АЛЛЕЛЬНОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ГЕНОВ, КОНТРОЛИРУЮЩИХ РЕАКЦИЮ НА ЯРОВИЗАЦИЮ И ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ К ФОТОПЕРИОДУ СРЕДИ СОРТОВ ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ РАЗЛИЧНОГО ГЕОГРАФИЧЕСКОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-177-185
УДК 631.527
Поступление/Received: 13.10.2019
Принято/Accepted: 29.11.2019

ALLELIC DIVERSITY OF GENES CONTROLLING RESPONSES TO VERNALIZATION AND PHOTOPERIOD AMONG SPRING BREAD WHEAT VARIETIES OF DIVERSE GEOGRAPHIC ORIGIN

Ж. Т. КАЛЫБЕКОВА

Баишев Университет,
030000 Республика Казахстан, г. Актобе,
ул. Братьев Жубановых, 302А;
zhanarkalybekova@mail.ru

ZH. T. KALYBEKOVA

Baishev University,
302A Zhubanov Brothers St., Aktobe 030000,
Republic of Kazakhstan;
zhanarkalybekova@mail.ru

Яровая мягкая пшеница – важнейшая зерновая культура, возделываемая в различных климатических условиях и широтах. Современные молекулярно-генетические исследования пшеницы направлены на изучение генетического потенциала данной культуры. В настоящее время разработаны молекулярные маркеры для определения аллелей генов *Vrn* (*vernalization response*) и *Ppd* (*photoperiod response*). Гены *Vrn* ответственны за регуляцию скорости развития и структуру урожая. Гены *Ppd* определяют реакцию растений на длину дня, то есть на сроки зацветания и начала колошения растений в разных условиях возделывания. Использование диагностических ДНК-маркеров позволило проанализировать присутствие аллельных комбинаций генов *Vrn* и *Ppd* в местных и коммерческих сортах пшеницы стран Европы, Азии, Северной и Южной Америки, Африки и Австралии.

Настоящий обзор обобщает результаты исследований о распределении аллелей генов *Vrn* и *Ppd* в селекционном материале пшеницы в различных географических районах ее возделывания. Например, доминантный аллель *Vrn-A1a* обнаружен у 62% европейских сортов; 52% изученных сортов турецкой пшеницы несли доминантные аллели *Vrn-B1.* Доминантный *Vrn-D1* обнаружен у 61% изученных пакистанских образцов. *Vrn-D1* присутствует у 41,9% изученных сортов китайской пшеницы. Более высокая частота встречаемости *Ppd-D1a* характерна для сортов Западной Европы. Аллель *Ppd-D1a* был обнаружен в 58,6% сортов в коллекции пшеницы Турции, причем в коммерческих сортах частота этого аллеля составила 60%. 97% местных афганских сортов являются фотопериодически чувствительными (носителями *Ppd-D1b*) и распределены по всей территории страны без особой зависимости от агроэкологических зон. Все пакистанские сорта являются фотопериодически нечувствительными (носителями *Ppd-D1a*). В Китае наибольшая частота встречаемости аллеля *Ppd-D1a* отмечена в зоне VII агроэкологической (87,5% сортов).

Ключевые слова: гены *Vrn* и *Ppd*, вегетационный период, районы возделывания сортов, аллель-специфичные праймеры, местный сорт.

Spring bread wheat is the most important cereal crop, cultivated under various climatic conditions and on different latitudes. Modern molecular genetic studies of wheat are aimed at investigating the crop's genetic potential. By now, molecular markers have been developed to identify alleles of the *Vrn* (*vernalization response*) and *Ppd* (*photoperiod response*) genes. *Vrn* genes are responsible for crop development rate regulation and crop yield structure. *Ppd* genes determine the response of plants to the length of the day, that is, the timing of flowering and the beginning of heading in plants under different cultivation conditions. The use of diagnostic DNA markers made it possible to analyze the presence of allelic combinations of the *Vrn* and *Ppd* genes in local and commercial wheat varieties from Europe, Asia, North and South Americas, Africa and Australia.

This review summarizes the results of studies on the distribution of alleles of *Vrn* and *Ppd* genes in wheat breeding material over different geographical areas of its cultivation. For example, the dominant *Vrn-A1a* allele was found in 62% of European varieties; 52% of the studied Turkish wheat varieties carried dominant *Vrn-B1* alleles. A dominant *Vrn-D1* was found in 61% of Pakistani wheat accessions. *Vrn-D1* is present in 41.9% of the studied varieties of Chinese wheat. Higher incidence of *Ppd-D1A* is typical for West European varieties. A *Ppd-D1a* allele was found in 58.6% of varieties preserved in the Turkish wheat collection, with a 60% frequency of this allele in commercial cultivars. Among local Afghan varieties, 97% are sensitive to photoperiod (carriers of *Ppd-D1b*); they are distributed throughout the country without much dependence on agroecological zones. All Pakistani varieties are insensitive to photoperiod (carriers of *Ppd-D1a*). In China, the highest incidence of the *Ppd-D1a* allele was observed in zone VII (87.5% of varieties).

Key words: *Vrn* and *Ppd* genes, growing season, cultivation areas, allele-specific primers, local variety.

Введение

Пшеница занимает около 17% всех мировых посевных площадей, являясь основным продуктом питания населения Земли (Goncharov, 2012). Среди сортимента мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) присутствуют яровые и озимые формы. Длительная доместикация пшеницы позволила приспособить данную культуру к возделыванию в широком диапазоне климатических условий, высотности и плодородия почвы (Bushuk, 1998). Засуха – самый сложный и разрушительный абиотический стрессор, сопровождающий всю историю земледелия. Ущерб

от нее превышает ущерб от любого другого стрессора (Krupnov, 2013).

В настоящее время обнаружены и изучены гены, которые не только контролируют элементы продуктивности, но и обеспечивают устойчивость к различным неблагоприятным абиотическим и биотическим стрессорам. Адаптивность пшеницы к определенным условиям окружающей среды требует формирования жизненного цикла растения таким образом, чтобы цветение и созревание происходили в наиболее подходящее время (Cockram et al., 2007).

Понимание генетических механизмов, лежащих в основе этих процессов, необходимо для создания сортов пшеницы, специально адаптированных к различным условиям, обеспечивая тем самым максимальное производство этой важнейшей сельскохозяйственной культуры (Ortiz-Ferrara et al., 1995).

Способность к произрастанию в различных климатических условиях, жизненный цикл, тип развития и продолжительность вегетационного периода пшеницы определяются главным образом аллельным составом генов, регулирующих потребность в яровизации (гены *Vrn*) и чувствительность к фотопериоду (гены *Ppd*) (Worland, 1996; Snape et al.; 2001; Distelfeld et al.; 2009; Kamran et al.; 2014; Bentley et al., 2013). Сообщается, что аллели, гаплотипы и вариации числа копий генов, определяющих потребность в яровизации (*Vrn*) и фотопериодическую реакцию (*Ppd*), влияют на адаптивность сортов пшеницы в различных климатических условиях, изменяя не только сроки прохождения ключевых фаз развития, но и урожайность (Dowla et al., 2018). Так, например, снижение фертильности пыльцы у пшеницы вследствие засухи является основной причиной потери зерна в условиях дефицита влаги (Khalid et al., 2014). Гены *Vrn* и *Ppd* клонированы в последние годы для пшеницы и ячменя, описано несколько их аллельных вариантов (Yan et al., 2003, 2004, 2006; Fu et al., 2005; Turner et al., 2005; Beales et al., 2007; Milec et al., 2011; Shcherban et al., 2011).

