



Доноры ультраскороспелости в селекции яровой мягкой пшеницы

Б. В. Ригин^{1*}, Е. Р. Шрейдер², И. И. Матвиенко¹, А. С. Андреева¹, Е. В. Зуев¹

¹Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), Санкт-Петербург, Россия

²Челябинский научно-исследовательский институт сельского хозяйства (ЧНИИСХ), п. Тимирязевский, Россия

Автор, ответственный за переписку: Борис Викторович Ригин, riginbv@mail.ru

Знания о продуктивности и генетическом контроле скорости развития ультраскороспелых линий будут способствовать эффективному их использованию в селекции мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. на высокую адаптивную способность. Исследовали ультраскороспелые линии Рико (k-65588), Рима (k-67257), (происходящие от F₃ Rico × 'Max', k-57181), серии линий Фори 1-8 (происхождение от F₄ 'Photon' × Rico) и Рифор 1-13, (происходящие от F_{7,8} Rico × 'Forlani Roberto'), а также образцы 'Фотон' (k-55696), 'Forlani Roberto' (k-42641). В качестве стандартов в ВИР использовали сорта 'Ленинградская 6' (k-64900) и 'Ленинградская 97' (k-62935), в ЧНИИСХ – 'Челяба 2' (k-64379). Аллели генов *Vrn* и *Ppd* идентифицировали ПЦР-анализом с использованием опубликованных аллель-специфичных праймеров. Реакция на яровизацию (30 суток при 3°C) и на короткий 12-часовой день определена по методике ВИР. Ультраскороспелость линий мягкой пшеницы ассоциирована с наличием доминантных аллелей *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, *Ppd-B1* и *Ppd-D1*. Самый короткий период всходы-колошение в двух пунктах анализа отмечен у Рико – 39,9 ± 1,49 суток, что меньше, чем у районированных сортов на 14,8 ± 1,22 суток. Генотип Рико: *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, *Ppd-B1* и *Ppd-D1*. В генотипе Рима найдены разные аллели генов *Ppd-D1* и *Vrn-B1*, вероятно образовавшиеся в результате рекомбинационных процессов у гибридов Рико × 'Max'. На фоне короткого фотопериода (12 часов) гены Рико и Рима могут взаимодействовать по типу кумулятивной полимерии, что не наблюдается в условиях длинного дня. В отличие от других линий Рифор, линии Рифор 4 и Рифор 5, как и образец 'Forlani Roberto' обладают рецессивным аллелем *vrn-A1a*. Однако Рифор 4 и Рифор 5 на яровизацию не реагируют, а 'Forlani Roberto' отзывается на этот фактор. Возможно отсутствие реакции на яровизацию у Рифор 4 и Рифор 5, с рецессивным аллелем *vrn-A1a*, обеспечивается комплексом генов-модификаторов наряду с доминантным геном *Vrn-D1*, который сформировался в процессе генетической рекомбинации у гибридов F_{7,8} Рико × 'Forlani Roberto'. Выделены рекомбинанты яровой мягкой пшеницы, сочетающие ультраскороспелость и сравнительно высокую продуктивность колоса. Урожай зерна с 1 м² посевов новых ультраскороспелых линий в отдельные годы может достигать 90% от урожая сорта 'Ленинградская 97'. Ультраскороспелые линии целесообразно использовать в качестве доноров высокой скорости развития в селекции мягкой пшеницы с учетом их генетических особенностей.

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L., ультраскороспелость, реакция на яровизацию, фотопериод, элементы продуктивности, взаимодействие генов

Благодарности: Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту «FGEM-2022-009» «Структурирование и раскрытие потенциала наследственной изменчивости мировой коллекции зерновых и крупяных культур ВИР для развития оптимизированного генбанка и рационального использования в селекции и растениеводстве».

Для цитирования: Ригин Б.В., Шрейдер Е.Р., Матвиенко И.И., Андреева А.С., Зуев Е.В. Доноры ультраскороспелости в селекции яровой мягкой пшеницы. *Биотехнология и селекция растений*. 2022;5(3):5-14. DOI: 10.30901/2658-6266-2022-3-03

Прозрачность финансовой деятельности. Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах. Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы. Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы.

© Ригин Б.В., Шрейдер Е.Р., Матвиенко И.И., Андреева А.С., Зуев Е.В., 2022

Original article

DOI: 10.30901/2658-6266-2022-3-03

Donors of ultra-earliness for spring common wheat breeding

B. V. Rigin^{1*}, E. R. Schreider², I. I. Matvienko¹, A. S. Andreeva¹, E. V. Zuev¹¹N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), St. Petersburg, Russia²Chelyabinsk Scientific Research Institute of Agriculture (ARI), Timiryazevsky, Russia**Corresponding author:** Boris V. Rigin, riginbv@mail.ru

Knowledge of productivity and genetic control of the rate of ultra-early lines development will facilitate their use in breeding of common wheat *Triticum aestivum* L. for high adaptive capacity. The research focused on ultra-early lines Rico (k-65588), Rimax (k-67257) (progeny of F₃ Rico × ‘Max’, k-57181), Fori 1-8 line series (progeny of F₄ ‘Photon’ × Rico) and Rifor 1-13 (progeny of F₇₋₈ Rico × ‘Forlani Roberto’), as well as on the accessions ‘Photon’ (k-55696) and ‘Forlani Roberto’ (k-42641). The varieties ‘Leningradskaya 6’ (k-64900) and ‘Leningradskaya 97’ (k-62935) were used as standards in VIR, and ‘Chelyaba 2’ (k-64379) was used in Chelyabinsk ARI. The alleles of *Vrn* and *Ppd* genes were identified by PCR using the published allele-specific primers. Responses to vernalization (30 days at 3°C) and to a short 12-hour day were determined according to the VIR guidelines. The ultra-earliness of common wheat lines is associated with the presence of dominant alleles *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, *Ppd-B1*, *Ppd-D1*, and possibly *Eps*. The shortest emergence-to-heading period at two experimental locations was noted for Rico (39.9 ± 1.49 days), which is 14.8 ± 1.22 days earlier than the development of region-adapted varieties. The Rico genotype contains *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, *Ppd-B1* and *Ppd-D1*. In the Rimax genotype, different alleles of the *Ppd-D1* and *Vrn-B1* genes were found, possibly being a result of recombination processes in Rico × ‘Max’ hybrids. Under a short photoperiod (12 hours), the Rico and Rimax genes can interact in a cumulative polymeric mode, which is not the case in long-day environments. Unlike other Rifor lines, Rifor 4 and Rifor 5, as well as ‘Forlani Roberto’, have a recessive *vrn-A1a* allele. However, Rifor 4 and Rifor 5 do not respond to vernalization, while ‘Forlani Roberto’ is responsive to this factor. The absence of response to vernalization in Rifor 4 and Rifor 5 possessing the recessive *vrn-A1a* allele is possibly provided by a complex of modifier genes along with the dominant *Vrn-D1* gene, which was formed during recombination in F₇₋₈ Rico × ‘Forlani Roberto’ hybrids. Recombinants of spring common wheat, combining ultra-earliness and relatively high ear productivity, have been identified. Grain yield per 1 m² of new ultra-early lines in some years can reach 90% of that of the ‘Leningradskaya 97’. It is expedient to use ultra-early lines as donors of high-rate development in common wheat breeding, considering genetic peculiarities of the source lines.

