

УДК: 633.11: 581.132.2

Б. В. Ригин¹,
Е. В. Зуев¹,
В. А. Тюнин²,
Е. Р. Шрейдер²,
З. С. Пыженкова¹,
И. И. Матвиенко¹

¹Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н. И. Вавилова, 190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, д. 42, 44 e-mail: riginbv@mail.ru

²Федеральное государственное бюджетное научное учреждение Челябинский научно-исследовательский институт сельского хозяйства, Челябинская обл. Россия, e-mail: chniisx2@mail.ru

Ключевые слова:

пшеница, время колошения, скороспелость *per se*, гены *Ppd*, *Vrn*, *Eps*, реакция на яровизацию, фотопериодическая чувствительность, продуктивность, рекомбинанты

Поступление:

04.06.2018

Принято:

19.09.2018

СЕЛЕКЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ СОЗДАНИЯ ПРОДУКТИВНЫХ ФОРМ МЯГКОЙ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ С ВЫСОКОЙ СКОРОСТЬЮ РАЗВИТИЯ

Актуальность. Селекция пшеницы в России, помимо формирования сортов с высокой адаптивностью, пластичностью и качеством, должна быть направлена также на создание более скороспелых сортов с оптимальной продолжительностью вегетационного периода, отражающего территориальные особенности окружающей среды. Важным является преодоление отрицательной корреляции между скороспелостью и продуктивностью. Целью работы был анализ особенностей генетических и физиологических механизмов скороспелости яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) и возможности создания рекомбинантов с высокой скоростью развития и продуктивностью. **Материалы и методы.** Объектом исследований служили ультраскороспелые образцы яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.): Рико (к-65588), Фотон (к-55696), линии Фори (к-65589 ... к-65596), выделенные нами среди гибридов F₄ Рико × Фотон, линии Рифор, отобранные среди гибридов F₆₋₇ Рико × Forlani Roberto. Генетика скорости развития исследована с использованием гибридологического анализа и почти изогенных линий Triple Dirk. Фотопериодическая чувствительность определена в условиях 18-часового естественного и 12-часового короткого дня. Яровизация проведена в течение 30 дней при 3°C. **Результаты и выводы.** Ультраскороспелые образцы яровой мягкой пшеницы: Рико, Фотон, линии Фори и линии Рифор 1, Рифор 6, Рифор 7 имеют самый короткий вегетационный период по сравнению с образцами коллекции генетических ресурсов растений ВИР. Образцы также слабо чувствительны к фотопериоду и не реагируют на яровизацию. В различных экологических условиях не зафиксирована смена ранга исследованных ультраскороспелых форм по отношению к стандартным сортам пшеницы. Скорость развития ультраскороспелых образцов Рико, Фотон, Фори детерминирована, помимо гена *Eps*, также генами *Vrn- A1*, *Vrn- B1*, *Vrn- D1*, *Ppd- D1* и *Ppd- B1*. Возможно, ген *Eps*, определяющий ультраскороспелость *per se*, является блоком полигенов (модификаторов) с малым эффектом. Во всех F₂ исследованных 9 комбинациях скрещивания не было отмечено трансгрессий по скороспелости за пределы варьирования Рико. В Челябинском НИИСХ с использованием Фори 7 создан перспективный сорт 'Эритроспермум 25513', который в настоящее время проходит конкурсное сортоиспытание. Растения 'Forlani Roberto' очень позднеспелые, реагируют на яровизацию, фотопериод и в благоприятных условиях имеют продуктивный колос с 5-6 зерновками в колоске. Яровой тип развития 'Forlani Roberto' детерминирован доминантным геном *Vrn- B1*. Многозерность колоска продуктивных гибридов Рифор определяется двумя или тремя генами, и их экспрессия зависит от внешней среды. Выделены ультраскороспелые линии Рифор, у которых число зерен в колосе в полтора-два раза выше, чем у исходного образца Рико, однако по массе зерна с колоса несколько уступают стандартным сортам пшеницы. Урожай с 1 м² линий Рифор 1, Рифор 8, Рифор 6 и Рифор 7 достигает 81, 82, 84, 94% соответственно от урожая стандартного сорта 'Ленинградская 97'. Следовательно, показана возможность создания рекомбинантов пшеницы, сочетающих ультраскороспелость и высокую продуктивность колоса.

