

МОЛЕКУЛЯРНОЕ МАРКИРОВАНИЕ ГЕНОВ *Vrn*, *Ppd* И РЕАКЦИЯ НА ЯРОВИЗАЦИЮ УЛЬТРАСКОРОСПЕЛЫХ ЛИНИЙ ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ *Triticum aestivum* L.

Ригин Б. В., Зуев Е. В.*, Матвиенко И. И., Андреева А. С.

Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, г.Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44;

* ✉ e.zuev@vir.nw.ru

Актуальность. Знание о генетическом контроле реакции на яровизацию ультраскороспелых образцов будет способствовать селекции на высокую адаптивную способность мягкой пшеницы. **Материалы и методы.** Исследовали ультраскороспелые линии Рико (к-65588) и Римакс (к-67257), как самые скороспелые среди образцов коллекции мягкой пшеницы ВИР, а также 10 линий Рифор (к-67120, к-67121, к-67250-67256) с высокой скоростью развития до колошения, которые являются потомками от скрещивания Рико × Forlani Roberto' (к-42641). Изучен позднеспелый образец 'Forlani Roberto' к-42641) и сорт 'Ленинградская 6' (к-64900), районированный в Северо-Западном регионе России. Аллели генов *Vrn* и *Ppd* идентифицировали с помощью ПЦР-анализа с использованием опубликованных в литературе аллель-специфичных праймеров. Реакция на яровизацию (30 суток при 3°C) и короткий 12-часовой день определена по методике ВИР. **Результаты.** Ультраскороспелые линии очень слабо реагируют на короткий 12-часовой день и 30-дневную яровизацию. Генотип ультраскороспелых линий пшеницы в основном представлен тремя доминантными генами *Vrn-A1*, *Vrn-B1a* и *Vrn-D1*, обеспечивающие нечувствительность к яровизации на фоне экспрессии *Ppd-D1a*, контролирующей реакцию на фотопериод. Ультраскороспелые линии Рифор 4 и Рифор 5 имеют рецессивный аллель *vrn-A1a*, как и исходный образец 'Forlani Roberto'. Линии Рифор 4 и Рифор 5 нечувствительны к яровизации в условиях длинного дня и имеют очень слабую реакцию при коротком дне (3,5 ± 0,42 сут и 4,0 ± 0,61 суток соответственно). Однако, 'Forlani Roberto' с геном *vrn-A1a* одинаково реагирует на яровизацию при любом фотопериоде (12,3 ± 1,58 суток и 12,2 ± 0,74 суток). **Заключение.** Ультраскороспелые линии яровой мягкой пшеницы имеют доминантные гены *Vrn-A1*, *Vrn-B1a* и *Vrn-D1* и не чувствительны к яровизации. Некоторые ультраскороспелые линии могут не реагировать на яровизацию или иметь ее низкий уровень (Рифор 4, Рифор 5), но в их генотипах имеется рецессивный ген *vrn-A1a*. Этот эффект может быть причиной образования комплекса генов-модификаторов наряду с доминантным геном *Vrn-D1*, который сформировался в процессе гибридизации F₇₋₈ Рико × 'Forlani Roberto'. Ультраскороспелые линии мягкой пшеницы Рико, Римакс и Рифор (к-67120, к-67121, к-67250-67256) могут быть эффективными источниками генов скороспелости в селекции мягкой пшеницы.

Ключевые слова: Яровая мягкая пшеница, ультраскороспелость, линии Рифор, реакция на яровизацию, фотопериод, аллели генов *Vrn* и *Ppd*, ПЦР -анализ, селекция.

Для цитирования:

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*. 2021;4(3):26-36. DOI: 10.30901/2658-6266-2021-3-02

Прозрачность финансовой деятельности. Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах. **Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.** **Дополнительная информация.** Полные данные этой статьи доступны <https://doi.org/10.30901/2658-6266-2021-3-02> **Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы. Все авторы одобрили рукопись. Конфликт интересов отсутствует.**

Благодарности: Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № 0662-2019-0006 «Поиск, поддержание жизнеспособности и раскрытие потенциала наследственной изменчивости мировой коллекции зерновых и крупяных культур ВИР для развития, оптимизированного генбанка и рационального использования в селекции и растениеводстве».

MOLECULAR LABELING OF *Vrn*, *Ppd* GENES AND VERNALIZATION RESPONSE OF THE ULTRA-EARLY LINES OF SPRING BREAD WHEAT *Triticum aestivum* L.

Rigin B. V., Zuev E. V.*, Matvienko I. I., Andreeva A. S.

N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR),
42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia;

*  e.zuev@vir.nw.ru

Background. The knowledge of genetic control of vernalization response in the ultra-early accessions can facilitate bread wheat breeding for a high adaptive capacity. **Materials and methods.** The study involved the ultra-early lines Rico (k-65588) and Rimax (k-67257) as the earliest maturing lines in the VIR bread wheat collection, as well as 10 Rifor lines (k-67120, k-67121, k-67250-67256) with a high rate of development before heading. A late ripening accession 'Forlani Roberto' (k-42641) and 'Leningradskaya 6' variety (k-64900), regionally adapted to Northwestern Russia, were also studied. The alleles of the *Vrn* and *Ppd* genes were identified by the PCR analysis using the allele-specific primers published in literature sources. The response to vernalization (30 days at 3°C) and a short 12-hour day were determined using a methodology accepted at VIR. **Results.** The ultra-early lines respond to a short 12-hour day and 30-day vernalization very poorly. The genotype of ultra-early wheat lines is mainly represented by three genes, *Vrn-A1*, *Vrn-B1a*, and *Vrn-D1*, which ensure insensitivity to vernalization alongside with the expression of *Ppd-D1a*, which controls the response to photoperiod. The ultra-early lines Rifor 4 and Rifor 5 have a recessive allele *vrn-A1a*, like the original 'Forlani Roberto' accession. The lines Rifor 4 and Rifor 5 are vernalization-insensitive under the long day and have a very weak response under the short day (3.5±0.42 days and 4.0±0.61 days, respectively). However, 'Forlani Roberto' with the *vrn-A1a* gene responds to vernalization in the same way under any photoperiod (12.3±1.58 days and 12.2±0.74 days). **Conclusion** The ultra-early lines of bread wheat Rifor 4 and Rifor 5 with the *vrn-A1a* gene can have no response to vernalization or have a low level response. This effect can be a reason for the formation of a complex of modifier genes along with the dominant gene *Vrn-D1*, which forms during the hybridization of F₇₋₈ Rico × Forlani Roberto. The ultra-early lines of bread wheat Rico, Rimax and Rifor (k-67120, k-67121, k-67250-67256) can serve as effective sources of genes for earliness in common wheat breeding.

