

ГЕНЫ ЯРОВИЗАЦИИ (*VRN*) И ФОТОПЕРИОДА (*PPD*)  
У СТАРОМЕСТНЫХ ЯРОВЫХ СОРТОВ ГЕКСАПЛОИДНОЙ ПШЕНИЦЫ© 2021 г. А. Ю. Драгович<sup>1</sup>\*, А. В. Фисенко<sup>2</sup>, А. А. Янковская<sup>1</sup><sup>1</sup>Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва, 119991 Россия<sup>2</sup>Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук, Москва, 127276 Россия

\*e-mail: dragova@mail.ru

Поступила в редакцию 24.06.2020 г.

После доработки 23.07.2020 г.

Принята к публикации 25.08.2020 г.

У злаковых растений система генов *VRN* (vernalization response) и *PPD* (photoperiod response) определяет их переход от вегетативной к генеративной стадии развития. Использование диагностических ДНК-маркеров позволило проанализировать распределение аллельных комбинаций генов *VRN-A1*, *VRN-B1*, *VRN-D1* и *PPD-D1* в староместных сортах семи гексаплоидных видов пшеницы в различных районах Евразии. Выявлена вариабельность механизмов детерминации ярового образа жизни: у 55.3% образцов яровость контролировалась моногенно (одним из генов *VRN*), у 30.3% образцов – комбинацией двух доминантных генов *VRN*, у 2.6% образцов – тригенно. Показано почти полное отсутствие доминантного аллеля *Ppd-D1a* у староместных сортов (только 2.6%), позволяющее предположить вторичность этого аллеля по отношению к рецессивному аллелю *ppd-D1b* и увеличение его частоты в недавний период “зеленой революции”. Для видов *T. aestivum*, *T. compactum*, *T. petropavlovskiyi*, *T. tibetanum* показано увеличение частоты встречаемости аллеля *Vrn-D1a* по направлению на восток ареала и его максимальная концентрация в районах Афганистана, Индии и Китая. У видов с компактным колосом (*T. antiquorum*, *T. sphaerococcum*, азиатские формы *T. compactum*) яровой тип развития определяется единственным аллелем *Vrn-B1a*, что предполагает возможность их первоначального распространения в составе единого генетического пула. Европейский и азиатский подвиды *T. spelta*, несмотря на чрезвычайно разорванный ареал, характеризуются одинаковыми аллелями *Vrn-A1b* и *Vrn-B1c*, что генетически объединяет оба подвида. Фактически единый набор аллелей генов *VRN* у староместных и современных сортов обеспечивает достаточную адаптивность пшеницы к разнообразным условиям внешней среды на протяжении длительного времени ее культивирования. Выявленные неизвестные ранее ДНК-фрагменты по локусам *VRN-D1* и *PPD-D1*, вероятно, маркирующие новые аллели, представляют интерес для дальнейшего изучения и возможности их использования в селекционных программах.

**Ключевые слова:** гексаплоидная пшеница, яровизация, фотопериод, староместные сорта, яровой тип развития, геногеография.

DOI: 10.31857/S0016675821030061

Пшеница – одна из наиболее широко распространенных в мире сельскохозяйственных культур. Ее производственные посевы занимают различные природно-климатические зоны от 40° ю.ш. до 60° с.ш. Разнообразие экологических условий, в которых выращивается пшеница, предполагает наличие широкого спектра генетического разнообразия, в том числе генетических механизмов, определяющих скорость роста и развития. Переход к цветению у злаков определяется сложным взаимодействием генетических факторов, важнейшими из которых являются гены яровизации (*VRN* – vernalization response) и фотопериода (*PPD* – photoperiod response) [1, 2].

Система генов яровизации детерминирует отзывчивость растений на низкие температуры, воздействие которых необходимо для индукции процесса цветения. Показано, что белки, контролируемые генами *VRN-1*, играют центральную роль в контроле активности и детерминированности цветочных меристем и специализации колосковых меристем [3, 4]. Потребность в яровизации и ее продолжительность – важнейшая характеристика, влияющая на адаптивность растений к определенным природно-климатическим условиям и определяющая деление пшеницы на яровую и озимую [5].