Key words: *Triticum aestivum* L., ultra-early maturity, response to vernalization, photoperiod, productivity elements, gene interaction

Acknowledgements: The article was prepared as part of the State Assignment to VIR in accordance with the R&D Thematic Plan, Topic “FGEM-2022-009” “Structuring and unlocking the potential of hereditary variability of the VIR world collection of grain and cereal crops for the development of an optimized genebank and rational use in breeding and crop production”.

For citation: Rigin B.V., Schreider E.R., Matvienko I.I., Andreeva A.S., Zuev E.V. Donors of ultra-earliness for spring common wheat breeding. *Biotechnology and Plant Breeding*. 2022;5(3):5-14. DOI: 10.30901/2658-6266-2022-3-03

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. The journal’s opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employers.

© Rigin B.V., Schreider E.R., Matvienko I.I., Andreeva A.S., Zuev E.V., 2022

Введение

В России мягкая пшеница (*Triticum aestivum* L.) является стратегически важной зерновой культурой. Сельское хозяйство России функционирует преимущественно в зонах с плохими почвенно-климатическими условиями, вследствие этого, помимо повышения продуктивности, необходимо создавать сорта, способные реализовать свой наследственный потенциал в период вегетации соответственно особенностям конкретного района (Zuev et al., 2009; Piskarev et al., 2018). Наследственный потенциал мягкой пшеницы разнообразен по основным биологическим признакам, что способствует ее высокой адаптации к разнообразным климатическим условиям (Cockram et al., 2007; Kamran et al., 2014). В связи с этим, необходимы исследования особенностей генетических и физиологических механизмов, определяющих скороспелость развития мягкой пшеницы и создание ценных для селекции рекомбинантов (доноров), сочетающих высокую скорость развития, продуктивность и устойчивость к неблагоприятным факторам среды. Создание доноров с такими особенностями будет способствовать эффективности селекционного процесса.

У пшеницы общая продолжительность вегетационного периода в большинстве районов Российской Федерации сильно коррелирует с продолжительностью периода всходы-колошение (посев-колошение) и в основном определяется реакцией на фотопериод, а также на яровизирующие температуры. Согласно ранее опубликованным данным, наследственный потенциал вегетационного периода пшеницы в основном обусловлен генами *Ppd-D1*, *Ppd-B1*, *Ppd-A1*, ответственными за фотопериодическую реакцию растений, и генами *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, *Vrn-D4*, определяющими реакцию на яровизацию (тип развития) (Goncharov, 1987; 2002). По силе проявления доминантные гены *Vrn* можно расположить в таком порядке: *Vrn-A1* (*Vrn 1*) > *Vrn-D1* (*Vrn 3*) > *Vrn-D4* (*Vrn 4*) > *Vrn-B 1* (*Vrn 2*). В скобках приведены ранее использованные символы. Установлено влияние на сроки колошения пшеницы генов циркадных ритмов, фитогормонов, фоторецепторов (Kiseleva, Salina, 2018). Не исключено, что наличие высоких темпов развития ультраскороспелых образцов зависит, помимо генов *Vrn* и *Ppd*, также от экспрессии генов *Eps* (earliness *per se*), которые ответственны за проявление собственно (*per se*) скороспелости. Определенные сочетания аллелей генов *Vrn* и *Ppd* могут влиять на скорость развития растений мягкой пшеницы (Potokina et al., 2012; Kamran et al., 2013).

Некоторые аллели (*Vrn-D1*) могут оказывать влияние на проявление агрономических признаков (Herndl et al., 2008; Meng et al., 2016; Tan, Yan, 2016). Обнаружена связь аллельного состава локуса *Vrn-A1* с размером и массой корневой системы мягкой пшеницы в условиях засухи (Smirnova, Pshenichnikova, 2021). В наших опытах (Rigin, 2012) не было отмечено существенного влияния доми-

нантных аллелей *Vrn* на изменения высоты растений пшеницы и признаков продуктивности: длины колоса, числа колосков и зерен, массы зерна в колосе. Возможно, это является следствием того, что основная функция генов *Vrn* в онтогенезе пшеницы регуляторная и связана с торможением развития растений перед наступлением неблагоприятных условий в период вегетации.

Заслуживает внимание группа ультраскороспелых линий мягкой пшеницы, которые генетически мало изучены, характеризуются высокой скоростью развития и поэтому могут представлять практический интерес для селекции на скороспелость.

В связи с этим в данной статье обобщены результаты наших многолетних исследований физиологических и генетических особенностей ультраскороспелых линий мягкой пшеницы, использования их в селекционных программах в качестве доноров в селекции на скороспелость. Кроме того, целью экспериментов явилась оценка изменчивости скорости развития выделенных нами ультраскороспелых форм мягкой пшеницы в контрастных условиях среды.

Материал и методы

Опыты проведены в 2002-2020 годах в двух пунктах: в условиях Северо-Запада России (Ленинградская область) на экспериментальном поле научно-производственной базы «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» (ППЛ ВИР), а также в условиях северной лесостепи предгорий Южного Урала (Челябинский научно-исследовательский институт сельского хозяйства, ЧНИИСХ).

Территория ППЛ ВИР расположена на северо-западе европейской части России в зоне избыточного увлажнения, количество осадков 550–850 мм в год. Лето прохладное, температура июля от +15 до +17,5 °С. Продолжительность периода вегетации 150–170 суток. В районе Челябинского НИИСХ среднегодовое количество осадков за вегетационный период составляет 231 мм, гидротермический коэффициент увлажнения (влагообеспеченность почвы) равен 1,3. Для пшеницы часто складываются засушливые условия или наблюдается избыточное увлажнение, что провоцирует полегание посевов и поражение их бурой ржавчиной, альтернариозом («истеканием» семян) и другими грибными болезнями.