Key words: Spring bread wheat, ultra-earliness, Rifor lines, vernalization response, photoperiod, *Vrn* and *Ppd* gene alleles, PCR analysis, breeding

For citation:

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. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2021;4(3):26-36. (In Russ.).

DOI: 10.30901/2658-6266-2021-3-o2

Financial transparency. The authors have no financial interest in the presented materials or methods.

The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work. Additional information.

Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2658-6266-2021-3-o2> **The journal's opinion is neutral to the presented materials, the author, and his or her employer. All authors approved the manuscript. No conflict of interest.**

ORCID ID:

Rigin B.V. <https://orcid.org/0000-0001-9848-5795>

Zuev E.V. <https://orcid.org/0000-0001-9259-4384>

Matvienko I.I. <https://orcid.org/0000-0001-8233-5047>

Andreeva A.S. <https://orcid.org/0000-0002-6754-2897>

УДК 633.11:581.132.2

Поступила в редакцию: 22.11.2021

Принята к публикации: 13.12.2021

Acknowledgments: The research was performed within the framework of the State Assignment according to the Thematic Plan of VIR, Project No. 0662-2019-0006 "Search for, Viability Maintenance and Disclosure of the Potential of Hereditary Variation in the VIR Global Collection of Cereal and Groat Crops for the Development of an Optimized Genebank and its Sustainable Utilization in Plant Breeding and Crop Production".

Введение

Пшеницу возделывают в различных районах благодаря ее способности адаптироваться к разнообразным почвенным и климатическим условиям (Flaksberger, 1935; Razumov, 1961; Kamran et al., 2014). Наследственный потенциал мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. не однороден по реакции на яровизацию и разный фотопериод. Эти реакции относятся к основным механизмам процесса онтогенеза пшеницы (Skrupchinsky, 1975).

Заслуживает внимания группа ультраскороспелых яровых образцов мягкой пшеницы, у которых период посев–колошение проходит достаточно быстро и в условиях Северо-Запада России равен или меньше 51 суток. Районированный в этом регионе сорт ‘Ленинградская 6’ относится к среднеспелым формам. Согласно ранее проведенным исследованиям (Koshkin, 2012), ультраскороспелые образцы яровой пшеницы обнаружены преимущественно среди сортимента субтропических и тропических стран Средиземноморского региона, районов Азии, Центральной и Южной Америки. Образцы яровой мягкой пшеницы с высокой скоростью развития встречаются среди сортимента Канады, США, а также на северо-западе Европейской части России и восточных районов Сибири. Схожие формы, являющиеся результатом рекомбинационных процессов и целенаправленного отбора в процессе селекции, обнаружены среди пшениц и в других районах.

В целом, образцы с высокой скоростью развития могут быть источником желательных генов в селекции на скороспелость. Поэтому их всестороннее изучение важно, как для познания биологии развития растений злаков, так и для интенсификации селекционного процесса.

В отделе генетики ВИР создан ряд ультраскороспелых линий мягкой пшеницы. Так, среди межсортных гибридов яровой мягкой пшеницы выделена линия Рико (к-65588), в родословной которой имеется образец ‘СКФ’ (к-67258) и изогенная линия АНК-17В (к-60314) сорта ‘Новосибирская 67’. Ультраскороспелые линии СКФ и АНК-17В созданы соответственно Р.М. Карамышевым (Karamyshev, 1984) и С.Ф. Ковалем (Koval, 1997). Существенная особенность линии Рико состоит в том, что она, согласно исследованиям Е.В. Зуева, по скорости развития от посева до колошения превосходит другие образцы яровой мягкой пшеницы коллекции генетических ресурсов растений ВИР. На основании данных за 16 лет, период от посева до колошения Рико в условиях Северо-Запада России был равен $39,9 \pm 1,49$ дней, или короче на $14,8 \pm 1,22$ (в отдельные годы на 13 – 19) дней, чем у районированного сорта пшеницы ‘Ленинградская 6’ (Rigin et al., 2019).

Путем отбора среди гибридов Рико × Мах (к-57181, Германия) выделена константная линия Римакс (к-67257), которая по темпам развития, как и линия Рико, относится к ультраскороспелым формам. Линии незначительно различаются по периоду посев – колошение, по реакции

на яровизирующие температуры и разный фотопериод (Rigin et al., 2021).

Среди гибридов Рико × Forlani Roberto (к-42641, Сан-Марино) проведен отбор фенотипов по признаку «высокая скорость развития до колошения» с одновременным учетом элементов продуктивности. Выделены ультраскороспелые линии Рифор, практически не уступающие Рико по этому признаку. Быстрое развитие таких ультраскороспелых растений отмечено при испытании в различных экологических условиях, и не обнаружено смены рангов по этому признаку в отношении других образцов и гибридов яровой мягкой пшеницы. Возможно, такие темпы развития Рико и подобных этой линии форм характеризуют предел скорости развития растений мягкой пшеницы в период до колошения.

Ультраскороспелые линии не принадлежат к продуктивным представителям мягкой пшеницы, но могут быть интересны для селекции как источники эффективных генов скороспелости.

Скорость развития ультраскороспелых представителей *T. aestivum* находится под контролем генов *Vrn*, определяющих реакцию растений на яровизацию и тип развития, генов *Ppd*, контролирующих отзывчивость на фотопериод, а также факторов собственно скороспелости *Eps* (Gotoh, 1979; Laurie et al., 1995; Rigin, 2012; Fernandez-Calleja et al., 2021). Мы предполагаем, что наличие высоких темпов развития ультраскороспелых образцов Рико и Рифор обусловлено во многом экспрессией генов *Eps*, которые влияют на фенологию и, соответственно, на адаптацию растений.