Необходимость в яровизации контролируется аллелями трех гомеологичных локусов *VRN-1* –

*VRN-A1*, *VRN-B1* и *VRN-D1*, которые локализованы на хромосомах 5A, 5B, 5D соответственно [6, 7]. Известно еще два независимо наследуемых локуса: *VRN-D4*, имеющий ограниченное локальное распространение и представляющий собой копию гена *VRN-A1*, перемещенную на хромосому 5D [8], и локус *VRN-3*, расположенный на коротком плече хромосомы 7B [9], характеризующийся низкой генетической изменчивостью.

Для озимой пшеницы, которую высевают осенью, необходимо длительное воздействие низких температур для перехода к цветению. Такой тип развития контролируется рецессивными аллелями по всем трем локусам *VRN-1* – *vrn-A1*, *vrn-B1* и *vrn-D1*. Наличие хотя бы одного доминантного аллеля гена *VRN-1* приводит к яровому типу развития. Доминантными являются аллели, которые связаны с мутациями в основных регуляторных областях генов *VRN-1* – промоторе и первом интроне. Изменчивость этих регионов *VRN-1* ассоциируется с уменьшением или полным отсутствием необходимости в яровизации и относительно быстрой положительной регуляцией уровня транскрипции *VRN-1* как в апексе, так и в листьях растений, не прошедших яровизацию [7, 10]. Доминантный *VRN-A1* обеспечивает полную нечувствительность к яровизирующим температурам, кроме того, он является эпистатичным по отношению к локусам *VRN-B1* и *VRN-D1*. Доминантные аллели локусов *VRN-B1* и *VRN-D1* также детерминируют яровой тип развития, однако в комбинации с рецессивными аллелями по локусу *VRN-A1* требуют некоторого периода воздействия пониженных температур для быстрого перехода к цветению [11–13].

Широко распространенные виды гексаплоидной пшеницы, а именно мягкая *Triticum aestivum* L., компактная *T. compactum* Host. и спельта *T. spelta* L., представлены как яровыми, так и озимыми формами. Локальные виды *T. sphaerococcum* Perciv. и *T. petropavlovskiyi* Udacz. et Migusch. состоят только из яровых, а *T. macha* Dekapr. et Men. и *T. vavilovii* (Thaum.) Jakubz. – только из озимых сортов [14].

По реакции на продолжительность и интенсивность освещения в течение суток пшеница подразделяется на фотопериодически чувствительную, когда растениям для перехода к цветению требуется длинный световой день – признак контролируется рецессивными аллелями *PPD*-генов, и фотопериодически нейтральную (нечувствительную) – переход к цветению происходит независимо от длины дня, для чего хотя бы один из *PPD*-генов должен находиться в доминантном состоянии. Реакция на продолжительность периода освещенности контролируется тремя гомеологичными генами: *PPD-A1*, *PPD-B1* и *PPD-D1*, локализованными на хромосомах 2-й группы [2, 15]. Эти гены также оказывают существенное влияние на сроки колошения. Основным геном,

определяющим фотопериодическую реакцию, является *PPD-D1*. Аллельные эффекты двух других генов, *PPD-B1* и *PPD-A1*, слабее и имеют незначительное распространение [2, 16, 17].

Сочетание в генотипе различных комбинаций генов *VRN* и *PPD* позволяет растениям пшеницы хорошо адаптироваться к разнообразным природно-климатическим условиям. Исследования, проведенные преимущественно с использованием коммерческих сортов, показывают, что в результате селекционного процесса в каждом регионе складывается свой, специфичный для комплекса определенных агроэкологических условий набор генов *VRN* и *PPD* [18–22]. Однако исследование только коммерческих сортов не позволяет в полной мере оценить селекционную ценность тех или иных аллелей генов яровизации и фотопериода. Во-первых, из-за того, что коммерческими сортами представлен только один вид гексаплоидной пшеницы – пшеница мягкая (*T. aestivum*), другие виды в производстве практически отсутствуют; во-вторых, современные сорта мягкой пшеницы в значительной степени характеризуются существенным уменьшением генетического разнообразия [23, 24].