В двух пунктах эксперименты размещались по паровым предшественникам. В ЧНИИСХ площадь делянки контрольного питомника 10 м², конкурсного сортоиспытания 25 м². В ВИР площадь делянки экспериментальных посевов 1 м² при трёхкратной повторности. В качестве стандартов в ВИР использовали районированные в Северо-Западном районе России сорта 'Ленинградская 6' (к-64900) и 'Ленинградская 97' (к-62935). В ЧНИИСХ стандартным сортом был 'Челяба 2' (к-64379).

Объектом исследований служили созданные нами в отделе генетики ВИР константные ультраскороспелые

линии яровой мягкой пшеницы с использованием генетически различного исходного материала: Рико (к-65588), Римакс (к-67257) (потомки F_3 Рико $\times$ 'Мах', к-57181), серии линий Фори 1-8 (потомки F_4 'Фотон' $\times$ Рико) и Рифор 1-13 (потомки $F_{7,8}$ Рико $\times$ 'Forlani Roberto'), а также образцы 'Фотон' (к-55696), 'Forlani Roberto' (к-42641), 'Мах' (к-57181) и стандартные сорта пшеницы.

Генотипы по локусам, влияющим на скорость развития в период всходы-колошение, анализировали с использованием опубликованных в литературе аллель-специфичных праймеров для генов *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, детерминирующих реакцию растений на яровизацию, и гена *Ppd-D1a*, контролирующего фотопериодическую реакцию (Yan et al., 2004; Fu et al., 2005; Beales et al., 2007; Shcherban et al., 2012). В данной работе мы руководствовались ранее опубликованными методическими рекомендациями (Zlotina et al., 2012; Anisimova et al., 2018). В молекулярно-генетический анализ включали по пять растений каждой опытной линии, из трехдневных проростков которых СТАВ-методом выделяли геномную ДНК.

При анализе элементов структуры урожая вычисляли средние величины признаков и их доверительные интервалы, рассчитанные при уровне значимости 0,05. Статистический анализ выполнен с помощью программы Microsoft Excel 2010 с использованием ранее опубликованных методических указаний (Zaitsev, 1984). Фотопериодическую чувствительность пшеницы определяли по методике, используемой в ВИР (Koshkin, 2012). Реакцию на яровизацию оценивали при 3°C в течение 30 суток.

Результаты и обсуждение

В полевых условиях Северо-Запада России нами выделены три группы образцов яровой мягкой пшеницы: ультраскороспелые образцы с периодом посев-колошение меньше 52 суток, раннеспелые (52-59 суток) и среднеспелые (60-67 суток). Районированные в этом регионе сорта 'Ленинградская 6' и 'Ленинградская 97' относятся к среднеспелым формам. В данном случае нас интересовали образцы с высокой скоростью развития в период посев-колошение, то есть ультраскороспелые формы.

Отметим особенности отдельных групп созданных нами ультраскороспелых линий мягкой пшеницы *T. aestivum*, касающиеся результатов молекулярно-генетического анализа и полевого изучения.

Линии Рико и Римакс. В генотипе линий имеются доминантные аллели генов *Vrn-A1*, *Vrn-B1a*, *Vrn-D1*, *Ppd-D1a*. В родословной линии Рико (к-65588, var. *erythrospermum*) присутствуют образцы СКФ (к-67258, var. *erythrospermum*) и АНК-17В (к-60314, var. *albidum*). Линия Римакс (к-67257, var. *lutescens*) выделена из F_3 Рико $\times$ 'Мах' (к-57181, var. *lutescens*, Германия). Растения Рико и Римакс не реагируют на яровизацию и слабо отзываются на фотопериод.

При анализе оценочной базы данных отдела гене-

тических ресурсов пшеницы установлено, что среди 8400 образцов, изученных с 1945 по 2018 год в условиях Ленинградской области, самый короткий период «всходы-колошение» отмечен у линии Рико – 29 суток (28–30), а у следующих за ней – линий Фори (к-65591, к-65593, к-65595) – 30 суток. По результатам наших 16-летних исследований в условиях Северо-Запада России период от посева до колошения растений Рико равен $39,9 \pm 1,49$ суток, что меньше такового районированных сортов на $14,8 \pm 1,22$ суток. Кроме того, Рико выделяется среди представителей коллекции генетических ресурсов мягкой пшеницы ВИР проявлением важных адаптивных признаков (Rigin et al., 2019).

В Челябинской области скорость развития до колошения у линии Рико больше таковой у самых скороспелых в этом районе сортов 'Челяба 2' и 'Новосибирская 15'.

В условиях Северо-Запада России линия Римакс (к-67257, var. *lutescens*), как и Рико, характеризуется самой высокой скоростью развития в период до колошения среди образцов коллекции генетических ресурсов яровой пшеницы ВИР. В генотипах Рико и Римакс обнаружены три доминантных гена *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, контролирующих реакцию на яровизацию, и ген *Ppd-D1*, ответственный за фотопериодическую чувствительность. В генотипе Римакс найдены разные аллели генов *Ppd-D1* и *Vrn-B1*, возможно возникшие в результате процессов генетической рекомбинации у гибридов Рико $\times$ 'Мах'.

Мы исследовали популяцию F_2 (F_3) Рико $\times$ Римакс в условиях разного фотопериода (Rigin et al., 2021a). Оказалось, что ультраскороспелые линии Римакс и Рико имеют две пары независимо наследующихся дублированных генов с одинаковым фенотипическим проявлением, которые локализованы либо в разных хромосомах, либо в одной, но на большом расстоянии. На фоне короткого фотопериода (12 часов) эти гены могут взаимодействовать по типу кумулятивной полимерии, что не наблюдается в условиях длинного дня.

Для линий Рико и Римакс характерны средняя высота растений и длина колоса, а также невысокая продуктивность растений, что свойственно в целом для ультраскороспелых образцов мягкой пшеницы. Однако Рико имеет крупное зерно и превосходит по этому признаку сорт 'Ленинградская 6'.

Ультраскороспелые линии Рико и Римакс, за счет высокой скорости развития в период до колошения, являются ценным исходным материалом для селекции мягкой пшеницы. С использованием генетического материала Рико созданы константные рекомбинанты яровой мягкой пшеницы, сочетающие ультраскороспелость, нечувствительность к яровизации, слабую реакцию на фотопериод и сравнительно высокую продуктивность (Rigin, 2018).

Линии Фори 1-8 (к-65589-65596, var. *erythrospermum*) выделены из F_4 Рико $\times$ 'Фотон' (к-55696, var. *erythrospermum*, РФ). В генотипах линий Фори, как и у ультраскороспелых Рико и Римакс, обнаружены доминантные аллели генов *Vrn-A1*, *Vrn-B1a*, *Vrn-D1*, *Ppd-D1a*.