Нечувствительность к длине дня у мягкой пшеницы находится под контролем трёх основных доминантных генов: гены *Ppd -D1* (прежний символ *Ppd 1*) *Ppd -B1* (*Ppd 2*) и *Ppd -A1* (*Ppd 3*) (Pirasteh, Welsh, 1975; Goncharov, 1987). Ген *Ppd -D1* мягкой пшеницы, локализованный в хромосоме 2D, является самым сильным по проявлению и обеспечивает способность растения не реагировать на длину дня при переходе к цветению. Гены *Ppd* оказывают влияние на проявление морфологических признаков и признаков продуктивности растений (Koshkin et al., 1998). Однако, не известны факты сцепления этих генов с генами, контролирующими качественные признаки у пшеницы (Goncharov, 2012).

Реакция мягкой пшеницы на яровизацию (тип развития) обусловлена экспрессией генов *Vrn -A1* (*Vrn 1*), *Vrn -B1* (*Vrn 2*), *Vrn -D1* (*Vrn 3*), *Vrn -D4* (*Vrn 4*) и другие. Основные гены *Vrn -A1*, *Vrn -B1* и *Vrn -D1* локализованы в хромосомах 5A, 5B и 5D, соответственно. Согласно литературным источникам (Pugsley, 1971; Klaimi, Qualset., 1974; Rigin, Pyzhenkova; 2011; Goncharov, 2012), отсутствие реакции на яровизацию может быть обеспечено любым доминантным геном *Vrn* или их сочетанием. При наличии рецессивных аллелей всех генов *Vrn* растение в различной степени реагирует на яровизацию ускорением перехода из вегетативного состояния в генеративное. Согласно Пагсли (Pugsley, 1971), доминантный ген *Vrn 1*

(синоним *Vrn -A1*) является эпистатичным по отношению к другим генам *Vrn*.

Аллели гена *Vrn -D1* могут влиять на проявление агрономических признаков (Tan, Yan, 2016). Процессы яровизации возможны в семенах в незрелом состоянии на материнском растении (Kostyuchenko, Zarubailo, 1935). По силе проявления доминантные гены можно распределить в таком порядке: *Vrn 1* > *Vrn 3* > *Vrn 4* > *Vrn 2* (Goncharov, Rigin, 1989).

Гены *Vrn* и *Ppd* имеют серии аллелей, что способствует возможности изменения продолжительности периода вегетации соответственно экологическим условиям репродукции растений (Bespalova et al., 2010). Отмечен параллелизм между аллельными вариантами генов, обеспечивающими изменчивость времени цветения у наиболее значимых культивируемых видов ячменя и пшеницы (Fernandez-Calleja et al., 2021).

Скорость развития является многофакторным признаком: помимо продуктов перечисленных выше генов, на него оказывают влияние фитогормоны, циркадные ритмы и другие факторы (Kiseleva, Salina, 2018). В ряде экспериментов на пшенице (Potokina et al., 2012; Zaitseva, Lemesh, 2015) и ячмене (Abdullaev et al., 2017) отмечено, что разная скорость развития злаков и некоторые признаки продуктивности могут быть связаны с определенным сочетанием аллелей генов *Vrn* и *Ppd*, но это интересное явление пока не подкреплено генетическими экспериментами.

Выявлены факты разнообразия аллелей генов *Vrn* и *Ppd* у групп сортов пшеницы из разных районов возде-

львания (Kamran et al., 2014; Kiss et al., 2014). В литературе имеется недостаточно информации о генетическом контроле признака «высокая скорость развития» мягкой пшеницы. Выше мы отмечали особое значение такой информации для познания биологии развития злаков и эффективной селекции на скороспелость. Цель нашего исследования – выявить аллельный состав генов *Vrn* и *Ppd* у линий яровой мягкой пшеницы с высокой скоростью развития (ультраскороспелых линий) и определить их реакцию на яровизацию.

Материал и методы

Опыты были проведены в 2016–2020 годах в условиях Северо-Запада России (г. Санкт-Петербург) на научно-производственной базе «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР). Исходным материалом явились ультраскороспелые линии яровой мягкой пшеницы Рико, Римакс и 10 линий Рифор (к-67120, к-67121, к-67250-67256). Кроме того, исследовали два сорта: позднеспелый образец ‘Forlani Roberto’ (к-42641, Сан-Марино) и ‘Ленинградская 6’ (к-64900). Последний районирован в Северо-Западном регионе России.

Для идентификации аллелей генов *Vrn -A1a*, *Vrn -B1* и *Vrn -D1*, контролирующих яровой тип развития, и гена *Ppd -D1a*, детерминирующего реакцию на фотопериод, использовали аллель-специфичные праймеры (табл. 1).

Таблица 1. Список использованных праймеров

Table 1. Primers used in the study

Тестируемый аллель гена/ The tested allele of a gene	Аллель-специфичные праймеры, использованные в ПЦР/ Allele specific primers used in PCR	Температура отжига/ Annealing temperature (°C)	Ожидаемый размер ДНК-фрагмента, пн/ Expected size of the DNA fragment, bp	Литературный источник/ Literature source
<i>Ppd-D1a</i>	Ppd1_F ACGCCTCCCACTACACTG Ppd1_R1 GTTGGTTCAAACAGAGAGC Ppd1_R2 CACTGGTGGTAGCTGAGATT	54	288	Beales et al., 2007
<i>ppd-D1b</i>	Ppd1_F ACGCCTCCCACTACACTG Ppd1_R1 GTTGGTTCAAACAGAGAGC Ppd1_R2 CACTGGTGGTAGCTGAGATT	54	414	Beales et al., 2007
<i>Vrn-A1a</i>	VRN1AF GAAAGGAAAAATTCTGCTCG VRN1-1R TGCACCTTCCCCCGCCCCAT	55	715 + 624	Yan et al., 2004

Тестируемый аллель гена/ The tested allele of a gene	Аллель-специфичные праймеры, использованные в ПЦР/ Allele specific primers used in PCR	Температура отжига/ Annealing temperature (°C)	Ожидаемый размер ДНК-фрагмента, пн/ Expected size of the DNA fragment, bp	Литературный источник/ Literature source
<i>vrn-A1</i>	VRN1AF GAAAGGAAAAATTCTGCTCG VRN1-1R TGCACCTTCCCCGCCCAT	55	484	Yan et al., 2004
<i>Vrn-B1a</i>	Intr1/B/F CAAGTGG AACGGTTAGGACA Intr1/B/R3 CTCATGCCAAAAATTGAAGATGA	58	709	Fu et al., 2005
<i>Vrn -B1c</i>	Intr1 ATCATCTTCTCCACCAAGGG Intr1/B/R3 CTCATGCCAAAAATTGAAGATGA	58	700	Shcherban et al., 2012
<i>vrn-B1</i>	Intr1/B/F CAAGTGG AACGGTTAGGACA Intr1/B/R4 CAAATGAAAAGGAATGAGAGCA	58	1149	Fu et al., 2005
<i>Vrn-D1</i>	Intr1/D/F GTTGCTGCCTCATCAAATCC Intr1/D/R3 GGTCACTGGTGGTCTGTGC	65	1671	Fu et al., 2005
<i>vrn-D1</i>	Intr1/D/F GTTGCTGCCTCATCAAATCC Intr1/D/R4 AAATGAAAAGGAACGAGAGCG	63	997	Fu et al., 2005