В то же время староместные сорта, которые были продолжительное время подвержены действию естественного отбора, лучше приспособлены к локальным условиям произрастания и обладают оптимальной для данной местности длиной вегетационного периода. Их вытеснение из производственных посевов обедняет местный генотип и меняет генетическую структуру популяции, в том числе по наличию и частоте встречаемости генов *VRN* [25]. Изучение аборигенных (староместных) сортов, таким образом, необходимо для решения вопроса об экотипе сорта пшеницы, наиболее адаптированном к определенным природно-климатическим условиям местности и с оптимальной для этих условий комбинацией генов яровости и фотопериода.

Цель работы – определение аллельного разнообразия генов *VRN* и *PPD* у староместных (аборигенных) сортов семи видов гексаплоидной пшеницы из разных географических регионов и определение экотипов, наиболее адаптированных к местным условиям регионов.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе изучено 76 образцов яровой пшеницы, относящихся к семи видам: *T. aestivum* L., *T. compactum* Host, *T. spelta* L., *T. tibetanum* Shao, *T. sphaerococcum* Perciv., *T. petropavlovskiyi* Udacz. et Migusch. и *T. antiquorum* Heer ex Udacz. Изучаемые образцы охватывают основные центры разнообразия культурных растений на территории Евразии, значительная часть происходит с территории

**Таблица 1.** Идентифицируемые аллели, последовательности праймеров и ожидаемый размер ПЦР-продукта

Идентифицируемый аллель	Аллель-специфичные праймеры	Ожидаемый размер ДНК-фрагмента	Литературный источник
<i>Vrn-A1a</i> <i>Vrn-A1b</i> <i>vrn-A1</i>	VRNA1F//VRN-INT1R	965 + 876 714 734	[7]
<i>Vrn-B1a</i> <i>Vrn-B1c</i> <i>vrn-B1</i>	INTR1//INTR1/B/R3 INTR1//INTR1/B/R3 INTR1/B/F//INTR1/B/R4	1124 737 1149	[13] [10] [10]
<i>Vrn-D1a</i> <i>vrn-D1</i>	INTR1/D/F//INTR1/D/R3 INTR1/D/F//INTR1/D/R4	1671 997	[10] [10]
<i>Ppd-D1a</i> <i>ppd-D1b</i>	Ppd1_F//Ppd1_R1/R2 Ppd1_F//Ppd1_R1/R2	288 414	[29] [29]

“Плодородного полумесяца” – древнейшего очага земледелия и предполагаемой “прародины” гексаплоидных пшениц. Семена исследуемых сортов преимущественно предоставлены Отделом генетических ресурсов пшениц Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР). Отдельные образцы были также любезно предоставлены Е.Д. Бадаевой (ИОГен им. Н.И. Вавилова): TRI-21459, TRI-24113, TRI-24144, TRI-26019 (сборы Leibniz Institute of Plant Genetics and Crop Plant Research, Германия); Н.П. Гончаровым (Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск): k-56398 *T. antiquorum*; Л.А. Житеневым (НОУ “Колос”, Телеханы, Беларусь): № 72, № 701 (сборы Института генетики и селекции АН Азербайджана), *T. tibetanum*. Образцы предварительно изучались на предмет соответствия описанному морфотипу при весеннем посеве (посевы проводились в 2015–2018 гг. на полях Отдела отдаленной гибридизации Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина в Истринском районе Московской области).

Идентификация аллельного состава генов *VRN* и *PPD* проводилась в Институте общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН. В качестве стандартов для идентификации генов *VRN* и *PPD* использовались сорта мягкой пшеницы с известными аллелями – Афина: *vrn-A1 vrn-B1 Ppd-D1a* [26]; Полюшко: *Vrn-A1a Vrn-B1c ppd-D1b*; Алтайская 70: *Vrn-A1a vrn-B1 ppd-D1b*; Омская 36: *Vrn-A1a Vrn-B1a ppd-D1b* [19]; Gabo: *Vrn-A1b Vrn-B1a ppd-D1b* [27].

