Научная статья
УДК 633.112.1:575.1.2
DOI: 10.30901/2658-6266-2025-2-o1

Генотипирование образцов твердой пшеницы *Triticum durum* Desf. по локусам генов, определяющих скорость развития и чувствительность к фотопериоду (*Vrn, Ppd*)

А. С. Андреева, О. А Ляпунова, И. И. Матвиенко, И. Н. Анисимова

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

Автор, ответственный за переписку: Ольга Александровна Ляпунова, o.liapounova@vir.nw.ru

Актуальность. Перспективным направлением селекции твердой пшеницы *Triticum durum* Desf. является создание скороспелых, не чувствительных к длине дня сортов. Источником генов важных для селекции признаков может служить коллекция генетических ресурсов пшеницы ВИР, потенциал которой по адаптивно ценным признакам мало изучен, а аллельное разнообразие по локусам генов скорости развития неизвестно. Скрининг коллекции с помощью аллель-специфичных молекулярных маркеров генов отзывчивости на яровизацию (*Vrn*) и чувствительности к фотопериоду (*Ppd*) актуален. **Материал и методы**. Выборка для генотипирования по локусам высокой скорости развития растений включала 48 образцов *T. durum*, охарактеризованных нами ранее по физиологическим свойствам и компонентам продуктивности. В молекулярном скрининге использовали восемь опубликованных в литературных источниках аллель-специфичных ПЦР-маркеров. В вегетационном опыте в условиях естественного и короткого 12-часового дня определяли коэффициент фотопериодической чувствительности. **Результаты**. С помощью диагностических маркеров у 24 образцов выявлены доминантные аллели *Vrn*, ассоциированные с яровым типом развития: 23 образца являются носителями аллеля *Vrn-A1*, определяющего яровой тип развития; у 24 образцов выявлен доминантный аллель *Vrn-B1*, тогда как аллель *Vrn-B3a* обнаружен лишь у образца Ambo 7. У 21 образца выявлены доминантные аллели *Ppd-A1* и *Ppd-B1* генов, определяющих нечувствительность к фотопериоду. В вегетационном опыте по валидации генотипов образцов с идентифицированными генами скороспелости и фотопериодической чувствительности подтверждена слабая реакция на длину дня восьми мексиканских линий с маркерами доминантных аллелей генов *Vrn* и *Ppd*. **Заключение**. По результатам фенотипического анализа и молекулярного генотипирования выделены 24 источника генов скороспелости твердой пшеницы.

***Ключевые слова*:** яровой тип развития, фотопериодическая чувствительность, генотип, ПЦР-маркеры, молекулярный скрининг

Благодарности: работа выполнена в рамках Государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту 1021052806334-9-4.1.1 «Структурирование и раскрытие потенциала наследственной изменчивости мировой коллекции зерновых и крупяных культур ВИР для развития оптимизированного генбанка и рационального использования в селекции и растениеводстве» (FGEM-2022-0009).

Для цитирования: Андреева А.С., Ляпунова О.А, Матвиенко И.И., Анисимова И.Н. Генотипирование образцов твердой пшеницы *Triticum durum* Desf. по локусам генов, определяющих скорость развития и чувствительность к фотопериоду (*Vrn, Ppd*). *Биотехнология и селекция растений*. 2025;8(2):. DOI: 10.30901/2658-6266-2025-2-o1

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.

© Андреева А.С., Ляпунова О.А, Матвиенко И.И., Анисимова И.Н., 2025

Original article
DOI: 10.30901/2658-6266-2025-2-o1

Genotyping of *Triticum durum* Desf. wheat accessions from the VIR collection based on the loci determining the rate of development and sensitivity to photoperiod (*Vrn, Ppd*)

Anna S. Andreeva, Olga A. Lyapunova, Inna I. Matvienko, Irina N. Anisimova

N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia

Corresponding author: Olga A. Lyapunova, o.liapounova@vir.nw.ru

Background. The creation of early maturing, photoperiod-insensitive cultivars is a perspective direction of durum wheat (*Triticum durum* Desf.) breeding. The collection of wheat genetic resources at VIR can serve as a source of the genes for valuable breeding traits. The potential of durum wheat collection for important adaptation characters has been poorly studied, and the allelic diversity at the development rate gene loci is unknown. Screening of the collection with the use of the allele-specific molecular markers of the genes for vernalization response (*Vrn*) and photoperiod sensitivity (*Ppd*) is relevant. **Material and methods.** A sample set for genotyping loci of high growth rate included 48 *T. durum* accessions previously characterized for physiological characters and productivity components. Eight common allele-specific PCR markers selected from literature sources were used for the molecular screening. The photoperiod sensitivity coefficient was determined in a vegetation experiment under natural illumination and short 12-hour day conditions. **Results**. With the use of diagnostic markers, the dominant *Vrn* alleles for spring growth habit were identified in 24 accessions: 23 accessions were found to carry *Vrn-A1* allele determining the spring growth habit; the dominant *Vrn-B1* allele was detected in 24 accessions, while the *Vrn-B3a* allele was found only in the Ambo 7 accession. The dominant *Ppd-A1* and *Ppd-B1* alleles determining photoperiod insensitivity were identified in 21 accessions. A vegetation experiment has confirmed a weak response to the day length in eight Mexican lines that harbor markers of the dominant *Vrn* and *Ppd* alleles. **Conclusion**. Based on the phenotypic analysis and molecular genotyping data, 24 sources of early maturity genes were identified in durum wheat.

Keywords: spring growth habit, photoperiodic sensitivity, genotype, PCR markers, molecular screening

Acknowledgements: The research was carried out within the framework of the State Assignment according to the Theme Plan of VIR, Project No. 1021052806334-9-4.1.1 “Structuring and disclosing the potential of hereditary variation in the global collection of cereal and groat crops at VIR for the development of an optimized genebank and its sustainable utilization in plant breeding and crop production” (FGEM-2022-0009).

For citation: Andreeva A.S., Lyapunova O.A., Matvienko I.I., Anisimova I.N. Genotyping of *Triticum durum* Desf. wheat accessions from the VIR collection based on the loci determining the rate of development and sensitivity to photoperiod (*Vrn, Ppd*). *Plant Biotechnology and Breeding.* 2025;8(2):. (In Russ.). DOI: 10.30901/2658-6266-2025-2-o1

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.

© Andreeva A.S., Lyapunova O.A., Matvienko I.I., Anisimova I.N., 2025

Введение

Пшеница твердая *(Triticum durum* Desf.) является естественным аллотетраплоидом (2n=28) геномного состава BBA^UA^U. Зерно твердой пшеницы используется в основном для питания человека. Она употребляется в виде изделий из цельных зерен или муки, из которой производят спагетти и макароны, плоский хлеб, крупы, кускус, булгур, квасной хлеб, лапшу и другие продукты, которые считаются диетическими продуктами благодаря биохимическому составу зерна.

