). Ни один конкретный аллельный вариант гена *Vrn-A1* не имел значения коэффициента корреляции с осью uAx1 ≥ 0.5 . Единственным аллелем, имевшим близкие значения (0.45), оказался *Vrn-A1b.4*, у остальных аллельных вариантов значение корреляции с признаком «сроки колошения» было < 0.3 . Наибольшая связь с осью vAx1 была у аллелей *Vrn-A1d* ($r = -0.61$) и *Vrn-A1u* ($r = 0.8$). Разные знаки коэффициента корреляции

Таблица 2. Матрица корреляции ($\times 1000$) между аллельными вариантами *Vrn-A1* и временем колошения растений

Признак	uAx1	vAx1	Сроки колошения	<i>Vrn-A1a.3</i>	<i>Vrn-A1b.1</i>	<i>Vrn-A1b.2</i>	<i>Vrn-A1b.4</i>	<i>Vrn-A1b.4/Vrn-A1f</i>	<i>Vrn-A1b.7/Vrn-A1f</i>	<i>Vrn-A1d</i>	<i>Vrn-A1d/Vrn-A1f</i>	<i>Vrn-A1d/Vrn-A1b.8</i>	<i>Vrn-A1u</i>
uAx1	—	534	—	-75	55	-295	450	-274	-229	-109	-111	-21	290
vAx1	534	—	534	-19	14	-347	415	-110	-48	-611	-71	-21	802
Сроки колошения	—	534	—	-75	55	-295	450	-274	-229	-109	-111	-21	290
<i>Vrn-A1a.3</i>	-75	-19	-75	—	-22	-39	-36	-22	-15	-106	-27	-27	-67
<i>Vrn-A1b.1</i>	55	14	55	-22	—	-56	-51	-31	-22	-152	-39	-39	-96
<i>Vrn-A1b.2</i>	-295	-347	-295	-39	-56	—	-91	-56	-39	-271	-69	-69	-171
<i>Vrn-A1b.4</i>	450	415	450	-36	-51	-91	—	-51	-36	-246	-62	-62	-155
<i>Vrn-A1b.4/Vrn-A1f</i>	-274	-110	-274	-22	-31	-56	-51	—	-22	-152	-39	-39	-96
<i>Vrn-A1b.7/Vrn-A1f</i>	-229	-48	-229	-15	-22	-39	-36	-22	—	-106	-27	-27	-67
<i>Vrn-A1d</i>	-109	-611	-109	-106	-152	-271	-246	-152	-106	—	-187	-187	-466
<i>Vrn-A1d/Vrn-A1f</i>	-111	-71	-111	-27	-39	-69	-62	-39	-27	-187	—	-48	-118
<i>Vrn-A1d/Vrn-A1b.8</i>	-21	-21	-21	-27	-39	-69	-62	-39	-27	-187	-48	—	-118
<i>Vrn-A1u</i>	290	802	290	-67	-96	-171	-155	-96	-67	-466	-118	-118	—

Примечание. Здесь и в табл. 3: светло-красный, светло-зеленый фон – $p < 0.001$, красный, зеленый – $p < 10^{-4}$.

Таблица 3. Матрица корреляции ($\times 1000$) между регионом происхождения или местонахождения образцов и временем колошения растений

Признак	uAx1	vAx1	Сроки колошения	Бельгия	Белоруссия	Германия	Венгрия	Израиль	Иордания	Ливан	Испания	Сирия	Турция	Неизвестно
uAx1	—	478	—	-41	-171	-213	39	-265	213	-249	31	460	65	14
vAx1	478	—	478	44	26	-1	56	-864	221	2	55	812	182	75
Сроки колошения	—	478	—	-41	-171	-213	39	-265	213	-249	31	460	65	14
Бельгия	-41	44	-41	—	-15	-27	-15	-132	-32	-22	-15	-52	-39	-22
Белоруссия	-171	26	-171	-15	—	-27	-15	-132	-32	-22	-15	-52	-39	-22
Германия	-213	-1	-213	-27	-27	—	-27	-232	-55	-39	-27	-92	-69	-39
Венгрия	39	56	39	-15	-15	-27	—	-132	-32	-22	-15	-52	-39	-22
Израиль	-265	-864	-265	-132	-132	-232	-132	—	-270	-188	-132	-449	-336	-188
Иордания	213	221	213	-32	-32	-55	-32	-270	—	-45	-32	-107	-80	-45
Ливан	-249	2	-249	-22	-22	-39	-22	-188	-45	—	-22	-75	-56	-31
Испания	31	55	31	-15	-15	-27	-15	-132	-32	-22	—	-52	-39	-22
Сирия	460	812	460	-52	-52	-92	-52	-449	-107	-75	-52	—	-134	-75
Турция	65	182	65	-39	-39	-69	-39	-336	-80	-56	-39	-134	—	-56
Неизвестно	14	75	14	-22	-22	-39	-22	-188	-45	-31	-22	-75	-56	—

Примечание. В случае с Германией, Венгрией, Белоруссией и Бельгии это не места произрастания, а генбанки.

