ГЕНЕТИКА, 2021, том 57, № 2, с. 127–139

ОБЗОРНЫЕ И ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ СТАТЬИ

УДК 633.11+585

РАЗНООБРАЗИЕ И ФЕНОТИПИЧЕСКИЙ ЭФФЕКТ АЛЛЕЛЬНЫХ ВАРИАНТОВ ГЕНОВ КОРОТКОСТЕБЕЛЬНОСТИ *Rht* У ПШЕНИЦ

© 2021 г. И. С. Сухих[1], *, В. Ю. Вавилова[1], А. Г. Блинов[1], Н. П. Гончаров[1]

[1]*Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, 630090 Россия*

**e-mail: igor3419@gmail.com*

Поступила в редакцию 27.03.2020 г.
После доработки 18.05.2020 г.
Принята к публикации 17.06.2020 г.

Обзор посвящен описанию аллельных вариантов генов *Rht* и их влияния на признаки, связанные с ростом, развитием и урожайностью растений пшеницы. Рассмотрено влияние генов *Rht* на рост и развитие растений пшеницы через посредство DELLA-белков. Предлагается новая классификация растений пшениц по высоте (длине стебля), основанная на наличии/отсутствии в их генотипах конкретных аллелей генов *Rht*, определяемых молекулярно-генетическими методами.

Ключевые слова: зеленая революция, короткостебельность, генетический контроль, гены *Rht*, DELLA-белки.

DOI: 10.31857/S0016675821020107

В 1950–1960 гг. в мировом аграрном секторе произошла “зеленая революция”, обусловившая значительное увеличение валового сбора зерна мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) в развивающихся странах (Мексика, Колумбия, Индия, Пакистан и ряд других стран Южной и Юго-Восточной Азии). Для увеличения урожайности селекционерами были успешно использованы растения пшеницы, нечувствительные к длине дня (фотопериоду), устойчивые к полеганию и обладающие высокой продуктивностью, обусловленной отзывчивостью интенсивных сортов пшеницы на высокие дозы минеральных удобрений [1–6]. Считается, что широкое использование в сельскохозяйственном производстве короткостебельных растений мягкой пшеницы являлось ключевым моментом успеха всех программ селекции пшениц в ходе “зеленой революции” и обусловливало повсеместное увеличение урожайности [7], связанное в первую очередь с устойчивостью растений новых сортов к полеганию (tolerance to lodging) при использовании высоких доз минеральных удобрений [8]. В свою очередь, в таком повышении устойчивости пшеницы к полеганию за счет короткостебельности главенствующую роль сыграли гены *Rht* (от англ. reduced height), контролирующие выраженность признака “высота растения” [9]. Мутантные аллели этих генов обусловливают существенное уменьшение высоты растения за счет укорочения длины их стебля. Это позволяет растению удерживать более тяжелый колос и не полегать, несмотря на то что механическая устойчивость стебля короткостебельных сортов пшеницы не выше, чем у обычных (~100–120 см) и даже высокорослых (~120–140 см) сортов [10]. При полегании растений резко снижается эффективность механизированной уборки; более того, качество зерна падает из-за повышенной влажности, так как колос полегших растений оказывается покрыт другими растениями или лежит на влажной почве. При интенсивных технологиях возделывания существенное увеличение урожайности дают растения только с полукарликовыми короткостебельным фенотипами [11]. Такие растения характеризуются уменьшением длины стебля соответственно на 24–30 и 40–50% от нормы (стандарта), в то время как значительно менее урожайные карликовые – на 50–60% (рис. 1). Для описания фенотипов растений пшениц по признаку “высота растения (длина стебля)” мы сочли целесообразным подвести под “гибридную” классификацию, основанную на работах S. Boroevic [12] и М.М. Якубцинера с соавт. [13] и сложившуюся к настоящему времени в русскоязычной традиции перевода английских терминов, касающихся фенотипов [14], молекулярно-генетическую основу (см. рис. 1). При этом предпочтение отдано первому автору (S. Boroevic [12]). Мы приняли перевод “stunted” как “малорослые”, “dwarf” – как “карлики”, “semidwarf” – как “полукарлики”, “short straw” – короткостебельные, “middle straw” – как среднерослые, “tall

straw" – как длинностебельные (высокорослые). В англоязычной литературе отсутствует термин "extreme tall straw", так как такие сорта встречаются только в стародавнем сортименте России и Польши [13] и не представлены в западных публикациях. Несмотря на несовершенство и противоречивость классификаций сортообразцов пшеницы S. Boroevic [12] и М.М. Якубцинера с сотр. [13] по высоте растений, к настоящему времени ничего лучше не предложено. В классификацию нами внесено еще одно новшество: нами дополнительно разделены полукарлики и короткостебельные растения на два класса – соответственно полукарлики 1 и полукарлики 2, а также короткостебельные 1 и короткостебельные 2, в соответствии с наличием у них генов *Rht* или их аллелей. Мы учли ранее высказанную критику этих классификаций [9, 15]. Неоднократно отмечалась зависимость выраженности признака "высота растений" от условий внешней среды [9, 15, 16] и, как следствие, условность деления сортообразцов пшеницы на классы [9, 15]. В случае использования не маркерных сортов (стандартов), а информации о конкретных аллелях мутантных генов *Rht* (см. рис. 1), т.е. стабильных при любых внешних условиях ДНК-маркеров, такая классификация становится на надежную основу и перестает быть подверженной модифицирующему действию окружающей среды.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ МУТАНТНЫХ АЛЛЕЛЕЙ ГЕНОВ *Rht*

Неудивительно, что после первых успешных экспериментов по возделыванию короткостебельных сортов пшениц исследователи со всего мира занялись поиском генов, приводящих к уменьшению высоты растений за счет уменьшения длины их стебля, и изучением механизмов действия таких генов. Всего на сегодняшний день описано 19 генов *Rht*, в том числе семь мутантных аллелей гена *Rht-1*, а также ряд аллелей гена *Rht8* (табл. 1), всестороннее изучение которых позволило в значительной степени расширить генофонд короткостебельных пшениц для использования в селекционных программах как мягкой [17], так и твердой пшениц [15]. Первыми из генов, влияющих на выраженность признака "длина стебля" у пшеницы, были описаны гены *Rht-1* (табл. 1), изначально обозначенные как *Sd1* и *Sd2* [18]. Символика *Sd1* и *Sd2* была признана неудачной и R.A. McIntosh заменил ее на более удачную с его точки зрения, *Rht* [19]. Показано, что мутантные аллели данных генов, обусловливающие разную выраженность признаков "карликовость" и "короткостебельность" у пшеницы, широко использовались [17] и до сих пор используются в селекционных программах по всему миру. Мутантные аллели генов-гомологов *Rht-1* выявлены только в геномах B и D полиплоидных пшениц. Эти аллели, приводящие к укорочению длины стебля, были идентифицированы более чем у 70% "карликовых" (в отечественной литературе "короткостебельных") сортов пшеницы в мире [20]. При этом аллельные варианты *Rht-B1b* и *Rht-D1b* были выявлены у изученных сортов в 90% случаев [21]. Оба мутантных аллеля происходят от полукарликового японского сорта мягкой пшеницы Norin 10. В Международном центре по улучшению пшеницы и кукурузы (СИММИТ, Мексика) при селекции на короткостебельность был использован его низкорослый гибрид с высокорослым сортом Brevor (линия Norin 10-Brevor 14, =синоним Sel. 14 (CI 13253)) [22].

Интерпретация молекулярными биологами понятий "доминантности"/"рецессивности" генов Rht

"Доминантность" и "рецессивность" – очень важные характеристики генов. Они важны как при изучении характера наследования признаков, так и в селекционных работах для планирования схем скрещивания и выбора стратегии отбора. В мировой литературе и в "Каталоге символов генов пшеницы" [19] сложилась необъяснимая традиция обозначать рецессивные гены *rht1* и *rht2* символами доминантных генов *Rht1* и *Rht2*. В последних изданиях "Каталога...", выпускаемых при активном участии молекулярных биологов, данные гены приводятся как аллели генов-ортологов (гомологов) *Rht-1* [23]. Доминантные аллели получили, наконец, адекватные символы *Rht-B1a* и *Rht-D1a*, но при этом аллели *Rht-B1b* и *Rht-D1b*, несмотря на то что они обозначены как доминантные (с заглавной буквы), описаны авторами "Каталога..." как рецессивные. Однако и в этом случае мутантный полудоминантный ген *Rht3* получил символ *Rht-B1c*, т.е. рецессивного аллеля. Информация о типе наследования признака "короткостебельность" (доминантности/рецессивности генов) дана в табл. 1. В "Каталоге..." также сложилась неопределенная ситуация и с доминантностью–рецессивностью аллелей гена *Rht8*. Если в молекулярной биологии понятие "аллели" – это варианты неких последовательностей генов, то для генетики и селекции необходима конкретная информация об аллельных вариантах генов и, что не менее важно, о межаллельном взаимодействии. Информация о доминантности/рецессивности других генов, например *Ppd* [24] или ген *Q* [25], в "Каталоге..." также представлена неудовлетворительно.