Цель настоящего обзора – обобщение результатов исследований о распределении аллелей генов *Vrn* и *Ppd* в селекционном материале пшеницы в различных географических районах ее возделывания.

Аллельное разнообразие генов Vrn пшеницы

Аллели генов *Vrn* определяют разделение пшеницы на озимые и яровые формы. Озимые сорта в основном адаптированы к районам со средней температурой января от –7 до +4°С, в то время как яровые приспособлены к районам с температурой ниже или выше этого диапазона (Iwaki et al., 2000, 2001).

Различные частоты аллелей *Vrn*, выявленные среди сортов пшеницы в различных регионах возделывания, свидетельствуют о том, что эти комбинации аллелей имеют адаптивное значение (Gotoh, 1979; Goncharov, 1998; Stelmakh, 1990, 1997; Iwaki et al., 2000, 2001)

У пшеницы описаны гены *Vrn-A1*, *Vrn-B1* и *Vrn-D1* (ранее *Vrn1*, *Vrn2*, *Vrn3*; совместно их обозначают как локусы *Vrn-1*), локализованные в хромосомах 5AL, 5BL и 5DL соответственно (Law et al., 1976; Maystrenko, 1992). Кроме того, описан ген *Vrn-D4* (ранее *Vrn4*), расположенный на хромосоме 5D (Kato et al.,1993), а также *Vrn-B3* (ранее *Vrn5*) на хромосоме 7BS (Law, Wolfe, 1966).

Присутствие доминантного аллеля одного из генов *Vrn* определяет яровой тип развития пшеницы. Доминантный ген *Vrn-A1* эпистатичен по отношению к остальным генам *Vrn* и считается, что носители доминантного аллеля этого гена полностью нечувствительны к яровизации. Доминантные аллели генов *Vrn-B1*, *Vrn-D1* и *Vrn-D4* определяют менее выраженную нечувствительность к яровизации (Pugsley, 1971, 1972).

Гены *Vrn* по-разному влияют на длину вегетационного периода. Самыми раннеспелыми являются сорта, несущие доминантный аллель гена *Vrn-A1*, тогда как сорта только с доминантным аллелем гена *Vrn-B1* – самые позднеспелые. Сорта, несущие доминантный аллель гена *Vrn-D1*, занимают по срокам начала колошения промежуточное положение между двумя указанными группами, но ближе скорее к растениям с *Vrn-A1*, чем с *Vrn-B1* (Pugsley, 1972; (Košner, Pánková, 2004). Наиболее скороспелыми являются сорта с доминантными аллелями всех трех генов – *Vrn-A1 / VrnB1 / Vrn-D1*, но они отличаются наименьшей продуктивностью, у них снижены показатели компонентов урожайности и практически такая комбинация аллелей не встречается среди существующих сортов (Stelmakh, 1986).

На сроки перехода к колошению, а также на связанные с ним компоненты урожайности гены *Vrn* влияют не только по отдельности, но и в комбинации друг с другом (Stelmakh, 1992). Самыми высокоурожайными являются сорта с одним геном *Vrn-A1* или двумя генами *Vrn-A1* и *Vrn-B1*: они отличаются хорошими показателями продуктивности, а раннеспелость позволяет им в полной мере пройти налив зерна. Сорта с доминантным геном *Vrn-B1* или комбинацией *Vrn-B1 / Vrn-D1* имеют высокие показатели признаков продуктивности, но из-за позднеспелости нарушается нормальный налив зерна, поэтому по продуктивности они уступают сортам с геном *Vrn-A1* и двумя генами *Vrn-A1* и *Vrn-B1*. Носители доминантного гена *Vrn-D1* – одного или в комбинации с генами *Vrn-A1* или *Vrn-B1* – по продуктивности не превосходят другие сорта, но имеют преимущество при возделывании пшеницы в зонах со стрессовыми условиями во время налива зерна, такими как засуха и высокая температура (Redmon et al., 1996).

Ген *Vrn-1* – член семейства MADS-box-содержащих генов, кодирующих транскрипционные факторы (Trevaskis et al., 2003; Murai et al., 2003). Вставки и/или делеции в промоторе или первом интроне гена *Vrn-A1* обуславливают яровой тип развития. Они обозначены как аллели *Vrn-A1a*, *Vrn-A1b* и *Vrn-A1c* (Yan et al., 2004; Fu et al., 2005; Golovnina et al., 2010). Яровые пшеницы отличаются от озимых нуклеотидной последовательностью промотора или первого интрона гена *Vrn-A1*, исключающими воздействие репрессоров.

L. Yan et al. (2004) разработали аллель-специфичные праймеры, которые позволяют амплифицировать последовательность, включающую 5′-нетранскрибируемый участок гена, первый экзон и участок первого интрона. С использованием этих праймеров ожидаемый размер амплифицированного фрагмента ПЦР для «не нарушенного» делециями или вставками рецессивного аллеля *vrn-A1* составляет 734 пн. Наиболее распространенный доминантный аллель *Vrn-A1a* характеризуются вставками повторяющихся последовательностей в участке промотора, в результате чего продукт ПЦР представлен двумя фрагментами 965 и 876 пн. Доминантный аллель *Vrn-A1b* отличается от рецессивного аллеля *vrn-A1* делецией размером 20 пн в промоторном участке гена, соответственно, ожидаемый размер ПЦР-фрагмента – 714 пн (Potokina et al., 2014).

Аллельное разнообразие генов Ppd у пшеницы

У пшеницы чувствительность к продолжительности светового периода суток (фотопериод) обусловлена преимущественно аллельным составом гомеологической серии генов Photoperiod-1 (*Ppd*-1) (Snape et al., 2001), которые относятся к семейству генов *Pseudo response regulator*, известных регуляторов суточных ритмов у *Arabidopsis* (Turner et al., 2005). В соответствии с рекомендациями новой номенклатуры (McIntosh et al., 2003), гены, детерминирующие фотопериодическую чувствительность, обозначаются как *Ppd-A1* (хромосома 2A), *Ppd-B1* (хромосома 2B), *Ppd-D1* (хромосома 2D). Полная нуклеотидная последовательность определена для всех трех генов у мягкой пшеницы (Beales et al., 2007).

Гомозиготы по рецессивным аллелям *ppd-1* (дикий тип) характеризуются задержкой колошения на коротком дне (< 10 ч) и обладают высокой чувствительностью к удлиненному фотопериоду (~16 ч). Носители доминантных аллелей *PPD1* (мутантный тип) нечувствительны к продолжительности фотопериода и имеют одинаковое колошение как на длинном, так и на коротком дне. Гены *Ppd-1* являются важным регулятором цветения у злаков. Так, раннее цветение сортов пшеницы с доминантным геном *Ppd1* является важной региональной адаптацией, позволяющей избежать неблагоприятных климатических условий, в частности высоких температур летнего периода (Kato, Yokoyama, 1992; Law, Worland, 1997; Worland et al., 1998).