Селекция твердой пшеницы на современном этапе направлена на улучшение таких признаков, как скороспелость, устойчивость к полеганию, устойчивость к болезням и вредителям, засухоустойчивость. Одной из важнейших задач селекции твердой пшеницы является качество макаронных изделий, которое сильно зависит от количества и качества клейковины (глютена) в составе белка зерна.

В последние десятилетия в селекционных центрах наряду с классическими методами селекции используют молекулярные подходы, основанные на применении методов молекулярных маркеров – маркер-ориентированная селекция (МОС). Молекулярные маркеры разделяют на три группы согласно основному методу анализа: маркеры, исследуемые с помощью блот-гибридизации, ПЦР и ДНК-чипов. Широко применяются ПЦР-маркеры, основанные на использовании доступного, надежного и недорогого метода полимеразной цепной реакции (ПЦР). С ПЦР-маркеров началось широкое внедрение ДНК-маркеров в селекционный процесс. Отбор по генотипу с помощью ПЦР-маркеров имеет ряд преимуществ по сравнению с отбором по фенотипу (Khlestkina, 2013).

В литературе описан ряд маркеров для выявления генов, определяющих ценные биологические и хозяйственные признаки у пшеницы. В частности, для идентификации генов, связанных с таким признаком как скороспелость, разработаны и используются в маркер-ориентированной селекции аллель-специфичные маркеры генов *Vrn*, определяющих тип развития – яровой-озимый (Stelmakh, 1998; Muterko et al., 2016), и *Ppd*, контролирующих реакцию на фотопериод (Beales et al., 2007).

Продолжительность вегетационного периода растений является важным биологически адаптивным и хозяйственно ценным свойством в селекции пшеницы. С ним связано большинство признаков и свойств сорта и, в итоге, его урожайность и качество зерна. Период включает несколько фаз вегетации растений, основными из которых для пшеницы принято считать всходы, цветение, колошение и созревание. Фазу колошения можно считать надежным критерием определения группы спелости, поскольку межфазный период «всходы-колошение» является менее вариабельным в сравнении с периодом «всходы-созревание».

Время начала колошения находится под контролем трех генетических систем, детерминирующих реакцию растений на яровизирующие температуры (гены *Vrn* – vernalization), чувствительность к фотопериоду (гены *Ppd* – photoperiod response) и гены скороспелости как таковые, контролирующие время цветения и независящие от факторов внешней среды (*Eps-earliness per se*) (Worland, 1996; Lewis et al., 2008; Ochagavía et al., 2019). Большинство исследователей считают, что главную роль играют две первые системы, а третья имеет лишь второстепенное значение. Потребность в яровизации и ее продолжительность является важной характеристикой, влияющей на адаптивность растений и определяющей деление пшеницы на яровую и озимую.

Три основных гена *Vrn1*, *Vrn2* и *Vrn3* контролируют реакцию на яровизацию пшеницы (Yan et al. 2003; Trevaskis et al., 2007; Distelfeld et al., 2009 a; b; Shimada et al. 2009; Distelfeld, Dubcovsky 2010; Diaz et al., 2012). Современное обозначение этих генов – *Vrn-A1* (*Vrn1*), *Vrn-B1* (*Vrn2*) и *Vrn-D1* (*Vrn3*). Система этих генов формирует единый механизм, который контролирует процесс яровизации и определяет сроки колошения пшеницы.

Потребность в яровизации у мягкой пшеницы контролируется аллелями трех основных гомеологичных генов *Vrn1 – Vrn-A1, Vrn-B1 и Vrn-D1*, которые локализованы на хромосомах 5A, 5B, 5D соответственно (Yan et al., 2003). Доминантный *Vrn-A1* является самым сильным ингибитором потребности растений в яровизации и обеспечивает полную нечувствительность к яровизирующим температурам, кроме того, он является эпистатичным по отношению к генам *Vrn-B1* и *Vrn-D1*. Наличие хотя бы одного доминантного аллеля гена *Vrn1* приводит к яровому типу развития. Озимый тип развития контролируется рецессивными аллелями всех трех генов *Vrn1 – vrn-A1, vrn-B1* и *vrn-D1* (Pugsley, 1971; Turner et al., 2013).

У твердой пшеницы потребность в яровизации также контролируется аллелями генов *Vrn-1* (Yan et al., 2003; 2006). Гомологичные копии гена *Vrn-1 – Vrn-A1* и *Vrn-B1* – картированы в средних районах длинного плеча хромосом 5A и 5B соответственно (Yan et al., 2003; Fu et al., 2005).

Гены *Vrn1* пшеницы кодируют транскрипционный фактор семейства MADS-box, участвующий в переходе апикальной меристемы от вегетативной стадии к репродуктивной. Они имеют не менее двух регуляторных районов, локализованных в промоторе и первом интроне соответственно (Yan et al., 2004a; Fu et al., 2005; Diaz et al., 2012).

У тетраплоидной и гексаплоидной пшеницы различия между доминантными и рецессивными аллелями *Vrn-A1* определяются мутациями в области промотора, а также наличием крупной делеции в первом интроне рецессивного аллеля *vrn-A1* (Konopatskaia et al., 2016; Muterko et al., 2015; 2016). Описано несколько аллелей генов *Vrn-A1* и *Vrn-B1*, различающихся структурой последовательностей, влиянием на потребность в яровизации и сроки цветения (Turner et al., 2013). У тетраплоидных видов пшеницы выявлено до 10 различных аллельных

вариантов в локусе Vrn-A1, характеризующихся различными изменениями в последовательности гена. У аллеля *Vrn-A1a* дуплицирована промоторная область, а аллель *Vrn-A1b* характеризуется делецией 20 пн в повторяющемся элементе 5′ нетранслируемой области. Описаны различающиеся по структуре аллели *Vrn-A1c*, *Vrn-A1d* и *Vrn-A1e* (Yan et al., 2004a; Fu et al., 2005). Доминантные аллели *Vrn-B1* характеризуются наличием крупных делеций в области интрона. Так, например, доминантный аллель *Vrn-B1* изогенной линии Triple Dirk B мягкой пшеницы, характеризующейся яровым типом развития, отличается от рецессивного *vrn-B1* озимой Triple Dirk с делецией 6850 пн в первом интроне (Fu et al., 2005). Разработаны праймеры для различения аллелей *Vrn-B1a*, *Vrn-B1b* и *Vrn-B1c* (Muterko et al., 2016). Локус Vrn-B на хромосоме 5 содержит два тесно сцепленных гена, которые кодируют белки с доменами цинкового пальца и CCT, *ZCCT1* и *ZCCT2*, действующие как негативные регуляторы цветения (Yan et al., 2004b; Distelfeld et al., 2009a). Ген *Vrn-B3* находится в коротком плече хромосомы 7 (Yan et al., 2006). Доминантный аллель *Vrn-B3b* отличается от рецессивного *vrn-Bb* инсерцией транспозона M882, относящегося к семейству неавтономных перемещающихся элементов hAT, в промоторную область (Muterko, Salina, 2018).