Источники мутантных генов Rht

Естественные (природные) мутации, обусловливающие укорочение длины стебля у пшеницы, за исключением аллелей *Rht-B1b*, *Rht-D1b*, *Rht4* и

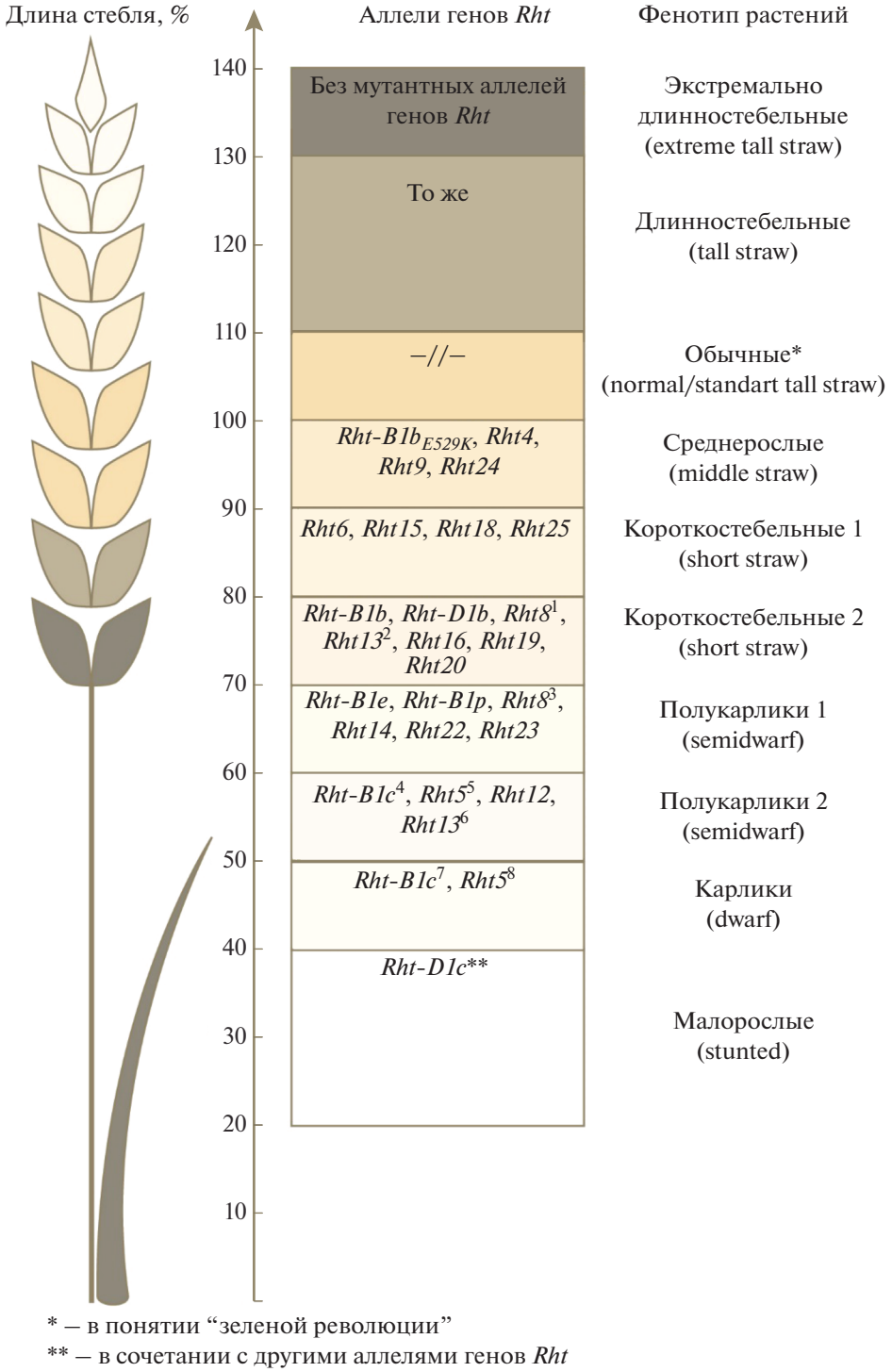

Рис. 1. Схема влияния мутантных аллелей *Rht*-генов на выраженность признака “длина стебля” пшениц по сравнению с обычной длиной (усредненные данные). Нормальная длина (standard) принята за 100%. Цифрами над генами обозначены источники литературы, в которых для представленных на рисунке мутантных аллелей генов *Rht* указана различная длина стебля. [1, 2, 5, 6, 8] – [78, 94, 96]; [3] – [97]; [4] – [52]; [7] – [77].

Rht8, описаны крайне редко. Например, доминантный ген *Rht24* был обнаружен среди рекомбинантов в инбредных линиях, полученных от скрещивания линий Jingdong 8 и Aikang 58 [26]. В популяции рекомбинантных инбредных линий, полученных от скрещивания двух короткостебельных форм UC1110 (генотип *Rht-D1b*) и PI 610750 (генотип *Rht-B1b*), недавно был выявлен

Таблица 1. Список генов *Rht* и их доноров

Ген/аллель	Тип наследования	Локализация в хромосоме	Донор	Источник литературы
rht-B1/Rht-B1b (*Rht1*)	Рецессивный	4BS	Norin 10	[40, 54, 92]
Rht-B1/Rht-B1c (*Rht3*)	Полудоминантный	4BS	Tom Thumb	[54, 76]
rht-B1/Rht-B1e (*Rht11*)	Рецессивный	4BS	Karlik 1	[54, 79]
rht-B1/Rht-B1p (*Rht17*)	»	4BS	Chris M1	[33, 54]
rht-B1/Rht-B1b$_{E529K}$	»	4BS	Kronos	[27]
rht-D1/Rht-D1b (*Rht2*)	»	4DS	Norin 10	[54, 92]
Rht-D1/Rht-D1c (*Rht10*)	Доминантный	4DS	Ai-Bian	[54, 93]
Rht4	»	2BL	Burt M937	[54, 94]
Rht5	»	3BS	Marfed M1	[54, 94]
Rht6	»	Нет данных	Magnif 41	[54, 78]
Rht7	»	2AS	BerséeMult	[54, 79]
Rht8/Rht8a (*WMS261-165*)*	?	2DS	Mara, Sava	[54, 94]
Rht8/Rht8b (*WMS261-174*)	?	2DS	Odom	[88]
Rht8/Rht8c (*WMS261-192*)	Доминантный	2DS	Краснодарский карлик	[87]
*Rht9**	»	7BL	Mara	[54, 95]
Rht12	»	5AL	Karcagi 522M7K	[54, 94]
Rht13	»	7BS	Magnifi 41M1	[54, 64, 96]
Rht14	»	Нет данных	Castelporziano	[54, 78]
Rht15	»	»	Durox	[54, 77]
Rht16	»	»	Edmore M1	[54, 78]
Rht18	»	6A	Icaro	[54, 90]
Rht19	»	Нет данных	Vic M1	[54, 78]
Rht20	»	»	Burt M860	[54, 78]
Rht22	»	7AS	Aiganfanmai	[89]
Rht23	»	5DL	Sumai 3	[91]
Rht24	»	6AL	Aikang 58 × Jingdong 8	[26]
Rht25	»	6AS	UC1110 × PI610750	[28]

* Ранее обозначенные Э.Б. Алиевым [47] теми же символами гены *Rht8* и *Rht 9* и локализованные автором в хромосомах 2B и 2D сортов Sharbati Sonora и Скороспелка 35 не идентифицированы. Возможно, снижение высоты у этих сортов – результат плейотропного эффекта доминантных генов *Ppd2* и *Ppd1*, контролирующих в них нечувствительность к длине дня [9]. Также до сих пор не идентифицированы гены у мутантов сорта Мироновская 808, полученных Л.А. Писаревой [48], названных Карлик, Полукарлик и Л-39.