Геномную ДНК выделяли из 3-дневных этиолированных проростков модифицированным СТАВ методом [28]. Для установления аллельного состава использовали аллель-специфичные праймеры к локусам: *VRN-A1* – AF//Int1R; *VRN-B1* – Intr1//BR3/BR4; *Vrn-D1a* – Intr1D/F//R3/R4; *PPD-D1* – F//R1/R2 (табл. 1). Амплификацию проводили в реакционной смеси объемом 20 мкл. Реакционная смесь содержала 2 мкл ПЦР-буфера, 1,5 мМ MgCl<sub>2</sub>, 2 мМ смеси dNTP, 1 нг каждого праймера, 1 ед.

*Taq*-полимеразы и 100 нг геномной ДНК. Состав реакционной смеси и условия проведения ПЦР стандартные [26]. ПЦР осуществляли на термоциклере BioRad T-100 Thermal Cycler (BioRad, США). ПЦР-продукт анализировали в 2%-ном агарозном геле с добавлением бромистого этидия в 1× ТВЕ буфере. Фиксацию результатов осуществляли фотокамерой в ультрафиолетовом свете.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследование образцов староместных пшениц при полевом посеве показало, что некоторые из них являются сортами-популяциями, состоящими из двух ботанических разновидностей, например сорта k-12390 и k-12596 (из Афганистана); k-14335 (из Ирана); k-52546, k-55569 (из Таджикистана). Семена с колосьев, относящихся к разным разновидностям, изучались отдельно как отдельные образцы. Кроме того, в составе ряда сортов присутствовали как яровые, так и озимые растения, совсем не выколосившиеся при весеннем посеве. Это может быть связано с широким распространением еще в XIX в. сортов-двуручек [30], а также с отмечавшейся для некоторых стран Ближнего Востока практикой посева биологически яровых сортов с осени, в результате чего мог происходить как отбор генотипов с озимым типом развития, так и засорение семенами других сортов пшеницы.

Результаты по исследованию аллельного состава генов *VRN-1* и *PPD-D1* показаны в табл. 2.

### *Triticum aestivum* L. Мягкая пшеница

При анализе распространения изучаемых генов у вида *T. aestivum* была обнаружена приуроченность определенных аллелей к тем или иным регионам.

*Афганистан.* Среди семи изученных образцов мягкой пшеницы не обнаружено доминантных

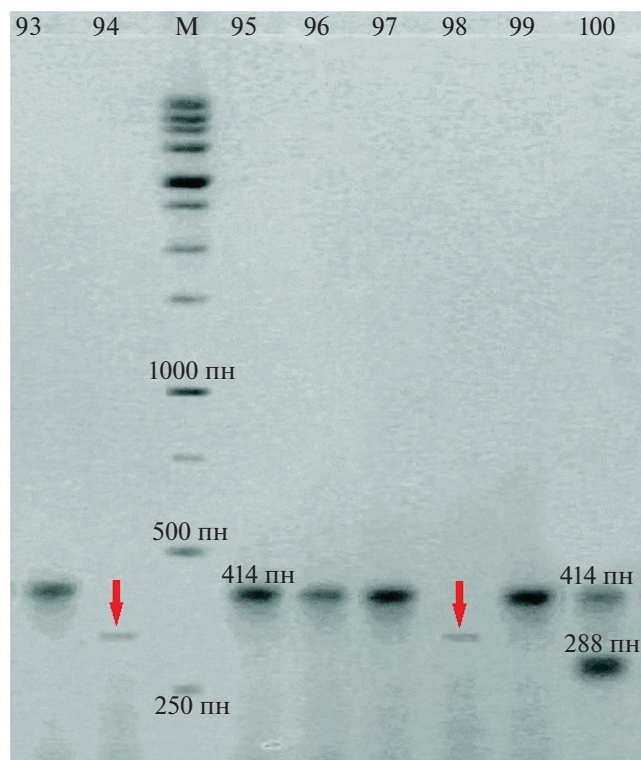
**Таблица 2.** Аллельный состав *Vrn-1* и *Ppd-D1* генов у исследованных образцов