Гены *Photoperiod-1* (*Ppd1*) относятся к семейству генов Pseudo-Response Regulator (PRR) – регуляторов суточных ритмов у *Arabidopsis* (Turner et al., 2005). Основные гены реакции на фотопериод позволяют растениям пшеницы воспринимать изменения продолжительности дня, при этом ускоренное колошение происходит при выращивании на длинном дне, а короткий день вызывает его задержку, если только нет мутаций в генах *Ppd1* (Beales et al. 2007; Wilhelm et al., 2009; Diaz et al., 2012). Доминантные аллели этих генов снижают чувствительность к фотопериоду. Пшеница является растением длинного дня, но наличие доминантных аллелей генов *Ppd* обусловливает ее нечувствительность, фотонейтральность, к действию короткого дня, при которой ее вегетационный период не увеличивается.

По своей фотопериодической чувствительности (ФПЧ) культуры подразделяются на фотопериодически чувствительные, при этом растениям для перехода к цветению требуется длинный световой день – признак контролируется рецессивными аллелями *Ppd*-генов, и фотопериодически нейтральные, нечувствительные – переход к цветению происходит независимо от длины дня, для чего хотя бы один из *Ppd*-генов должен находиться в доминантном состоянии (Dragovich et al., 2021). Фотопериодическая нечувствительность считается важным свойством современных высокоадаптивных сортов со стабильно высокой продуктивностью. Чувствительность пшеницы к продолжительности светового периода суток обусловлена преимущественно аллельным составом гомеологической серии генов *Ppd1* (Shaw et al., 2012).

У мягкой пшеницы реакция на продолжительность периода освещенности контролируется тремя гомеологичными генами: *Ppd-A1*, *Ppd-B1* и *Ppd-D1*, локализованными на хромосомах 2A, 2B, 2D, соответственно (Worland et al.,1998; Cockram et al., 2007). Эти гены также оказывают существенное влияние на сроки колошения. По силе влияния на чувствительность к фотопериоду гены *Ppd1* располагаются в следующем порядке: *Ppd-D1*> *Ppd-B1*> *Ppd-A1,* хотя в отдельных случаях эффект аллеля *Ppd-B1* сопоставим с *Ppd-D1* (Worland et al., 1998; Langer et al., 2014). J. Beales с соавторами (Beales et al.,2007) разработали диагностические маркеры для *Ppd-D1* – основного локуса реакции мягкой пшеницы на фотопериод. Доминантный аллель этого гена *Ppd-D1a* обусловливает нейтральную реакцию на длину дня, в отличие от рецессивного аллеля *ppd-D1b.*

У твердой пшеницы реакцию на фотопериод контролируют гены *Ppd-A1* и *Ppd-B1*, локализованные в коротких плечах гомеологичных хромосом 2A и 2B соответственно (Laurie, 1997). В результате изучения 23 генотипов яровой твердой пшеницы в трех географических пунктах было показано, что наибольшее влияние на формирование массы 100 зёрен оказали аллели гена *Ppd-A1,* тогда как изменчивость числа зёрен в колосе в большей степени связана с аллельным разнообразием локуса *Ppd-B1* (Arjona et al., 2018).

Скорость развития и реальная продолжительность вегетационного периода являются результатом сочетания специфических генов *Vrn* и *Ppd* и их взаимодействия с факторами окружающей среды. Информация об аллельной изменчивости этих генов и их влиянии на агрономические характеристики имеет большую ценность для селекции пшеницы (Stelmakh, 1998). В специальных экспериментах выявлено уменьшение степени аллельного разнообразия генов *Vrn* и *Ppd* современных сортов твердой пшеницы, адаптированных к условиям средиземноморского региона, по сравнению с местными испанскими сортами, и подтверждена определяющая роль мутаций в гене *Vrn-A1* на формирование признаков, контролирующих яровой тип развития (Royo et al., 2020).

Использование молекулярных маркеров значительно повышает эффективность идентификации генетического материала и дает понимание адаптивной ценности отдельных аллелей или их комбинаций в конкретных условиях выращивания пшеницы. Отбор с помощью маркеров экономически эффективен, поддается автоматизации, что обеспечивает его высокую производительность (Mohan et al. 1997; Gupta et al. 1999; Koebner, Summers, 2002; Rana et al., 2009; Mammadov et al., 2012; Randhawa et al., 2013).

Цель настоящей работы – с использованием молекулярных маркеров выделить источники скороспелости – образцы твердой пшеницы, содержащие эффективные гены высокой скорости развития растений (*Vrn, Ppd*). Для этого необходимо было последовательно решить следующие задачи: подобрать по литературным источникам и протестировать праймеры, специфичные для локусов

Vrn и *Ppd*; провести молекулярно-генетический анализ с использованием ПЦР-маркеров генов *Vrn* и *Ppd*, локализованных в геномах A и B; провести вегетационный опыт по валидации генотипов образцов с идентифицированными генами скороспелости и фотопериодической чувствительности.

Материалы и методы

Выборка для генотипирования по локусам высокой скорости развития растений (*Vrn, Ppd*) включала 48 скороспелых образцов твердой пшеницы из коллекции ВИР (вегетационный период 90-101 дней), охарактеризованных нами ранее по физиологическим свойствам и компонентам продуктивности – это 41 линия из питомника оценки твердой пшеницы "26TH IDSN; 94-95", CIMMYT (Мексика) и семь изогенных линий, созданных в CIMMYT, поступивших из National Small Grains Collection (NSGC) США (Приложение/ Supplement[1]). В качестве контролей было взято пять сортов твердой пшеницы с идентифицированными ранее (Muterko et al., 2016) аллелями генов *Vrn (Vrn-A1, Vrn-B1*, *Vrn-B2, Vrn-B3,)* и *Ppd* (*Ppd-A1b, Ppd-B1a, Ppd-B1b*): 'Харьковская 1' – *vrn-A1b.3* (к-45910, Украина), 'GK Basa' – *Vrn-A1i* (к-58475, Венгрия), 'Елизаветинская' – *Vrn-B3a* (к-63772, РФ, Саратовская обл.), 'Башкирская 27' – *Vrn-A1a.1* (к-64486, РФ, Башкирия), 'Донская элегия' – *Vrn-B1c* (к-64488, РФ, Ростовская обл.) и четыре скороспелые линии мягкой пшеницы Konini (к-59948, Новая Зеландия), Рифор 11 (к-67802, РФ, Ленинградская обл.), Рифор 12 (к-67803, РФ, Ленинградская обл.), Рифор 13 (к-67803, РФ, Ленинградская обл.) (Rigin et al., 2022).