Ген *Ppd-D1*, локализованный в хромосоме 2D, рассматривается в качестве ключевого локуса, определяющего фотопериодическую чувствительность гексаплоидных пшениц (Beales et al., 2007). Доминантный аллель этого гена (*Ppd-D1a*), обеспечивающий нейтральную реакцию на фотопериод, отличается от рецессивного аллеля (*Ppd-D1b*) делецией размером 2089 пн, выявляемой с помощью полимеразной цепной реакции с аллель-специфичными праймерами (Beales et al., 2007).

Генотипирование по генам Vrn и Ppd сортов яровой мягкой пшеницы стран Европы коллекции генбанка IPK (Гатерслебен, Германия)

Исследования с использованием диагностических ДНК-маркеров позволили определить аллельный состав *VRN-1* и *Ppd* в коллекциях пшеницы крупнейших генных банков Европы, таких как ВИР и IPK (Gatersleben) (Lysenko et al., 2014; Shcherban et al., 2015).

A. B. Shcherban et al. (2015) изучили разнообразие 245 яровых сортов пшеницы коллекции генбанка IPK из основных эколого-географических регионов Европы. С помощью диагностических молекулярных маркеров для выявления аллелей *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1* было обнаружено, что доминантный аллель *Vrn-A1a* присутствовал у 62% европейских сортов, представленных на большой территории, включая Северную, Западную и Центральную Европу. Для рецессивного аллеля *vrn-A1* наблюдалась противоположная тенденция, а именно его частота значительно возрастает в южных регионах Европы. Частота доминантного аллеля *Vrn-A1b* также самая высокая в Южной Европе (20% против 1,2% в остальной части Европы). Интересно, что более половины сортов пшеницы из Португалии содержат аллель *Vrn-A1b*.

A. B. Shcherban et al. (2015) сообщали, что сходная высокая представленность *Vrn-B1a* характерна для сортов пшеницы Северной, Западной и Центральной Европы (56–72%), в то время как частота встречаемости аллеля *Vrn-B1c* в этих регионах варьирует в переделах 3,6–7,7%.

Vrn-B1c встречается преимущественно в странах Восточной Европы, таких как Болгария, Румыния и т. д. Частота встречаемости рецессивного аллеля *vrn-B1* примерно одинакова в Северной и Южной Европе. Показано, что в отличие от аллелей *Vrn-A1a* и *Vrn-A1*, аллели *Vrn-B1a* и *vrn-B1* не претерпевают резких изменений по встречаемости у сортов в зависимости от географической широты их возделывания.

Vrn-D1a является преобладающим аллелем в генотипах яровой пшеницы, адаптированных к тропическим и субтропическим регионам (Iwaki et al., 2001; Zhang et al., 2008; Eagles et al., 2010), и практически отсутствует у яровых сортов пшеницы, произрастающих в Западной Европе и Сибири (Stelmakh, 1990; Moiseyeva, Goncharov, 2007; Shcherban et al., 2012).

В странах Европы *Vrn-A1a* был обнаружен в сочетании с доминантным аллелем *Vrn-B1* и рецессивным *vrn-D1* у 62,5% сортов. Такая же комбинация имеет аналогичную долю (59,5% сортов) среди российских сортов яровой пшеницы (Shcherban et al., 2012). Следует подчеркнуть, что генотипы яровой пшеницы, имеющие *Vrn-B1* в сочетании с *Vrn-A1*, проявляют нечувствительный к яровизации фенотип из-за эпистатической природы *Vrn-A1* (Pugsley, 1971). Ранее было показано, что частоты генотипов с моногенным *Vrn-B1* (*Vrn-D1*) контролем яровизации выше в южных регионах (Zhang et al., 2008). Такие генотипы могут иметь преимущество в урожайности в регионах с более длительным вегетационным периодом из-за их относительно позднего созревания в результате их потребности в яровизации (Pugsley, 1971; Stelmakh, 1992).

Для изучения разнообразия аллелей *Ppd-D1* среди сортов в исследованиях A. B. Shcherban et al. (2015) использована специфическая комбинация праймеров, позволяющая различать два разных аллеля: рецессивный *ppd-D1b* и доминантный *Ppd-D1a* (Beales et al., 2007). Среди 245 сортов 224 (91,5%) сорта имели аллель *Ppd-D1b*, определяющий чувствительность к фотопериоду, тогда как 21 сорт (8,5%) имели аллель *Ppd-D1a*, контролирующий нечувствительность к этому фактору. Последний ген был обнаружен в основном в сортах пшеницы из Южной Европы (18 из 55 сортов), тогда как в других регионах Европы он встречается редко (3 сорта). Наибольшая частота встречаемости *Ppd-D1a* наблюдалась в сортах итальянской пшеницы (12 из 23 сортов).

Таким образом, сочетание аллеля *Ppd-D1b* с двумя доминантными аллелями *Vrn-A1* и *Vrn-B1* представляет собой наиболее распространенный генотип яровой пшеницы для большей части Европы, за исключением южного региона, где отсутствие потребности в яровизации моногенно контролируется *Vrn-B1* (или *Vrn-D1*).

Генотипирование по генам Vrn и Ppd сортов пшеницы коллекции генбанка генетических ресурсов пшеницы (MTA ATK, Martonvásár, Hungary)

T. Kiss et al. (2014) с помощью диагностических молекулярных маркеров определили аллельный состав генов *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, *Ppd-B1* и *Ppd-D1* у 683 образцов пшеницы, хранящихся в генбанке генетических ресурсов пшеницы Венгрии (MTA ATK, Martonvásár, Hungary). В их числе: 521 – из Европы, 62 – из Азии, 6 – из Африки, 90 – из Америки и 4 сорта из Австралии. Среди проанализированных генотипов были как стародавние сорта, так и новый селекционный материал. Частота встречаемости доминантного аллеля *Vrn-A1* оказалась невысокой – 6%, *Vrn-B1* обнаружен у 7% образцов, а аллель *Vrn-D1* был выявлен у 6% образцов. Доминан-

тные аллели *Vrn-A1*, *Vrn-B1* и *Vrn-D1* встречались наименее часто в европейских образцах (2, 3 и 3% соответственно), в Азии это соотношение составляло 10, 11 и 24%, а среди американских образцов – 14, 18 и 8%. Доминантные аллели *Vrn-A1* и *Vrn-B1* обнаружены чаще у американских сортов, в то время как присутствие аллеля *Vrn-D1* было более характерно для образцов пшеницы из Азии.

В исследованиях M. Iqbal et al. (2007) самая высокая частота встречаемости (85%) *Vrn-A1a* обнаружена у канадской яровой пшеницы, у 69% яровой мягкой пшеницы из Тихоокеанского Северо-Западного региона США (Santra et al., 2009) и у 50% в сортах яровой пшеницы США и Аргентины (Yan et al., 2004).

В исследованиях T. Kiss et al. (2014) доминантный аллель *Ppd-D1a* присутствовал у 57% проанализированных генотипов, преимущественно из Европы и Азии. В Европе аллель *Ppd-D1a* встречался в сортах восточных, южных и юго-восточных регионов, но более высокая частота встречаемости этого аллеля была обнаружена в сортах Западной Европы (Worland et al., 1998).

Доминантный аллель *Ppd-B1a* был обнаружен у 151 образца (22%) из Азии, Америки и Европы (Kiss et al., 2014). В случае гена *Ppd-B1* имеется гораздо меньше информации о встречаемости, типе и распределении нечувствительного аллеля у сортов пшеницы различного географического происхождения.