В Челябинском НИИСХ после оценки на качество лучшие линии Фори 2, Фори 4, Фори 7 и Фори 8 были включены в простые и ступенчатые скрещивания как источники скороспелости и слабой фотопериодической чувствительности с местными, адаптированными к условиям Челябинской области, сортами пшеницы. С участием линии Фори 7 создано шесть перспективных образцов, а также линия Эритроспермум 25513. Скорость развития Фори в пунктах изучения существенно выше таковой у стандартных сортов 'Челяба 2', 'Новосибирская 15', 'Ленинградская 6' и 'Ленинградская 97'.

Сотрудники отдела генетических ресурсов пшеницы ВИР испытывали образец Рико и константные линии Фори 1-8 в семи различных экологических районах в течение трёх лет. Оказалось, что данные формы практически во всех пунктах характеризовались самыми короткими периодами «всходы-колошение» и «всходы-восковая спелость». Испытание ультраскороспелых и скороспелых образцов в разных условиях среды не привело к смене рангов по скорости развития по отношению к стандарту и к другим образцам яровой мягкой пшеницы (табл. 1, 2).

Таблица 1. Результаты испытания ультраскороспелых линий Фори 1-8 в ЧНИИСХ, 2005 год

Table 1. Results of testing ultra-early Fori 1-8 lines at the Chelyabinsk ARI, 2005

Сорт, линия/ Variety, line	Период, сут./ Period, days		Высота главного стебля, см/ Main stem height, cm	Длина влагалища флагового листа, см/ Flag leaf sheath length, cm	Сухая масса растения, г/ Dry weight of the plant, g	Главный колос/ Main ear					Масса зерна с растения, г/ Grain weight per plant, g	K _{хоз} *, %/ K _{econ. eff. photosyn.} , %
	Всходы-колошение/ emergence-to-heading	Всходы – восковая спелость/ emergence – wax ripeness				Длина, см/ Length, cm	Число продуктивных колосков, шт./ Number of productive spikelets, pcs	Число зерен, шт./ Number of grains, pcs	Масса зерна, г/ Grain mass, g	Масса 1000 зерен, г/ 1000 grain weight, g		
'Новосибирская 15'	38,5	77,8	74,0	15,6	3,99	5,8	11,8	24,0	0,80	33,1	1,22	30,6
'Челяба 2'	41,5	83,2	82,0	16,2	4,68	5,9	11,1	27,2	1,04	38,2	1,72	36,7
Фори 1	35,0	77,2	63,4	13,1	2,77	5,7	9,5	16,3	0,60	36,5	0,83	29,6
Фори 2	34,2	76,3	67,9	13,8	2,46	5,6	8,8	16,6	0,61	36,6	0,80	32,6
Фори 3	34,0	77,8	57,8	12,3	2,59	5,2	7,6	14,3	0,56	39,3	0,82	31,6
Фори 4	34,3	77,3	68,2	13,3	2,64	5,4	8,6	18,0	0,69	38,3	0,90	34,5
Фори 5	31,2	77,2	72,1	12,8	2,22	5,6	8,0	16,3	0,62	37,9	0,77	36,2
Фори 6	29,2	76,8	68,3	12,6	2,10	5,7	8,4	16,1	0,60	37,5	0,78	36,9
Фори 7	31,3	76,5	64,4	12,4	2,11	5,5	8,3	15,6	0,59	37,5	0,76	36,0
Фори 8	32,0	76,5	58,5	12,8	2,18	5,6	8,3	16,3	0,60	37,0	0,81	37,0
НСР ₀₅	1,21	0,86	2,92	0,52	0,49	0,33	0,54	2,03	0,083	1,32	0,18	2,10

* – K_{хоз} *, % – величина хозяйственной эффективности фотосинтеза

Таблица 2. Период посев-колошение и элементы продуктивности линий Фори и стандартных сортов пшеницы, ППЛ ВИР, 2009-2017 годы

Table 2. Sowing-to-heading period and productivity elements of Fory lines and region-adapted wheat varieties, PPL VIR, 2009-2017

Линия, сорт/ Variety, line	Год/ Year	Посев-колошение, сут./ Sowing- to- heading, days	Длина колоса, см/ Ear length, cm	Число зерен в колосе, шт./ Number of grains per ear, pcs	Масса 1000 зерен, г/ 1000 grain weight, g	Масса зерна с колоса, г/ Grain weight per ear, g
Фори 1	2009	49 ± 1,3	5,8 ± 0,24	17,1 ± 1,38	46,8 ± 2,24	0,8 ± 0,05
	2017	50 ± 1,9	7,5 ± 0,15	24,9 ± 2,38	55,0 ± 1,72	1,4 ± 0,13
Фори 2	2009	47 ± 2,0	6,5 ± 0,23	21,5 ± 2,17	37,7 ± 2,78	0,8 ± 0,10
	2017	47 ± 2,3	7,0 ± 0,15	21,5 ± 2,18	50,9 ± 1,95	1,2 ± 0,05
Фори 3	2009	47 ± 2,1	5,6 ± 0,28	14,4 ± 2,35	41,7 ± 3,61	0,6 ± 0,12
	2017	52 ± 1,7	6,6 ± 0,27	21,8 ± 2,75	53,9 ± 1,46	1,2 ± 0,16
Фори 4	2009	49 ± 1,7	5,9 ± 0,30	20,5 ± 2,32	45,3 ± 2,78	0,9 ± 0,08
	2017	49 ± 2,2	7,5 ± 0,29	30,8 ± 1,64	50,0 ± 1,64	1,5 ± 0,08
Фори 5	2009	46 ± 1,9	6,0 ± 0,24	18,3 ± 0,95	46,4 ± 1,51	0,8 ± 0,05
	2017	47 ± 1,9	6,5 ± 0,17	38,2 ± 1,42	56,3 ± 1,25	1,1 ± 0,07
Фори 6	2009	46 ± 1,7	6,4 ± 0,31	19,1 ± 2,61	41,9 ± 3,66	0,8 ± 0,13
	2017	47 ± 1,7	7,7 ± 0,30	27,7 ± 1,79	51,9 ± 2,89	1,4 ± 0,14
Фори 7	2009	46 ± 0,9	6,4 ± 0,17	16,7 ± 0,10	41,9 ± 2,17	0,8 ± 0,05
	2017	47 ± 0,9	7,2 ± 0,21	22,7 ± 1,79	59,9 ± 2,21	1,3 ± 0,10
Фори 8	2009	47 ± 1,7	6,3 ± 0,32	22,5 ± 1,77	46,3 ± 2,75	1,0 ± 0,07
	2017	47 ± 1,1	7,4 ± 0,31	27,0 ± 2,25	56,4 ± 2,20	1,5 ± 0,14
Рико	2017	43 ± 1,3	6,4 ± 0,17	24,8 ± 1,35	48,1 ± 1,43	1,2 ± 0,01
‘Ленин- градская 6’	2017	57 ± 1,1	9,1 ± 0,31	42,8 ± 2,09	45,8 ± 2,01	1,9 ± 0,15
‘Ленин- градская 97’	2017	57 ± 2,1	8,5 ± 0,53	47,9 ± 2,24	39,9 ± 1,95	1,8 ± 0,25