В молекулярно-генетический анализ включали по 5 растений каждой исследуемой линии. Геномную ДНК выделяли из 3-х дневных проростков СТАВ-методом (Graner et al., 1991). ПЦР осуществляли в объеме реакционной смеси 20 мкл. В состав смеси входили следующие компоненты: 60 нг ДНК; 1 ×буфер для Taq-полимеразы (Евроген, Россия), содержащий 2,5 mM MgCl₂; 150-500 мкмоль dNTPs; 0,1-0,5 мкмоль каждого из праймеров и 1 е.а. Taq полимеразы (Евроген, Россия). Концентрация dNTPs и праймеров зависела от анализируемого аллеля генов *Vrn -A1a*, *Vrn -B1*, *Vrn -D1* и *Ppd -D1a* (Zlotina et al., 2012). Разделение фрагментов проводили с помощью электрофореза в 2% агарозном геле. Гели окрашивали бромистым этидием и фотографировали в проходящем УФ свете с использованием системы гель-документации Gel Doc XR (BioRad, США). Для определения размеров фрагментов использовали маркер молекулярного веса GeneRuler 1 kb Plus DNA Ladder (Thermo Scientific, Россия¹).

Реакция растений на короткий день определена в условиях 18-часового естественного и 12-часового короткого дней по методике ВИР (Koshkin, 2012). Яровизацию проводили путем выращивания растений в течение 30 дней при температуре 3°C. Скорость развития каждого растения оценивали на площадке с регулируемым фото-периодом – от появления первого листа до колошения. Статистическая обработка полученных данных выполнена с помощью Microsoft Excel 2010 по стандартной методике (Zaytsev, 1984). Вычисление средней арифметической для значений по каждому признаку сопровождалось определением их доверительных интервалов, рассчитанных при уровне значимости P, равном 0,05.

Результаты и обсуждение

Среди образцов исследованной нами коллекции ультраскороспелых линий яровой мягкой пшеницы линия Рико, как и ее производная Римакс, имели самый корот-

¹ **От Редактора:** АО «Термо Фишер Сайентифик» поставляет продукцию под брендом Thermo Scientific и является официальным представительством Thermo Fisher Scientific, США в России.

¹ **Editor's note:** Thermo Fisher Scientific JSC delivers products under the Thermo Scientific brand and is the official representative of Thermo Fisher Scientific, USA, in Russia.

кий период от посева до колошения. По сравнению с районированным сортом 'Ленинградская 6', линии Рифо и Римакс в условиях регулируемого фотопериода оказались в среднем скороспелее на 6,3 суток (сут), что принципиально важно для селекции.

Изученные нами представители коллекции ультраскороспелых линий Рифор по скорости развития до колошения не существенно отличаются от Рифо как в услови-

ях длинного, так и короткого дней (табл. 2). Не отмечено существенной разницы в реакции на разный фотопериод между линиями Рифор, образцами сортов 'Ленинградская 6' и 'Forlani Roberto'. Так, период посев – колошение у линии Рифор 1 в условиях короткого дня по сравнению с длинным увеличился на $2,2 \pm 0,31$ сут, у линии Рифор 5 – на $5,8 \pm 1,33$ сут.

Таблица 2. Генотипы линий Рифор и их реакция на яровизацию при разном фотопериоде
Table 2. Genotypes of Rifor lines and their vernalization response at different photoperiods

Номер каталога ВИР/ VIR catalogue number	Линия, сорт/ Line, variety	Фото-период, час/ Photo-period, hour	Период от посева до колошения, сутки/ The period from sowing to earing, days		Реакция на яровизацию, сутки/ Vernalization response, days	Реакция на фотопериод, сутки/ Photoperiod response, days	Генотип/ Genotype
			без яровизации/ without vernalization	с яровизацией/ with vernalization			
67120	Рифор 1/ Rifor 1	18	31,9±0,10	32,8±0,36	0,9±0,37	2,2±0,31	<i>Vrn -A1,</i> <i>Vrn -B1a,</i> <i>Vrn -D1,</i> <i>Ppd -D1a</i>
		12	34,1±0,30	34,6±0,28	0,5±0,41		
67249	Рифор 2/ Rifor 2	18	35,1±0,39	33,1±0,18	2,0±0,42	1,2±0,53	<i>Vrn -A1,</i> <i>Vrn -B1a,</i> <i>Vrn -D1,</i> <i>Ppd -D1a</i>
		12	36,3±0,37	35,0±0,29	1,3±0,47		
67250	Рифор 3/ Rifor 3	18	33,0±0,44	31,6±0,27	1,4±0,51	2,8±1,60	<i>Vrn -A1,</i> <i>Vrn -B1a,</i> <i>Vrn -D1,</i> <i>Ppd -D1a</i>
		12	35,8±0,61	35,2±0,13	0,6±0,62		
67251	Рифор 4/ Rifor 4	18	33,0±0,21	33,5±0,27	0,5±0,72	5,6±0,37	<i>vrn -A1a,</i> <i>Vrn -B1a,</i> <i>Vrn -D1,</i> <i>Ppd -D1a</i>
		12	38,6±0,32	35,1±0,28	3,5±0,42		
67252	Рифор 5/ Rifor 5	18	35,2±0,42	33,9±0,10	1,3±0,43	5,8±1,33	<i>vrn -A1a,</i> <i>Vrn -B1a,</i> <i>Vrn -D1,</i> <i>Ppd -D1a</i>
		12	41,0±1,27	37,0±0,60	4,0±0,61		
67121	Рифор 6/ Rifor 6	18	34,5±0,48	32,5±0,62	2,0±0,78	1,7±1,01	<i>Vrn -A1,</i> <i>Vrn -B1a,</i> <i>Vrn -D1,</i> <i>Ppd -D1a</i>
		12	36,2±0,89	35,0±0,39	1,2±0,91		
67253	Рифор 7/ Rifor 7	18	31,7±0,21	31,0±0,27	0,7±0,34	2,8±0,33	<i>Vrn -A1,</i> <i>Vrn -B1a,</i> <i>Vrn -D1,</i> <i>Ppd -D1a</i>
		12	34,5±0,27	33,6±0,16	0,4±0,31		
67254	Рифор 8/ Rifor 8	18	37,7±0,37	35,2±0,44	2,5±0,57	6,2±0,50	<i>Vrn -A1,</i> <i>vrn -B1,</i> <i>Vrn -D1,</i> <i>Ppd -D1a</i>
		12	43,9±0,35	40,4±0,31	3,5±0,46		