№ п/п	Вид	Образец	Страна происхождения	Аллели исследуемых генов			
				<i>Vrn-A1</i>	<i>Vrn-B1</i>	<i>Vrn-D1</i>	<i>Ppd-D1</i>
1	<i>T. aestivum</i>	k-12390 ( <i>hostianum</i> )	Афганистан	<i>vrn-A1</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>a</i>	<i>b</i>
2	<i>T. aestivum</i>	k-12390 ( <i>iranicum</i> )	Афганистан	<i>vrn-A1</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>a</i>	<i>b</i>
3	<i>T. aestivum</i>	k-12596 ( <i>erythrosp.</i> )	Афганистан	<i>vrn-A1</i>	<i>c</i>	<i>a</i>	<i>b</i>
4	<i>T. aestivum</i>	k-12596 ( <i>ferrug.</i> )	Афганистан	<i>vrn-A1</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>b</i>
5	<i>T. aestivum</i>	k-12597	Афганистан	<i>vrn-A1</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>a</i>	<i>b</i>
6	<i>T. aestivum</i>	k-12599	Афганистан	<i>vrn-A1</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>b</i>
7	<i>T. aestivum</i>	k-12646	Афганистан	<i>vrn-A1</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>a</i>	<i>b</i>
8	<i>T. aestivum</i>	№ 701	Азербайджан	<i>vrn-A1</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>b</i>
9	<i>T. aestivum</i>	k-17417	Иордания	<i>a</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>a + b</i>
10	<i>T. aestivum</i>	k-10678	Иран	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>b</i>
11	<i>T. aestivum</i>	k-13493	Иран	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>b</i>
12	<i>T. aestivum</i>	k-14333	Иран	<i>vrn-A1</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>b</i>
13	<i>T. aestivum</i>	k-22497	Иран	<i>vrn-A1</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>a</i>	Новый фрагмент
14	<i>T. aestivum</i>	k-23111	Иран	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>b</i>
15	<i>T. aestivum</i>	k-14335 ( <i>graec.</i> )	Иран	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>b</i>
16	<i>T. aestivum</i>	k-14335 ( <i>ferrug.</i> )	Иран	<i>vrn-A1</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>a</i>	<i>b</i>
17	<i>T. aestivum</i>	k-14317	Иран	<i>a</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>b</i>
18	<i>T. aestivum</i>	k-20646	Испания	<i>vrn-A1</i>	<i>a</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>b</i>
19	<i>T. aestivum</i>	TRI-21459	Йемен	<i>a + vrn-A1</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>a + vrn-D1</i>	<i>b</i>
20	<i>T. aestivum</i>	TRI-24113	Йемен	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>b</i>
21	<i>T. aestivum</i>	TRI-24144	Йемен	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>b</i>
22	<i>T. aestivum</i>	TRI-26019	Йемен	<i>vrn-A1</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>a</i>	<i>b</i>
23	<i>T. aestivum</i>	k-39273	Киргизия	<i>a</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>a</i>	<i>b</i>
24	<i>T. aestivum</i>	k-28677	Китай	<i>vrn-A1</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>a</i>	<i>b</i>
25	<i>T. aestivum</i>	k-28752	Китай	<i>vrn-A1</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>a</i>	<i>b</i>
26	<i>T. aestivum</i>	k-28775	Китай	<i>vrn-A1</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>a</i>	<i>b</i>
27	<i>T. aestivum</i>	k-44129	Китай	<i>vrn-A1</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>a</i>	<i>b</i>
28	<i>T. aestivum</i>	k-7985	Монголия	<i>vrn-A1</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>b</i>
29	<i>T. aestivum</i>	k-33380	Непал	<i>a + vrn-A1</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>a</i>	<i>b</i>
30	<i>T. aestivum</i>	k-30614	Пакистан	<i>vrn-A1</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>a</i>	<i>b</i>
31	<i>T. aestivum</i>	k-30620	Пакистан	<i>vrn-A1</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>b</i>
32	<i>T. aestivum</i>	k-15810	Палестина	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>b</i>
33	<i>T. aestivum</i>	k-17298	Палестина	<i>vrn-A1</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	Новый фрагмент
34	<i>T. aestivum</i>	k-17299	Палестина	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>b</i>
35	<i>T. aestivum</i>	k-17379	Палестина	<i>b</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>b</i>
36	<i>T. aestivum</i>	k-17382	Палестина	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>b</i>
37	<i>T. aestivum</i>	k-17383	Палестина	<i>vrn-A1</i>	<i>a</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>b</i>
38	<i>T. aestivum</i>	k-17365	Палестина	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>b</i>
39	<i>T. aestivum</i>	k-35798	Таджикистан	<i>vrn-A1</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>a</i>	<i>b</i>
40	<i>T. aestivum</i>	k-52519	Таджикистан	<i>vrn-A1</i>	<i>a</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>b</i>
41	<i>T. aestivum</i>	k-52546 ( <i>ferrug.</i> )	Таджикистан	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>b</i>
42	<i>T. aestivum</i>	k-52546 ( <i>subafghan.</i> )	Таджикистан	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>b</i>