B. V. Rigin¹,
E. V. Zuev¹,
V. A. Tyunin²,
E. R. Shreyder²,
Z. S. Pyzhenkova¹,
I. I. Matvienko¹

¹ N. I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources,
42, 44, Bolshaya Morskaya St.,
St. Petersburg, 190000, Russia,
e-mail: riginbv@mail.ru

² Chelyabinsk Agricultural Research Institute, Chelyabinsk Province, Russia,
e-mail: chniisx2@mail.ru

Key words:

wheat, inheritance, heading time, earliness *per se*, response to vernalization, photoperiodic sensitivity, *Ppd*, *Vrn*, *Eps* genes, productivity, recombinant

Received:

04.06.2018

Accepted:

19.09.2018

BREEDING AND GENETIC ASPECTS OF CREATING PRODUCTIVE FORMS OF FAST-DEVELOPING SPRING BREAD WHEAT

Background. In Russia, wheat breeding should also focus on creation of earlier-maturing varieties with an optimal duration of the vegetation period reflecting territorial environmental features. It is very important to overcome the negative correlation between the early maturity and productivity of wheat. The present work was aimed at analyzing special features of genetic and physiological mechanisms of early maturity in spring wheat (*Triticum aestivum* L.) and at determining possibilities of creating recombinants with high development rate and plant productivity.

Materials and methods. The study employed such ultra-early spring wheat accessions as 'Rico' (k-65588), 'Foton' (k-55696), 'Fori' lines (kk-65589 ... 65596) selected from F₄ hybrids of 'Foton' × 'Rico', and 'Rifor' lines selected from F₆₋₇ hybrids of 'Rico' × 'Forlani Roberto' (k-42641). Genetics of the development rate was studied using hybridological analysis and 'Triple Dirk' near isogenic lines. Photoperiodic sensitivity was evaluated under 18-hour (natural day) and at 12-hour (short day) conditions. Vernalization was performed within 30 days at 3°C. **Results and conclusion.** The ultra-early maturing accessions of spring wheat 'Rico', 'Foton', as well as 'Fori', 'Rifor 1', 'Rifor 6' and 'Rifor 7' lines had the shortest vegetation period in comparison with varieties from the VIR collection of plant genetic resources. These accessions had weak photoperiodic sensitivity and were insensitive to vernalization. The lines did not change their characteristics in different ecological conditions. Besides the *Eps* gene, *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, *Ppd-D1* and *Ppd-B1* determined the rate of development of the ultra-early varieties 'Rico', 'Foton' and 'Fori'. Possibly, the *Eps* gene that controls ultra-earliness *per se*, is a set of polygenes (modifiers) with a low effect. No transgressive segregations in comparison with 'Rico' were recorded for the hybrids of the ultra-early 'Rico' with nine wheat varieties. A perspective cultivar 'Erythrospermum 25513' was created at the Chelyabinsk ARI with participation of 'Fori 7' line. 'Forlani Roberto' is a late variety, it responds to vernalization and photoperiod, and in good conditions its productive spike has 5-6 grains in the spikelet. The spring type of 'Forlani Roberto' is determined by the dominant gene *Vrn-B1*. The spikelet multi-seededness in productive 'Rifor' hybrids is determined by two or three genes and their expression depends on the environment. The selected ultra-early 'Rifor' lines have the number of grains per spike 1.5-2 times higher than in the parent line Rico, but the mass of grain per spike is below that of standard varieties. The yield per 1 m² of Rifor 1, Rifor 8, Rifor 6 and Rifor 7 lines reached 81, 82, 84 and 94%, respectively, in comparison with the standard variety 'Leningradskaya 97'. Therefore, a possibility of creating wheat recombinants that combine ultra-earliness and high spike productivity is demonstrated.