Номер каталога ВИР/ VIR catalogue number	Линия, сорт/ Line, variety	Фото-период, час/ Photo-period, hour	Период от посева до колошения, сутки/ The period from sowing to earing, days		Реакция на яровизацию, сутки/ Vernalization response, days	Реакция на фотопериод, сутки/ Photoperiod response, days	Генотип/ Genotype
			без яровизации/ without vernalization	с яровизацией/ with vernalization			
67255	Рифор 9/ Rifor 9	18	31,6±0,31	31,3±0,15	0,3±0,34	3,5±0,35	<i>Vrn -A1,</i> <i>Vrn -B1a,</i> <i>Vrn -D1,</i> <i>Ppd -D1a</i>
		12	35,1±0,18	34,1±0,23	1,0±0,29		
67256	Рифор 10/ Rifor 10	18	31,6±0,56	30,5±0,17	1,1±0,58	3,9±0,97	<i>Vrn -A1,</i> <i>Vrn -B1a,</i> <i>Vrn -D1,</i> <i>Ppd -D1a</i>
		12	35,5±0,80	34,1±0,41	1,4±0,89		
65588	Рико/ Riko	18	29,4±0,31	30,7±0,37	1,3±0,48	2,9±0,43	<i>Vrn -A1,</i> <i>Vrn -B1a,</i> <i>Vrn -D1,</i> <i>Ppd -D1a</i>
		12	32,3±0,30	31,5±0,27	0,8±0,40		
67257	Rimax	18	29,8±0,31	31,7±0,35	1,9±0,48	2,5±0,43	<i>Vrn -A1,</i> <i>Vrn -B1a,</i> <i>Vrn -D1,</i> <i>Ppd -D1a</i>
		12	32,3±0,30	33,5±0,27	1,2±0,40		
42641	‘Forlani Roberto’	18	56,5±1,56	44,2±0,29	12,3±1,58	2,5±1,66	<i>vrn -A1,</i> <i>Vrn -B1a,</i> <i>Vrn -D1</i> <i>Ppd -D1a</i>
		12	59,0±0,58	46,8±0,48	12,2±0,74		
64900	‘Ленинградская 6’ ‘Leningradskaya 6’	18	36,5 ±0,31	36,3±0,76	0,2±0,81	4,7±0,36	<i>Vrn -A1a,</i> <i>Vrn -B1c,</i> <i>vrn -D1,</i> <i>ppd -D1c</i>

У мягкой пшеницы реакция на предпосевную яровизацию является количественным признаком: отмечается проявление модификационной изменчивости в зависимости от неконтролируемых условий эксперимента и года репродукции (Rigin, 2012). Отмечена очень слабая реакция на яровизацию ультраскороспелых линий Рифор с колебанием в условиях длинного дня от 0,3±0,34 сут. (Рифор 9) до 2,5±0,57 сут. (Рифор 8); при коротком дне – от 0,5±0,41 сут. (Рифор 1) до 4,0±0,61 сут. (Рифор 5). В этих же пределах наблюдалась реакция на яровизацию у образцов Рико, Rimax и у сорта ‘Ленинградская 6’. У образца ‘Forlani Roberto’ реакция на яровизацию была средней, как в условиях длинного (12,3±1,58), так и корот-

кого (12,2±0,74) дней.

У исследованных ультраскороспелых линий Рифор, а также у Рико, Rimax, сортов ‘Forlani Roberto’ и ‘Ленинградская 6’ с помощью молекулярных маркеров нами идентифицированы аллели генов *Vrn -A1*, *Vrn -B1a*, *Vrn -D1*, *Ppd -D1a* (см. табл. 2, рис. 1, 2). Так, линии Рифор 1 – 10 имеют гены *Vrn -A1*, *Vrn -B1a*, *Vrn -D1*, *Ppd -D1a*; линии Рифор 4 и Рифор 5 – *vrn -A1a*, *Vrn -B1a*, *Vrn -D1*, *Ppd -D1a*; линия Рифор 8 – *Vrn -A1*, *vrn -B1*, *Vrn -D1*, *Ppd -D1a4*; образец ‘Forlani Roberto’ – *vrn -A1*, *Vrn -B1a*, *Vrn -D1*, *Ppd -D1a*; сорт ‘Ленинградская 6’ – *Vrn -A1a*, *Vrn -B1c*, *vrn -D1*, *ppd -D1c*.

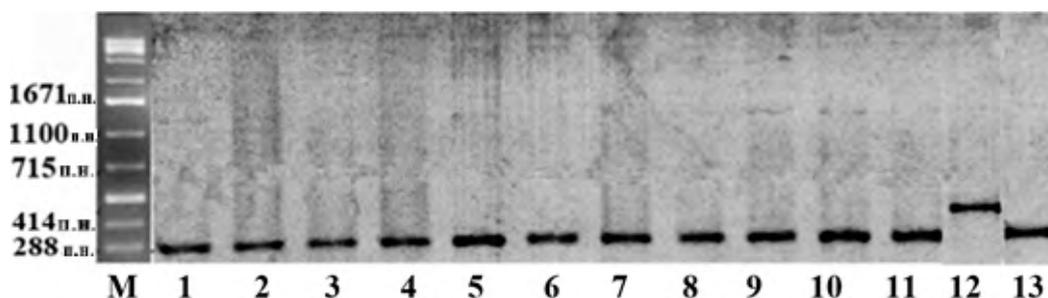


Рис. 1. Продукты амплификации ДНК ультраскороспелых линий Рифор яровой мягкой пшеницы с аллель-специфичными праймерами. Фрагмент 288 пн характерен для доминантного аллеля *Ppd -D1a*, фрагмент 414 пн – для рецессивного аллеля *ppd -D1b*.