Выделение геномной ДНК осуществляли по методике Д.Б. Дорохова и Э. Клоке (Dorokhov, Klocke, 1997) в модификации, разработанной в отделе генетики ВИР (Anisimova et al., 2018). Для этого зерновки проращивали на влажной фильтровальной бумаге в чашках Петри при естественном освещении. Суммарную ДНК выделяли из 10 проростков 5-7-дневного возраста с использованием SDS-буфера. Качество полученных фракций ДНК проверяли методом электрофореза в 1% агарозном геле и спектрофотометрически.

Молекулярно-генетический анализ проводили методом полимеразной цепной реакции (ПЦР) с использованием восьми пар праймеров, специфичных для аллелей генов *Vrn-A1, Vrn-B1*, *Vrn-B3, Vrn-B2, Ppd-A1, Ppd-B1*. Последовательности олигонуклеотидов, амплифицируемый район гена и длина диагностического фрагмента указаны в таблице 1. Состав ПЦР-смеси и условия амплификации были идентичны рекомендованным разработчиками праймеров. ПЦР проводили на приборе MiniAmp Plus (Thermo Fisher Scientific, США). Продукты амплификации анализировали методом электрофореза в 1,5-2% агарозном геле в однократном трис-боратном буфере и визуализировали в ультрафиолетовом свете после окрашивания в растворе бромистого этидия. Использовали маркеры молекулярного веса ДНК Step 100 и Step 100 Long (Биолабмикс).

Таблица 1. Аллель-специфичные маркеры, использованные для генотипирования линий твердой пшеницы по локусам генов скороспелости и чувствительности к фотопериоду

Table 1. Allele-specific markers used for genotyping of durum wheat lines for early ripening and photoperiod sensitivity gene loci

Комбинация праймеров / Primer combination	Тестируемый аллель гена/ Tested allele of the gene	T (°C)	Размер фрагмента ПЦР, пн/ Amplicon size, bp	Источник/ Reference
VRN1AF/ VRN1- INT1R	*Vrn-A1a*	58	713	Yan et a1., 2004a
Vrn-Al-intr F/ Vrn-Al-intr Rl	*vrn-A1*	60	541	Muterko et a1., 2016
Ex1/C/F/ Intr1/B/R3	*Vrn-B1a* *Vrn-B1c*	58	1091 705	Fu et al., 2005 Muterko et al., 2016
V2B-D4F1/ V2B-D4R1	*Vrn-B2*	60	289 286	Yan et a1., 2004b
FT-B-INS-F/ VRN4-B- NOINS-R	*Vrn-B3a*	61	1765	Yan et a1., 2006
Ag5del_F2/ Ag5d el R2	*Ppd-A1b*	56	452	Wilhelm et a1., 2009
TaPpd-B1proF1/ TaPpd-B1intlR1	*Ppd-B1*	64	1292	Seki et a1., 2011
TaPpd-B1intlR1/ 206bp_de1_25_R1	*Ppd-B1*	64	874	Takenaka, Kawahara, 2012

[1] Приложение доступно в онлайн версии статьи/ The supplement is available in the online version of the paper: DOI: 10.30901/2658-6266-2025-2-o1

Вегетационный опыт по валидации генотипов 13 образцов с идентифицированными генами скороспелости и фотопериодической чувствительности (табл. 2) проводили в 2023-2024 годах на экспериментальной площадке отдела генетики ВИР в соответствии с разработанной в отделе методикой. Коэффициент фотопериодической чувствительности (Кфпч) определяли, как отношение продолжительности периода «всходы-колошение» у растений, выращенных соответственно в условиях длинного естественного и короткого 12-часового дня (Koshkin, 2012).

Результаты

С использованием молекулярных маркеров, специфичных для аллелей генов *Vrn* и *Ppd*, проведен молекулярный скрининг 48 образцов твердой пшеницы, отобранных по признаку скороспелости, и определены их генотипы по анализируемым локусам.

С помощью комбинации праймеров VRN1AF/ VRN1-INT1R у 23 образцов твердой пшеницы подтверждено наличие доминантного аллеля главного гена *Vrn-A1a*, контролирующего яровой тип развития (рис. 1). Исключение составил образец CIGM91.349-2, у которого не были получены продукты амплификации. При использовании комбинации праймеров VRN1AF/ VRN1-INT1R ни у одного из 23 образцов не выявлен диагностический фрагмент длиной 541 пн, характерный для рецессивного аллеля *vrn-A1*.

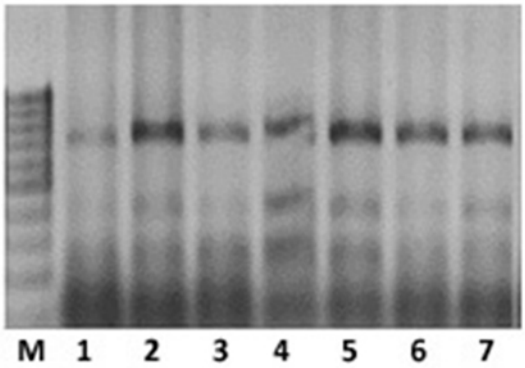

Рис. 1. Идентификация доминантного аллеля *Vrn-A1* с помощью праймеров VRN1AF/ VRN1-INT1R. Маркерные фрагменты имеют длину 713 пн. Номера дорожек соответствуют номерам образцов в таблице 3. M – маркер молекулярного веса ДНК Step100

Fig. 1. Identification of the dominant *Vrn-A1* allele with primer combination VRN1AF/ VRN1-INT1R. Marker fragments are 713 bp long. Track numbers correspond to the accession numbers in Table 3. M – DNA molecular weight marker Step 100

Маркер доминантного аллеля *Vrn-B1a* (размер фрагмента 1091 пн), амплифицированный с праймерами Ex1/C/F /Intr1/B/R3, обнаружен у четырёх образцов, а у трёх образцов выявлен маркер доминантного аллеля *Vrn-B1c* (размер амплифицированного фрагмента 705 пн). Вариант доминантного аллеля *Vrn-B3a* (диагностический фрагмент длиной 1765 пн, амплифицируется с парой праймеров FT-B-INS-F/ VRN4-B- NOINS-R) выявлен у единственного образца – Ambo 7 (к-68387). Маркеры доминантного аллеля *Vrn-B2* (амплифицируются с парой праймеров V2B-D4F1/ V2B-D4R1) обнаружены у всех 24 образцов.