Таблица 2. Окончание

№ п/п	Вид	Образец	Страна происхождения	Алели исследуемых генов			
				<i>Vrn-A1</i>	<i>Vrn-B1</i>	<i>Vrn-D1</i>	<i>Ppd-D1</i>
43	<i>T. aestivum</i>	k-55569 ( <i>murgabic.</i> )	Таджикистан	<i>a + vrn-A1</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>a + vrn-D1</i>	<i>b</i>
44	<i>T. aestivum</i>	k-55569 ( <i>pamiricum</i> )	Таджикистан	<i>vrn-A1</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>a</i>	<i>b</i>
45	<i>T. aestivum</i>	k-55581	Таджикистан	<i>vrn-A1</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>a</i>	<i>b</i>
46	<i>T. aestivum</i>	k-29635	Таджикистан	<i>vrn-A1</i>	<i>a</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>b</i>
47	<i>T. aestivum</i>	k-35445	Узбекистан	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>a</i>
48	<i>T. aestivum</i>	k-10442	РФ, Якутия	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>b</i>
49	<i>T. compactum</i>	k-30055	Армения	<i>vrn-A1</i>	<i>a</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>b</i>
50	<i>T. compactum</i>	k-30058	Армения	<i>vrn-A1</i>	<i>a</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>b</i>
51	<i>T. compactum</i>	k-12790	Афганистан	<i>b</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>b</i>
52	<i>T. compactum</i>	k-13524	Израиль	<i>vrn-A1</i>	<i>a</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>b</i>
53	<i>T. compactum</i>	k-17385	Израиль	<i>vrn-A1</i>	<i>a</i>	<i>vrn-D1</i>	?
54	<i>T. compactum</i>	k-43683	Китай	<i>vrn-A1</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>b</i>
55	<i>T. compactum</i>	k-44063	Китай	<i>vrn-A1</i>	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>b</i>
56	<i>T. compactum</i>	k-56557	Таджикистан	<i>vrn-A1</i>	<i>a</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>b</i>
57	<i>T. compactum</i>	k-14426	Турция	<i>vrn-A1</i>	<i>a</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>b</i>
58	<i>T. compactum</i>	k-20901	Турция	<i>vrn-A1</i>	<i>a</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>b</i>
59	<i>T. compactum</i>	k-30048	Турция	<i>vrn-A1</i>	<i>a</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>b</i>
60	<i>T. compactum</i>	k-6027	Франция	<i>a</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>b</i>
61	<i>T. petropavlovskyi</i>	k-51764	Китай	<i>vrn-A1</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>a</i>	?
62	<i>T. spelta</i>	k-45364	Азербайджан	<i>a</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>b</i>
63	<i>T. spelta</i>	k-45366	Азербайджан	<i>vrn-A1</i>	<i>a</i>	<i>vrn-D1</i>	?
64	<i>T. spelta</i>	k-45368	Азербайджан	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>b</i>
65	<i>T. spelta</i>	№ 72	Азербайджан	<i>a</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>b</i>
66	<i>T. spelta</i>	k-1727	Германия	<i>vrn-A1</i>	<i>c</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>b</i>
67	<i>T. spelta</i>	k-39760	Германия	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>b</i>
68	<i>T. spelta</i>	k-45750	Иран	<i>a</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>b</i>
69	<i>T. spelta</i>	k-45818	Иран	<i>a</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>a</i>	<i>b</i>
70	<i>T. spelta</i>	k-20538	Испания	<i>vrn-A1</i>	<i>vrn-B1</i>	Новый фрагмент	<i>b</i>
71	<i>T. spelta</i>	k-20539	Испания	<i>vrn-A1</i>	<i>vrn-B1</i>	Новый фрагмент	<i>b</i>
72	<i>T. spelta</i>	k-53660	Таджикистан	<i>b</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>a</i>	<i>b</i>
73	<i>T. tibetanum</i>	—	Китай	<i>vrn-A1</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>a</i>	<i>b</i>
74	<i>T. antiquorum</i>	k-56398	Таджикистан	<i>vrn-A1</i>	<i>a</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>b</i>
75	<i>T. sphaerococcum</i>	k-23890	Пакистан	<i>vrn-A1</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>b</i>
76	<i>T. sphaerococcum</i>	k-13177	Индия	<i>vrn-A1</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>b</i>