В этих условиях линия Рико и линии Фори характеризовались средним колосом, слабой его озернёностью и в целом низкой урожайностью. В более благоприятных условиях в колосе ультраскороспелых линий наблюдали до 41-46 зерен. В ППЛ ВИР масса зерна с колоса у линии Фори 1 составила 77%, у линий Фори 4 и Фори 8 – 83% от массы зерна с колоса сорта ‘Ленинградская 97’. В Челябинском НИИСХ показано, что ультраскороспелые линии по величине хозяйственной эффективности фотосинтеза ($K_{\text{хоз}}$, %) в большинстве случаев не уступали стандартному сорту ‘Челяба 2’ (см. табл. 1). Эти данные указывают на возможность использования линий Фори в селекции пшеницы на скороспелость.

Линии Рифор. Одним из направлений селекции яровой пшеницы с высокой скоростью развития должно быть увеличение продуктивности колоса, в частности, за счет повышения озернённости колосков. С этой целью были получены гибриды от скрещивания ультраскороспелой линии Рико с образцом ‘Forlani Roberto’ (к-42641, var. *erythroleucum*, Сан-Марино). Растения ‘Forlani Roberto’ очень позднеспелые, реагируют на яровизацию и короткий день, но в благоприятных условиях имеют продуктивный колос с 5-6 зерновками в колоске.

Во втором и последующих поколениях (до F_7) гибри-

дной комбинации Рико × ‘Forlani Roberto’ был проведён отбор фенотипов с высокими параметрами продуктивности и темпом развития, равным скорости развития Рико. Многозёрность колоска продуктивных гибридов зависела от экспрессии двух или трех генов и влияния внешней среды. В литературе отмечен случай контроля этого признака у мягкой пшеницы двумя доминантными генами и серий модификаторов (Sun et al., 2009). Среди потомств F_1 - F_{6-7} Рико × ‘Forlani Roberto’ нами выделены константные ультраскороспелые линии Рифор с хорошо озернённым колосом и крупным зерном (масса 1000 зёрен 45-50 г), значительно превышающие родительскую форму Рико, а по некоторым параметрам продуктивности приближающиеся к районированным сортам пшеницы (Rigin et al., 2018).

Ультраскороспелые линии Рифор в основном на яровизацию не реагируют, нечувствительны или слабо чувствительны к короткому 12-часовому дню (Rigin et al., 2012). В генотипах ультраскороспелых линий Рифор 1-3 и Рифор 6-10, Rимах и Рико, помимо доминантных аллелей *Vrn-B1a*, *Vrn-D1*, *Ppd-D1a*, содержится и доминантный аллель *Vrn-Ala*, что способствует почти полному ингибированию реакции растений этих линий на яровизацию (Rigin et al., 1921b). Все же в этом опыте ультраскорос-

спелые линии Рифор 4 и Рифор 5, как и образец 'Forlani Roberto', имеют рецессивный аллель *vrn-A1*, однако ультраскороспелые линии Рифор 4 и Рифор 5 на яровизацию не реагируют, а 'Forlani Roberto' существенно реагирует на этот фактор. Сходные результаты получены в трёх независимых экспериментах. Мы предположили, что одной из причин отсутствия реакции на яровизацию линий Рифор 4 и Рифор 5 с рецессивным аллелем *vrn-A1a* является комплекс генов-модификаторов с доминантным аллелем *Vrn-D1*, который мог сформироваться в про-

цессе рекомбинации генов у гибридов F_{7-8} Рико $\times$ 'Forlani Roberto'.

Такая генетическая особенность линий Рифор 4 и Рифор 5 существенно не отразится на эффективности использования этих линий в селекции (Rigin et al., 2021b) в качестве доноров ультраскороспелости.

О скорости развития линий Рифор в период посев-колошение и их продуктивности можно судить по данным таблицы 3.

Таблица 3. Период посев-колошение и элементы продуктивности линий Рифор, родительских форм и стандартных сортов мягкой пшеницы, ППЛ ВИР

Table 3. Sowing-to-heading period and productivity elements of Rifor lines, parental forms and standard varieties of common wheat, PPL VIR