У 21 образца выявлены варианты доминантных аллелей *Ppd-A1* и *Ppd-B1,* которые определяют нечувствительность к фотопериоду (табл. 3). Так носителями доминантного аллеля *Ppd-A1* был 21 образец, а доминантного аллеля *Ppd-B1* – 24 образца (рис. 3).

В вегетационном опыте по валидации генотипов образцов с идентифицированными генами скороспелости и фотопериодической чувствительности изучали реакцию на длину дня у 13 образцов, генотипы которых по локусам *Vrn* и *Ppd* были установлены с помощью аллель-специфичных молекулярно-генетических маркеров.

В результате было установлено, что пять образцов – Labud 15, Nyasa 2, Garcilla 2, Ting 7 и Plata 11 имеют слабую реакцию на длину дня. Задержка колошения на коротком дне по сравнению с естественным днем у них составила до 8,2 суток, Кфпч до 1,20. Самым чувствительным оказался образец Stork, задержка колошения на коротком дне по сравнению с естественным – до 43,8 сут.,

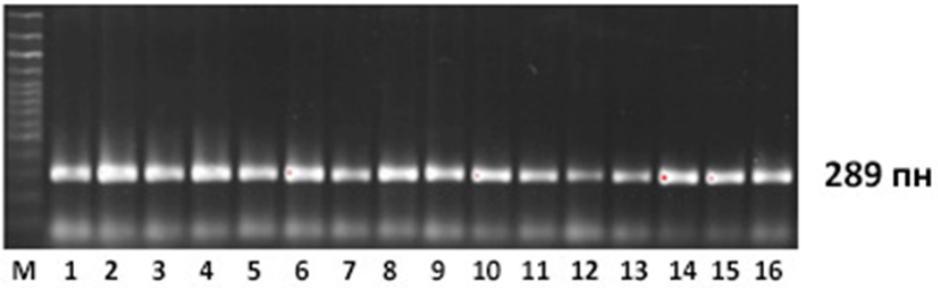

Рис. 2. Идентификация доминантного аллеля *Vrn-B2* с помощью праймеров V2B-D4F1+/ V2B- D4R1. Маркерный фрагмент имеет длину 289 пн. Номера дорожек соответствуют номерам образцов в таблице 3. M – маркер молекулярного веса ДНК Step 100 Long

Fig. 2. Identification of the dominant *VRN - B2* allele with primer combination V2B-D4F1+/ V2B- D4R1. Marker fragments are 289 bp long. Track numbers correspond to the accession numbers in Table 3. M – DNA molecular weight marker Step 100 Long

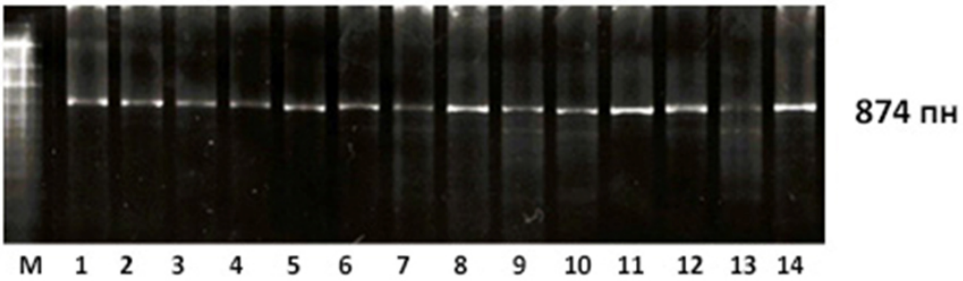

Рис. 3. Идентификация доминантного аллеля *Ppd-B1* с помощью праймеров TaPpd-B1proinFl/ 206bp de1 25 R1. Маркерный фрагмент имеет длину 874 пн. Номера дорожек соответствуют номерам образцов в таблице 3. M – маркер молекулярного веса ДНК Step 100 Long

Fig. 3. Identification of the dominant *Ppd-B1* allele with primer combination TaPpd-B1proinFl/ 206bp de1 25 R1. Marker fragments are 874 bp long. Track numbers correspond to the accession numbers in Table 3. M – DNA molecular weight marker Step 100 Long

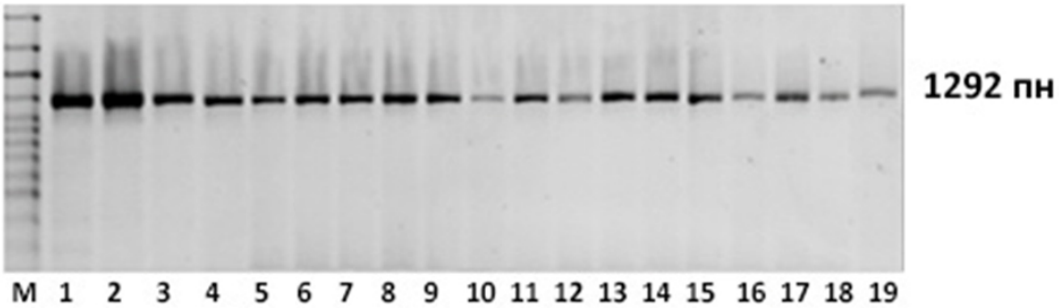

Рис. 4. Идентификация доминантного аллеля *Ppd-B1* с помощью праймеров TaPpd-B1proF1/ TaPpd-B1int l R1. Маркерный фрагмент имеет длину 1292 пн. Номера дорожек соответствуют номерам образцов в таблице 3. M – маркер молекулярного веса ДНК Step 100 Long

Fig. 4. Identification of the dominant *Ppd-B1* allele with primer combination TaPpd-B1proF1/ TaPpd-B1int l R1. Marker fragments are 1292 bp long. Track numbers correspond to the accession numbers in Table 3. M – DNA molecular weight marker Step 100 Long

Кфпч – 1,87 (см. табл. 2). У образца Stork выявлен рецессивный аллель *ppd-A1*, тогда как у других, изученных по признаку фотопериодической чувствительности с помощью молекулярных маркеров, идентифицирован доминантный аллель *Ppd-A1* (см. табл. 3).

По результатам фенотипического анализа и молекулярного генотипирования выделены 24 источника генов скороспелости твердой пшеницы (см. табл. 3).