T. Kiss et al. (2014) сообщали о том, что частотное распределение групп аллелей различалось не только между континентами, но и между географическими регионами Европы (таблица).

Таблица. Частотное распределение комбинаций аллелей генов *Vrn* и *Ppd* в образцах пшеницы из различных регионов (по T. Kiss et al., 2014)

Table. Frequency distribution of allele combinations for *Vrn* and *Ppd* genes in wheat accessions from different regions (by T. Kiss et al., 2014)

Комбинация аллелей *Vrn* и *Ppd*	Номер вариантов комбинация	Регион	Частота встречаемости (%)
vrn-A1, vrn-B1, vrn-D1, ppd-B1, Ppd-D1	1	Европа, в том числе: A. Западная Европа B. Центральная Европа C. Восточная Европа D. Юго-Восточная Европа E. Южная Европа	44 25 47 80 52 38
		Азия	19
		Америка	18
vrn-A1, vrn-B1, vrn-D1, ppd-D1	2	Америка	28
		Европа, в том числе: A. Западная Европа B. Центральная Европа C. Восточная Европа D. Юго-Восточная Европа	33 43 38 7 5
vrn-A1, vrn-B1, vrnD1, Ppd-B1, Ppd-D1	3	Азия	35
		Европа, в том числе: A. Восточная Европа B. Юго-Восточная Европа	11 12 40
vrn-A1, vrn-B1, vrn-D1, Ppd-B1, ppd-D1	4	Америка	13
vrn-A1, vrn-B1, Vrn-D1, Ppd-B1, Ppd-D1	7	Азия	18
		Южная Европа	15

Генотипирование по генам Vrn сортов пшеницы Южной Америки

Яровая мягкая пшеница – наиболее распространенная культура в условиях Аргентины, что подтверждено исследованиями многих авторов (Appendino et al., 2003; Fu et al., 2005; Vanzetti et al., 2013).

M. L. Appendino et al., (2003) провели изучение 68 сортов, возделываемых с 1930 по 1990 г., и обнаружили, что около 60% образцов нечувствительны к яровизации.

D. Fu et al. (2005) с использованием аллель-специфичных праймеров изучили 67 сортов, которые возделывались в Аргентине с 1930 по 2004 г.; из них 92,5% (62 сорта) характеризовались присутствием доминантного аллеля одного из генов *Vrn-1* и только 5 сортов (7,5%) отличились комбинацией доминантных аллелей всех трех генов *Vrn-A1* / *VrnB1* / *Vrn-D1.* Помимо этого, D. Fu et al. (2005) сообщили, что аргентинские и калифорнийские сорта отличались более низкой частотой встречаемости доминантного аллеля *Vrn-A1* и более высокой частотой доминантного аллеля *Vrn-D1* относительно мирового генетического разнообразия пшеницы в целом. Этот результат согласуется с общей тенденцией, о которой сообщает A. F. Stelmakh (1997): уменьшение встречаемости аллелей *Vrn-A1* и *Vrn-B1* и увеличение частоты встречаемости аллеля *Vrn-D1* в регионах, более близких к экватору.

L. S. Vanzetti et al. (2013) провели бихимические и молекулярные исследования 102 сортов пшеницы коллекции генбанка Аргентины (INTA Marcos Juarez Wheat Germplasm Bank), которые возделывались с 1999 по 2010 г. В результате было установлено, что встречаемость доминантных аллелей *Vrn-A1*, *Vrn-B1* и *Vrn-D1* составила 91% и только 11 сортов выделились присутствием рецессивных аллелей всех генов *Vrn.* При этом 89% изученных сортов являются наиболее приспособленными к условиям Аргентины. В этих исследованиях также была отмечена высокая встречаемость нечувствительных к фотопериоду аллелей *Ppd-D1a* и/или *Ppd-B1a* (72%), по сравнению с комбинацией аллелей *Ppd-D1b* / *Ppd-B1b*, ассоциированной с чувствительностью к фотопериоду (28%). Исходя из этих данных, у сортов пшеницы из Аргентины было обнаружено следующее соотношение по частоте встречаемости: яровые нечувствительные (62%) > яровые чувствительные (27%) > озимые нечувствительные (10%) > озимые чувствительные (1%).

Генотипирование по генам Vrn и Ppd сортов пшеницы Турции

Современная селекция пшеницы в Турции началась в 1925 г. с целью отбора адаптированных линий местных сортов. Начиная с 1967 г., при содействии международных организаций, в рамках национального проекта по созданию и изучению пшеницы было создано 100 сортов пшеницы (Braun et al., 2001). В исследованиях E. E. Andeden et al. (2011) сорта турецкой пшеницы, созданные в более ранний период (с 1935 года), были подвергнуты систематическому скринингу на наличие аллелей, контролирующих яровизацию и фотопериодическую чувствительность. С использованием диагностических маркеров проанализированы 70 сортов пшеницы (из них 6 – стародавние сорта). Результаты показали, что 14% изученных сортов турецкой пшеницы несли доминантные аллели *Vrn-A1*, 52% – *Vrn-B1* и 27% – *Vrn-D1*. Доминантный аллель *Vrn-A1a* был обнаружен у 8 сортов, тогда как доминантный аллель *Vrn-A1b* – только в 2 сортах, аллель *Vrn-A1c* не обнаружен. Частота *Vrn-A1a* в изученной коллекции пшеницы была намного ниже по сравнению с такими регионами, как Аргентина (Yan et al., 2004), Калифорния (Fu et al., 2005), Канада (Iqbal et al., 2007).

Генотипы, несущие *Vrn-B1* отдельно или в комбинации с *Vrn-A1*, выделились ранним цветением и созреванием по сравнению с другими комбинациями (Iqbal et al. 2007).

Аллель *Ppd-D1a* был обнаружен в 58,6% сортов в коллекции пшеницы Турции. Частота этого аллеля была выше у новых сортов (60%), чем у стародавних – 40% (Andeden et al., 2011).

E. E. Andeden et al., (2011) отмечают, что сорта яровой пшеницы с доминантными аллелями генов *Vrn* дают возможность получения высокого урожая зерна в Турции.

Генотипирование по генам Vrn и Ppd местных сортов Афганистана

Пшеница является наиболее важной культурой в Афганистане и составляет 77% от общего производства зерновых в этой стране (Poverty and Food Security..., 2012). Однако производство пшеницы является нестабильным из-за различных абиотических и биотических стрессов, таких как засуха, желтая ржавчина и клопа – вредная черепашка (*Eurygaster integrariceps*). Местные сорта пшеницы Афганистана, собранные проф. Хитоши Кихара (Prof. Hitoshi Kihara) в 1955 году и экспедициями других ученых в 1965–1978 гг., являются генетическим ресурсом для изучения аллелей генов *Vrn*, *Ppd*, *R*, *Lr*, *Yr*, *Sr* и *Fhb* (Manickavelu et al., 2014).

В настоящее время коллекция хранится в Институте биологических исследований Кихары, Япония (Manickavelu et al., 2014).