1 – Рифор 1; 2 – Рифор 2; 3 – Рифор 3; 4 – Рифор 4; 5 – Рифор 5; 6 – Рифор 6;
7 – Рифор 7; 8 – Рифор 8; 9 – Рифор 9; 10 – Рифор 10; 11 – Рико 11; 12 – сорт
'Ленинградская 6'; 13 – 'Forlani Roberto'; М – Маркер молекулярного веса ДНК

Fig. 1. Amplification of DNA products of the spring bread wheat Rifor ultra early line with allele-specific primers. The 288 bp fragment is characteristic of dominant *Ppd -D1a* allele, the 414 bp fragment is characteristic of recessive *ppd -D1b* allele.

1 – Rifor 1; 2 – Rifor 2; 3 – Rifor 3; 4 – Rifor 4; 5 – Rifor 5; 6 – Rifor 6;
7 – Rifor 7; 8 – Rifor 8; 9 – Rifor 9; 10 – Rifor 10; 11 – Rico 11; 12 – 'Leningradskaya 6';
13 – 'Forlani Roberto'; М – DNA molecular weight marker

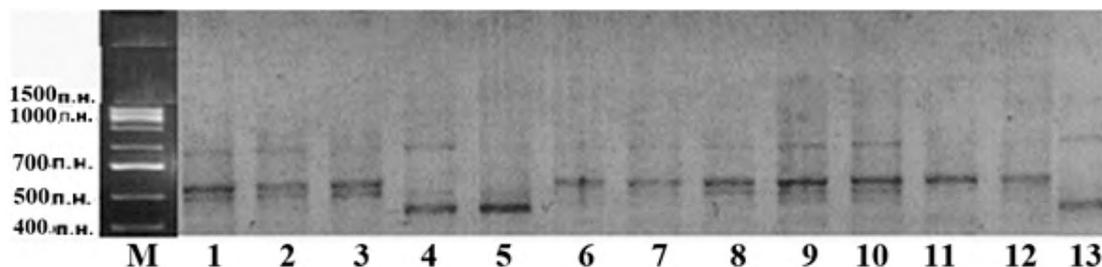


Рис. 2. Продукты амплификации ДНК ультраскороспелых линий Рифор яровой мягкой пшеницы с аллель-специфичными праймерами. Фрагмент 715 пн характерен для доминантного аллеля *Vrn -A1a*, фрагмент 624 пн характерен для рецессивного аллеля *vrn -A1a*

1 – Рифор 1; 2 – Рифор 2; 3 – Рифор 3; 4 – Рифор 4; 5 – Рифор 5; 6 – Рифор 6; 7 – Рифор 7; 8 – Рифор 8;
9 – Рифор 9; 10 – Рифор 10; 11 – Рико 11; 12 – сорт 'Ленинградская 6'; 13 – 'Forlani Roberto';
М – маркер молекулярного веса ДНК

Fig. 2. Electrophoresis of DNA amplification products of the spring bread wheat ultra early line Rifor with allele-specific primers. The 715 bp fragment is characteristic of dominant *Vrn -A1a* allele, the 624 bp fragment is characteristic of the recessive *vrn -A1a* allele

1 – Rifor 1; 2 – Rifor 2; 3 – Rifor 3; 4 – Rifor 4; 5 – Rifor 5; 6 – Rifor 6; 7 – Rifor 7; 8 – Rifor 8; 9 – Rifor 9;
10 – Rifor 10; 11 – Rico 11; 12 – 'Leningradskaya 6'; 13 – 'Forlani Roberto';
М – DNA molecular weight marker

В нашем эксперименте ультраскороспелые линии Рифор 1 – 3, Рифор 6 – 10, Римах и Рико имеют доминантный аллель *Vrn -Ala*, наряду с доминантными аллелями других генов *Vrn*, что способствует почти полному ингибированию реакции этих ультраскороспелых образцов на 30-дневную яровизацию, которая в условиях длинного и короткого дней равна в среднем 1,09 и 3,0 сут, соответственно.

Интересным является следующий факт. Линии Рифор 4 и Рифор 5, так же как вышеперечисленные ультраскороспелые образцы, не реагируют или очень слабо реагируют на яровизацию несмотря на то, что они обладают рецессивным аллелем *vrn -Ala*. Такой же аллель *vrn -Ala* имеет и образец 'Forlani Roberto', который наряду с Рико участвовал в происхождении всех линий Рифор. В отличие от линий Рифор 4 и Рифор 5, растения 'Forlani Roberto' с геном *vrn -Ala* имеют явно выраженную реакцию на предпосевную яровизацию в условиях длинного и короткого дней (соответственно 12,3±1,58 сут. и 12,2±0,74 сут). Подобные результаты получены в трёх независимых экспериментах.

Одним из возможных объяснений может быть активное ингибирование яровизации доминантным аллелем гена *Vrn -DI* в случае отсутствия в генотипе доминантного аллеля *Vrn -Ala*.

Другим объяснением этого явления может быть следующее. Как было отмечено выше, линии Рифор 4 и Рифор 5 отобраны в 6–7-м поколении гибридов ультраскороспелого образца Рико с позднеспелым 'Forlani Roberto'. По ряду морфологических признаков и скорости развития, эти линии практически не различаются. Поэтому возможно, что линии Рифор 4 и Рифор 5 получили от 'Forlani Roberto' один и тот же рецессивный аллель *vrn -Ala*. В процессе рекомбинации у гибридов F₇₋₈ Рико × 'Forlani Roberto' сформировался комплекс генов-модификаторов, который наряду с доминантным геном *Vrn -DI*, способен ингибировать отзывчивость на яровизацию линий Рифор 4 и Рифор 5. Этот эффект особенно заметен на фоне длинного дня, когда не наблюдается реакции на этот фактор (0,5±0,72 и 1,3±0,43 сут, соответственно у Рифор 4 и Рифор 5). В условиях короткого дня у Рифор 4 и Рифор 5 отмечена незначительная, но достоверная, реакция на этот температурный фактор: 3,5±0,42 сут и 4,0±0,61 сут, соответственно.