для двух аллельных вариантов позволяют предположить разнонаправленность их действия на признак.

Этим же способом проанализировали влияние генетических адаптационных механизмов, выразив ось vAx1 через матрицу «образцы \times регионы происхождения». Вторая ось (uAx1), как и в первом случае, совпадает с признаком «сроки колошения». Коэффициент корреляции между осями показал меньшую связь, чем в случае связи между длиной вегетационного периода и аллелями гена *Vrn-A1* ($r = 0.47$,

$p\text{-value} = 4.92 \times 10^{-5}$) (табл. 3). Образцы из Сирии имели коэффициент корреляции со сроками колошения растений $r = 0.46$, образцы из остальных регионов демонстрировали незначительную связь с этим признаком ($r < 0.3$). Наибольшее значение с осью vAx1 получено для образцов из Израиля и Сирии ($r = -0.864$ и $r = 0.812$ соответственно). Различие в знаках коэффициента корреляции указывает на противоположное влияние разных генетических адаптационных механизмов на длину вегетационного периода.

Обсуждение

Комбинации аллельных вариантов генов *Vrn-1* оказывают значительное влияние на хозяйствственно важный признак «продолжительность вегетационного периода растений» у возделываемых видов пшениц (Flood, Halloran, 1986; Goncharov, 1998; Kato et al., 1998; Distelfeld et al., 2009a; Kamran et al., 2014; Shcherban et al., 2015a; Смоленская и др., 2022; Смоленская, Гончаров, 2023; Afshari-Behbahani et al., 2024; Plotnikov et al., 2024; Гончаров и др., 2025). Изучение аллельного состава этих генов у диких видов пшениц и связи различных аллелей с длиной вегетационного периода очень важно для расширения разнообразия и повышения пластичности коммерческих сортов и их адаптации к специфическим условиям разных регионов возделывания. В популяциях *T. dicoccoides* обнаружены яровые образцы, у которых мутантные варианты генов *Vrn-1* появились независимо от таковых у широко возделываемых в настоящее время видов *T. aestivum* и *T. durum* Desf. (Shcherban et al., 2015b; Konopatskaia et al., 2016; Muterko et al., 2016). Интровергессия аллелей дикой полбы в возделываемые сорта этих видов позволит увеличить их полиморфизм и даст возможность проводить более тонкую настройку сроков колошения у коммерческих сортов.

В настоящей работе мы исследовали тип развития у 137 образцов *T. dicoccoides* и изучили промоторную область гена *Vrn-A1* у 39 выявленных яровых образцов. У 36 из них было идентифицировано пять аллельных вариантов – *Vrn-A1b.1*, *Vrn-A1b.2*, *Vrn-A1b.4*, *Vrn-A1d*, *Vrn-A1u*, которые были описаны ранее у *T. dicoccoides* (Yan et al., 2004a; Shcherban et al., 2015b; Konopatskaia et al., 2016; Muterko et al., 2016). Показано, что присутствие в геноме пшениц аллелей *Vrn-A1b.1*, *Vrn-A1b.2* или *Vrn-A1d* является определяющим фактором для формирования ярового типа развития (Yan et al., 2004a; Shcherban et al., 2015b; Konopatskaia et al., 2016; Muterko et al., 2016). Три из 39 яровых образцов *T. dicoccoides* обладали одновременно двумя различными вариантами гена *Vrn-A1*. Последовательность одного аллеля совпадала с описанным ранее вариантом промотора гена *Vrn-A1d*, другая имела отличные от выявленных у него делеции. В БД National Center for Biotechnology Information (NCBI) не представлено нуклеотидных последовательностей, идентичных данному аллельному варианту. Наиболее близок к нему аллель *Vrn-A1b.7*, от которого выявленный в нашей работе вариант отличался делецией 32 п. н., расположенной между –234 п. н. и –201 п. н. выше стартового кодона, а также заменой Т на С в положении –197 п. н. выше стартового кодона. Мы обозначили обнаруженный вариант как *Vrn-A1b.8*. Делеция в промоторе *Vrn-A1b.8* захватывала 8 п. н. области VRN-box.