Линия, сорт/ Variety, line	Год/ Year	Посев – колошение, сут./ Sowing-to- heading, days	Длина колоса, см/ Ear length, cm	Число зерен в колосе, шт./ Number of grains per ear, pcs	Масса 1000 зерен, г/ 1000 grain weight, g	Масса зерна с колоса, г/ Grain weight per ear, g
Рифор 1	2015	39 $\pm$ 0,3	6,6 $\pm$ 0,21	33,2 $\pm$ 1,63	55,0 $\pm$ 1,13	1,8 $\pm$ 0,11
	2017	43 $\pm$ 0,7	7,4 $\pm$ 0,30	35,4 $\pm$ 3,40	51,7 $\pm$ 2,45	1,9 $\pm$ 0,19
	2020	37 $\pm$ 0,7	7,4 $\pm$ 0,23	33,3 $\pm$ 1,90	39,8 $\pm$ 1,87	1,3 $\pm$ 0,07
Рифор 2	2015	39 $\pm$ 0,5	6,2 $\pm$ 0,4	30,7 $\pm$ 2,3	42,2 $\pm$ 2,40	1,5 $\pm$ 0,2
	2017	47 $\pm$ 1,0	6,4 $\pm$ 0,29	34,5 $\pm$ 2,41	44,4 $\pm$ 2,40	1,5 $\pm$ 0,14
	2020	37 $\pm$ 1,7	6,6 $\pm$ 0,19	27,6 $\pm$ 2,03	39,1 $\pm$ 1,87	1,1 $\pm$ 0,06
Рифор 3	2015	39 $\pm$ 0,5	6,1 $\pm$ 0,21	34,8 $\pm$ 2,2	36,1 $\pm$ 3,4	1,3 $\pm$ 0,2
	2017	47 $\pm$ 1,2	6,5 $\pm$ 0,20	37,5 $\pm$ 2,3	42,6 $\pm$ 1,4	1,5 $\pm$ 0,11
	2020	37 $\pm$ 1,3	6,3 $\pm$ 0,33	28,5 $\pm$ 1,99	34,9 $\pm$ 0,07	1,1 $\pm$ 0,12
Рифор 4	2015	43 $\pm$ 1,6	4,9 $\pm$ 0,20	35,6 $\pm$ 2,06	38,1 $\pm$ 1,6	1,8 $\pm$ 0,11
	2017	49 $\pm$ 0,5	5,2 $\pm$ 0,12	43,0 $\pm$ 2,49	43,5 $\pm$ 1,16	1,9 $\pm$ 0,13
Рифор 5	2015	38 $\pm$ 0,7	5,9 $\pm$ 0,33	31,1 $\pm$ 2,88	39,1 $\pm$ 1,17	1,6 $\pm$ 0,23
	2017	47 $\pm$ 0,7	6,2 $\pm$ 0,27	42,2 $\pm$ 2,4	45,2 $\pm$ 2,41	1,3 $\pm$ 0,11
	2020	38 $\pm$ 0,1	4,6 $\pm$ 0,17	27,4 $\pm$ 1,66	38,4 $\pm$ 1,62	1,0 $\pm$ 0,04
Рифор 6	2015	43 $\pm$ 1,0	6,1 $\pm$ 0,22	34,2 $\pm$ 2,32	50,5 $\pm$ 1,80	1,7 $\pm$ 0,14
	2017	46 $\pm$ 1,0	7,2 $\pm$ 0,11	42,7 $\pm$ 1,54	48,8 $\pm$ 1,78	2,1 $\pm$ 0,12
	2020	37 $\pm$ 1,3	6,75 $\pm$ 0,1	30,5 $\pm$ 1,79	37,8 $\pm$ 2,05	2,2 $\pm$ 0,18
Рифор 7	2015	42 $\pm$ 2,2	5,9 $\pm$ 0,12	32,7 $\pm$ 1,87	49,6 $\pm$ 1,38	1,6 $\pm$ 0,13
	2017	47 $\pm$ 2,2	6,5 $\pm$ 0,17	33,4 $\pm$ 2,90	47,2 $\pm$ 2,13	1,6 $\pm$ 0,13
	2020	37 $\pm$ 1,0	6,7 $\pm$ 0,23	31,5 $\pm$ 1,92	37,7 $\pm$ 3,50	2,0 $\pm$ 0,11
Рифор 8	2015	49 $\pm$ 1,3	7,1 $\pm$ 0,19	40,3 $\pm$ 1,36	53,0 $\pm$ 1,33	2,1 $\pm$ 0,03
	2017	47 $\pm$ 1,3	8,8 $\pm$ 0,69	41,9 $\pm$ 2,92	57,3 $\pm$ 1,54	2,4 $\pm$ 0,14
	2020	41 $\pm$ 0,9	6,8 $\pm$ 0,38	30,4 $\pm$ 3,72	40,8 $\pm$ 1,09	1,2 $\pm$ 0,15
Рифор 9	2017	41 $\pm$ 1,3	6,9 $\pm$ 0,16	40,3 $\pm$ 2,2	50,8 $\pm$ 1,21	2,0 $\pm$ 0,11
	2020	37 $\pm$ 0,9	6,5 $\pm$ 0,27	32,9 $\pm$ 2,54	38,3 $\pm$ 2,53	1,2 $\pm$ 0,26
Рифор 10	2015	40 $\pm$ 1,3	6,1 $\pm$ 0,21	38,9 $\pm$ 2,12	40,7 $\pm$ 1,23	1,6 $\pm$ 0,09
	2017	44 $\pm$ 1,3	6,2 $\pm$ 0,20	39,4 $\pm$ 2,05	44,4 $\pm$ 2,20	1,7 $\pm$ 0,10
	2020	37 $\pm$ 1,7	6,3 $\pm$ 0,24	33,9 $\pm$ 2,35	32,2 $\pm$ 2,67	1,0 $\pm$ 0,12
Рифор 11	2020	37 $\pm$ 1,7	7,5 $\pm$ 0,19	27,9 $\pm$ 1,78	48,7 $\pm$ 1,61	1,3 $\pm$ 0,08
Рифор 12	2020	37 $\pm$ 1,3	7,9 $\pm$ 0,20	34,6 $\pm$ 2,06	47,1 $\pm$ 3,25	1,7 $\pm$ 0,16
Рифор 13	2020	37 $\pm$ 1,3	7,8 $\pm$ 0,18	36,3 $\pm$ 1,63	48,3 $\pm$ 1,34	1,8 $\pm$ 0,11
'Челяба 2'	2020	39 $\pm$ 1,3	7,4 $\pm$ 0,36	33,6 $\pm$ 2,0	52,5 $\pm$ 1,55	1,8 $\pm$ 0,5

Линия, сорт/ Variety, line	Год/ Year	Посев – колошение, сут./ Sowing-to- heading, days	Длина колоса, см/ Ear length, cm	Число зерен в колосе, шт./ Number of grains per ear, pcs	Масса 1000 зерен, г/ 1000 grain weight, g	Масса зерна с колоса, г/ Grain weight per ear, g
Рико	2015	38 ± 2,3	5,5 ± 0,20	22,2 ± 1,80	44,7 ± 1,32	1,9 ± 0,09
	2017	39 ± 1,5	6,4 ± 0,17	24,8 ± 1,03	48,1 ± 1,42	1,2 ± 0,09
	2020	35 ± 2,5	6,6 ± 0,35	28,3 ± 2,23	46,3 ± 2,31	1,2 ± 0,12
‘Ленинград-ская 97’	2015	50 ± 1,2	7,4 ± 0,45	40,4 ± 3,04	41,3 ± 1,27	1,7 ± 0,14
	2017	57 ± 1,5	8,5 ± 0,53	47,0 ± 4,24	39,9 ± 1,95	1,9 ± 0,25
	2020	58 ± 2,5	9,08 ± 0,42	38,3 ± 3,4	44,1 ± 2,27	1,7 ± 0,22
‘Ленинград-ская 6’	2015	50 ± 2,0	7,7 ± 0,32	38,7 ± 2,80	44,2 ± 3,36	1,6 ± 0,15
	2017	57 ± 1,7	9,1 ± 0,37	42,8 ± 2,09	45,8 ± 2,08	1,9 ± 0,15
	2020	54 ± 1,7	7,7 ± 0,42	33,4 ± 1,78	33,9 ± 1,62	1,5 ± 0,07
‘Forlani Roberto’	2015	69 ± 2,0	8,0 ± 0,63	50,4 ± 4,8	40,2 ± 5,3	2,1 ± 0,40

Показано, что линии Рифор незначительно отличались от исходной линии Рико по темпам развития и оказались более скороспелыми, чем стандартные сорта мягкой пшеницы (приблизительно на 10-13 дней). Исключением является Рифор 8, которая превышает стандарты по скороспелости только на 1-2 дня. Еще одна закономерность: у всех исследованных образцов пшеницы в 2020 году отмечено снижение озерненности колоса и веса 1000 зёрен, что определенно связано с плохими погодными условиями. Некоторые линии обладают крупным зерном. Так, у линии Рифор 1 масса 1000 зерен в 2015 году составила 55 г, у сорта ‘Ленинградская 6’ – 44,2 г.