Таблица 2. Результаты вегетационного опыта по валидации генотипов мексиканских образцов с идентифицированными генами скороспелости и фотопериодической чувствительности

Table 2. Results of the vegetation experiment in validating the genotypes of Mexican accessions with identified genes for early ripening and photoperiodic sensitivity

№ Пп/ No.	Номер по каталогу ВИР, к-/ VIR catalogue No., k-	Название/ Name	Чувствительность к длине дня/ Day length sensitivity			
			Продолжительность периода всходы-колошение, дни/ Duration of the germination-earing period, days		T2-T1	Кфпч/ Photoperiodic sensitivity coefficient
			T1	T2		
1	68360	Labud 15	40,8±0,44	45,5±0,50	4,7	1,12
2	68355	Nyasa 2	45,3±0,45	52,8±1,96	7,5	1,17
3	68350	Garcilla 2	40,9±0,64	48,1±0,46	7,2	1,18
4	68361	Ting 7	49,3±2,10	58,5±1,80	9,2	1,19
5	68347	Plata 11	43,5±0,22	52,3±0,26	8,8	1,20
6	68351	Pele 1	46,5±0,22	56,9±0,18	10,4	1,22
7	68352	Ambo 1	40,5±0,96	50,9±0,26	10,4	1,26
8	68354	Theus 3	46,3±0,83	59,0±1,62	12,7	1,27
9	68348	Hai 12	39,7±0,33	51,9±3,84	12,2	1,31
10	68349	Lotail 10	39,7±0,73	52,9±0,12	13,2	1,33
11	68346	Porron 1	35,8±0,65	48,9±0,91	13,0	1,37
12	68409	Himan 9	35,8±0,65	48,9±0,91	13,0	1,37
13	68345	Stork	50,3±3,36	94,1±0,82	43,8	1,87

Таблица 3. Источники генов скороспелости и нечувствительности к фотопериоду, выявленные среди образцов твердой пшеницы мексиканского происхождения с помощью диагностических маркеров

Table 3. Sources of genes for earliness and photoperiod insensitivity identified using diagnostic markers in durum wheat accessions of Mexican origin

№/ No.	№ по каталогу ВИР, к-/ VIR catalogue No., k-	Название/ Accession name	Диагностические маркеры / Diagnostic markers						
			VRN1AF/ VRN1-INT1R	Ppd-A1proF/ Ag5del_R2	Ag5del_F2/ Ag5del_R2	Ex1/C/F/ Intr1/B/R3	Ex1/C/F/ Intr1/B/R4	TaPpd-B1proF1/ TaPpd- Blint1 R1, 206bp del 25 R1	V2B-D4F1/ V2B- D4R1
1	**68345**	Stork	*Vrn-A1*	-	*ppd-A1*	-	*vrn-B1*	*Ppd-B1*	*Vrn-B2*
2	**68346**	Porron 1	*Vrn-A1*	*Ppd-A1*	-	-	-	*Ppd-B1*	*Vrn-B2*
3	**68347**	Plata 11	*Vrn-A1*	*Ppd-A1*	-	-	-	*Ppd-B1*	*Vrn-B2*
4	**68348**	Hai 12	*Vrn-A1*	*Ppd-A1*	-	-	-	*Ppd-B1*	*Vrn-B2*
5	**68349**	Lotail 10	*Vrn-A1*	*Ppd-A1*	-	*Vrn-B1a*	-	*Ppd-B1*	*Vrn-B2*
6	**68350**	Garcilla 2	*Vrn-A1*	*Ppd-A1*	-	*Vrn-B1a*	*vrn-B1*	*Ppd-B1*	*Vrn-B2*
7	**68351**	Pele 1	*Vrn-A1*	*Ppd-A1*	-	*Vrn-B1a*	-	*Ppd-B1*	*Vrn-B2*
8	**68352**	Ambo 1	*Vrn-A1*	*Ppd-A1*	-	-	-	*Ppd-B1*	*Vrn-B2*
9	**68354**	Theus 3	*Vrn-A1*	*Ppd-A1*	-	*Vrn-B1a*	-	*Ppd-B1*	*Vrn-B2*

Таблица 3. (Продолжение)

№/ No.	№ по каталогу ВИР, к-/ VIR catalogue No., k-	Название/ Accession name	Диагностические маркеры / Diagnostic markers						
			VRN1AF/VRN1-INT1R	Ppd-A1proF/ Ag5del_R2	Ag5del_F2/ Ag5del_R2	Ex1/C/F/ Intr1/B/R3	Ex1/C/F/ Intr1/B/R4	TaPpd-B1proF1/ TaPpd- Blint1 R1, 206bp del 25 R1	V2B-D4F1/ V2B- D4R1
10	**68365**	Morito 2	*Vrn-A1*	*Ppd-A1*	-	*Vrn-B1c*	*vrn-B1*	*Ppd-B1*	*Vrn-B2*
11	**68366**	Podiceps 21	*Vrn-A1*	*Ppd-A1*	-	-	-	*Ppd-B1*	*Vrn-B2*
12	**68370**	Alcita 1	*Vrn-A1*	*Ppd-A1*	-	-	-	*Ppd-B1*	*Vrn-B2*
13	**68372**	Lapdy 24	*Vrn-A1*	*Ppd-A1*	-	-	-	*Ppd-B1*	*Vrn-B2*
14	**68387**	Ambo 7	*Vrn-A1*	*Ppd-A1*	-	-	-	*Ppd-B1*	*Vrn-B2*
15	**68392**	Nehama 4	*Vrn-A1*	*Pp -A1*	-	-	*vrn-B1*	*Ppd-B1*	*Vrn-B2*
16	**68379**	Cui-niao 1	*Vrn-A1*	*Ppd-A1*	-	-	-	*Ppd-B1*	*Vrn-B2*
17	**68409**	Himan 9	*Vrn-A1*	-	*ppd-A1*	-	*vrn-B1*	*Ppd-B1*	*Vrn-B2*
18	**66278**	CIGM91.349-1	*Vrn-A1*	-	*ppd-A1*	-	-	*Ppd-B1*	*Vrn-B2*
19	**66279**	CIGM91.349-2	-	*Ppd-A1*	-	-	-	*Ppd-B1*	*Vrn-B2*
20	**66281**	CIGM91.349-6	*Vrn-A1*	*Ppd-A1*	-	*Vrn-B1c*	*vrn-B1*	*Ppd-B1*	*Vrn-B2*
21	**66282**	CIGM98.775-1	*Vrn-A1*	*Ppd-A1*	-	-	*vrn-B1*	*Ppd-B1*	*Vrn-B2*
22	**66283**	CIGM98.777-1	*Vrn-A1*	*Ppd-A1*	-	-	-	*Ppd-B1*	*Vrn-B2*
23	**66277**	CIGM91.347-4	*Vrn-A1*	*Ppd-A1*	-	-	*vrn-B1*	*Ppd-B1*	*Vrn-B2*
24	**66275**	CIGM91.346-2	*Vrn-A1*	*Ppd-A1*	-	*Vrn-B1c*	*vrn-B1*	*Ppd-B1*	*Vrn-B2*

Выводы

С помощью восьми аллель-специфичных маркеров определены генотипы образцов изучаемой выборки скороспелых образцов твердой пшеницы по локусам *Vrn-A1, Vrn-B2, Vrn-B3, Ppd-A1, Ppd-B1.*

В вегетационном опыте по валидации генотипов образцов с идентифицированными генами скороспелости и фотопериодической чувствительности подтверждена слабая реакция на длину дня у пяти мексиканских линий, маркированных доминантными аллелями *Vrn* и *Ppd* – Plata 11 (к-68347), Garcilla 2 (к-68350), Nyasa 2 (к-68355), Labud 15 (к-68360) и Ting 7 (к-68361).