Мы провели поиск нуклеотидных последовательностей промоторного региона *Vrn-A1*, имеющих подобные делеции в VRN-box, и обнаружили, что наиболее близким вариантом является аллель *Vrn-A1o* (Zhang B. et al., 2023), который несет делецию с 5' конца VRN-box (как и в случае *Vrn-A1b.8*) несколько большего размера (10 п. н.). Показано, что аллель *Vrn-A1o* контролирует яровой тип развития растений мягкой пшеницы (Zhang B. et al., 2023). Исходя из этого сделано предположение, что аллель *Vrn-A1b.8* тоже обуславливает яровой тип развития. Однако из-за

присутствия в образцах второго доминантного аллеля *Vrn-A1d*, детерминирующего яровость даже будучи в единственной копии в геноме растения (Golovnina et al., 2010), влияние аллеля *Vrn-A1b.8* на тип развития остается неопределенным. Наличие двух аллелей у одного образца может быть объяснено гетерогенностью растительного материала или CNV вследствие дупликации исследуемого участка. Закрепление в геноме растений *T. dicoccoides* двух различных аллелей гена *Vrn-1* было показано и ранее (Konopatskaia et al., 2016). Кроме того, подобный феномен был выявлен у ряда других тетраплоидных видов пшеницы (Golovnina et al., 2010; Chhuneja et al., 2015). Исходя из этого предположение о наличии CNV в геноме трех яровых образцов *T. dicoccoides* с двумя копиями промотора *Vrn-A1* более вероятно.

После установления нуклеотидных последовательностей промотора гена *Vrn-A1* мы провели оценку связи между его аллельными вариантами и длиной вегетационного периода растений дикой полбы. При проведении анализа мы дополнили данные значениями сроков колошения образцов из ряда других исследований, в которых аллельные варианты промотора были точно определены секвенированием нуклеотидных последовательностей (Shcherban et al., 2015b; Konopatskaia et al., 2016; Muterko et al., 2016). Хотя объединение данных из различных источников даже при сходных условиях может приводить к определенным искажениям, исключение части наблюдений представлялось нам неоправданным, так как существенно сократило бы объем обрабатываемой выборки. Принимая во внимание специфику имеющихся данных, для статистического анализа был выбран метод 2B-PLS, что обусловлено его преимуществами перед традиционными методами. Классические подходы, такие как ANOVA и множественная регрессия, требуют соблюдения строгих предпосылок, включая нормальность распределения, и демонстрируют высокую чувствительность к мультиколлинеарности и наличию выбросов. Применение квадратичных критериев в этих методах может приводить к смещенным оценкам, особенно при работе с малыми выборками, увеличивая вероятность ошибок первого рода. В отличие от них, метод 2B-PLS обладает повышенной устойчивостью благодаря использованию латентных переменных, что обеспечивает меньшую чувствительность к выбросам и мультиколлинеарности. Эти характеристики делают используемый нами метод особенно подходящим для анализа биологических данных, характеризующихся статистическим шумом и сложными взаимодействиями факторов, что особенно важно, учитывая особенности нашего исследования, включая ограниченный размер выборок.

Ввиду того, что вариация числа копий (CNV) доминантного гена *Vrn-A1* влияет на продолжительность периода от всходов до колошения (Grogan et al., 2016), мы учитывали наличие двух различных аллелей этого гена в одном образце как отдельный вариант. Были установлены коэффициенты корреляции $r = 0.534$ и $r = 0.478$ между признаками «сроки колошения» \times «аллельные варианты» и «сроки колошения» \times «регионы происхождения» соответственно. Коэффициенты позволили оценить связь между исследуемыми параметрами, однако из полученных значений нельзя сделать однозначные выводы о доминирующем влиянии аллельных вариантов гена *Vrn-A1* или

генетических факторов, свойственных регионам происхождения образцов, на выраженность признака «длина вегетационного периода» у *T. dicoccoides*.

Ранее неоднократно описывалось существенное влияние конкретных доминантных аллелей гена *Vrn-A1* на сроки колошения (созревания) растений гексаплоидной мягкой пшеницы (Royo et al., 2020; Qiu et al., 2021; Chumanova, Efremova, 2024). На основании полученных нами результатов можно сделать вывод о том, что аналогичное влияние аллельных вариантов этого гена у растений тетраплоидной дикой полбы *T. dicoccoides* выражено значительно слабее. Следует учитывать, что проведенные в рамках настоящего исследования эксперименты осуществлялись исключительно в контролируемых условиях теплицы, без повторностей и с ограниченным числом исследуемых образцов. Эти методологические особенности накладывают определенные ограничения на интерпретацию результатов. Вместе с тем, несмотря на указанные ограничения, полученные данные демонстрируют слабую степень выраженности взаимосвязей между исследуемыми параметрами. Аналогичные экспериментальные подходы – в частности, проведение испытаний в контролируемых условиях без повторностей – применялись в ряде опубликованных работ, посвященных оценке сроков колошения у растений. Несмотря на упрощенный характер дизайна, авторы подтверждали наличие фенотипических различий между сравниваемыми группами (Kipps et al., 2014, 2015; Palomino, Cabrera, 2023). Это свидетельствует о допустимости использования подобного подхода. Также следует принять во внимание, что в нашей работе анализировался только промоторный регион *Vrn-A1*. Хотя эта область является наиболее вариабельной у *T. dicoccoides*, все же комбинации гена *Vrn-A1* с аллелями гена *Vrn-B1*, а также комбинации аллелей гена *Ppd-1* могут влиять на длину вегетационного периода. Генотипы, характерные для конкретных регионов сборов дикой полбы, имели коэффициент корреляции со сроками колошения ниже, чем аллельные варианты *Vrn-A1*, поэтому в данном случае можно констатировать отсутствие значительного влияния этой характеристики на сроки колошения растений.