Заключение

Ультраскороспелые линии яровой мягкой пшеницы *T. aestivum* Рифор (к-67120, к-67121, к-67250 -67256) и Римах (к-67257) по скорости развития до колошения несущественно отличаются от самого скороспелого образца Рико (к-65588) в коллекции ВИР как в условиях длинного, так и короткого дней. Эти линии очень слабо реагируют на короткий 12-часовой день и 30-дневную яровизацию. Генотип ультраскороспелых линий яровой мягкой пшеницы в основном представлен тремя генами

Vrn -Al, *Vrn -Bl* и *Vrn -DI*, обеспечивающими нечувствительность к яровизации на фоне экспрессии гена *Ppd -D1a*, контролирующего реакцию на фотопериод.

Генотипы ультраскороспелых линий Рифор 4 и Рифор 5, в отличие от других линий Рифор, имеют рецессивный аллель гена *vrn -Ala*, как и исходный образец 'Forlani Roberto', но линии Рико 4 и Рико 5 нечувствительны к яровизации в условиях длинного дня и имеют очень слабую, но достоверную, реакцию на этот фактор при коротком 12-часовом дне (3,5±0,42 сут и 4,0±0,61 сут, соответственно).

'Forlani Roberto' одинаково реагирует на яровизацию при любом фотопериоде (12,3±1,58 сут и 12,2±0,74 сут). Вполне возможно, отсутствие реакции на яровизацию линий Рифор 4 и Рифор 5 обеспечивает комплекс генов-модификаторов наряду с доминантным геном *Vrn -DI*, который сформировался в процессе рекомбинации у гибридов F₇₋₈ Рико × 'Forlani Roberto'. Ультраскороспелые линии мягкой пшеницы Рифор (к-67120, к-67121, к-67250-67256) и Римах (к-67257) могут быть эффективными источниками генов скороспелости в селекции мягкой пшеницы.

Литература/References

- Abdullaev R.A., Alpatieva N.V., Zveinek I.A., Batasheva B.A., Anisimova I.N., Radchenko E.E. Allelic diversity of the *Ppd* and *Vrn* genes involved in control of the duration of shooting-ear stage in Dagestanian Barley accessions. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2017;178(4):56-65. [in Russian] (Абдуллаев Р.А., Алпатьева Н.В., Звейнек И.А., Баташева Б.А., Анисимова И.Н., Радченко Е.Е. Аллельное разнообразие генов *Ppd* и *Vrn*, участвующих в контроле продолжительности стадии стрелбы-колошения у образцов дагестанского ячменя. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2017;178(4):56-65). DOI: 10.30901/2227-8834-2017-4-56-65
- Beales J., Turner A., Griffiths S., Snape J., Laurie D. A pseudo response regulator is misexpressed in the photoperiod insensitive *Ppd-D1a* mutant of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*. 2007;115(5):721-733. DOI: 10.1007/s00122-007-0603-4
- Bespalova L.A., Koshkin V.A., Potokina E.K., Matvienko I.I., Mitrofanova O.P., Gusenkova E.A., Filobok V.A. Photoperiodic sensitivity and molecular labeling of *Ppd* and *Vrn* genes in connection with the selection of alternative lifestyle wheat varieties. *Reports of the Russian Academy of Agricultural Sciences*. 2010;6:3-6. [in Russian] (Беспалова Л.А., Кошкин В.А., Потокина Е.К., Матвиенко И.И., Митрофанова О.П., Гусenkova Е.А., Филобок В.А. Фотопериодическая чувствительность и молекулярное маркирование генов *Ppd* и *Vrn* в связи с селекцией сортов пшеницы альтернативного образа жизни. *Доклады Российской Академии сельскохозяйственных наук*. 2010;6:3-6).
- Fernandez-Calleja M., Casas Ana M., Igartua E. Major flowering time genes of barley: allelic diversity, effects, and comparison with wheat. *Theoretical and Applied Genetics*. 2021;134:1867-897. DOI: 10.1007/s00122-021-03824-z
- Flaksberger K.A. Wheat – genus *Triticum* L. In: *Flora of cultivated plants. Vol. 1. Cereals – wheat*. Moscow; Leningrad: State Agricultural Publishing Company; 1935. p.19-434. [in Russian] (Фляксбергер К.А. Пшеницы – род *Triticum* L. В кн.: *Культурная флора СССР. Т. 1. Хлебные злаки – пшеница*. Москва; Ленинград: Сельхозгиз; 1935. С.19-434).
- Fu D., Szucs P., Yan L., Helguera M., Skinner J.S., von Zitzewitz J. et al. Large deletions within the first intron in *VRN-1* are associated with spring growth habit in barley and wheat. *Molecular Genetics*