доминантный ген *Rht25* [27]. Мутантный аллель *Rht25b*, вызывающий короткостебельность (semi-dwarf), по-видимому, происходит от родителя-синтетика, у которого либо сорт твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.) Croc 1, либо образец дикого вида *Aegilops tauschii* Coss. (syn. *Ae. squarrosa* L.) был источником нового аллеля гена, детерминирующего короткостебельный фенотип [28]. Стоит отметить, что образцы донора генома D полиплоидных пшениц *Aegilops tauschii* могут оказаться перспективными источниками новых генов *Rht* [29].

В 1970-е гг. посредством использования методов мутагенеза удалось получить значительное число новых эффективных аллелей генов *Rht*. А именно гены *Rht12*, *Rht14* и *Rht18* были выделены из потомств гибридов Ningchun 45, Karcagi 12 и селекционных линий Castelporziano (PI347731) и Icaro (PI503555), происходящих из радиационных мутантов сортов Karcagi, Capelli и Anhinga, полученных в результате обработки их зерен гамма-лучами, медленными или быстрыми нейтронами соответственно [30–32]. Химический мутагенез, а именно использование этилметансульфоната (EMS) и метилнитромочевины (MNM), был применен для обработки зерен сортов Marfed, Chris и Edmor. В результате были выделены мутантные короткостебельные формы Marfed M, Mutant Chris (MN6616M) и Edmore M1 (PI499362), у которых были обнаружены новые гены и аллели генов *Rht*, а именно *Rht5*, *Rht16*, *Rht-B1e* и *Rht-B1p*, обусловливающие

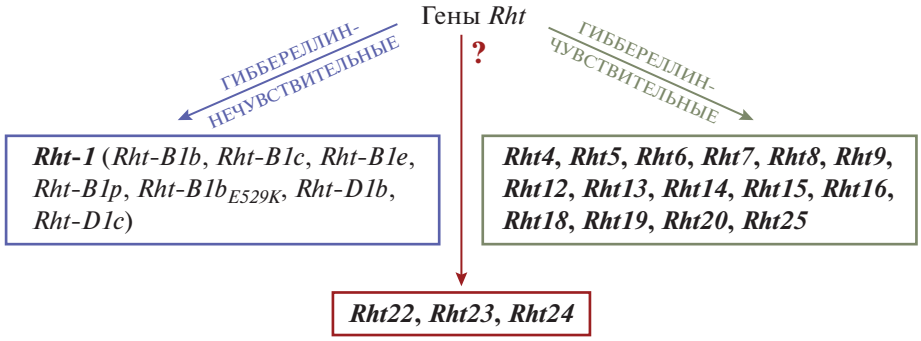

Рис. 2. Распределение генов *Rht* на чувствительные, нечувствительные к гиббереллину, а также с неопределенным характером реакции (?).

уменьшение длины стебля [30, 33, 34]. В еще одном эксперименте мутантные растения пшеницы с различной степенью выраженности признака “длина стебля” (всего 366 мутантов) были получены как химическим (в результате обработки EMS), так и радиационным (гамма-облучение) мутагенезом при обработке зерен китайского сорта мягкой пшеницы Jing 411. В поколении M_6 этого мутанта были выделены перспективные низкорослые (короткостебельные) линии [35], но их генетический анализ для идентификации мутантных генов и их аллелей авторы не проводили.

В настоящее время различные мутантные гены *Rht* активно изучаются с целью увеличения урожайности сортов мягкой пшеницы [36–46]. Ряд таких генов до сих пор не идентифицирован [47, 48].

ВАРИАНТЫ ГЕНОВ *Rht*

Все гены *Rht* можно условно разделить на две группы: чувствительные к гиббереллиновой кислоте ($ГК_3$) и нечувствительные к ней. $ГК_3$ является гормоном растений, влияющим на многочисленные процессы их вегетативного и генеративного развития, в том числе на прорастание зерновок и удлинение стебля [49].

Гены Rht, нечувствительные к гиббереллину

Все мутантные аллели гена *Rht-1* являются нечувствительными к экзогенному гиббереллину, тогда как почти все остальные мутантные аллели других генов *Rht*, описанные к данному моменту времени, являются чувствительными к нему (рис. 1, 2). Кроме того, разные аллели гена *Rht-1* приводят к неодинаковому уменьшению длины стебля. Так, наиболее широко используемые в селекции аллели гена *Rht-1* (*Rht-B1b* и *Rht-D1b*) обусловливают короткостебельный фенотип по нашей классификации (рис. 1). Тогда как аллель *Rht-B1c* обусловливает более выраженное снижение длины стебля растения, давая карликовый фенотип (рис. 1).

Объединение в одном растении аллелей *Rht-B1b* и *Rht-D1b* является нежелательным, поскольку приводит к образованию излишне выраженного низкорослого фенотипа и вследствие этого обусловливает низкую зерновую продуктивность таких растений [3]. Наличие же у растений пшеницы только одного из двух аллелей *Rht-B1b* или *Rht-D1b* в значительной степени увеличивало их продуктивность [50]. По этой же причине аллели, приводящие к карликовому фенотипу, такие как *Rht-B1c* и *Rht-D1c*, не используются в селекции культуры [51, 52]. Более того, в условиях засухи для низкорослых (короткостебельных) растений пшеницы с аллельными вариантами *Rht-B1b* или *Rht-D1b* было установлено достоверное снижение как числа зерен в колосе, так и массы 1000 зерен и, следовательно, общее снижение урожая по сравнению с высокорослыми сортами с аллелями *Rht-B1a* и *Rht-D1a* [53]. В ряде исследований было показано, что аллели *Rht-B1b* или *Rht-D1b* вызывают не только укорочение длины стебля, но и уменьшение длины колеоптиля и корней, что в конечном счете приводит к снижению эффективности использования воды из почвы и устойчивости к засухе [53–57].

Молекулярные механизмы гиббереллин-зависимого роста растения пшеницы

Влияние мутантных генов *Rht-1* на высоту растения (длину стебля) пшеницы опосредуется тем, что они кодируют DELLA-белки, которые являются основными регуляторами сигнального пути $ГК_3$ и супрессорами роста растений. Данные белки входят в состав семейства транскрипционных регуляторов GRAS и содержат в своей последовательности два отдельных домена: N-концевой регуляторный домен, который служит для распознавания и связывания $ГК_3$, и С-концевой функциональный домен GRAS [58].

Различные участки домена GRAS DELLA-белков могут связываться с ДНК-связывающими до-

менами некоторых транскрипционных факторов, блокируя их функцию. Более того, DELLA-белки влияют на рост и развитие растений путем связывания с другими белками, не являющимися транскрипционными факторами, контролируя и изменяя их функции в клетке. Однако DELLA-белки не всегда действуют в качестве супрессоров роста: было показано, что они оказывают позитивное действие на высоту растения при неблагоприятных условиях, например таких как холод [59], засоленность почвы [60, 61] и деэтиолирование [62–64]. Таким образом, DELLA-белки способствуют адаптации растений к неблагоприятным условиям окружающей среды, осуществляя баланс между ростом и ответом на стресс в неблагоприятных условиях.

Наличие большого количества DELLA-белков в клетках растения уменьшает длину стебля за счет замедления роста растений путем связывания с транскрипционными факторами и другими компонентами сигнального пути $ГК_3$ [58, 65–67]. Процесс деградации DELLA-белков с помощью $ГК_3$, в результате которого уменьшается их влияние на увеличение длины стебля, подробно описан для резуховидки Таля (*Arabidops isthaliana* (L.) Heynh.) [68, 69]. Однако было высказано предположение, что аналогичный механизм присутствует и у других видов цветковых растений [69]. У *Arabidopsis thaliana* $ГК_3$ узнается и связывается рецепторным белком GID1, в результате чего его N-концевой район изменяет конфигурацию и закрепляет $ГК_3$ в молекуле белка GID1 [70]. Таким образом, образуется комплекс GA–GID1, который впоследствии связывается с DELLA-белком с помощью мотива TVHYNP, образуя комплекс GA–GID1–DELLA [70]. В свою очередь GA–GID1–DELLA увеличивает способность DELLA распознаваться белками F-box (SLY1 в случае с *Arabidopsis*), которые отвечают за образование SCF (SKP1, CULLIN, F-box) E3 убиквитин-лигазного комплекса, его убиквитинацию и далее деградацию DELLA в протеасоме 26S [71] (рис. 3). Таким образом, $ГК_3$ способствует уменьшению количества DELLA-белков в клетке и соответственно уменьшению их негативного влияния на рост растения [68, 72].