Введение

Селекция пшеницы в России, помимо формирования сортов с высокой адаптивностью, пластичностью и качеством, должна быть направлена также на создание более скороспелых сортов с оптимальной продолжительностью вегетационного периода, отражающего территориальные особенности окружающей среды.

В северных районах Европейской части РФ и Сибири из-за короткого безморозного периода растения пшеницы в полной мере не способны проявить свои потенциальные возможности и подвержены действию неблагоприятных факторов среды. Надо отметить, что и для других районов страны селекция на скороспелость является не менее важной. При этом крайне значимым является преодоление отрицательной корреляции между скороспелостью и продуктивностью.

Целью настоящей работы был анализ особенностей генетических и физиологических механизмов, определяющих скороспелость яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.), а также возможность создания рекомбинантов, сочетающих высокую скорость развития и повышенную продуктивность.

Условия, материалы и методы

Опыты проведены в 2009–2016 гг. в двух пунктах: в условиях Северо-Запада России на научно-производственной базе «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» (ПЛ ВИР) Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н. И. Вавилова (ВИР), и в условиях северной лесостепи предгорий Южного Урала в Челябинском научно-исследовательском институте сельского хозяйства (ЧНИИСХ).

Территория ПЛ ВИР располагается в зоне избыточного увлажнения, количество осадков 550–850 мм в год. Лето прохладное, температура июля от +15 до +17,5°C. Продолжительность периода вегетации 150–170 суток. В районе Челябинского НИИСХ среднемноголетнее количество осадков за вегетационный период составляет 231 мм, ГТК равен 1,3. Для пшеницы часто складываются засушливые условия, редко оптимальные, а в 30% лет наблюдается переувлажнение. Избыточное увлажнение вызывает полегание посевов пшеницы и поражение их болезнями: бурой ржавчиной, истеканием семян и др.

Объектом исследований служили ультраскороспелые образцы яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.): Рико (к-65588), Фотон (к-55696), линии Фори (к-65589 ... к-65596), выделенные нами среди гибридов F₄ Рико × Фотон, линии Рифор, отобранные среди гибридов F₆₋₇ Рико × Forlani Roberto. В опыт был включен образец 'Forlani Roberto' (к-42641) как более продуктивная родительская форма. В качестве стандартов в ВИР использовали районированный сорт 'Ленинградская 97', в ЧНИИСХ – 'Челяба 2'.

Генетика скорости развития исследована с использованием гибридологического анализа и почти изогенных линии Triple Dirk, Фотопериодическая чувствительность определена в условиях 18-часового естественного и 12-часового короткого дня (Koshkin, 2012). Яровизация проведена в течение 30 дней при 3°C.

При анализе элементов структуры урожая вычисляли средние величины признаков и их доверительные интервалы, рассчитанные при 0,05 уровне значимости. Статистическая обработка оценочной базы данных и однофакторный

анализ выполнены с помощью программы Microsoft Excel 2010 и методических указаний (Zaytsev, 1984).

Результаты и обсуждение

В полевых условиях Северо-Запада России были выделены три группы образцов яровой мягкой пшеницы: ультраскороспелые образцы, когда период посев-колошение был меньше 52 дней, раннеспелые (52–59 дней) и среднеспелые (60–67 дней). Согласно нашим исследованиям (Koshkin, 2012) ультраскороспелые образцы яровой пшеницы обнаружены преимущественно среди сортимента субтропических и тропических стран Средиземноморского региона, Ближнего Востока, Средней Азии, Юго-Восточной Азии, Центральной и Южной Америки. Однако источники слабой фотопериодической чувствительности и скороспелости яровой мягкой пшеницы нами выделены и среди образцов северных стран (Канада и США), а также в России среди сортимента Северо-Запада Европейской части России и восточных районов Сибири. Подобные формы могут встречаться также среди сортимента пшеницы и в других районах как результат рекомбинации и целенаправленного отбора в процессе селекции.