A. Manickavelu et al. (2014) изучили 446 местных сортов пшеницы из семи агроэкологических зон Афганистана с целью обнаружения аллелей генов, контролирующих яровизацию (*Vrn*), реакцию на фотопериод (*Ppd*), а также цвет зерна (*R*), устойчивость к листовой (*Lr*), желтой (*Yr*), стеблевой (*Sr*) ржавчине и фузариозу колоса. По результатам молекулярного анализа аллелей генов *Vrn*, среди исследуемых образцов 53% были озимыми, 43% – яровыми/двуручками. Остальные 4% образцов не определены, либо имели *Vrn-A1c* – редкий аллель, который должен быть подтвержден дополнительным генотипированием и фенотипированием. Большинство (97%) местных афганских сортов являются фотопериодически чувствительными (носителями *Ppd-D1b*) и распределены по всей территории страны без особой зависимости от агроэкологических зон. Аналогичное распределение было зарегистрировано в китайских местных сортах (Zhang et al., 2008). Низкая частота доминантных аллелей *Vrn-A1* позволяет предположить, что даже местные яровые сорта нуждаются в средне-умеренной яровизации.

Генотипирование по генам Vrn и Ppd сортов пшеницы Пакистана

Исследование M. Iqbal et al. (2011) было проведено для определения аллельного состава генов *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, *Vrn-B3* и *Ppd-D1a* для 59 пакистанских сортов яровой пшеницы, возделываемых с 1970 по 2008 г., из коллекции национального исследовательского центра

(National Agricultural Research Center [NARC], Исламабад, Пакистан).

По результатам исследования M. Iqbal et al. (2011) с помощью аллель-специфичных праймеров, *Vrn-A1a* был обнаружен у 36% изученных сортов пакистанской пшеницы. Однако только 9% яровых сортов имели *Vrn-A1a* в качестве единственного доминантного аллеля генов *Vrn.* Доминантный аллель *Vrn-A1c* был обнаружен только у двух селекционных линий: NR-287 и Pavon-76. Аллель *Vrn-A1b* не был обнаружен ни в одном образце пакистанских яровых пшениц.

Vrn-B1 в качестве единственного доминантного аллеля обнаружен в 4 сортах, но в комбинациях с *Vrn-A1a* либо с *Vrn-D1* частота его встречаемости составила 24% и 29% соответственно. Доминантный *Vrn-D1* обнаружен у 61% изученных образцов. При этом он был единственным доминантным аллелем *Vrn* у 25% яровых сортов и линий пшеницы, а в комбинации с аллелем *Vrn-B1* – у 29% протестированной пакистанской пшеницы. Высокая частота встречаемости доминантного *Vrn-D1* среди пшениц Пакистана, вероятно, связана с широким использованием материала CIMMYT в качестве родительских линий при создании новых сортов пшеницы (Iqbal et al., 2011).

Все пакистанские сорта, кроме одного, являются фотопериодически нечувствительными (носителями *Ppd-D1a*).

M. Iqbal et al. (2011) не обнаружили связи между сроками перехода к колошению и аллельным составом генов *Vrn* у изученных сортов.

Генотипирование по генам Vrn и Ppd сортов мягкой пшеницы Китая

Китай является крупнейшим производителем пшеницы в мире. В этой стране выделяют 10 основных агроэкологических зон возделывания пшеницы, дифференцированных на основе различий по типам развития пшеницы, вегетационного периода, наличия основных биотических и абиотических стрессов и реакции сортов на температуру и фотопериод (Zhuang, 2003). Яровая пшеница составляет 7% посевных площадей пшеницы в Китае и выращивается в зонах VI (пшеница отличается самым коротким периодом вегетации), VII и VIII.

Большинство яровых пшениц несут единственный доминантный аллель *Vrn-D1* в зонах III и IV (Stelmakh, 1990; Zhuang, 2003). Аллель *Vrn-D1* является самым слабым из доминантных аллелей *Vrn-1* и обуславливает лишь незначительную потребность в яровизации, которая хорошо подходит для озимой пшеницы в регионах с мягкой зимой.

X. K. Zhang et al. (2008) сообщали, что продолжительность периода вегетации в посевных районах VI, VII и VIII короче, чем в районах I, II и III. Это объясняет высокую частоту встречаемости доминантного аллеля *Vrn-A1* в сортах, так как этот аллель обладает наибольшей нечувствительностью к яровизации, что необходимо для адаптации к коротким вегетационным периодам.

Использование аллель-специфичных праймеров в исследованиях показало, что *Vrn-D1* присутствует у 37,8% изученных сортов китайской пшеницы, затем следуют сорта с аллелями *Vrn-A1*, *Vrn-B1* и *Vrn-B3*. В трех зонах выращивания яровой пшеницы все сорта были раннеспелыми и большинство характеризовалось комбинацией *Vrn-A1a* с доминантными аллелями других генов *Vrn*.

X. K. Zhang et al. (2008) обнаружили различные комбинации аллелей генов *Vrn* у 172 раннеспелых сортов яровой пшеницы. Одиночные доминантные аллели *Vrn-A1* наблюдались у 11% сортов, *Vrn-B1* – у 6,4% и *Vrn-D1* – у 41,9%. Также отмечены две комбинации доминантных аллелей генов *Vrn-A1 / VrnB1* (20,9% сортов), *Vrn-A1 / Vrn-D1* – у 4,6% и *Vrn-B1 / Vrn-D1* – у 7,6%. Комбинации трех доминантных аллелей *Vrn-A1 / Vrn-B1 / Vrn-D1* встречалась у 6,4% сортов и *Vrn-A1 / Vrn-B1 / Vrn-B3* – у 0,6%. Кроме того, один сорт ('Liaochun 10') отличился наличием доминантных аллелей четырех генов – *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1* и *Vrn-B3*. Различия в частотах доминантных аллелей *Vrn*, наблюдаемых в разных агроэкологических зонах, позволяют предположить, что они в значительной степени определяются факторами окружающей среды. Сорта с наиболее подходящими комбинациями аллелей *Vrn* поддерживаются путем длительного естественного отбора и селекции пшеницы (Zhang et al., 2008).

E. P. Yang et al., (2009) изучил 926 сортов китайской пшеницы, собранных из девяти основных зон возделывания этой культуры, для выявления аллелей *Ppd-D1* с использованием аллель-специфических праймеров. Выборка включала 438 местных сортов, 475 коммерческих и 13 интродуцированных сортов, которые оказали значительное влияние на возделывание пшеницы в Китае после 1940-х годов.

Из 926 сортов 315 отличились наличием рецессивного аллеля *ppd-D1b*, а 611 образцов характиризовались присутствием доминантного аллеля *Ppd-D1a*. Общая частота встречаемости аллеля *Ppd-D1a* у пшеницы составила 66,0% при частотах встречаемости 38,6% и 90,6% у местных и улучшенных сортов соответственно. Наибольшая частота встречаемости аллеля *Ppd-D1a* отмечена в Юго-Западной зоне возделывания пшеницы с осенним посевом (зона IV, 87,8% сортов) и Северной зоне возделывания яровой пшеницы (зона VII, 87,5%), а наименьшая – в Северо-Восточной зоне посева яровой пшеницы (зона VI, 36,0%) (Yang et al., 2009). Встречаемость аллеля *Ppd-D1a* в местных и улучшенных сортах постепенно увеличивалось с севера на юг, иллюстрируя взаимосвязь между реакцией растений на фотопериод и условиями окружающей среды.