Было показано, что мутантные аллели гена *Rht-1* снижают чувствительность растения к $ГК_3$, так как эти мутации уменьшают способность DELLA-белков связываться с комплексом GA–GID1 [28, 51, 73]. Таким образом, обработка растения экзогенной $ГК_3$ не вызывает у них увеличения длины стебля [22]. Наличие у растений данных аллелей гена *Rht-1* можно выявить по отсутствию их ответа на обработку экзогенной $ГК_3$ [53]. Однако данный способ не позволяет выявить различия между аллельными вариантами *Rht-B1b* и *Rht-D1b*, так как они оба дают схожий фенотип при обработке экзогенной $ГК_3$. В этом случае для определения конкретного аллельного варианта гена *Rht-1* используются методы молекулярной биологии [74].

Аллели Rht-B1b и *Rht-D1b*. Мутации *Rht-B1b* и *Rht-D1b* приводят к образованию преждевременных стоп-кодонов [51, 73] (рис. 4). Оба данных мутантных варианта аллелей обусловливают сопоставимый эффект уменьшения длины стебля: примерно на 24% по сравнению с его нормальной длиной (табл. 1, рис. 1), что хорошо объясняется схожим механизмом действия мутации. Так как аллели *Rht-B1b* и *Rht-D1b* образуют активные продукты, то в обоих случаях мутантный фенотип может образовываться двумя путями. Первый вариант: мутантный фенотип опосредован коротким N-концевым пептидом, который образуется в результате альтернативного стоп-кодона. DELLA-домен данного укороченного N-концевого пептида гипотетически может связываться с GID1 и таким образом подавлять сигнал $ГК_3$ [73]. При втором варианте возможна реинициация трансляции после стоп-кодона, что приводит к образованию укороченного с N-конца продукта (C-концевой пептид). Данный продукт не может связываться с рецептором GID1, таким образом препятствуя деградации DELLA-белков и подавляя ГК-зависимый рост и развитие. Реинициация трансляции возможна в случае, если рибосома продолжит сканирование цепи после стоп-кодона и обнаружит метионин [51]. У аллелей *Rht-B1b* и *Rht-D1b* после мутантных стоп-кодонов следуют несколько метионинов, что согласуется с гипотезой реинициации трансляции. Второй вариант подтверждается фактом, что аналогичный аллель гена короткостебельности кукурузы *D8-Mpl* также кодирует продукт, укороченный с N-конца [73]. В целом вторая гипотеза имеет большее число подтверждений, чем первая [51, 73, 75]. Таким образом, вероятнее всего аллели *Rht-B1b* и *Rht-D1b* гена *Rht-1* пшеницы, как и аллель гена *D8-Mpl* кукурузы, кодируют белок, у которого отсутствует C-концевая последовательность.

Аллель Rht-B1c. У аллеля *Rht-B1c*, обусловливающего сильное уменьшение длины стебля (рис. 1), обнаружено нарушение на N-концевом кодирующем участке [51]. Предполагается, что белковый продукт данного мутантного аллеля, не связывается с $ГК_3$. Мутацией является участок размером 2026 пн, встроившийся в GA–GID1 связывающий домен, а не замена нуклеотида, приводящая к образованию нового стоп-кодона. Большая часть данной инсерции удаляется в результате сплайсинга, что приводит к образованию дополнительной 30-аминокислотной последовательности (рис. 4) [51, 76]. Растения с аллелем *Rht-B1b* или *Rht-D1b* имеют более длинный стебель, чем растения с аллелем *Rht-B1c*, так как имеющаяся у него инсерция в DELLA-домен нарушает его

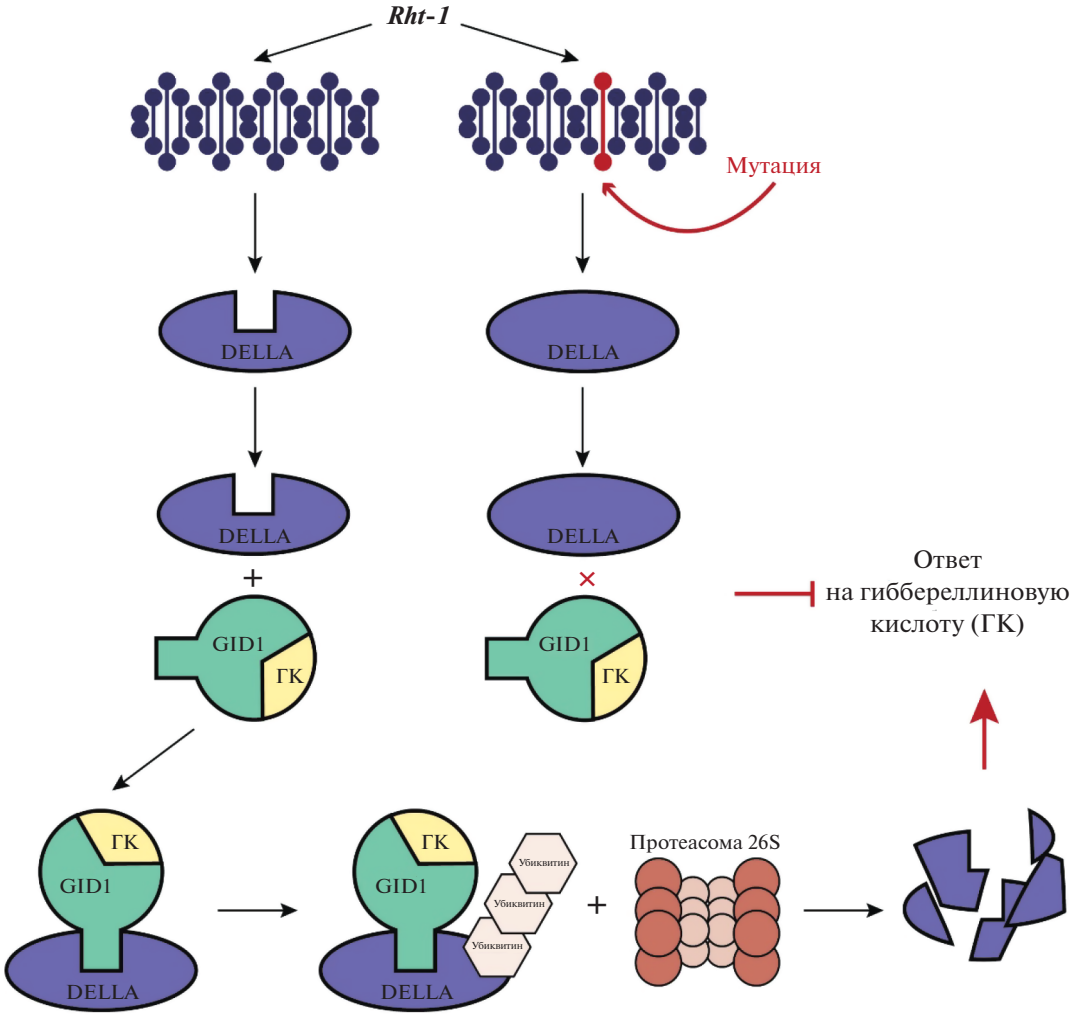

Рис. 3. Схема деградации DELLA-белков. Мутантные аллели гена *Rht-1* кодируют дефектный белок DELLA, что приводит к нарушению его связывания с комплексом GA–GID1 [68, 69].

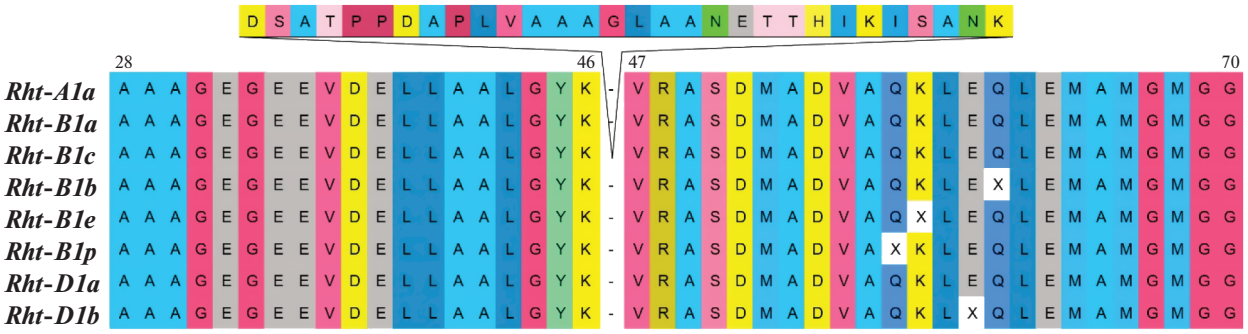

Рис. 4. Выравнивание аминокислотных последовательностей различных аллельных вариантов генов *Rht-B1* и *Rht-D1*. "-" – вставка размером в 30 аминокислот в аллельном варианте *Rht-B1c*. "X" – преждевременный стоп-кодон. Числами над выравниванием показаны позиции аминокислот согласно последовательности аллельного варианта *Rht-Ala* JF930277.