Примечание. *vrn-A1*, *vrn-B1*, *vrn-D1* – рецессивные аллели, детерминирующие озимый тип развития; *a*, *b* (кроме последней графы), *c* – различные доминантные аллели, детерминирующие яровой тип развития по соответствующим генам *Vrn*; *Ppd-D1b* – рецессивный аллель локуса *Ppd-D1*, определяющий чувствительность к фотопериоду; *Ppd-D1a* – доминантный аллель локуса *Ppd-D1*, определяющий фотонейтральность.



**Рис. 1.** Аллели *Ppd-D1a* (288 пн), *ppd-D1b* (414 пн) и новый аллель по локусу *PPD-D1* (указан стрелкой) у староместных сортов *T. aestivum*: 93 – к-17383, Палестина; 94 – к-17298, Палестина; 95 – к-23111, Иран; 96 – Лютеценс 62, Россия; 97 – к-20646, Испания; 98 – к-22497, Иран; 99 – к-14317, Иран; 100 – к-17417, Иордания.

генов *VRN-A1*. Только у морфологически гетерогенного сорта к-12596, среди разновидности *erythrosperrum*, присутствует доминантный аллель *Vrn-B1c*. Яровой образ жизни у афганских образцов детерминирует, как правило, доминантный аллель *Vrn-D1a* – он присутствует у пяти изученных образцов из семи, что составляет 71.4%. Интересно, что у двух образцов (к-12599 и к-12596, разновидность *ferrugineum*) вообще не обнаружено доминантных аллелей по изученным генам яровости, хотя при весеннем посеве они нормально выколашиваются. Наличие ярового типа развития при отсутствии доминантных аллелей *Vrn-1* позволяет предположить у них наличие других генетических систем, определяющих переход к яровизации. Все изученные образцы имели рецессивные аллели по гену реакции на фотопериод – *Ppd-D1b*. Преобладание *Vrn-D1a* среди мягких пшениц региона в целом соответствует литературным данным о широком распространении этого гена в сортах Юго-Восточной и Средней Азии [31].