Ультраскороспелый образец Рико (к-65588), линии Фори 1 ... Фори 8 (к- 65589 ... к-65596) и линии Рифор 1, Рифор 6, Рифор 7 имеют самый короткий вегетационный период по сравнению с образцами коллекции генетических ресурсов растений ВИР. Они наименее чувствительные к 12-часовому фотопериоду и не реагируют на яровизацию. Однако впервые выявлено различие линий Фори по их реакции на 12- и 8-часовой фотопериод. Линии обладают стабильной продолжительностью периода до колошения в разных экологических средах. Не зафиксирована смена рангов по скорости развития по отношению к стандарту и другими скороспелым образцам пшеницы (Zuev et al., 2009).

По литературным сведениям, фотопериодическую реакцию растений мягкой пшеницы контролируют гены *Ppd-D1*, *Ppd-B1* и *Ppd-A1* (Snape et al. 2001; 2002). Реакция мягкой пшеницы на яровизацию (тип развития) обусловлена экспрессией генов *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1* и *Vrn-D4* (Goncharov, 2003). Аллели гена *Vrn-D1* могут влиять на проявление агрономических признаков (Ling-zhi Meng et al. 2016). Процессы яровизации возможны в семенах в незрелом состоянии на материнском растении (Kostiuchenko, Zarubailo, 1935).

Согласно нашим данным, реакция на яровизацию ультраскороспелых образцов Рико, линий Фори 1 ... 8 и 'Фотон' детерминирована тремя доминантными генами *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1* фотопериодическая чувствительность детерминирована генами *Ppd-D1* и *Ppd-B1* (Rigin, Pyzhenkova, 2011; Vrazhnov et al., 2012).

Наличие высоких темпов развития ультраскороспелых образцов обусловлена, помимо генов *Vrn* и *Ppd*, также экспрессией генов *Eps* (earliness *per se*), которые ответственны за проявление собственно скороспелости или скороспелости *per se* не только в вегетативную фазу, но и в ранний период репродуктивной, поэтому таких генов может быть много (Markus et al., 2008; Kamran et al., 2014), и их влияние может варьировать в зависимости от температуры и других факторов. Так, выявлено влияние факторов скороспелости *per se* на время цветения и созревание семян пшеницы (Kamran et al., 2013).

Таблица 1. Характеристика сорта Эритроспермум 25513 (ЧНИИСХ, 2016–2017 гг.)
Table 1. Characteristics of the variety Erithrospermum 25513 (Chelyabinsk ARI, 2016–2017)

Сорт, линия	Год	Урожайность, ц/га	Вегетационный период, дни	Масса 1000 зерен, г	Натура, г/л	Белок, %	Клейковина, %	Общая хлебопекарная оценка, балл
Эритроспермум 25513	2016	31,3	78	35,8	748	13,3	25,2	3,8
	2017	48,5	90	39,5	803	14,2	33,7	4,0
Челяба 2 (st)	2016	31,6	77	37,6	760	11,8	18,8	4,1
	2017	39,1	85	33,0	760	13,3	19,6	4,0
НСР 0,05	2016	2,8						
	2017	4,7						