Полученная нами информация может быть полезной при селекции яровой мягкой и твердой пшеницы, учитывая, что *T. dicoccoides* активно используется в качестве донора генетического материала для этих культур (Бадаева и др., 2024). Кроме того, ранее неоднократно показано, что образцы *Aegilops tauschii* Coss. (syn. *Ae. squarrosa* L.) (Takumi et al., 2011; Chepurnov et al., 2023) так же, как и *T. dicoccoides* (см. табл. 1), обладают значительным полиморфизмом по признаку «продолжительность вегетационного периода». Поэтому при гибридизации растений этого вида эгилопса с яровыми образцами *T. dicoccoides* возможно создание искусственных гексаплоидных ($2n = 6x = 42$) амфидиплоидов, которые могут послужить перспективной платформой для успешной интродукции в мягкую пшеницу новых аллельных вариантов генов *Vrn*, детерминирующих длину вегетационного периода, от этих видов.

Заключение

В данной работе у яровых образцов *T. dicoccoides* выявлен новый аллельный вариант *Vrn-A1b.8*. Обнаружена

достоверная ($p\text{-value} = 3.88 \times 10^{-6}$) связь между аллельными вариантами доминантного гена *Vrn-A1* и длиной вегетационного периода и достоверная связь ($p\text{-value} = 4.92 \times 10^{-5}$) между последним показателем и регионами происхождения (сбора) образцов этого вида. Установлено, что часть образцов *T. dicoccoides* с одинаковыми аллелями доминантного гена *Vrn-A1*, происходящих из одного эколого-географического региона, демонстрируют существенные отличия по признаку «продолжительность вегетационного периода». Наблюдаемая фенотипическая вариабельность по этому признаку при неизменном аллельном составе гена *Vrn-A1* может указывать на участие дополнительных генетических детерминант в контроле признака у данных образцов. Полученные результаты позволяют сделать вывод о потенциальной ценности образцов дикой полбы как источников (доноров) для расширения генетического разнообразия коммерческих сортов мягкой и твердой пшеницы.

Список литературы / References

- Бадаева Е.Д., Давоян Р.О., Терещенко Н.А., Лялина Е.В., Зощук С.А., Гончаров Н.П. Цитогенетические особенности межродовых амфидиплоидов и геномно-замещенных форм пшеницы. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2024;28(7):716-730. doi 10.18699/VJGB-24-80
- [Badaeva E.D., Davoyan R.O., Tereshchenko N.A., Lyalina E.V., Zoschuk S.A., Goncharov N.P. Cytogenetic features of intergeneric amphidiploids and genome-substituted forms of wheat. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksi* = *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2024;28(7):716-730. doi 10.18699/VJGB-24-80]
- Гончаров Н.П., Шитова И.П. Наследование типа развития у стародавних и местных сортов гексаплоидных пшениц. *Генетика*. 1999;35(4):467-473
- [Goncharov N.P. Shitova I.P. The inheritance of growth habit in old local varieties and landraces of hexaploid wheat. *Russ J Genet*. 1999;35(4):386-392]
- Гончаров Н.П., Плотников К.О., Чепурнов Г.Ю., Каменев И.А., Немцев Б.Ф., Смоленская С.Э., Блинов А.Г. Глобальное потепление и генетика типа и скорости развития пшеницы. *Вестник Томского государственного университета. Биология*. 2025;69:68-75. doi 10.17223/19988591/69/8
- [Goncharov N.P., Plotnikov K.O., Chepurnov G.Y., Kamenev I.A., Nemtsev B.F., Smolenskaya S.E., Blinov A.G. Global warming and the genetics of wheat type and rate of development. *Vestnik Tomskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2025;69:68-75. doi 10.17223/19988591/69/8 (in Russian)]
- Ефремова Т.Т., Чуманова Е.В. Стадии роста и развития пшеницы и их значение в формировании элементов продуктивности. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2023;9(2):54-80. doi 10.18699/LettersVJ-2023-9-09
- [Efremova T.T., Chumanova E.V. Stages of growth and development of wheat and their importance in the formation of productivity elements. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksi* = *Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2023;9(2):54-80. doi 10.18699/LettersVJ-2023-9-09 (in Russian)]
- Смоленская С.Э., Гончаров Н.П. Аллельное разнообразие генов *Vrn* и контроль типа и скорости развития у пшениц. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2023;27(8):933-946. doi 10.18699/VJGB-23-108
- [Smolenskaya S.E., Goncharov N.P. Allelic diversity of the *Vrn* genes and the control of growth habit and earliness in wheat. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksi* = *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2023;27(8):933-946. doi 10.18699/VJGB-23-108]
- Смоленская С.Э., Ефимов В.М., Кручинина Ю.В., Немцев Б.Ф., Чепурнов Г.Ю., Овчинникова Е.Ю., Белан И.А., Зуев Е.В., Чэньи