связь с GA–GID1 комплексом [52], что является основой сигнального пути $ГК_3$. Наличие аллеля *Rht-B1c* вызывает уменьшение длины стебля, сопоставимое с таковым у мутантного растения, имеющего два мутантных аллеля *Rht-B1b* и *Rht-D1b* одновременно (~60%), а растения с двумя аллелями одновременно *Rht-B1c* и *Rht-D1b* формируют самый короткий стебель – более 70% уменьшения его длины по сравнению с нормальным фенотипом.

Аллели Rht-B1e и *Rht-B1p.* Изначально в работе C.F. Konzak [77] были описаны два гена *Rht11* и *Rht17.* В работах M.H. Ellis с соавт. [74, 78] данные гены были определены как ГК-нечувствительные, что показало их сходство с геном *Rht-1.* Однако в работах М. Баженова и М.Г. Дивашука была установлена идентичность аллелей *Rht-B1e*, *Rht-B1p* гена *Rht-1* и генов *Rht11*, *Rht17* соответственно [33, 79]. Таким образом, было показано, что *Rht11* и *Rht17* являются не самостоятельными генами, а аллелями гена *Rht-1.* Мутации *Rht-B1p* и *Rht-B1e* гена *Rht-1* вызваны заменами в нуклеотидных позициях, находящимися по соседству с нуклеотидной позицией мутации *Rht-B1b* (рис. 4). Эти мутации приводят к образованию стоп-кодонов. Данный факт позволяет предположить, что изменение длины стебля при наличии мутаций *Rht-B1p* и *Rht-B1e* происходит схожим образом с мутацией *Rht-B1b*. В то же время растения как с аллелем *Rht-B1e*, так и с аллелем *Rht-B1p* имеют несколько меньшую длину стебля, чем растения с аллелем *Rht-B1b* (табл. 1) [51, 79]. Такое отличие в экспрессии аллелей может быть объяснено разным уровнем эффективности реинициации трансляции, в результате чего образуются разные концентрации белков, снижающих длину стебля [33, 79].

Стоит отметить, что *Rht11* и *Rht17* – не единственные случаи неверного определения новых генов. Ранее описанный ген *Rht21*, согласно A. Börner и A.J. Worland [80], также является аллелем гена *Rht-1.*

Чувствительные к гиббереллину гены Rht

В настоящее время у пшеницы, кроме гена *Rht-1*, описаны еще 18 генов *Rht* (табл. 1). Наиболее хорошо изученными из них являются гены *Rht4* и *Rht8*, которые уменьшают высоту растений в среднем на 12 и 16 см соответственно (рис. 1). При этом длина колеоптилей и число зерен в колосе у них остаются неизменными [56, 81, 82]. Кроме того, для растений с мутантными аллелями гена *Rht8* характерно наличие более крупных зерен и достоверное увеличение массы 1000 зерен [83, 84]. Растения пшеницы с геном *Rht4* дают более высокий урожай зерна только в сочетании с аллелем *Rht-B1b*. При этом преимущества данного аллеля отмечены в различных условиях – как при достаточном, так и при недостаточном уровне увлажнения [85]. Среди российских и украинских короткостебельных сортов наибольшее распространение получили аллели гена *Rht8.* На настоящий момент описано 14 аллелей гена *Rht8* [86]. Данный ген тесно связан с локусом WMS261, что позволяет проводить его молекулярный анализ и различать аллели *Rht8* по длине последовательностей. Наиболее часто встречаются аллели длиной 165, 174 и 192 пн, обозначаемые *Rht8a* (WMS261-165), *Rht8b* (WMS261-174) и *Rht8c* (WMS261-192) соответственно (табл. 1) [81, 86, 87]. Однако среди этих трех аллелей только аллель *Rht8c* уменьшает длину стебля (в среднем на 14%). Тогда как аллель *Rht8b* не вызывает изменения длины стебля, а аллель *Rht8a*, наоборот, увеличивает его длину на 5% [86, 87]. Аллели гена *Rht8* часто используются вместе с аллелями гена *Rht-1*, так как ген *Rht8* сам по себе не вызывает уменьшения длины стебля, достаточного для формирования устойчивости растений пшеницы к полеганию [81, 88].

Стоит отметить, что некоторые *Rht*-гены негативно влияют на урожайность [84]. Однако их негативное влияние можно нейтрализовать, используя аллели других генов, отвечающих за признаки, на которые отрицательно действовали *Rht*-гены. Например, ген *Rht12* приводит к более позднему формированию колоса и цветению растений пшеницы, в то время как колос растений пшеницы с аллелем *Ppd-D1a*, снижающим чувствительность к длине дня, начинает закладываться быстрее. Таким образом, растения пшеницы с геном *Rht12* будут развиваться без негативных эффектов, если в их геноме будет присутствовать доминантный аллель *Ppd-D1a* [30].

Доминантный ген *Rht13* вызывает значительное уменьшение длины стебля растений (до 30 см), но при этом длина колеоптиля существенно не меняется. В условиях недостатка влаги у таких растений существенно (до 18%) снижается число зерен в колосе, хотя масса 1000 зерен остается неизменной [83]. Несмотря на то что для большинства чувствительных к гиббереллину генов *Rht* известна хромосомная локализация (табл. 1), в настоящий момент времени молекулярные механизмы действия данных генов все еще изучены слабо [26, 28, 32, 39, 54, 74, 78, 89–91]. Их дальнейшее изучение может помочь в создании новых эффективных доноров короткостебельности (табл. 1).

ПРЕДПОЧТИТЕЛЬНЫЕ ВАРИАНТЫ ГЕНОВ *Rht* ДЛЯ ПОВЫШЕНИЯ УРОЖАЙНОСТИ

Многочисленные экспериментальные данные показывают, что значительное увеличение урожайности с использованием минеральных удобрений достигается при высоте растения пшеницы от 70 до 100 см [55], в то время как длина стебля растений без нарушений в генах *Rht* составляет около 100–140 см [11]. Показано, что для гаранти-

рованного увеличения урожайности сортов мягкой пшеницы целесообразно использовать растения со следующими аллелями: *Rht-B1b*, *Rht-D1b*, *Rht-B1e*, *Rht-B1p* и *Rht8*, а для твердой – *Rht-B1b*, *Rht-B1e* и *Rht-B1p* [51, 73]. В то же время наличие в растениях пшеницы комбинации этих аллелей, а также аллелей *Rht-B1c* и *Rht-D1c*, приводит к существенному уменьшению длины стебля и значительному снижению урожайности. Гены *Rht13*, *Rht16*, *Rht19*, *Rht20*, *Rht22* и *Rht23* являются потенциальными кандидатами для эффективного использования в селекции сортов нового поколения с целью повышения урожайности пшениц, так как они приводят к примерно такому же уменьшению длины стебля, что и аллели *Rht-B1b*, *Rht-D1b*, *Rht-B1e*, *Rht-B1p* и *Rht8* (рис. 1). Станут ли данные гены *Rht* основой для новой "зеленой революции" – вопрос открытый [44]. Однако использовать эти гены стоит с осторожностью, так как некоторые из них могут приводить к нежелательным эффектам (таким как более позднее цветение растений пшеницы и более медленный рост и развитие их стебля), приводящим в конечном итоге к снижению урожайности [30, 84]. Кроме того, использование растений пшеницы с мутантными аллелями всех генов *Rht* ограничено условиями внешней среды [53] и используемых систем возделывания. Например, засуха в значительной степени влияет на развитие растений пшеницы и может негативно влиять на действие генов *Rht* на длину стебля и в конечном итоге на урожай [57].

Работа поддержана Российским научным фондом (проект № 16-16-10021).