Примечание: st – стандарт

Мы исследовали гибриды 9 комбинаций от скрещивания ультраскороспелого образца Рико с разными по скорости развития сортами пшеницы (Rigin, Pyzhenkova, 2011). Как оказалось, система *per se* Рико достоверно не экспрессировалась в фенотипах растений F₁ гибридов этих комбинаций. В F₂ соотношение группы растений, по скорости развития равной Рико, к остальным растениям не отличалось от теоретического 1:15 ($\chi^2 = 0,68-3,83$) или 1:63 ($\chi^2 = 0,01-0,21$). Среди F₂ гибридов от скрещивания образцов пшеницы с Рико не было отмечено трансгрессий по скороспелости за пределы варьирования этого ультраскороспелого образца. Возможно, ген *Eps*, определяющий ультраскороспелость *per se*-растений пшеницы, не представляет собой самостоятельную структурную единицу, а является блоком полигенов (модификаторов) с малым эффектом, определяющих непрерывную изменчивость и сцепленных с геном, который идентифицируется менделевскими методами (Rigin, Pyzhenkova, 2011).

В ЧНИИСХ после оценки на качество лучшие линии Фори 2, Фори 4, Фори 7 и Фори 8 были включены в простые и ступенчатые скрещивания с местными сортами пшеницы как источники скороспелости и слабой фотопериодической чувствительности. С участием линии Фори 7 создано шесть перспективных номеров, а также сорт 'Эритроспермум 25513' (табл. 1).

Сорт 'Эритроспермум 25513' в среднем за два года сформировал урожайность, достоверно превышающую стандартный сорт 'Челяба 2'. При этом он обладает более высокой устойчивостью к полеганию, повышенным содержанием белка и клейковины в зерне, комплексной устойчивостью к бурой (0 баллов) и стеблевой (1 балл) ржавчине, твердой головне (3,5%) при поражении стандарта соответственно на 4 балла, 3 балла и 12,7 %.

Одним из направлений селекции яровой пшеницы с высокой скоростью развития должно быть увеличение продуктивности колоса и, в частности, за счет повышения озерненности колоска.

С этой целью были получены гибриды от скрещивания ультраскороспелой линии Рико с образцом 'Forlani Roberto'. Согласно нашему анализу, контроль ярового типа развития этой формы обеспечен экспрессией доминантного гена *Vrn- B1*. Известна локализация гена *Vrn- B1* в геноме мягкой пшеницы (Chortee Tan, Liuling Yan, 2015). Растения 'Forlani Roberto' очень позднеспелые, реагируют на яровизацию, фотопериод и в благоприятных условиях имеют продуктивный колос с пятью-шестью зерновками в колоске.

Таблица 2. Фотопериодическая чувствительность и реакция на яровизацию линий Рифор (Пушкин, вегетационный опыт, 2016 г.)

Table 2. Photoperiodic sensitivity and vernalization response of Rifor lines (Pushkin, vegetation experiment, 2016)

Сорт, линия	Вариант	Период от появления первого листа до колошения, дней		Реакция на короткий день, дни
		длинный естественный день	короткий, 12-часовой день	
Рифор 1	без яровизации	31,9±0,10	34,1±0,37	2,2±0,38
	с яровизацией	32,8±0,36	34,6±0,31	1,8±0,46
Рифор 6	без яровизации	32,5±0,48	36,2±0,89	3,7±1,01
	с яровизацией	32,5±0,62	35,0±0,39	2,5±0,72
Рифор 7	без яровизации	31,7±0,21	34,5±0,27	2,8±0,33
	с яровизацией	31,0±0,27	33,6±0,16	2,6±0,31
Рифор 8	без яровизации	37,7±0,37	43,9±0,35	6,2±0,51
	с яровизацией	35,2±0,44	40,4±0,31	5,2±0,53
Рико	без яровизации	26,9±0,35	28,6±0,38	1,7±0,53
	с яровизацией	25, ±0,28	26,8±0,42	1,0±0,49
Фотон	без яровизации	33,9±0,31	35,4±0,54	1,5±0,62
	с яровизацией	31,4±0,52	33,1±0,18	1,7±0,54
Sonora 64	без яровизации	41,3±0,53	51,0±0,97	9,7±0,10
Ленинградская 97	без яровизации	42,4±0,58	72,5±0,33	30,1±0,66
Forlani Roberto	без яровизации	70,2±1,29	87,3±1,02	17,1±1,44
	с яровизацией	46,1±0,46	59,2±1,01	13,1±1,11