- Чжоу, 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](https://doi.org/10.18699/VJGB-22-81)
- [Smolenskaya S.E., Efimov V.M., Kruchinina Y.V., Nemtsev B.F., Chepurnov G.Y., Ovchinnikova E.Y., Belan I.A., Zuev E.V., Chenxi Zhou, Piskarev V.V., Goncharov N.P. Earliness and morphotypes of common wheat cultivars of Western and Eastern Siberia. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektstii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2022;26(7):662-674. [doi 10.18699/VJGB-22-81](https://doi.org/10.18699/VJGB-22-81)]
- Afshari-Behabanizadeh S., Puglisi D., Esposito S., De Vita P. Allelic variations in vernalization (*Vrn*) genes in *Triticum* spp. *Genes*. 2024; 15:251. [doi 10.3390/genes15020251](https://doi.org/10.3390/genes15020251)
- Chen A., Dubcovsky J. Wheat TILLING mutants show that the vernalization gene *Vrn1* down-regulates the flowering repressor *Vrn2* in leaves but is not essential for flowering. *PLoS Genet*. 2012;8: e1003134. [doi 10.1371/journal.pgen.1003134](https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1003134)
- 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](https://doi.org/10.1186/1471-2229-13-199)
- Chepurnov G., Ovchinnikova E., Blinov A., Chikida N., Belousova M., Goncharov N.P. Analysis of the structural organization and expression of the *Vrn-D1* gene controlling growth habit (spring vs. winter) in *Aegilops tauschii* Coss. *Plants*. 2023;12:3596. [doi 10.3390/plants12203596](https://doi.org/10.3390/plants12203596)
- Chhuneja P., Arora J.K., Kaur P., Kaur S., Singh K. Characterization of wild emmer wheat *Triticum dicoccoides* germplasm for vernalization alleles. *J Plant Biochem Biotechnol*. 2015;24:249-253. [doi 10.1007/s13562-014-0281-7](https://doi.org/10.1007/s13562-014-0281-7)
- Chumanova E., Efremova T. Marker-assisted development of wheat lines of the winter cultivar Bezostaya 1 and the effects of interaction between alleles of *Vrn-A1L* and *Vrn-B1* loci on heading time. *Cereal Res Commun*. 2024;52(4):1287-1298. [doi 10.1007/s42976-023-00478-z](https://doi.org/10.1007/s42976-023-00478-z)
- Distelfeld A., Li C., Dubcovsky J. Regulation of flowering in temperate cereals. *Curr Opin Plant Biol*. 2009;12:178-184. [doi 10.1016/j.pbi.2008.12.010](https://doi.org/10.1016/j.pbi.2008.12.010)
- Distelfeld A., Tranquilli G., Li C., Yan L., Dubcovsky J. Genetic and molecular characterization of the *Vrn2* loci in tetraploid wheat. *Plant Physiol*. 2009b;149:245-257. [doi 10.1104/pp.108.129353](https://doi.org/10.1104/pp.108.129353)
- Dong P., Wei Y.-M., Chen G.-Y., Li W., Wang J.-R., Nevo E., Zheng Y.-L. Sequence-related amplified polymorphism (*SRAP*) of wild emmer wheat (*Triticum dicoccoides*) in Israel and its ecological association. *Biochem Syst Ecol*. 2010;38(1):1-11. [doi 10.1016/j.bse.2009.12.015](https://doi.org/10.1016/j.bse.2009.12.015)
- Dubcovsky J., Loukoianov A., Fu D., Valarik M., Sanchez A., Yan L. Effect of photoperiod on the regulation of wheat vernalization genes *Vrn1* and *Vrn2*. *Plant Mol Biol*. 2006;60:469-480. [doi 10.1007/s11103-005-4814-2](https://doi.org/10.1007/s11103-005-4814-2)
- Feng K., Nie X., Cui L., Deng P., Wang M., Song W. Genome-wide identification and characterization of salinity stress-responsive miRNAs in wild emmer wheat (*Triticum turgidum* ssp. *dicoccoides*). *Genes*. 2017;8:156. [doi 10.3390/genes8060156](https://doi.org/10.3390/genes8060156)
- Flood R.G., Halloran G.M. Genetics and physiology of vernalization response in wheat. *Adv Agron*. 1986;39:87-125. [doi 10.1016/S0065-2113\(08\)60466-6](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(08)60466-6)
- Fu D., Szűcs P., Yan L., Helguera M., Skinner J.S., Von Zitzewitz J., Hayes P.M., Dubcovsky J. Large deletions within the first intron in *Vrn1* are associated with spring growth habit in barley and wheat. *Mol Genet Genomics*. 2005;273:54-65. [doi 10.1007/s00438-004-1095-4](https://doi.org/10.1007/s00438-004-1095-4)
- Golovnina K.A., Kondratenko E., 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](https://doi.org/10.1186/1471-2229-10-168)
- Goncharov N.P. Genetic resources of wheat related species: the *Vrn* genes controlling growth habit (spring vs. winter). *Euphytica*. 1998; 100:371-376. [doi 10.1023/A:1018323600077](https://doi.org/10.1023/A:1018323600077)
- Goncharov N.P. Response to vernalization in wheat: its quantitative or qualitative nature. *Cereal Res Commun*. 2004a;32:323-330. [doi 10.1007/BF03543317](https://doi.org/10.1007/BF03543317)