- and Genomics. 2005;273(1):54-65. DOI: 10.1007/s00438-004-1095-4
- Goncharov N.P. Genetic control of photoperiodic sensitivity in soft wheat. *Research Bulletin of the N.I. Vavilov Institute of Plant Industry*. 1987;174:7-11. [in Russian] (Гончаров Н.П. Генетический контроль фотопериодической чувствительности у мягкой пшеницы. *Научно-технический бюллетень Всесоюзного научно-исследовательского института растениеводства им. Н.И. Вавилова*. 1987;174:7-11).
- Goncharov N.P. Comparative genetics of wheats and their related species. 2nd ed. Novosibirsk: Academic Publishing House "GEO"; 2012. [in Russian] (Гончаров Н.П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей. 2-е изд. Новосибирск: Академическое издание «Гео»; 2012).
- Goncharov N.P., Rigin B.V. On the number of dominant *Vrn* genes that determine the spring type of development. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 1989;128:71-74. [in Russian] (Гончаров Н.П., Ригин Б.В. К вопросу о числе доминантных генов *Vrn*, определяющих яровой тип развития. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1989;128:71-74).
- Gotoh T. Genetic Studies on Growth Habit of some Important Spring Wheat Cultivars in Japan, with Special Reference to the Identification of the Spring Genes Involved. *Japanese Journal of Breeding*. 1979;29(2):133-145. DOI: 10.1270/jsbbs1951.29.133
- Graner A., Jahoor A., Schondelmaier J., Siedler H., Pillen K., Fischbeck G. et al. Construction of an RFLP map of barley. *Theoretical and Applied Genetics*. 1991;83(2):250-256. DOI: 10.1007/BF00226259
- 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: 10.12983/ijrsas-2014-p0016-0022
- Karamyshev R.M. Inheritance in F₁ and F₂ of emergence-earling period when crossing ultra early spring soft wheat varieties differing in geographical provenance: (short messages). *Bulletin of Applied Botany, Genetics and Plant Breeding*. 1984;85:97-98. [in Russian] (Карамышев Р.М. Наследование периода от всходов до колошения в F₁ и F₂ при скрещивании ультраскороспелых сортов яровой мягкой пшеницы разного географического происхождения (краткие сообщения). *Сборник научных трудов по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1984;85:97-98).
- Kiseleva A.A., Salina E.A. Genetic regulation of common wheat heading time. *Russian Journal of Genetics*. 2018;54(4):375-388. DOI: 10.1134/S1022795418030067
- Kiss T., Balla K., Veisz O., Lang L., Bedo Z., Griffiths S., Isaac P., Karsai I. Allele frequencies in the *VRN-A1*, *VRN-B1* and *VRN-D1* vernalization response and *PPD-B1* and *PPD-D1* photoperiod sensitivity genes, and their effects on heading in a diverse set of wheat cultivars (*Triticum aestivum* L.). *Molecular Breeding*. 2014;34:297-310. DOI: 10.1007/s11032-014-0034-2
- Klaimi Y.Y., Qalset C.O. Genetics of heading time in wheat (*Triticum aestivum* L.). II. The inheritance of vernalization response. *Genetics*. 1974;76(1):119-133.
- Koshkin V.A. Methodological approaches of diagnosis of photoperiodic sensitivity and earliness of plants. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2012;170:118-129. [in Russian] (Кошкин В.А. Методические подходы в диагностике фотопериодической чувствительности и скороспелости растений. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2012;170:118-129).
- Koshkin V.A., Merezko A.F., Matvienko I.I. Influence of photoperiod and *Ppd* genes on morphophysiological traits of homozygous wheat lines with different photoperiodic sensitivity. *Reports of the Russian Academy of Agricultural Sciences*. 1998;4:8-10. [in Russian] (Кошкин В.А., Мережко А.Ф., Матвиенко И.И. Влияние фотопериода и генов *Ppd* на морфофизиологические признаки гомозиготных линий пшеницы с различной фотопериодической чувствительностью. *Доклады Российской академии сельскохозяйственных наук*. 1998;4:8-10).
- Kostyuchenko I.A., Zarubailo T.Ya. Natural vernalization of grain on a plant during ripening (Estesnennaya yarovizatsiya zerna na rastenii v period sozrevaniya). *Seleksiya i Semenovodstvo = Selection and Seed Production*. 1935;3(11):39-42. [in Russian] (Костюченко И.А., Зарубайло Т.Я. Естественная яровизация зерна на растении в период созревания. *Селекция и семеноводство*. 1935;3(11):39-42.)
- Koval S.F. The catalog of near-isogenic lines of Novosibirskaya-67 common wheat and principles of their use in experiment. *Russian Journal of Genetics*. 1997;33(8):995-1000. [in Russian] (Коваль С.Ф. Каталог изогенных линий сорта мягкой пшеницы Новосибирская 67 и принципы их использования в эксперименте. *Генетика*. 1997;33(8):1168-1173).
- Laurie D.A., Pratchett N., Snape J.W., Bezant J.H. RFLP mapping of five major genes and eight quantitative trait loci controlling flowering time in a winter × spring barley (*Hordeum vulgare* L.) cross. *Genome*. 1995;38:575-585. DOI: 10.1139/g95-074
- Pirasteh B., Welsh J.R. Monosomic analysis of photoperiod response in wheat. *Crop Science*. 1975;15(4):503-505.
- Potokina E.K., Koshkin V.A., Alekseeva E.A., Matvienko I.I., Filobok V.A., Bespalova L.A. The combination of the *Ppd* and *Vrn* gene alleles determines the heading date in common wheat varieties. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2012;2(4):311-318. DOI: 10.1134/S2079059712040089
- Pugsley A.T. A genetic analysis of the spring-winter habit of growth in wheat. *Australian Journal of Agricultural Research*. 1971;22:21-23.
- Razumov V.I. Environment and development of plants (Sreda i razvitiye rastenii). 2nd ed. Moscow; Leningrad: Selkhozizdat; 1961. [in Russian] (Разумов В.И. Среда и развитие растений. 2-е изд. Москва; Ленинград: Сельхозиздат; 1961).
- Rigin B.V. Spring type of common wheat (*Triticum aestivum* L.) development: phenological and genetical aspects. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2012;170:17-33. [in Russian] (Ригин Б.В. Яровой тип развития мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.): фенологический и генетический аспекты. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2012;170:17-33).
- Rigin B.V., Pyzhenkova Z.S. The genes controlling vernalization response and earliness *per se* in ultra-early forms of spring bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2011;168:39-49. [in Russian] (Ригин Б.В., Пыженкова З.С. Гены, контролирующие реакцию на яровизацию и скороспелость *per se* ультраскороспелых форм яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.). *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2011;168:39-49).
- 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.). *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2021;182(2):1-8. [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 прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2021;182(2):1-8). DOI: 10.30901/2227-8834-2021-2-81-88.
- 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. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2019;180(4):94-98. [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 прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2019;180(4):94-98). DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-94-98.
- 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. *Molecular Breeding*. 2012;29(3):675-685. DOI: 10.1007/s11032-011-9581-y
- Skrpichinsky V.V. Photoperiodism - its origin and evolution (Fotoperiodizm - ego proiskhozhdenie i evolyutsiya). Leningrad: Nauka; 1975. [in Russian] (Скрипчинский В.В. Фотопериодизм - его происхождение и эволюция. Ленинград: Наука; 1975).
- Tan C., Yan L. Duplicated, deleted and translocated *VRN2* genes in hexaploid wheat. *Euphytica*. 2016; 208:277-284. DOI: 10.1007/s10681-015-1589-7
- Yan L.D., Helguera M., Kato K., Fukuyama S., Sherman J., Dubcovsky J. Allelic variation at the *VRN1* promoter region in polyploid

wheat. *Theoretical and Applied Genetics*. 2004;109(8):1677-1686. DOI: 10.1007/s00122-004-1796-4
Zaitsev G.N. Mathematical statistics in experimental botany (Matemat-

icheskaya statistika v eksperimentalnoy botanike). Moscow: Nauka; 1984. [in Russian] (Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. Москва: Наука; 1984).