По результатам фенотипического анализа и молекулярного генотипирования выделены 24 источника генов скороспелости твердой пшеницы.

References/Литература

Anisimova I.N., Alpatieva 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). 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). Санкт-Петербург: ВИР; 2018). DOI: 10.30901/978-5-905954-81-8

Arjona J.M., Royo C., Dreisigacker S., Ammar K., Villegas D. Effect of *Ppd-A1* and *Ppd-B1* allelic variants on grain number and thousand kernel weight of durum wheat and their impact on final grain yield. *Frontiers in Plant Science*. 2018;29:888. DOI: 10.3389/fpls.2018.00888

Beales J., Turner A., Griffiths S., Snape J.W., Laurie D.A. A *Pseudo-Response Regulator* is misexpressed in the photoperiod insensitive *Ppd-Dla* 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;58:1231-1244. DOI: 10.1093/jxb/erm042

Diaz A., Zikhali M., Turner A.S. Isaac P., Laurie D.A. Copy number variation affecting the *Photoperiod-B1* and *Vernalization-A1* genes is associated with altered flowering time in wheat (*Triticum aestivum*). *PLOS One*. 2012;7:e33234. DOI: 10.1371/journal.pone.0033234

Distelfeld A., Tranquilli G., Li C., Yan L., Dubcovsky J. Genetic and molecular variation of the VRN2 loci in tetraploid wheat. *Plant Physiology*. 2009a;149:245-257. DOI: 10.1104/pp.108.129353

Distelfeld A., Li C., Dubcovsky J. Regulation of flowering in temperate cereals. *Current Opinion in Plant Biology*. 2009b;12:178-184. DOI: 10.1016/j.pbi.2008.12.010

Distelfeld A., Dubcovsky J. Characterization of the maintained vegetative phase deletions from diploid wheat and their effect on *VRN2* and *FT* transcript levels. *Molecular Genetics and Genomics*. 2010;283:223-232. DOI: 10.1007/s00438-009-0510-2

Dorokhov D.B., Klocke E. A rapid and economic technique for RAPD-analysis of plant genomes. *Genetics*. 1997;33(4):358-365. [in Russian] (Дорохов Д.Б., Клоке Э. Быстрая и экономичная технология RAPD анализа растительных геномов. *Генетика*. 1997;33(4):443-450).

Dragovich A., Fisenko A.V., Yankovskaya A.A. Vernalization (VRN) and photoperiod (*PPD*) genes in Spring hexaploid wheat landraces. *Russian Journal of Genetics.* 2021;57(3):329-340. DOI: 10.1134/S1022795421030066

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

Gupta P.K., Varshney R.K., Sharma P.C., Ramesh B. Molecular markers and their applications in wheat breeding. *Plant Breeding*. 1999;118(5):369-390.

Khlestkina E.K. Molecular markers in genetic studies and breeding. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2013;17(4/2):1044-1054. [in Russian] (Хлесткина Е.К. Молекулярные маркеры в генетических исследованиях и в селекции. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2013;17(4/2):1044-1054).

Koebner R., Summers R. The impact of molecular markers on the wheat breeding paradigm. *Cellular & Molecular Biology Letters*. 2002;7(2B):695-702.

Konopatskaia I., Vavilova V., Kondratenko E.Y., Blinov A., Goncharov N.P. *VRN1* genes variability in tetraploid wheat species with a spring growth habit. *BMC Plant Biology*. 2016;(S3):93-106. DOI: 10.1186/s12870-016-0924-z

Koshkin V.A. Methodical approaches of diagnostics of photoperiodical sensitivity and earliness of plants. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2012;170:118-129 [in Russian] (Кошкин В.А. Методические подходы диагностики фотопериодической чувствительности и скороспелости растений. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2012;170:118-129).

Langer S.M., Longin C.F.H., Würschum T. Flowering time control in European winter wheat. *Frontiers in Plant Science*. 2014;5:537. DOI: 10.3389/fpls.2014.00537

Laurie D.A. Comparative genetics of flowering time. *Plant Molecular Biology*. 1997;35:167-177. DOI: 0.1007/978-94-011-5794-0_16

Lewis S., Faricelli M.E., Appendino M.L., Valárik M., Dubcovsky J. The chromosome region including the earliness *per se* locus *Eps-A*^{m}*1* affects the duration of early developmental phases and spikelet number in diploid wheat. *Journal of Experimental Botany*. 2008;59(13):3595-3607. DOI: 10.1093/jxb/ern209

Mammadov J., Aggarwal R., Buyyarapu R., Kumpatla S. SNP markers and their impact on plant breeding. *International Journal of Plant Genomics*. 2012:1-11. DOI: 10.1155/2012/728398

Mohan M., Nair S., Bhagwat A., Krishna T.G., Yano M., Bhatia C.R., Sasaki T. Genome mapping, molecular markers and marker-assisted selection in crop plants. *Molecular Breeding*. 1997;3(2):87-103. DOI: 10.1023/A:1009651919792

Muterko A.F, Balashova I.A, Fayt V.I, Sivolap Yu.M. Molecular-genetic mechanisms of regulation of growth habit in wheat. *Cytology and Genetics.* 2015;49(1):71-86. DOI: 10.3103/S0095452715010089

Muterko A., Kalendar R., Salina E. Allelic variation at the *VERNALIZATION-A1*, *VRN-B1*, *VRN-B3*, and *PHOTOPERIOD-A1* genes in cultivars of *Triticum durum* Desf. *Planta*. 2016;244:1253-1263. DOI: 10.1007/s00425-016-2584-5

Muterko A, Salina E. Divergence of *VRN-B3* alleles during the evolution of domesticated wheat. *Molecular Genetics and Genomics*. 2018;294(1):263-275. DOI: 10.1007/s00438-018-1506-6

Ochagavía H., Prieto P., Zikhali M., Griffiths S., Slafer G.A. Earliness *per se* by temperature interaction on wheat development. *Scientific Reports.* 2019;9:2584. DOI: 10.1038/s41598-019-39201-6

Pugsley A.T. A genetic analysis of the spring-winter habit of growth in wheat. *Australian Journal of Agricultural and Resource*. 1971;22(1):21-31. DOI: 10.1071/AR9710021

Rana B., Rana P., Manoj K.J., Kumar S. Marker assisted selection: a strategy for wheat improvement. *Wheat Information Service WIS*. 2009;11:19-30.