- Goncharov N.P. Genetics of growth habit (spring vs. winter) in tetraploid wheats: production and analysis of near-isogenic lines. *Hereditas*. 2004b;130:125-130. [doi 10.1111/j.1601-5223.1999.00125.x](https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1999.00125.x)
- Grogan S.M., Brown-Guedira G., Haley S.D., McMaster G.S., Reid S.D., Smith J., Byrne P.F. Allelic variation in developmental genes and effects on winter wheat heading date in the U.S. great plains. *PLoS One*. 2016;11:e0152852. [doi 10.1371/journal.pone.0152852](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0152852)
- Hemming M.N., Peacock W.J., Dennis E.S., Trevaskis B. Low-temperature and daylength cues are integrated to regulate *FLOWERING LOCUS T* in barley. *Plant Physiol*. 2008;147:355-366. [doi 10.1104/pp.108.116418](https://doi.org/10.1104/pp.108.116418)
- Kamran A., Iqbal M., Spaner D. Flowering time in wheat (*Triticum aestivum* L.): a key factor for global adaptability. *Euphytica*. 2014; 197:1-26. [doi 10.1007/s10681-014-1075-7](https://doi.org/10.1007/s10681-014-1075-7)
- Kato K., Mori Y., Beiles A., Nevo E. Geographical variation in heading traits in wild emmer wheat, *Triticum dicoccoides*. I. Variation in vernalization response and ecological differentiation. *Theor Appl Genet*. 1997;95:546-552. [doi 10.1007/s001220050595](https://doi.org/10.1007/s001220050595)
- Kato K., Tanizoe C., Beiles A., Nevo E. Geographical variation in heading traits in wild emmer wheat, *Triticum dicoccoides*. II. Variation in heading date and adaptation to diverse ecogeographical conditions. *Hereditas*. 1998;128(1):33-39. [doi 10.1111/j.1601-5223.1998.00033.x](https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1998.00033.x)
- 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 Gen Genomics*. 2014;289:47-62. [doi 10.1007/s00438-013-0788-y](https://doi.org/10.1007/s00438-013-0788-y)
- Kippes N., Debernardi J.M., Vasquez-Gross H.A., Akpinar B.A., Budak H., Kato K., Chao S., Akhunov E., Dubcovsky J. Identification of the *Vernalization 4* gene reveals the origin of spring growth habit in ancient wheats from South Asia. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2015;112(39):E5401-E5410. [doi 10.1073/pnas.1514883112](https://doi.org/10.1073/pnas.1514883112)
- Kippes N., Chen A., Zhang X., Lukaszewski A.J., Dubcovsky J. Development and characterization of a spring hexaploid wheat line with no functional *Vrn2* genes. *Theor Appl Genet*. 2016;129:1417-1428. [doi 10.1007/s00122-016-2713-3](https://doi.org/10.1007/s00122-016-2713-3)
- Kiss T., Horváth Á.D., Cseh A., Berki Z., Balla K., Karsai I. Molecular genetic regulation of the vegetative-generative transition in wheat from an environmental perspective. *Ann Bot*. 2025;135(4):605-628. [doi 10.1093/aob/mcae174](https://doi.org/10.1093/aob/mcae174)
- Konopatskaia I., Vavilova V., Kondratenko E.Ya., Blinov A., Goncharov N.P. *Vrn1* genes variability in tetraploid wheat species with a spring growth habit. *BMC Plant Biol*. 2016;16:244. [doi 10.1186/s12870-016-0924-z](https://doi.org/10.1186/s12870-016-0924-z)
- Lack H.W., Van Slageren M. The discovery, typification and rediscovery of wild emmer wheat, *Triticum turgidum* subsp. *dicoccoides* (Poaceae). *Willdenowia*. 2020;50(2):207-216. [doi 10.3372/wi.50.50206](https://doi.org/10.3372/wi.50.50206)
- Law C.N., Worland A.J. Genetic analysis of some flowering time and adaptive traits in wheat. *New Phytol*. 1997;137(1):19-28. [doi 10.1046/j.1469-8137.1997.00814.x](https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1997.00814.x)
- Liang Y., Zhang D.-Y., Ouyang S., Xie J., Wu Q., Wang Z., Cui Y., ... Dvorak J., Huo N., Sun Q., Gu Y.-Q., Liu Z. Dynamic evolution of resistance gene analogs in the orthologous genomic regions of powdery mildew resistance gene *MIW170* in *Triticum dicoccoides* and *Aegilops tauschii*. *Theor Appl Genet*. 2015;128:1617-1629. [doi 10.1007/s00122-015-2536-7](https://doi.org/10.1007/s00122-015-2536-7)
- Muterko A., Kalendar R., Salina E. Novel alleles of the *VERNALIZATION1* genes in wheat are associated with modulation of DNA curvature and flexibility in the promoter region. *BMC Plant Biol*. 2016;16(Suppl.1):9. [doi 10.1186/s12870-015-0691-2](https://doi.org/10.1186/s12870-015-0691-2)
- Nevo E. Genetic resources of wild emmer, *Triticum dicoccoides*, for wheat improvement in the third millennium. *Isr J Plant Sci*. 2001; 49(1):77-92. [doi 10.1560/XJQN-9T4H-VTL3-CDXU](https://doi.org/10.1560/XJQN-9T4H-VTL3-CDXU)
- Novoselskaya-Dragovich A.Yu., Fisenko A.V., Konovalov F.A., Lyapunova O.A., Kudryavtsev A.M., Badaeva E.D., Goncharov N.P. Assessment of genetic diversity of tetraploid wheat *Triticum dicoc-*