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием в качестве объекта животных.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием в качестве объекта людей.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Allan R.E.* Agronomic comparisons between *Rht1* and *Rht2* semidwarf genes in winter wheat // Crop Sci. 1989. V. 29. № 5. P. 1103–1108. https://doi.org/10.2135/cropsci1989.0011183X0029000-50001x
2. *Brooking I.R., Jamieson P.D., Porter J.R.* The influence of daylength on final leaf number in spring wheat // F. Crop. Res. 1995. V. 41. P. 155–165. https://doi.org/10.1016/0378-4290(95)00014-H
3. *Gent M.P.N., Kiyomoto R.K.* Physiological and agronomic consequences of *Rht* genes in wheat // J. Crop Prod. 1997. V. 1. № 1. P. 27–46. https://doi.org/10.1300/J144v01n01_02
4. *Hedden P.* The genes of the green revolution // TRENDS Genet. 2003. V. 19. № 1. P. 5–9. https://doi.org/10.1016/s0168-9525(02)00009-4
5. *Jamieson P.D., Brooking I.R., Porter J.R.* How temperature and daylength determine flowering time in spring wheat – a discussion // Proc. Agronomy Society. 1995. V. 25. P. 23–27.
6. *Kamran A., Iqbal M., Spaner D.* Flowering time in wheat (*Triticum aestivum* L.): A key factor for global adaptability // Euphytica. 2014. V. 197. № 1. P. 1–26. https://doi.org/10.1007/s10681-014-1075-7
7. *Borlaug N.E.* Wheat breeding and its impact on world food supply // Third Int. Wheat Genet. Symp. Kanberra, 1968. P. 1–36.
8. *Verma A., Worland A.J., Sayers E.W. et al.* Identification and characterization of quantitative trait loci related to lodging resistance and associated traits in bread wheat // Plant Breed. 2005. V. 124. P. 234–241. https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2005.01070.x
9. *Мережко А.Ф., Писарева Л.А., Прилюк Л.В.* Генетический контроль высоты растения у пшеницы // Генетика. 1986. Т. 22. № 5. С. 725–732.
10. *Paollilo D.J., Niklas K.J.* Effects of Rht-dosage on the breaking strength of wheat seedling leaves // Am. J. Botany. 1996. V. 83. № 5. P. 567–572. https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1996.tb12740.x
11. *Flintham J.E., Borner A., Worland A.J., Gale M.D.* Optimizing wheat grain yield: Effects of *Rht* (gibberellininsensitive) dwarfing genes // J. Agric. Sci. 1997. V. 128. № 1. P. 11–25. https://doi.org/10.1017/S0021859696003942
12. *Boroević S.* Characteristics of some new dwarf and semidwarf wheat lines // Euphytica. 1968. V. 17. № 1. P. 143.
13. *Якубцинер М.М., Филатенко А.А., Корнейчук В.А.* Классификатор рода *Triticum* L. Л., 1973. 25 с.
14. *Лоскутова Н.П.* Гены короткостебельности пшеницы // Аграрная Россия. 2002. Т. 1. С. 25–30. https://doi.org/10.30906/1999-5636-2002-1-25-30
15. *Альдеров А.А.* Генетика короткостебельности тетраплоидных пшениц. СПб.: ВИР, 2001. 165 с.
16. *Звейнек И.А.* Выбор тестеров для генетической оценки сортов яровой мягкой пшеницы по высоте растений // Бюл. ВНИИР им. Н.И. Вавилова. 1984. С. 9–10.
17. *Gill K.S.* Research On Dwarf Wheats. New Delhi: Indi. Council Agricultural Res. (ICAR), 1979. 184 p.
18. *Allan R.E.* Differentiating between two Norin 10/Brevor 14 semidwarf genes in a common genetic background // Seiken Ziho. 1970. № 22. P. 83–90.
19. *McIntosh R.A.* Catalogue of gene symbols for wheat // Proc. 4th Intern. Wheat Genet. Symp. Missouri, 1973. P. 893–937.
20. *Thomas S.G.* Novel *Rht-1* dwarfing genes: Tools for wheat breeding and dissecting the function of DELLA proteins // J. Exp. Bot. 2017. V. 68. № 3. P. 354–358. https://doi.org/10.1093/jxb/erw509
21. *Sourdille P., Cadalen T., Charmet G. et al.* Molecular markers linked to genes affecting plant height in wheat using a doubled-haploid population // Theor. Appl.

Genet. 1998. V. 96. P. 933–940.
https://doi.org/10.1007/s001220050823

22. *Gale M.D., Marshall G.A.* The chromosomal location of *ga11* and *rht1*, genes for gibberellin insensitivity and semidwarfism, in a derivative of Norin 10 wheat // Heredity. 1976. V. 37. № 2. P. 283–289.
https://doi.org/10.1038/hdy.1976.88
23. *McIntosh R.A., Yamazaki Y., Dubcovsky J. et al.* Catalogue of gene symbols for wheat [Электронный ресурс]. URL: http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/symbolClassList.jsp
24. *Киселёва А.А., Салина Е.А.* Генетические механизмы формирования времени колошения мягкой пшеницы // Генетика. 2018. V. 54. № 4. P. 381–396.
https://doi.org/10.7868/S001667581804001X
25. *Sormacheva I., Golovnina K., Vavilova V. et al. Q* gene variability in wheat species with different spike morphology // Genet. Resour. Crop Evol. 2015. V. 62. № 6. P. 837–852.
https://doi.org/10.1007/s10722-014-0195-1
26. *Tian X., Wen W., Xie L. et al.* Molecular mapping of reduced plant height gene *Rht24* in bread wheat // Front. Plant Sci. 2017. V. 8. P. 1–9.
https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01379
27. *Mo Y., Vanzetti L.S., Hale I. et al.* Identification and characterization of *Rht25*, a locus on chromosome arm 6AS affecting wheat plant height, heading time, and spike development // Theor. Appl. Genet. 2018. V. 131. № 10. P. 2021–2035.
https://doi.org/10.1007/s00122-018-3130-6
28. *Mo Y., Pearce S., Dubcovsky J.* Phenotypic and transcriptomic characterization of a wheat tall mutant carrying an induced mutation in the C-terminal PFYRE motif of *RHT-B1b* // BMC Plant Biol. 2018. V. 18. № 253.
https://doi.org/10.1186/s12870-018-1465-4
29. *Krupin P.Yu., Chernook A.G., Bazhenov M.S. et al.* Allele mining of TaGRF-2D gene 5'-UTR in *Triticum aestivum* and *Aegilops tauschii* // PLoSOne. 2020. V. 15. № 4: e0231704.
https://doi.org/10.1371/journal.pone.0231704
30. *Chen L., Du Y., Lu Q. et al.* The photoperiod-insensitive allele *Ppd-D1a* promotes earlier flowering in *Rht12* dwarf plants of bread wheat // Front. Plant Sci. 2018. V. 9. № 1312. P. 1–13.
https://dx.doi.org/10.3389%2Ffpls.2018.01312
31. *Grant N.P., Mohan A., Sandhu D.* Inheritance and genetic mapping of the reduced height (*Rht18*) gene in wheat // Plants. 2018. V. 7. № 58. P. 1–9.
https://dx.doi.org/10.3390%2Fplants7030058
32. *Vikhe P., Venkatesan S., Chavan A. et al.* Mapping of dwarfing gene *Rht14* in durum wheat and its effect on seedling vigor, internode length and plant height // Crop J. 2018. V. 7. № 2. P. 87–197.
https://doi.org/10.1016/j.cj.2018.11.004
33. *Bazhenov M., Divashuk M.G., Amagai Y. et al.* Isolation of the dwarfing *Rht-B1p* (*Rht17*) gene from wheat and the development of an allele-specific PCR marker // Mol. Breed. 2015. V. 35. № 213.
https://doi.org/10.1007/s11032-015-0407-1
34. *Daoura B.G., Chen L., Hu Y.* Agronomic traits affected by dwarfing gene *Rht-5* in common wheat (*Triticum aestivum* L.) // Aust. J. Crop Sci. 2013.V. 7. № 9. P. 1270–1276.
35. *Xiong H., Guo H., Xie Y. et al.* Enhancement of dwarf wheat germplasm with high-yield potential derived from induced mutagenesis // Plant Genet. Resour. Charact. Util. 2019. V. 16. № 1. P. 74–81.
https://doi.org/10.1017/S1479262116000459
36. *Cho E.J., Kang C., Jung J. et al.* Allelic variation of *Rht-1, Vrn-1* and *Ppd-1* in Korean wheats and its effect on agronomic traits // Plant Breed. Biotech. 2015. V. 3. № 2. P. 129–138.
https://doi.org/10.14829/jcsproc.240.0_76
37. *Duan J., Wu J., Liu Y. et al.* New cis-regulatory elements in the *Rht-D1b* locus region of wheat // Funct. Integr. Genomics. 2012. V. 12. P. 489–500.
https://doi.org/10.1007/s10142-012-0283-2
38. *Ford B.A., Foo E., Sharwood R. et al. Rht18* semidwarfism in wheat is due to increased GA 2-oxidaseA9 expression and reduced GA content // Plant Physiol. 2018. V. 177. P. 168–180.
https://doi.org/10.1104/pp.18.00023
39. *French B., Zaicou-kunesch C., Rebetzke G. et al.* Alternative dwarfing genes improve wheat emergence from deep sowing // GRDC Research Updates. 2012. P. 40–43.
40. *Jobson E.M., Johnston R.E., Oiestad A.J. et al.* The impact of the wheat *Rht-B1b* semi-dwarfing allele on photosynthesis and seed development under field conditions // Front. PlantSci. 2019.V. 10. № 51.
https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00051
41. *Кичигина А.К., Чеботарь Г.А., Чеботарь С.В.* Биоинформатический анализ нуклеотидных последовательностей аллелей генов короткостебельности пшеницы *Rht-B1* и *Rht-D1*. Одесский национальный ун-т им. И.И. Мечникова, 2016. Т. 21. № 2. С. 79–87.
https://doi.org/10.18524/2077-1746.2016.2(39).82752
42. *Li A., Yang W., Lou X. et al.* Novel natural allelic variations at the *Rht-1* loci in wheat // J. Integr. Plant Biol. 2013. V. 55. № 11. P. 1026–1037.
https://doi.org/10.1111/jipb.12103
43. *Motsnyi I.I., Chebotar G.O., Chebotar S.* Effects of the *Ppd-D1a*/*Ppd-D1b* alleles on agronomical traits of winter wheat in south Ukraine steppe region // EWAC Proc. 17th Intern. EWAC Conf. Bucharest, Romania, 2019.
44. *Würschum T., Langer S.M., Longin C.F.H. et al.* A modern green revolution gene for reduced height in wheat // Plant J. 2017. V. 92. P. 892–903.
https://doi.org/10.1111/tpj.13726
45. *Würschum T., Liu G., Boeven P.H.G. et al.* Exploiting the *Rht* portfolio for hybrid wheat breeding // Theor. Appl. Genet. 2018. V. 131. P. 1433–1442.
https://doi.org/10.1007/s00122-018-3088-4
46. *Zhang X., Yang S., Zhou Y. et al.* Distribution of the *Rht-B1b, Rht-D1b* and *Rht8* reduced height genes in autumn-sown Chinese wheats detected by molecular markers // Euphytica. 2006. V. 152. P. 109–116.
https://doi.org/10.1007/s10681-006-9184-6
47. *Алиев Э.Б.* Цитогенетическое изучение фотопериодической реакции у мягкой пшеницы: Дис. Новосибирск, 1982. 226 с.