Заключение

В последнее время среди ученых, работающих с генетическими ресурсами растений, наблюдается повышенный интерес к местным сортам, а мировые генбанки организуют экспедиции по поиску стародавних сортов яровой пшеницы. Используя данные ГИС-технологий, установив критерии отбора, можно выделить образцы, потенциально устойчивые к абиотическим факторам (Zuev et al., 2019)

Подводя итог обзора аллельного разнообразия генов, контролирующих реакцию на яровизацию и чувствительность к фотопериоду яровой мягкой пшеницы, можно подтвердить, что рецессивный аллель *ppd-D1b* в комбинации с тремя доминантными аллелями *Vrn-A1a*, *Vrn-B1a* и *Vrn-D1a* сильнее сокращает период колошения, чем его комбинация только с одним доминантным аллелем *Vrn-B1a*, в то время как носители доминантного аллеля *Ppd-D1a* переходят к колошению без задержек, причем тем быстрее, чем больше доминантных аллелей гомеологичных генов *Vrn1* имеет данный генотип (Cane et al., 2013). Для выявления алле-

лей генов в исследованиях используются геноспецифичные праймеры (Beales et al., 2007; Wilhelm et al., 2009; Nishida et al., 2013).

Исследования A. F. Stelmakh (1997) были подтверждены работами ученых из стран Европы, Канады, Аргентины, Турции, Пакистана, Афганистана, США, Австралии: при продвижении к экватору наблюдается уменьшение частоты встречаемости доминантных аллелей *Vrn-A1* и *Vrn-B1* и увеличение частоты встречаемости доминантного аллеля *Vrn-D1*.

Vrn-D1a обнаруживается в генотипах яровой пшеницы, возделываемых в тропических и субтропических регионах (Iwaki et al., 2001; Zhang et al., 2008; Eagles et al., 2010), и практически отсутствует у яровых сортов пшеницы, произрастающих в Западной Европе и Сибири (Stelmakh, 1990; Moiseyeva, Goncharov, 2007; Shcherban et al., 2012).

Частота встречаемости аллеля *Ppd-D1a* в сортах яровой мягкой пшеницы постепенно увеличивается с севера на юг, что указывает на взаимосвязь между реакцией на фотопериод и условиями окружающей среды.

В настоящее время возможен прогноз продолжительности вегетационного периода, сроков начала цветения, структуры урожая яровой мягкой пшеницы в разных климатических регионах возделывания при наличии полной информации о разнообразии комбинации аллелей генов развития – реакции на яровизацию (*Vrn*) и фотопериод (*Ppd*).

References/Литература

Andeden E.E., Yediay F.E., Baloch F.S., Shaaf S., Kilian B., Nachit M., Özkan H. Distribution of vernalization and photoperiod genes (*Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, *Vrn-B3*, *Ppd-D1*) in Turkish bread wheat cultivars and landraces. *Cereal Res. Commun*. 2011;39(3):352-364. DOI: 10.1556/CRC.39.2011.3.5

Appendino M.L.,Bartoloni N., Slafer G.A. Vernalization response and earliness *per se* in cultivars representing different eras of wheat breeding in Argentina. *Euphytica*. 2003;130(1):61-69. DOI: 10.1023/A:1022376711850

Beales J., Turner A., Griffiths S., Snape L.W., Laurie D.A. A pseudo-response regulator is misexpressed in the photoperiod insensitive *Ppd-D1a* mutant of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet*. 2007;115(5):721-733. DOI: 10.1007/s00122-007-0603-4

Bentley A.R., Jensen E.F., Mackay I.J., Hönicka H., Fladung M., Hori K., Yano M., Mullet J.E., Armstead I.P., Hayes C., Thorogood D., Lovatt A., Morris R., Pullen N., Mutasa-Göttgens E., Cockram J. Flowering time. In: C. Kole (ed.) *Genomics and Breeding for Climate-Resilient Crops. Vol. 2. Target Traits.* Berlin; Heidelberg: Springer; 2013. p.1-66. DOI: 10.1007/978-3-642-37048-9_1

Braun H.J, Zencirci N, Altay F, Atli A, Muzaffer A, Esser V, Kambertay M., Payne T.S. Turkish wheat pool. In: A.P. Bonjean, W.J. Angus (eds). *The world wheat book: A history of wheat breeding*. Lavoisier Press; 2001. p.851-879.

Bushuk W. Wheat breeding for end product use. *Euphytica*. 1998;100(1-3):137-145. DOI: 10.1023/A:1018368316547

Cane K, Eagles H.A., Laurie D.A., Trevaskis B., Vallance N., Eastwood R.F., Gororo N.N., Kuchel H., Martin P.J. *Ppd-B1* and *Ppd-D1* and their effects in southern Australian wheat. *Crop Pasture Sci*. 2013;64(2):100-114. DOI: 10.1071/CP13086

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. *J Exp Bot*. 2007;58(6):1231-1244. DOI: 10.1093/jxb/erm042

Distelfeld A, Tranquilli G, Li C, Yan L, Dubcovsky J. Genetic and molecular characterization of the *VRN*2 loci in tetraploid wheat. *Plant Physiol*. 2009;149(1):245-257. DOI: 10.1104/pp.108.129353

Dowla M.A.N.N.U., Edwards I., O'Hara G., Islam S., Ma W. Developing wheat for improved yield and adaption under a changing climate: Optimization of a few key-genes. *Engineering*. 2018;4(4):514-522. DOI: 10.1016/j.eng.2018.06.005

Eagles H.A., Cane K., Kuchel H., Hollamby G.J., Vallance N., Eastwood R.F, Gororo N.N., Martin P.J. Photoperiod and vernalization gene effects in southern Australian wheat. *Crop Pasture Sci*. 2010;61(9):721-730. DOI: 10.1071/CP10121

Fu D., Szücs P., Yan L., Helguera M., Skinner J.S., von Zitzewitz J., Hayes P.M., Dubcovsky J. Large deletions within the first intron in *VRN1* are associated with spring growth habit in barley and wheat. *Mol Genet Genomics*. 2005;273(1):54-65. DOI: 10.1007/s00438-004-1095-4

Golovnina K.A., Kondratenko E.Y., Blinov A.G., Goncharov N.P. Molecular characterization of vernalization loci *Vrn*1 in wild and cultivated wheats. *BMC Plant Biol.* 2010;10:168. DOI: 10.1186/1471-2229-10-168

Goncharov N.P. Comparative genetics of wheats and their related species. 2nd ed. Novosibirsk: Institute of Cytology and Genetics; 2012. [in Russian] (Гончаров Н.П. Сравнительная генетика пшениц и ее сородичей. Новосибирск: Институт цитологии и генетики; 2012).