- cum* Schrank ex Schübl. based on long terminal repeat (LTR) retro-transposon integration sites and C-banding analysis. *Genet Resour Crop Evol.* 2025;72:8819-8839. doi 10.1007/s10722-025-02487-9
- Ouyang S., Zhang D., Han J., Zhao X., Cui Y., Song W., Huo N., ... Ling H.-Q., Luo M., Gu Y., Sun Q., Liu Z. Fine physical and genetic mapping of powdery mildew resistance gene *MliW172* originating from wild emmer (*Triticum dicoccoides*). *PLoS One.* 2014;9: e100160. doi 10.1371/journal.pone.0100160
- Özkan H., Willecox G., Graner A., Salamini F., Kilian B. Geographic distribution and domestication of wild emmer wheat (*Triticum dicoccoides*). *Genet Resour Crop Evol.* 2011;58:11-53. doi 10.1007/s10722-010-9581-5
- 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;24:16041. doi 10.3390/ijms242216041
- Plotnikov K.O., Klimenko A.I., Ovchinnikova E.S., Lashin S.A., Goncharov N.P. Analysis of the effects of the *Vrn1* and *Ppd-1* alleles on adaptive and agronomic traits in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plants.* 2024;13:1453. doi 10.3390/plants13111453
- Qiu L., Liu N., Wang H., Shi X., Li F., Zhang Q., Wang W., Guo W., Hu Z., Li H., Ma J., Sun Q., Xie C. Fine mapping of a powdery mildew resistance gene *MliW39* derived from wild emmer wheat (*Triticum turgidum* ssp. *dicoccoides*). *Theor Appl Genet.* 2021;134: 2469-2479. doi 10.1007/s00122-021-03836-9
- Rivera D., Ferrer-Gallego P., Obón C., Alcaraz F., Laguna E., Goncharov N.P., Kislev M. Fossil or non-fossil: a case study in the archaeological wheat *Triticum parvifoveatum* (Poaceae: Triticeae). *Genes.* 2025;16(3):274. doi 10.3390/genes16030274
- Rohlf F.J., Corti M. Use of two-block partial least-squares to study co-variation in shape. *Syst Biol.* 2000;49:740-753. doi 10.1080/106351500750049806
- Royo C., Dreisigacker S., Soriano J.M., Lopes M.S., Ammar K., Villegas D. Allelic variation at the vernalization response (*Vrn-1*) and photoperiod sensitivity (*Ppd-1*) genes and their association with the development of durum wheat landraces and modern cultivars. *Front Plant Sci.* 2020;11:838. doi 10.3389/fpls.2020.00838
- Saidou M., Wang C., Alam Md.A., Chen C., Ji W. Genetic analysis of powdery mildew resistance gene using SSR markers in common wheat originated from wild emmer (*Triticum dicoccoides* Thell.). *Turkish J Field Crops.* 2015;21:10. doi 10.17557/tjfc.83589
- Sela H., Ezrati S., Ben-Yehuda P., Manisterski J., Akhunov E., Dvorak J., Breiman A., Korol A. Linkage disequilibrium and association analysis of stripe rust resistance in wild emmer wheat (*Triticum turgidum* ssp. *dicoccoides*) population in Israel. *Theor Appl Genet.* 2014;127:2453-2463. doi 10.1007/s00122-014-2389-5
- Shcherban A., Salina E.A. Evolution of *Vrn1* homoeologous loci in allotetraploids of *Triticum* and their diploid precursors. *BMC Plant Biol.* 2017;17:188. doi 10.1186/s12870-017-1129-9
- Shcherban A., Emtseva M., Efremova 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.* 2012a;40:351-361. doi 10.1556/CRC.40.2012.3.4
- Shcherban A., Efremova T., Salina E.A. Identification of a new *Vrn-B1* allele using two near-isogenic wheat lines with difference in heading time. *Mol Breed.* 2012b;29:675-685. doi 10.1007/s11032-011-9581-y
- Shcherban A., Khlestkina E., Efremova T., Salina E.A. The effect of two differentially expressed wheat *Vrn-B1* alleles on the heading time is associated with structural variation in the first intron. *Genetica.* 2013;141(4-6):133-141. doi 10.1007/s10709-013-9712-y