48. *Тимоха С.И., Писарева Л.А.* Аллельные взаимодействия у индуцированных короткостебельных мутантов озимой пшеницы Мироновская 808 // Бюл. ВИР. 1982. № 122. С. 23.

49. *Sponsel V.M.* Signal achievements in gibberellin research: The second half-century // Annual Plant Reviews. 2016. V. 49: The Gibberellins / Eds Hedden P., Thomas S. G. John Wiley and Sons. Ltd, 2016. P. 1–36. https://doi.org/10.1002/9781119210436.ch1

50. *Sakamoto T., Matsuoka M.* Generating high-yielding varieties by genetic manipulation of plant architecture // Curr. Opin. Biotechnol. 2004. V. 15. № 2. P. 144–147. https://doi.org/10.1016/j.copbio.2004.02.003

51. *Pearce S., Saville R., Vaughan S.P. et al.* Molecular characterization of *Rht-1* dwarfing genes in hexaploid wheat // Plant Physiol. 2011. V. 157. P. 1820–1831. https://doi.org/10.1104/pp.111.183657

52. *Wen W., Deng Q., Jia H. et al.* Sequence variations of the partially dominant DELLA gene *Rht-B1c* in wheat and their functional impacts // J. Exp. Bot. 2013. V. 64. № 11. P. 3299–3312. https://doi.org/10.1093/jxb/ert183

53. *Richards R.A.* The effect of dwarfing genes in spring wheat in dry environments. I. Agronomic characteristics // Aust. J. Agric. Res. 1992. V. 43. № 3. P. 517–527. https://doi.org/10.1071/AR9920517

54. *Yan J., Zhang S.* Effects of dwarfing genes on water use efficiency of bread wheat // Front. Agr. Sci. Eng. 2017. V. 4. № 2. P. 126–134. https://doi.org/10.15302/J-FASE-2017134

55. *Nazim Ud Dowla M.A.N., Edwards I., O'Hara G. et al.* Developing wheat for improved yeld and adaptation under a changing climate: Optimization of a few key genes // Engineering. 2018. V. 4. № 4. P. 514–522. https://doi.org/10.1016/j.eng.2018.06.005

56. *Гончарова А.І., Моцний І.І., Чеботар С.В.* Вплив алелів генів короткостебловості на довжину колеоптиля пшениці м'якої в умовах осмотичного стресса // Вісник Одеського націон. ун-ту. 2016. Т. 21. № 1. С. 89–99. https://doi.org/10.18524/2077-1746.2016.1(38).68107

57. *Jatayev S., Sukhikh I., Vavilova V. et al.* Green revolution 'stumbles' in a dry environment: Dwarf wheat plants with *Rht* genes fail to produce higher grain yield than taller genotypes under early and severe drought // Plant, Cell & Environment. 2020. P. 1–10.

58. *Thomas S.G., Blázquez M.A., Alabadí D.* DELLA proteins: Master regulators of gibberellin-responsive growth and development // Annual Plant Reviews. V. 49: The Gibberellins / Eds Hedden P., Thomas S.G. John Wiley and Sons. Ltd, 2016. P. 189–228. https://doi.org/10.1002/9781119210436.ch7

59. *Achard P., Gong F., Cheminant S. et al.* The cold-inducible *CBF1* factor-dependent signaling pathway modulates the accumulation of the growth-repressing DELLA proteins via its effect on gibberellin metabolism // Plant Cell. 2008. V. 20. № 8. P. 2117–2129. https://doi.org/10.1105/tpc.108.058941

60. *Achard P., Cheng H., Grauwe L. De et al.* Integration of plant responses to environmentally activated phytohormonal signals // Science. 2006. V. 311. № 5757. P. 91–94. https://doi.org/10.1126/science.1118642

61. *Achard P., Renou J.P., Berthomé R. et al.* Plant DELLAs restrain growth and promote survival of adversity by reducing the levels of reactive oxygen species // Curr. Biol. 2008. V. 18. № 9. P. 656–660. https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.04.034

62. *Cheminant S., Wild M., Bouvier F. et al.* DELLAs regulate chlorophyll and carotenoid biosynthesis to prevent photooxidative damage during seedling deetiolation in *Arabidopsis* // Plant Cell. 2011.V. 23. № 5. P. 1849–1860. https://doi.org/10.1105/tpc.111.085233

63. *deLucas M., Davière J.M., Rodríguez-Falcón M.et al.* A molecular framework for light and gibberellin control of cell elongation // Nature. 2008. V. 451. № 7177. P. 480–484. https://doi.org/10.1038/nature06520

64. *Feng S., Martinez C., Gusmaroli G. et al.* Coordinated regulation of *Arabidopsis thaliana* development by light and gibberellins // Nature. 2008. V. 451. № 7177. P. 475–479. https://doi.org/10.1038/nature06448

65. *Annunziata M.G.* The long and the short of it: GA 2-oxidaseA9 regulates plant height in wheat // Plant Physiol. 2018. V. 177. P. 3–4. https://doi.org/10.1104/pp.18.00235

66. *Bilova T.E., Ryabova D., Anisimova I.N.* Molecular basis of the dwarfism character in cultivated plants. I. Growth distortions due to mutations of gibberellin metabolism and signaling // Agric. Biol. 2016. V. 51. № 1. P. 3–16. https://doi.org/10.15389/agrobiology.2016.1.3eng

67. *Чеботарь Г.О., Чеботарь С.В.* Сигнальные пути гиббереллина в растениях // Цитология и генетика. 2011. Т. 45. № 4. С. 259–268. https://doi.org/10.3103/S0095452711040037

68. *Sun T.* Gibberellin-GID1-DELLA: A pivotal regulatory module for plant growth and development 1 // Plant Physiol. 2010. V. 154. P. 567–570. https://doi.org/10.1104/pp.110.161554