В течение семи поколений гибридов Рико × Forlani Roberto проводили отбор фенотипов с высоким темпом развития до колошения, равной скорости Рико, и высокими параметрами продуктивности. Выяснилось, что многозерность колоска продуктивных линий гибридов зависела от экспрессии двух или трех генов и влияния на их экспрессию условий внешней среды. В литературе отмечен случай контроля этого признака у мягкой пшеницы двумя доминантными генами и серией модификаторов (Sun, et al., 2009). Среди потомков F₇ гибридов Рико × Forlani Roberto выделены константные ультраскороспелые линии Рифор с хорошо

озерненным колосом и крупным зерном (масса 1000 зерен 45–50 г), значительно превышающие родительскую форму Рико, а по некоторым другим параметрам существенно не уступающие районированному сорту пшеницы.

Ультраскороспелые линии Рифор, как и Фори, на яровизацию не реагировали и также были самыми нечувствительными или слабо чувствительными к короткому 12-часовому дню по сравнению с другими образцами мягкой пшеницы Коллекции генетических ресурсов растений ВИР (Rigin, 2012) (табл. 2). В таблице 2 приведены сведения о фотопериодической чувствительности сорта 'Sonora 64' (к-45398), известного по литературе как один из самых скороспелых сортов пшеницы. Как оказалось, растения сорта 'Sonora 64' обладают значимой фотопериодической чувствительностью, а по скорости развития до колошения существенно уступают ультраскороспелым образцам как в условиях длинного, так и короткого фотопериода.

Линии Рифор по всем параметрам продуктивности колоса превосходят родительскую форму Рико (табл. 3).

Даже линии Рифор 1 и Рифор 7, незначительно уступающие Рико по скорости развития до колошения, превосходят ультраскороспелый образец Рико по всем исследованным элементам продуктивности и в том числе по количеству зерен в колосе и колоске, крупности зерна и массе зерна с 1 колоса. Выделены константные ультраскороспелые линии, у которых число зерен в колосе в 1,7 раза выше, чем у исходного образца Рико, однако по массе зерна с колоса в отдельные годы несколько уступают районированному сорту пшеницы 'Ленинградская 97'. Интересно, что урожай зерна с 1 м² линий Рифор 1, Рифор 8, Рифор 6 и Рифор 7 в 2015 г. составлял 81, 82, 84, 94% соответственно от урожая стандартного сорта 'Ленинградская 97'.

Линии Рифор относятся в основном к разновидности *erythroleucum* за исключением Рифор 8, разновидность которой *gracum*. Красная окраска колоса способствует ускоренному созреванию зерна, что важно для условий Сибири и Зауралья (Novokhatin, 2016).

Таблица 3. Элементы продуктивности колоса константных линий Рифор (Пушкин, полевой опыт, 2015 г.)
Table 3. Spike characteristics of constant Rifor lines (Pushkin, field experiment, 2015)

Сорт, линия	Период посева-колошение, дни	Главный колос				
		длина, см	число зерен, шт.	число зерен в колоске, шт.	масса 1000 зерен, г	масса зерна, г
Ленинградская 97	52,5±1,3	7,5±0,45	38±2,4	2,7±0,18	41,3±1,2	1,7±0,14
Рико	37,5±0,9	5,7±0,19	24±2,0	2,3±0,19	41,1±1,1	1,0±0,09
Рифор 1	39,3±0,7	6,6±0,18	33±1,6	3,0±0,15	55,1±1,3	1,8±0,11
Рифор 6	42,3±1,1	6,1±0,19	34±2,2	2,8±0,14	50,5±1,8	1,7±0,14
Рифор 7	41,4±0,7	5,9±0,14	33±1,9	2,9±0,14	49,6±1,4	1,6±0,11
Рифор 8	44,5±1,9	7,6±0,37	30±1,6	2,5±0,11	59,5±2,2	1,8±0,13