Randhawa H.S., Asif M., Pozniak C., Clarke J.M., Graf R.J., Fox S.L., Humphreys D.G., Knox R.E., DePauw R.M., Singh A.K., Cuthbert R.D., Hucl P., Spaner D. Application of molecular markers to wheat breeding in Canada. *Plant Breeding*. 2013;132(5):458-471. DOI: 10.1111/pbr.12057

Rigin B.V., Shreyder E.R., Matvienko I.I., Andreeva A.S., Zuev E.V. Donors of ultra-earliness for spring common wheat breeding. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2022;5(3):5-14. [In Russian] (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-o3

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. *Frontiers in Plant Science*. 2020;11:838. DOI: 10.3389/fpls.2020.00838

Seki M., Chono M., Matsunaka H., Fujita M., Oda S, Kubo K., Kiribuchi-Otobe C., Kojima H, Nishida H, Kato K. Distribution of photoperiod-insensitive alleles *Ppd-B1a* and *Ppd-D1a* and their effect on heading time in Japanese wheat cultivars. *Breeding Science.* 2011;61(4):405-412. DOI: 10.1270/jsbbs.61.405

Shaw L.M., Turner A.S., Laurie D.A. The impact of photoperiod insensitive *Ppd-1a* mutations on the photoperiod pathway across the three genomes of hexaploid wheat (*Triticum aestivum*). *Plant Journal*. 2012;71(1):71-84. DOI: 10.1111/j.1365-313X.2012.04971.x.

Shimada S., Ogawa T., Kitagawa S., Suzuki T., Ikari C., Shitsukawa N., Abe T., Kawahigashi H., Kikuchi R., Handa H., Murai K. A genetic network of flowering-time genes in wheat leaves, in which an *APETALA1/FRUITFULL*-like gene, *VRN1*, is upstream of *FLOWERING LOCUS T. Plant Journal.* 2009;58(4):668-681. DOI: 10.1111/j.1365-313X.2009.03806.x

Stelmakh A.F. Genetic systems regulating flowering response in wheat. *Euphytica*. 1998;100:359-369. DOI: 10.1023/A:1018374116006

Takenaka S., Kawahara T. Evolution and dispersal of emmer wheat (*Triticum* sp.) from novel haplotypes of *Ppd-1* (photoperiod response) genes and their surrounding DNA sequences. *Theoretical and Applied Genetics*. 2012;125(5):999-1014. DOI: 10.1007/s00122-012-1890-y

Trevaskis B., Hemming M.N., Dennis E.S., Peacock W.J. The molecular basis of vernalization-induced flowering in cereals. *Trends in Plant Science.* 2007;12(8):352-357. DOI: 10.1016/j.tplants.2007.06.010

Turner A., Beales J., Faure S. Dunford R.P., Laurie D.A. The pseudo response regulator *Ppd-H1* provides adaptation to photoperiod in barley. *Science*. 2005;310:1031-1033. DOI: 10.1126/science.1117619

Turner A.S., Faure S., Zhang Y., Laurie D.A. The effect of day neutral mutations in barley and wheat on the interaction between photoperiod and vernalization. *Theoretical and Applied Genetics*. 2013;126:2267-2277. DOI: 10.1007/s00122-013-2133-6

Wilhelm E.P., Turner A.S., Laurie D.A. Photoperiod insensitive *Ppd-A1a* mutations in tetraploid wheat (*Triticum durum* Desf.). *Theoretical and Applied Genetics*. 2009;118(2):285-294. DOI: 10.1007/s00122-008-0898-9

Worland A.J. The influence of flowering time genes on environmental adaptability in European wheats. *Euphytica*. 1996;89:49-57. DOI: 10.1007/BF00015718

Worland A.J., Börner A., Korzun V., Li M.W., Petrovíc S., Sayers E.J. The influence of photoperiod genes on the adaptability of European winter wheat. *Euphytica*. 1998;100:385-394. DOI: 10.1023/A:1018327700985

Yan L., Loukoianov A., Tranquilli G., Helguera M., Fahima T., Dubcovsky J. Positional cloning of the wheat vernalization gene *VRN1*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2003;100(10):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. *Theoretical and Applied Genetics*. 2004a;109(8):1677-1686. DOI: 10.1007/s00122-004-1796-4

Yan L., Loukoianov A., Blechl A., Tranquilli G., Ramakrishna W., SanMiguel P., Bennetzen J., Echenique V., Dubcovsky J. The wheat *VRN2* gene is a flowering repressor down-regulated by vernalization. *Science*. 2004b;303(5664):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*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2006;103(51):19581-19586. DOI: 10.1073/pnas.0607142103

Информация об авторах

Анна Сергеевна Андреева, младший научный сотрудник, отдел генетических ресурсов пшеницы, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44, a.andreeva@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-6754-2897
Ольга Александровна Ляпунова, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, отдел генетических ресурсов пшеницы, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44, o.liapounova@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0003-2164-4510
Инна Ивановна Матвиенко, научный сотрудник, отдел генетики, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44, 181947@mail.ru, https://orcid.org/0000-0001-8233-5047
Ирина Николаевна Анисимова, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, отдел генетики, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44, irina_anisimova@inbox.ru, https://orcid.org/0000-0003-0474-8860

Information about the authors

Anna S. Andreeva, Junior Researcher, Department of Wheat Genetic Resources, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44, Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg, 190000 Russia, a.andreeva@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-6754-2897
Olga A. Lyapunova, Cand. Sci. (Agriculture), Leading Researcher, Department of Wheat Genetic Resources, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44, Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg, 190000 Russia, o.liapounova@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0003-2164-4510
Inna I. Matvienko, Researcher, Department of Genetics, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44, Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg, 190000 Russia, 181947@mail.ru, https://orcid.org/0000-0001-8233-5047
Irina N. Anisimova, Dr. Sci. (Biology), Leading Researcher, Department of Genetics, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44, Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg, 190000 Russia, irina_anisimova@inbox.ru, https://orcid.org/0000-0003-0474-8860

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 14.01.2025; одобрена после рецензирования 19.06.2025; принята к публикации 25.06.2025.
The article was submitted on 14.01.2025; approved after reviewing on 19.06.2025; accepted for publication on 25.06.2025.