69. *Vera-Sirera F., Gomez M.D., Perez-Amador M.A.* DELLA proteins, a group of GRAS transcription regulators that mediate gibberellin signaling // Elsevier Inc. 2016. P. 313–328. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-800854-6.00020-8

70. *Murase K., Hirano Y., Sun T.P. et al.* Gibberellin-induced DELLA recognition by the gibberellin receptor GID1 // Nature. 2008. V. 456. № 7221. P. 459–463. https://doi.org/10.1038/nature07519

71. *Lechner E., Achard P., Vansiri A. et al.* F-box proteins everywhere // Curr. Opin. Plant Biol. 2006. V. 9. № 6. P. 631–638. https://doi.org/10.1016/j.pbi.2006.09.003

72. *Yamaguchi S.* Gibberellin metabolism and its regulation // Annual Rev. Plant Biol. 2008. V. 59. P. 225–251. https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092804

73. *Peng J., Richards D.E., Hartley N.M. et al.* "Green revolution" genes encode mutant gibberellin response

modulators // Nature. 1999. V. 400. P. 256–261. https://doi.org/10.1038/22307

74. *Ellis M.H., Spielmeyer A.W., Gale K.R. et al.* "Perfect" markers for the *Rht-B1b* and *Rht-D1b* dwarfing genes in wheat // Theor. Appl. Genet. 2002. V. 105. P. 1038–1042. https://doi.org/10.1007/s00122-002-1048-4
75. *Li A.* Isolation of a gibberellin-insensitive dwarfing gene, *Rht-B1e*, and development of an allele-specific PCR marker // Mol. Breed. 2012. V. 30. P. 1443–1451. https://doi.org/10.1007/s11032-012-9730-y
76. *Wu J., Kong X., Wan J. et al.* Dominant and pleiotropic effects of a GAI gene in wheat results from a lack of interaction between DELLA and GID1 // Plant Physiol. 2011. V. 157. № 4. P. 2120–2130. https://doi.org/10.1104/pp.111.185272
77. *Konzak C.F.* Mutations and mutation breeding // Wheat and Wheat Improvement / Ed. Heyne E.C. Madison: Am. Soc. Agronomy, 1987. P. 428–443.
78. *Ellis M.H., Rebetzke J.G., Chandler P.M. et al.* The effect of different height reducing genes on the early growth of wheat // Funct. Plant Biol. 2004. V. 31. P. 583–589. https://doi.org/10.1071/FP03207
79. *Дивашук М.Г., Васильев А.В., Беспалова Л.А., Карлов Г.И.* Идентичность генов короткостебельности *Rht-11* и *Rht-Ble* // Генетика. 2012. Т. 48. № 7. С. 897–900. https://doi.org/10.1134/S1022795412050055
80. *Börner A., Worland A.J.* Does the Chinese dwarf wheat variety "XN0004" carry Rht21? // Cereal Res. Communications. 2002. V. 30. № 1. P. 25–29. https://doi.org/10.1007/BF03543385
81. *Asplund L., Leino M.W., Hagenblad J.* Allelic variation at the *Rht8* locus in a 19th century wheat collection // The Sci. World J. 2012. https://doi.org/10.1100/2012/385610
82. *Grover G., Sharma A., Gill H.S. et al. Rht8* gene as an alternate dwarfing gene in elite Indian spring wheat cultivars // PLoS One. 2018. V. 13. № 6. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0199330
83. *Wang Y., Du Y., Yang Z. et al.* Comparing the effects of GA-responsive dwarfing genes *Rht13* and *Rht8* on plant height and some agronomic traits in common wheat // F. Crop. Res. 2015. V. 179. P. 35–43. https://doi.org/10.1016/j.fcr.2015.04.010
84. *Casebow R., Hadley C., Uppal R. et al.* Reduced height (*Rht*) alleles affect wheat grain quality // PLoS One. 2016. V. 11. № 5. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0156056
85. *Liu Y., Zhang J., Hu Y.-G. et al.* Dwarfing genes *Rht4* and *Rht-B1b* affect plant height and key agronomic traits in common wheat under two water regimes // F. Crop. Res. 2017. V. 204. P. 242–248. https://doi.org/10.1016/j.fcr.2017.01.020
86. *Чеботарь С.В., Корзун В.Н., Сиволап Ю.М.* Распространение локуса WMS261, маркирующего ген короткостебельности *Rht8*, у сортов мягкой пшеницы Южной Украины // Генетика. 2001. Т. 37. № 8. С. 1075–1080. https://doi.org/10.1023/A:1016773515628
87. *Чеботарь Г.А., Моцный И.И., Чеботарь С.В. и др.* Прямые эффекты генов короткостебельности на генетическом фоне известных сортов пшеницы юга Украины // Цитология и генетика. 2012. Т. 46. № 6. С. 44–52. https://doi.org/10.3103/S0095452712060023
88. *Файт В.И., Чеботарь С.В., Мокану Н.В. и др.* Эффекты аллелей гена *Rht8* по агрономическим признакам у озимой мягкой пшеницы в условиях степи юга Украины // Цитология и генетика 2007. Т. 41. № 2. С. 30–36. https://doi.org/10.3103/S0095452707020053
89. *Peng Z.S., Li X., Yang Z.J. et al.* A new reduced height gene found in the tetraploid semi-dwarf wheat landrace Aiganfanmai // Genet. Mol. Res. 2011. V. 10. № 4. P. 2349–2357. https://doi.org/10.4238/2011.October.5.5
90. *Yang Z.Y., Liu C.Y., Du Y.Y. et al.* Dwarfing gene Rht18 from tetraploid wheat responds to exogenous GA 3 in hexaploid wheat // Cereal Res. Communications. 2007. V. 45. P. 1–12. https://doi.org/10.1556/0806.44.2016.050
91. *Zhao K., Xiao J., Liu Y. et al. Rht23* (5Dq') likely encodes a Q homeologue with pleiotropic effects on plant height and spike compactness // Theor. Appl. Genet. 2018. V. 131. P. 1825–1834. https://doi.org/10.1007/s00122-018-3115-5
92. *Manske G.G.B., Ortiz-Monasterio J.I., van Ginkel R.M. et al.* Phosphorus use efficiency in tall, semi-dwarf and dwarf near-isogenic lines of spring wheat // Euphytica. 2002. V. 125. P. 113–119. https://doi.org/10.1023/A:1015760600750
93. *Куркиев К.У.* Интрогрессия гена короткостебельности *Rht10* от пшеницы сорта Ai-Bian 1 в генотип тритикале // Генетика. 2007. Т. 43. № 9. С. 1269–1272. https://doi.org/10.1134/S102279540709013X
94. *Rebetzke G.J., Ellis M.H., Bonnett D.G. et al.* Height reduction and agronomic performance for selected gibberellin-responsive dwarfing genes in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) // F. Crop. Res. 2012. V. 126. P. 87–96. https://doi.org/10.1016/j.fcr.2011.09.022
95. *Ellis M.H., Rebetzke G.J., Azanza F. et al.* Molecular mapping of gibberellin-responsive dwarfing genes in bread wheat // Theor. Appl. Genet. 2005. V. 111. P. 423–430. https://doi.org/10.1007/s00122-005-2008-6
96. *Rebetzke G.J., Ellis M.H., Bonnett D.G. et al.* The *Rht13* dwarfing gene reduces peduncle length and plant height to increase grain number and yield of wheat // F. Crop. Res. 2011. V. 124. № 3. P. 323–331. https://doi.org/10.1016/j.fcr.2011.06.022
97. *Botwright T.L., Rebetzke G.J., Condon A.G. et al.* Influence of the gibberellin-sensitive *Rht8* dwarfing gene on leaf epidermal cell dimensions and early vigour in wheat (*Triticum aestivum* L.) // Ann. Bot. 2005. V. 95. № 4. P. 631–639. https://doi.org/10.1093%2Faob%2Fmci069

Diversity and Phenotypical Effect of the Allele Variants of Dwarfing *Rht* Genes in Wheat

I. S. Sukhikh[a], *, V. J. Vavilova[a], A. G. Blinov[a], and N. P. Goncharov[a]

[a] *The Federal Research Center Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630090 Russia*

**email: igor3419@gmail.com*

The review is dedicated to the description of the allelic variants of *Rht* genes and their influence on traits associated with the growth, development, and yield of wheat plants. We consider the effect of *Rht* genes on the growth and development of wheat plants through DELLA proteins. We propose a new classification of wheat plants by height (stem length), based on the presence in their genotypes of specific alleles of *Rht* genes determined by molecular-genetic methods.

Keywords: green revolution, dwarf wheat, genetic control, genes *Rht*, DELLA-proteins.