Заключение

Созданы новые ультраскороспелые формы яровой мягкой пшеницы (*Triticum L.*): Фори (к-65589 ... к-65596) и линии Рифор. Образцы Фори и Рифор 1, 6, 7 имеют самый короткий вегетационный период по сравнению с образцами коллекции генетических ресурсов растений ВИР, слабо чувствительны к фотопериоду и не реагируют на яровизацию. Скорость развития ультраскороспелых образцов Рико, Фотон, Фори детерминирована помимо гена *Eps*, также генами *Vrn- A1*, *Vrn- B1*, *Vrn- D1*, *Ppd- D1* и Возможно ген *Eps*, определяющий ультраскороспелость *per se* является блоком полигенов с малым эффектом. Среди F₂ гибридов от скрещивания 9 разных образцов пшеницы с Рико не было отмечено трансгрессий по скороспелости за пределы варьирования этого ультраскороспелого образца. В Челябинском НИИСХ с использованием ультраскороспелой формы Фори 7 создан перспективный сорт 'Эритроспермум 25513'. Показана возможность выделения рекомбинантов яровой мягкой пшеницы, сочетающих ультраскороспелость и сравнительно высокую продуктивность колоса и преодоления отрицательной связи между скороспелостью и продуктивностью.

Выше приведенная информация будет способствовать разработке новых подходов к созданию ценного материала для селекции пшеницы на скороспелость по параметрам продуктивности, существенно не уступающие районированным сортам пшеницы.

Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по теме № 0662-2018-0003 «Идентификация и картирование генофонда важнейших сельскохозяйственных культур, формирование генетических коллекций с ценными для селекции аллелями генов и локусами количественных признаков», номер государственной регистрации ЕГИСУ НИОКР АААА-А16-116040710366-3.

References/Литература

- Chortee Tan, Liuling Yan. Duplicated, deleted and translocated VRN2 genes in hexaploid wheat // Euphytica, 2015, vol. 208, pp. 277–284. DOI 10.1007/s10681-015-1589-7.
- Goncharov N. P. Comparative genetics of wheats and their related species. Ed. chief prof. V. K. Shumny. Novosibirsk : Sibirskoje univer. Isdatelstvo, 2002, 251 p. [in Russian] (Гончаров Н. П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей. Новосибирск : Сибирское университетское издательство, 2002. 251 с.).
- Goncharov N. P. Genetics of growth habit (spring vs. winter) in common wheat: confirmation of the existence of dominant gene *Vrn4* // Theor. Appl. Genet., 2003, vol. 107, pp. 768–772.
- 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 // Theor Appl. Genet., 2013, vol. 126, pp. 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, vol. 197 pp. 1–26. DOI 10.1007/s10681-014-1075-7.
- Koshkin V. A. Methodical approaches of diagnosis of photoperiodical sensitivity and earliness of plants // Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2012, vol. 170, pp. 118–129 [in Russian] (Кошкин В. А. Методические подходы в диагностике фотопериодической чувствительности и скороспелости растений // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2012. Т. 170. С. 118–129).
- Kostiuchenko I. A., Zarubailo T. Ya. Natural vernalization of grain on the plant at maturity // Selection and seed production – Selektia i semenovodstvo. 1935, no. 3 (11), pp. 39–42 [in Russian] (Костюченко И. А., Зарубайло Т. Я. Естественная яровизация зерна на растении в период созревания // Селекция и семеноводство. 1935. № 3 (11). С. 39–42.