Интересно, что урожай зерна с 1 м² посевов линий Рифор 1, Рифор 8, Рифор 6 и Рифор 7 в 2015 году составлял, соответственно, 81, 82, 84, 94% от урожая стандартного сорта ‘Ленинградская 97’. Период от посева до колошения ультраскороспелых линий Рифор в условиях Северо-Запада России равен 37-49 суток, у стандартных сортов ‘Ленинградская 6’ и ‘Ленинградская 97’ – 50-57 и 50-58 суток, соответственно. У всех линий выявлены слабая фотопериодическая чувствительность и отсутствие реакции на яровизацию. При испытании изучаемых форм в различных экологических условиях не зафиксировано смены ранга по отношению к стандартным сортам пшеницы по величине периода посев-колошение. Эти данные указывают на эффективность использования методов традиционной селекции.

Принимая во внимание результаты многолетних исследований, можно заключить, что нам удалось показать возможность создания рекомбинантов яровой мягкой пшеницы, сочетающих ультраскороспелость и достаточно высокую продуктивность колоса.

Заключение

Созданы новые ультраскороспелые линии яровой мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. для осуществления дальнейшей селекции на скороспелость: Рико, Римахс, серии линий Фори 1-8 и Рифор 1-13. Они имеют самый

короткий вегетационный период по сравнению с образцами коллекции генетических ресурсов пшеницы ВИР, слабо чувствительны к фотопериоду и не реагируют на яровизацию.

Скорость развития ультраскороспелых линий детерминирована генами *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, *Ppd-D*.

В генотипе Римахс найдены разные аллели генов *Ppd-D1* и *Vrn-B1*, очевидно возникшие в результате процессов генетической рекомбинации у гибридов Рико × ‘Мах’. На фоне короткого фотопериода (12 часов) гены у линий Рико и Римахс могут взаимодействовать по типу кумулятивной полимерии, что не проявляется в условиях длинного дня. В отличие от других линий Рифор, линии Рифор 4 и Рифор 5 имеют рецессивный аллель *vrn-Ala* и не реагируют на яровизацию, что, вероятно, связано с наличием комплекса генов-модификаторов и доминантного гена *Vrn-D1*, который сформировался в процессе рекомбинации у гибридов F₇₋₈ Рико × ‘Forlani Roberto’.

В многолетних опытах показана возможность выделения рекомбинантов яровой мягкой пшеницы, сочетающих ультраскороспелость и достаточно высокую продуктивность колоса, а также преодоления отрицательной связи между этими признаками (Rigin et al., 2018).

В условиях Ленинградской области урожай зерна с 1 м² посевов новых ультраскороспелых линий мягкой пшеницы в отдельные годы может достигать 90% от урожая стандартного сорта ‘Ленинградская 97’ при высокой скорости развития до колошения.

References / Литература

- Anisimova I.N., Alpatyeva N.V., Abdullaev R.A., Karabitsina Yu.I., Kuznetsova E.B. Screening of plant genetic resources with the use of DNA markers: basic principles, DNA isolation, PCR setup, agarose gel electrophoresis: (guidelines). E.E. Radchenko (ed.). St. Petersburg: VIR; 2018. [In Russian] (Анисимова И.Н., Алпатьева Н.В., Абдуллаев Р.А., Карабицина Ю.И., Кузнецова Е.Б. Скрининг генетических ресурсов растений с использованием ДНК-маркеров: основные принципы, выделение ДНК, постановка ПЦР, электрофорез в агарозном геле: (методические указания) / под ред. Е.Е. Радченко.