Goncharov N.P. Genetic resources of wheat related species: The *Vrn* genes controlling growth habit (spring vs. winter). *Euphytica*. 1998;100(1-3):371-376. DOI: 10.1023/A:1018323600077

Gotoh T. Genetic studies on growth habit of some important spring wheat cultivars in Japan, with special reference to the identification of the spring genes involved. *Japanese Journal of Breeding*. 1979;29(2):133-145. DOI: 10.1270/jsbbs1951.29.133

Iqbal M., Navabi A., Yang R.C., Salmon D.F., Spaner D. Molecular characterization of vernalization response gene in Canadian spring wheat. *Genome*. 2007;50(5):511-516. DOI: 10.1139/G07-028

Iqbal M., Shahzad A., Ahmed I. Allelic variation at the *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, *Vrn-B3* and *Ppd-D1a* loci of Pakistani spring wheat cultivars. *Electronic Journal of Biotechnology*. 2011;14(1). DOI: 10.2225/vol14-issue1-fulltext-6

Iwaki K., Haruna S., Niwa T., Kato K. Adaptation and ecological differentiation in wheat with special reference to geographical variation of growth habit and *Vrn* genotype. *Plant Breeding*. 2001;120(2):107-114. DOI: 10.1046/j.1439-0523.2001.00574.x

Iwaki K., Nakagawa K., Kuno H., Kato K. Ecogeographical differentiation in East Asian wheat, revealed from the geographical variation of growth habit and *Vrn* genotype. *Euphytica*. 2000;111(2):137-143. DOI: 10.1023/A:1003862401570

Kamran A, Iqbal M, Spaner D. Flowering time in wheat (*Triticum aestivum* L.): a key factor for global adaptability. *Euphytica*. 2014;197(2):1-26. DOI: 10.1007/s10681-014-1075-7

Kato K., Nacagawa K., Kuno H. Chromosomal location of genes for vernalization response, *Vrn2* and *Vrn4*, in common wheat, *Triticum aestivum* L. *Wheat Inform Serv.*1993;76:53.

Kato K., Yokoyama H. Geographical variation in heading characters among wheat landraces, *Triticum aestivum* L., and its implication for their adaptability. *Theor Appl Genet*.1992;84(3-4):259-265. DOI: 10.1007/BF00229480

Khalid A.A, Tuffour H.O., Bonsu M. Influence of poultry manure

and NPK fertilizer on hydraulic properties of a sandy soil in Ghana. *International Journal of Scientific Research in Agricultural Sciences*. 2014;1(2):16-22. DOI: 10.12983/ijsras-2014-p0016-0022

Kiss T., Balla K.,Veisz O., Lang L., Bedo Z., Griffiths S., Isaac P., Karsai I. Allele frequencies in the *VRN-A1*, *VRN-B1* and *VRN-D1* vernalization response and *PPD-B1* and *PPD-D1* photoperiod sensitivity genes, and their effects on heading in a diverse set of wheat cultivars (*Triticum aestivum* L.). *Mol. Breeding*. 2014;34(2):297-310. DOI: 10.1007/s11032-014-0034-2

Košner J., Pánková K. Chromosome substitutions with dominant loci *Vrn-1* and their effect on developmental stages of wheat. *Czech J. Genet. Plant Breed*. 2004;40(2):37-44.

Krupnov V.A. Drought and wheat breeding: system approach. *Agricultural Biology*. 2011;1:12-23. [in Russian] (Крупнов В.А. Засуха и селекция пшеницы: системный подход. *Сельскохозяйственная биология*. 2011;1:12-23).

Law C.N., Wolfe M.S. Location of genetic factors for mildew resistance and ear emergence time on chromosome 7B of wheat. *Can J Genet Cytol*. 1966;8(3):462-470. DOI: 10.1139/g66-056

Law C N, Worland A.J. Genetic analysis of some flowering time and adaptive traits in wheat. *New Phytol*. 1997;137(1):19-28. DOI: 10.1046/j.1469-8137.1997.00814.x

Law C.N., Worland A.J., Giorgi B. The genetic control of ear-emergence time by chromosomes 5A and 5D of wheat. *Heredity*. 1976;36(1): 49-58. DOI: 10.1038/hdy.1976.5

Lysenko N.S., Kiseleva A.A., Mitrofanova O.P., Potokina E.K. Catalogue of the VIR global collection. Issue 815. Bread wheat. Molecular testing of alleles of *Vrn* and *Ppd* genes in breeding varieties approved for use in the Russian Federation (Katalog. St. Petersburg: VIR; 2014. [in Russian] (Лысенко Н.С., Киселева А.А., Митрофанова О.П., Потокина Е.К. Каталог мировой коллекции ВИР. Выпуск 815. Мягкая пшеница. Молекулярное тестирование аллелей *Vrn*- и *Ppd*-генов у допущенных к использованию в Российской Федерации селекционных сортов. Санкт-Петербург: ВИР; 2014).

Manickavelu A., Niwa S., Ayumi K., Komatsu K., Naruoka Y., Ban T. Molecular evaluation of Afghan wheat landraces. *Plant Genetic Resources*. 2014;12(S1):S31-S35. DOI: 10.1017/S1479262114000203

Maystrenko O.I. The use of cytogenetic methods in the study of bread wheat ontogenesis (Ispolzovaniye tsitogeneticheskikh metodov v issledovanii ontogeneza myagkoy pshenitsy). In: *Ontogenesis of higher plants. Collection of scientific works* (*Ontogenez vysshikh rasteniy. Sbornik nauchnykh trudov*). Kishinev: Stiinta; 1992. p.98-114. [in Russian] (Майстренко О.И. Использование цитогенетических методов в исследовании онтогенеза мягкой пшеницы. В кн.: *Онтогенез высших растений: Сборник научных трудов.* Кишинев: Штиинца; 1992. С.98-114).

McIntosh R.A., Yamazaki Y., Devos K.M. Catalogue of gene symbols in wheat. 2003. Available from: http://wheat.pw.usda.gov/ggpages/wgc/2003 [accessed Apr. 12, 2019].

Milec Z., Tomková L., Sumíková T., Pánková K.A. A new multiplex PCR test for the determination of *Vrn-B1* alleles in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Mol Breeding*. 2011;30(1):317-323. DOI: 10.1007/s11032-011-9621-7

Moiseyeva E.A., Goncharov N.P. Genetic control of spring type of development in ancient and local varieties of wheat of Siberia. *Russian Journal of Genetics*. 2007;43(4):469-476. [in Russian] (Моисеева Е.А., Гончаров Н.П. Генетический контроль ярового типа развития у стародавних и местных сортов мягкой пшеницы Сибири. *Генетика*. 2007;43(4):469-476).

Murai K., Miyamae M., Kato H., Takumi S., Ogihara Y. WAP1, a wheat APETALA1 homolog, plays a central role in the phase transition from vegetative to reproductive growth. *Plant Cell Physiol*. 2003;44(12):1255-1265. DOI: 10.1093/pcp/pcg171

Nishida H., Yoshida T., Kawakami K., Fujita M., Long B., Akashi Y., Laurie D.A., Kato K. Structural variation in the 5′ upstream region of photoperiod-insensitive alleles *Ppd-A1a* and *Ppd-B1a* identified in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.), and their effect on heading time. *Mol Breeding*. 2013;31(1):27-37. DOI: 10.1007/s11032-012-9765-0

Ortiz-Ferrara G., Mossad M.G., Mahalakshmi V., Fischer R.A. Photoperiod and vernalization response of wheat under controlled environment and field conditions. *Plant Breeding*. 1995;114(6):505-509. DOI: 10.1111/j.1439-0523.1995.tb00845.x

Potokina E.K., Koshkin V.A., Alekseeva E.A., Matvienko I.I., Bespalova L.A., Filobok V.A. Combinations of alleles of the *Ppd* and *Vrn* genes determine the heading time in common wheat varieties. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2012;16(1):77-86. [in Russian] (Потокина Е.К., Кошкин В.А., Алексеев Е.А., Матвиенко И.И., Филобок В.А., Беспалова Л.А. Комбинация аллелей генов *Ppd* и *Vrn* определяет сроки колошения у сортов мягкой пшеницы. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2012;16(1):77-86).