- Shcherban A., Börner A., Salina E.A. Effect of *Vrn-1* and *Ppd-D1* genes on heading time in European bread wheat cultivars. *Plant Breed.* 2015a;134(1):49-55. doi 10.1111/pbr.12223
- Shcherban A., Strygina K., Salina E.A. *Vrn-1* gene-associated prerequisites of spring growth habit in wild tetraploid wheat *T. dicoccoides* and the diploid A genome species. *BMC Plant Biol.* 2015b;15:94. doi 10.1186/s12870-015-0473-x
- Soresi D., Zappacosta D., Garayalde A., Irigoyen I., Basualdo J., Carrera A. A valuable QTL for Fusarium head blight resistance from *Triticum turgidum* L. ssp. *dicoccoides* has a stable expression in durum wheat cultivars. *Cereal Res Commun.* 2017;45:234-247. doi 10.1556/0806.45.2017.007
- Soresi D., Bagnaresi P., Crescente J.M., Díaz M., Cattivelli L., Vanzetti L., Carrera A. Genetic characterization of a fusarium head blight resistance QTL from *Triticum turgidum* ssp. *dicoccoides*. *Plant Mol Biol Rep.* 2021;39:710-726. doi 10.1007/s11105-020-01277-0
- Stelmakh A.F. Genetic systems regulating flowering response in wheat. *Euphytica.* 1998;100(1-3):359-369. doi 10.1023/A:1018374116006
- Strejčková B., Mazzucotelli E., Čegan R., Milec Z., Brus J., Čakir E., Mastrangelo A.M., Özkan H., Šafář J. Wild emmer wheat, the progenitor of modern bread wheat, exhibits great diversity in the *Vernalization1* gene. *Front Plant Sci.* 2023;13:1106164. doi 10.3389/fpls.2022.1106164
- Takumi S., Koyama K., Fujiwara K., Kobayashi F. Identification of a large deletion in the first intron of the *Vrn-D1* locus, associated with loss of vernalization requirement in wild wheat progenitor *Aegilops tauschii* Coss. *Genes Genet Syst.* 2011;86:183-195. doi 10.1266/ggs.86.183
- Trevaskis B., Hemming M.N., Dennis E.S., Peacock W.J. The molecular basis of vernalization-induced flowering in cereals. *Trends Plant Sci.* 2007;12:352-357. doi 10.1016/j.tplants.2007.06.010
- Würschum T., Langer S.M., Longin C.F.H., Tucker M.R., Leiser W.L. A three component system incorporating *Ppd-D1*, copy number variation at *Ppd-B1*, and numerous small effect quantitative trait loci facilitates adaptation of heading time in winter wheat cultivars of worldwide origin. *Plant Cell Environ.* 2018;41:1407-1416. doi 10.1111/pce.13167
- Xue F., Ji W., Wang C., Zhang H., Yang B. High-density mapping and marker development for the powdery mildew resistance gene *PmAS846* derived from wild emmer wheat (*Triticum turgidum* var. *dicoccoides*). *Theor Appl Genet.* 2012;124:1549-1560. doi 10.1007/s00122-012-1809-7
- 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;100:6263-6268. doi 10.1073/pnas.0937399100
- Yan L., Helguera M., Kato K., Fukuyama S., Sherman J., Dubcovsky J. Allelic variation at the *Vrn1* promoter region in polyploid wheat. *Theor Appl Genet.* 2004a;109:1677-1686. doi 10.1007/s00122-004-1796-4
- 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.* 2004b;303:1640-1644. doi 10.1126/science.1094305
- 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;103:19581-19586. doi 10.1073/pnas.060714210
- Zhang B., Guo Y., Fan Q., Li R., Chen D., Zhang X. Characterization and distribution of novel alleles of the vernalization gene *Vrn-A1* in Chinese wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. *Crop J.* 2023;11:852-862. doi 10.1016/j.cj.2022.10.002
- Zhang H., Zhang L., Wang C., Wang Y., Zhou X., Lv S., Liu X., Kang Z., Ji W. Molecular mapping and marker development for the *Triticum dicoccoides* - derived stripe rust resistance gene *YrSM139-1B* in bread wheat cv. Shaanmai 139. *Theor Appl Genet.* 2016;129:369-376. doi 10.1007/s00122-015-2633-7