- Санкт-Петербург: ВИР; 2018). DOI: 10.30901/978-5-905954-81-8
- 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
- Cockram J., Jones H., Leigh F.J., O'Sullivan D., Powell W., Laurie D.A., Greenland A.J. Control of flowering time in temperate cereals: genes, domestication, and sustainable productivity. *Journal of Experimental Botany*. 2007;58(6):1231-1244. DOI: 10.1093/jxb/erm042
- Fu D., Szucs P., Yan L., Helguera M., Skinner J.S., von Zitzewitz J., Hayes P.M., Dubcovsky J. Large deletions within the first intron in *VRN-1* are associated with spring growth habit in barley and wheat. *Molecular Genetics and Genomics*. 2005;273(1):54-65. DOI: 10.1007/s00438-004-1095-4
- Herndl M., White J.W., Graeff S., Claupein W. The impact of vernalization requirement, photoperiod sensitivity and earliness *per se* on grain protein content of bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica*. 2008;163:309-320. DOI: 10.1007/s10681-008-9671-z
- 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. V.K. Shumny [ed.]. Novosibirsk: Siberian University Press; 2002. [in Russian] (Гончаров Н.П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей. Новосибирск: Сибирское университетское издательство; 2002).
- Kamran A., Iqbal M., Navabi A., Randhawa H., Pozniak C., Spaner D. Earliness *per se* QTLs and their interaction with the photoperiod insensitive allele *Ppd-D1a* in the Cutler 3 AC Barrie spring wheat population. *Theoretical and Applied Genetics*. 2013;126:1965-1976. DOI: 10.1007/s00122-013-2110-0
- Kamran A., Iqbal M., Spaner D. Flowering time in wheat (*Triticum aestivum* L.): a key factor for global adaptability. *Euphytica*. 2014;197(1):1-26. DOI: 10.1007/s10681-014-1075-7
- 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
- Koshkin V.A. Methodological approaches in the diagnosis of photoperiodic sensitivity and early maturation of plants. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2012;70:118-129. [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).
- Meng L.Z., Liu H.W., Yang L., Mai C.Y., Yu L.Q., Li H.J., Zhang H.J., Zhou Y. Effects of the *Vrn-D1b* allele associated with facultative regrowth habit on agronomic traits in common wheat. *Euphytica*. 2016;211:113-122. DOI: 10.1007/s10681-016-1747-6
- Piskarev V.V., Zuev E.V., Brykova A.N. Sources for the breeding of soft spring wheat in the conditions of Novosibirsk region. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2018;22(7):784-794. [In Russian] (Пискарев В.В., Зуев Е.В., Брыкова А.Н. Исходный материал для селекции яровой мягкой пшеницы в условиях Новосибирской области. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2018;22(7):784-794). DOI: 10.18699/VJ18.422
- Potokina E.K., Koshkin V.A., Alekseeva E.A., Matvienko I.I., Filobok V.A., Bessalova 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. [In Russian] (Потокина Е.К., Кошкин В.А., Алексеева Е.А., Матвиенко И.И., Филобок В.А., Бессалова Л.А. Сочетание аллелей генов *Ppd* и *Vrn* определяет срок колошения у сортов мягкой пшеницы. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2012;2(4):311-318). DOI: 10.1134/S2079059712040089
- Rigin B.V. Spring type of development of common wheat (*Triticum aestivum* L.): phenological and genetic 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., Zuev E.V., Tyunin V.A., Schreider E.R., Pyzhenkova Z.S., Matvienko I.I. Breeding and genetic aspects of creating productive forms of fast-developing spring bread wheat. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2018;179(3):194-202. [In Russian] (Ригин Б.В., Зуев Е.В., Тюнин В.А., Шрейдер Е.Р., Пыженкова З.С., Матвиенко И.И. Селекционно-генетические аспекты создания продуктивных форм мягкой яровой пшеницы с высокой скоростью развития. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2018;179(3):194-202). DOI: 10.30901/2227-8834-2018-3-194-202
- 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
- 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*. 2021a;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*. 2021a;182(2):1-8). DOI: 10.30901/2227-8834-2021-2-1-8
- 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*. 2021b;4(3):26-36. [In Russian] (Ригин Б.В., Зуев Е.В., Матвиенко И.И., Андреева А.С. Молекулярное маркирование генов *Vrn*, *Ppd* и реакция на яровизацию ультраскороспелых линий яровой мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. *Биотехнология и селекция растений*. 2021b;4(3):26-36). DOI: 10.30901/2658-6266-2021-3-02
- 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
- Smirnova O.G., Pshenichnikova T.A. Relationship between the genetic status of the *Vrn-1* locus and the size of the root system of common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2021;25(8):805-811. [In Russian] (Смирнова О.Г., Пшеничникова Т.А. Связь между генетическим статусом локуса *Vrn-1* и размером корневой системы мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.). *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2021;25(8):805-811). DOI: 10.18699/VJ21.093
- Sun D., Fung J., Sun J. Inheritance of genes controlling supernumerary spikelet in wheat line 51885. *Euphytica*. 2009;167(2):173-179. DOI: 10.1007/s10681-008-9854-7
- Tan C.N., Yan L. Duplicated, deleted and translocated *VRN2* genes in hexaploid wheat. *Euphytica*. 2016;208:277-284. DOI: 10.1007/s10681-015-1589-7
- Yan M., 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 (Matematicheskaya statistika v eksperimentalnoy botanike). Moscow: Nauka; 1984. [In Russian] (Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике.

Москва: Наука; 1984).

Zlotina M.M., Kiseleva A.A., Potokina E.K. The use of allele-specific markers of the *Vrn* and *Ppd* genes for express diagnostics of photoperiod sensitivity and the need for vernalization in common wheat and barley. Methodical instructions. St. Petersburg: VIR; 2012. [In Russian] (Злотина М.М., Киселева А.А., Потоккина Е.К. Использование аллель-специфичных маркеров генов *Vrn* и *Ppd* для экспресс-диагностики фотопериодической чувствительности и потребности в яровизации мягкой пшеницы и ячменя. Методические указания. Санкт-Петербург: ВИР; 2012).

Zuev E.V., Brykova A.N., Nikonov V.I., Zakharov V.G., Terekhin M.V.,

Potokina S.A., Ivanova V.S., Rosseeva L.P., Zyryanova A.F., Syukov V.V., Botoev B.B., Likhenko I.E., Moiseenko L.M. Results of studying the collection of spring soft wheat for early maturity in breeding centers of Russia. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2009;166:101-106. [In Russian] (Зуев Е.В., Брыкова А.Н., Никонов В.И., Захаров В.Г., Терехин М.В., Потоккина С.А., Иванова В.С., Росеева Л.П., Зырянова А.Ф., Сюков В.В., Ботоев Б.Б., Лихенко И.Е., Моисеенко Л.М. Результаты изучения коллекции яровой мягкой пшеницы на скороспелость в селекцентрах России. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2009;166:101-106).

Информация об авторах

Борис Викторович Ригин, доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник, отдел генетики, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44, riginbv@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9848-5795>

Екатерина Робертовна Шрейдер, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, лаборатория селекции яровой пшеницы, Челябинский научно-исследовательский институт сельского хозяйства (ФГБНУ «Челябинский НИИСХ»), Россия 456404, Челябинская область, Чебаркульский район, поселок Тимирязевский, ул. Чайковского, 14, shreyder11@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-6094-962x>

Инна Ивановна Матвиенко, научный сотрудник, отдел генетики, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44, 181947@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-8233-5047>

Анна Сергеевна Андреева, младший научный сотрудник, отдел генетических ресурсов пшеницы, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), 190000, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44, karandash_85@inbox.ru, <https://orcid.org/0000-0002-6754-2897>

Евгений Валерьевич Зуев, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, и.о. заведующего отделом, отдел генетических ресурсов пшеницы, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), 190000, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44, e.zuev@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9259-4384>

Information about the authors

Boris V. Rigin, Dr. Sci. (Biology), Professor, Leading Researcher, Department of Genetics, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), 42, 44, Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, riginbv@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9848-5795>

Ekaterina R. Shreyder, Cand. Sci. (Agriculture), Leading Researcher, Spring Wheat Breeding Laboratory, Chelyabinsk Research Institute of Agriculture (ARI), 14, Tchaikovsky Street, village Timiryazevsky, district Chebarkul, Chelyabinsk region, 456404, Russia, shreyder11@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-6094-962x>

Inna I. Matvienko, Researcher, Department of Genetics, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), 42, 44, Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, 181947@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-8233-5047>

Anna S. Andreeva, Researcher, Department of Wheat Genetic Resources, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), 42, 44, Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, karandash_85@inbox.ru, <https://orcid.org/0000-0002-6754-2897>

Evgeniy V. Zuev, Cand. Sci. (Agriculture), Leading Researcher, Acting Head of Wheat Department, 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, <https://orcid.org/0000-0001-9259-4384>

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 25.08.2022; одобрена после рецензирования 12.09.2022; принята к публикации 26.09.2022.

The article was submitted on 25.08.2022; approved after reviewing on 12.09.2022; accepted for publication on 26.09.2022.