Poverty and food security in Afghanistan: analysis based on the national risk and vulnerability assessment of 2007/08 (English). Washington DC: World Bank; 2012. Available from: http://documents.worldbank.org/curated/en/819851467989985754/Poverty-and-food-security-in-Afghanistan-analysis-based-on-the-national-risk-and-vulnerability-assessment-of-2007-08 [accessed Sept. 17, 2019].

Pugsley A.T. A genetic analysis of the spring-winter habit of growth in wheat. *Aust. J. Agric. Res*. 1971;22(1):21-31. DOI: 10.1071/AR9710021

Pugsley A.T. Additional genes inhibiting winter habit in wheat. *Euphytica*. 1972;21(3):547-552. DOI: 10.1007/BF00039355

Redmon L.A., Kreazer Jr. E.G., Bernardo D.J., Horn G.W. Effect of wheat morphological stage at grazing termination on economic return. *Agron J*. 1996;88(1):94-97. DOI: 10.2134/agronj1996.00021962008800010020x

Santra D.K., Santra M., Allan R.E., Campbell K.G., Kidwell K.K. Genetic and molecular characterization of vernalization genes *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, and *Vrn-D1* in spring wheat germplasm from the Pacific Northwest region of the U.S.A. *Plant Breeding*. 2009;128(6):576-584. DOI: 10.1111/j.1439-0523.2009.01681.x

Shcherban A.B., Börner A., Salina E.A. Effect of *VRN-1* and *PPD-D1* genes on heading time in European bread wheat cultivars. *Plant Breeding*. 2015;134(1):49-55. DOI: 10.1111/pbr.12223

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. *Mol Breeding*. 2011;29(3):675-685. DOI:10.1007/s11032-011-9581-y

Shcherban A.B., Emtseva M.V., Efremova T.T. Molecular genetical characterization of vernalization genes *Vrn-A1*, *Vrn-B1* and *Vrn-D1* in spring wheat germplasm from Russia and adjacent regions. *Cereal Res. Commun*. 2012;40(3):351-361. DOI: 10.1556/CRC.40.2012.3.4

Snape J.W, Butterworth K., Whitechurch E., Worland A.J. Waiting for fine times: Genetics of flower-

ing time in wheat. *Euphytica*. 2001;119(1-2):185-190. DOI: 10.1023/A:1017594422176

Stelmakh A.F. Genetic effects of *Vrn* genes on heading date and agronomic traits in bread wheat. *Euphytica*. 1992;65(1):53-60. DOI: 10.1007/BF00022199

Stelmakh A.F. Genetic systems regulating flowering response in wheat. In: H.J. Braun, F. Altay, W.E. Kronstad, S.P.S. Beniwal, A. McNab (eds). *Wheat: Prospects for Global Improvement. Developments in Plant Breeding. Vol. 6.* Dordrecht: Springer; 1997. p.491-501. DOI: 10.1007/978-94-011-4896-2_64

Stelmakh A.F. Geographic distribution of *Vrn*-genes in landraces and improved varieties of spring bread wheat. *Euphytica*. 1990;45(2):113-118. DOI: 10.1007/BF00033278

Stelmakh A.F. Typical alternate soft wheat varieties and their genetic nature (O geneticheskoy prirode tipichnykh dvuruchek myagkoy pshenitsy). *Agricultural Biology*. 1986;2:22-29. [in Russian] (Стельмах А.Ф. О генетической природе типичных двуручек мягкой пшеницы. *Сельскохозяйственная биология*. 1986;2:22-29).

Trevaskis B., Bagnall D.J., Ellis M.H., Peacock W.J., Dennis E.S. MADS box genes control vernalization-induced flowering in cereals. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2003;100(22):13099-13104. DOI: 10.1073/pnas.1635053100

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(5750):1031-1034. DOI: 10.1126/science.1117619

Vanzetti L.S.,Yerkovich N., Chialvo E., Lombardo L.,Vaschetto L., Helguera M. Genetic structure of Argentinean hexaploid wheat germplasm. *Genet Mol Biol*. 2013;36(3):391-399. DOI: 10.1590/S1415-47572013000300014

Wilhelm E.P., Turner A.S., Laurie D.A. Photoperiod insensitive *Ppd-A1a* mutations in tetraploid wheat (*Triticum durum* Desf.). *Theor Appl Genet*. 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(1):49-57. DOI: 10.1007/BF00015718

Worland A.J., Börner A., Korzun V., Li W.M., Petrovic S., Sayers E.J. The influence of photoperiod genes on the adaptability of European winter wheats. *Euphytica*. 1998;100(1-3):385-394. DOI: 10.1023/A:1018327700985

Yan L., Fu D., Li C. et al. The wheat and barley vernalization gene *VRN3* is an orthologue of *FT*. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2006;103(51):19581-19586. DOI: 10.1073/pnas.0607142103

Yan L., Helguera M., Kato K., Fukuyama S., Sherman J., Dubcovsky J. Allelic variation at the *VRN-1* promoter region in polyploid wheat. *Theor Appl Genet*. 2004;109(8):1677-1686. DOI: 10.1007/s00122-004-1796-4

Yan L., Loukoianov A., Tranquilli G., Helguera M., Fahima T., Dubcovsky J. Positional cloning of the weat vernalization gene *VRN1*. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2003;100(10):6263-6268. DOI: 10.1073/pnas.0937399100

Yang E.P., Zhang X.K., Xia X.C., Laurie D.A., Yang W.X., He Z.H. Distribution of the photoperiod insensitive *Ppd-D1a* allele in Chinese wheat cultivars. *Euphytica*. 2009;165(3):445-452. DOI: 10.1007/s10681-008-9745-y

Zhang X.K., Xiao Y.G., Zhang Y., Xia X.C., Dubcovsky J., He Z.H. Allelic variation at the vernalization genes *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, and *Vrn-B3* in Chinese wheat cultivars and their association with growth habit. *Crop Sci*. 2008;48(2):458-470. DOI: 10.2135/cropsci2007.06.0355

Zhuang Q.S. (ed.). Chinese wheat improvement and pedigree analysis. Beijing: China Agricultural Press; 2003. [in Chinese]

Zuev E.V., Brykova A.N., Kudryavtseva E.Y. Results of analyzing the passport database 'Spring bread wheat landraces in the VIR collection'. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2019;180(1):7-11. [in Russian] (Зуев Е. В., Брыкова А. Н., Кудрявцева Е. Ю. Результаты анализа паспортной базы данных «Местные сорта яровой мягкой пшеницы в коллекции ВИР». *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2019;180(1):7-11). DOI: 10.30901/2227-8834-2019-1-7-11

Прозрачность финансовой деятельности/The transparency of financial activities

Автор не имеет финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The author declares the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования/How to cite this article

Калыбекова Ж.Т. Аллельное разнообразие генов, контролирующих реакцию на яровизацию и чувствительность к фотопериоду среди сортов яровой мягкой пшеницы различного географического происхождения (обзор). Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2019;180(4):177-185. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-177-185

Kalybekova Zh.T. Allelic diversity of genes controlling responses to vernalization and photoperiod among spring bread wheat varieties of diverse geographic origin (a review). Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2019;180(4):177-185. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-177-185

Автор благодарит рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы/The author thanks the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация/Additional information

Полные данные этой статьи доступны/Extended data is available for this paper at https://doi.org/10.30901/2227-8834-2019-4-177-185

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы/The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Автор одобрил рукопись/Author approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует/No conflict of interest