- Ling-zhi Meng, Hong-wei Liu, Li Yang, Chun-yan Mai, Li-qiang Yu, Hong-jie Li, Hong-jun Zhang, Yang Zhou. Effects of the *Vrn-D1b* allele associated with facultative regrowth habit on agronomic traits in common wheat // *Euphytica*. 2016, no. 211, pp. 113–122. DOI 10.1007/s10681-016-1747-6.
- Markus Herndl, White Jeffrey W., Hunt L.A., Graeff Simone, Claupein Wilhelm. The impact of vernalization requirement, photoperiod sensitivity and earliness *per se* on grain protein content of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Euphytica*, 2008, vol. 163, pp. 309–320. DOI 10.1007/s10681-008-9671-z.
- Novokhatin V. V. The theoretical justification of intensive genetic potential of the varieties of soft wheat // *Selskhozjastvennaja biologija*, 2016, vol. 51, no. 5, pp. 627–635 [in Russian] (Новохатин В. В. Обоснование генетического потенциала у интенсивных сортов мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.). Сельскохозяйственная биология. 2016. Т. 51, № 5. С. 627–635. DOI 10.15389.
- Rigin B. V. Spring type of common wheat (*Triticum aestivum* L.) development: phenological and genetically aspects // *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2012, vol. 170, pp. 17–33 [in Russian] (Ригин Б. В. Яровой тип развития мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.): фенологический и генетический аспекты // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2012. Т. 170. С. 17–33).
- Rigin B. V., Pyzhenkova Z. S. Genes controlling vernalization response and earliness *per se* of ultra earliness forms of soft wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2011, vol. 168, pp. 39–49 [in Russian] (Ригин Б. В., Пыженкова З. С. Гены, контролирующие реакцию на яровизацию и скороспелость *per se* ультраскороспелых форм яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2012. Т. 168. С. 39–49).
- Shape J. W., Butterworth K., Whitechurch E., Worland A. J. Waiting for fine times: genetics of flowering time in wheat // *Euphytica*, 2001, vol. 119, iss. 1, pp. 185–90.
- Sun Dongfa, Fang Jingye, Sun Genlou. Inheritance of genes controlling supernumerary spikelet in wheat line 51885 // *Euphytica*, 2009, vol. 167, pp. 173–179. DOI 10.1007/s10681-008-9854-7.
- Vrazhnov A. V., Koshkin V. F., Rigin B. V., Potokina Ye. K., Tyunin V. A., Shreider Ye. R., Alekseeva Ye. A., Matvienko I. I., Pyzhenkova Z. S. Ecological testing the ultra-early ripening farms in common wheat under conditions of different photoperiod // *Rus. Agric. Sci. – Doklady RASKHN*, 2012, no. 2, pp. 3–8 [in Russian] (Вражнов В. А., Кошкин В. А., Ригин Б. В., Потоккина Е. К., Алексеева Е. А., Матвиенко И. И., Тюнин В. А., Шрейдер Е. Р., Пыженкова З. С. Экологическое испытание ультраскороспелых форм мягкой пшеницы в условиях разного фотопериода // Доклады РАСХН. 2012. № 2. С. 3–8).
- Yoshida T., Nishida H., Akashi Y., Kato K., Zhu J., Nitcher R., Distelfeld A., Dubcovsky J. *Vrn-D4* is a vernalization gene located on the centromeric region of chromosome 5D in hexaploid wheat // *Theor. Appl. Genet.*, 2010, vol. 120, iss. 3, pp 543–552. DOI 10.1007/s00122-009-1174-3.
- Zaytsev G. N. Mathematical statistics in experimental botany. Moscow : Nauka, 1984, 424 p. [in Russian] (Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М. : Наука, 1984. 424 с.).
- Zuev E. V., Brykova F. N., Nikonov V. I., Zakharov V. G., Terekhin M. V., Potokina S. A., Ivanova V. S., Rosseyeva L. P., Zyryanova A. F., Syukov V. V., Botoyev B. B., Likhenco I. E., Moiseyenko L. V. The Results of the spring bread wheat collection screening for earliness in Russian breeding centers // *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*, 2009, vol. 166, pp. 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., Россеева 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 // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2009. Т. 166. С. 101–106).