**Иран.** Восемь образцов мягкой пшеницы из Ирана характеризуются значительным разнообразием. По локусу *VRN-A1* у четырех сортов обна-

ружен аллель *Vrn-A1a* (50%), у одного сорта – *Vrn-A1b* (12.5%), у трех – рецессивная форма *vrn-A1* (37.5%). Доминантный аллель *Vrn-B1a* обнаружен у пяти исследованных сортов (62.5%). Доминантный ген *Vrn-D1a* присутствует у четырех образцов (50%). Характерной особенностью иранских сортов по сравнению с афганскими является детерминация ярового образа жизни преимущественно доминантным геном *Vrn-A1* или комбинацией *Vrn-A1 Vrn-B1* (у четырех образцов, 50%), реже геном *Vrn-D1* или комбинацией *Vrn-B1 Vrn-D1* (три образца, 37.5%), у одного образца (к-10678) присутствуют все три гена яровости в доминантной форме. Почти все образцы имеют рецессивные аллели по гену реакции на фотопериод – *Ppd-D1b*, кроме к-22497, у которого выявлен ДНК-фрагмент, контролируемый не идентифицированным ранее аллелем. ДНК-фрагмент у этого образца имеет размер около 330 пн, т.е. занимает промежуточное положение между ДНК-фрагментами 218 и 414 пн, соответствующими аллелям *Ppd-D1a* и *Ppd-D1b* (рис. 1). Можно предположить, что образец к-22497 несет новый аллель, механизм воздействия которого на фотопериод пока остается под вопросом.

**Палестина, Иордания.** Среди семи образцов мягкой пшеницы выявлено пять образцов с доминантным геном *Vrn-A1b* (71.4%), шесть – с геном *Vrn-B1a* (85.7%) и один образец к-17298 с геном *Vrn-D1a* (табл. 2). Почти у всех образцов яровой образ жизни детерминируется комбинацией двух доминантных генов *Vrn-A1b Vrn-B1a* и в одном случае – комбинацией *Vrn-B1a Vrn-D1a* (к-17298). Такой результат не вполне соответствует ранее опубликованным данным, что у большинства стародавних сортов яровой тип развития контролируется только одним доминантным геном *VRN-1* [25], однако может указывать на специфику природно-климатических и хозяйственных условий региона, в которых дигенное наследование яровости определяет высокую адаптивность местных генотипов. По генам реакции на фотопериод большинство генотипов имеют стандартный рецессивный аллель *Ppd-D1b*. Из этого ряда вновь выделяется образец из Иордании (к-17417) – он имеет гетерогенную природу *Ppd-D1a + b*. Кроме того, палестинский образец мягкой пшеницы к-17298 имеет “нетипичный” ДНК-фрагмент по локусу *PPD-D1* с длиной около 330 пн, аналогичный образцу к-22497 из Ирана (рис. 1), что подтверждает вывод о возможности существования нового аллельного варианта по гену *PPD-D1*.

**Азербайджан.** Яровой образец мягкой пшеницы № 701 из Азербайджана характеризуется отсутствием доминантных аллелей по изучаемым генам. Как и в случае с образцами к-12599 и к-12596 из Афганистана, несущими только рецессивные аллели, здесь можно предположить наличие другого механизма, отвечающего за невосприимчивость к

яровизирующим температурам. Например, показано, что мутантные аллели генов *VRN-2* – важных компонентов времени колошения [32] определяют отсутствие потребности в яровизации. Из-за их рецессивности необходимо, чтобы все три гена были представлены мутантными формами. Такие генотипы у мягкой пшеницы не выявлены, однако искусственно полученные линии с тремя рецессивными мутантными генами *VRN-2* переходили к колошению на 100 дней раньше, чем линии хотя бы с одним интактным геном *VRN-2*, обеспечивая, таким образом, развитие по яровому типу [33]. На экспрессию *VRN-2* может влиять также продолжительность фотопериода – для некоторых сортов яровизация может быть замещена временным (до шести недель) перемещением в условия короткого светового дня [34]. Это явление связано с подавлением активности репрессора цветения, гена *VRN-2*. Анализ последовательностей промоторов *VRN-1* генов пшеницы позволил выявить сайт *Vrn-box*, мутации в котором связаны с изменениями потребности в яровизации и времени колошения [35], сайт связывания белка *MyoD-like* [36], а также сайт распознавания *HMG1*, возможного модулятора структуры хроматина [37]. Это позволяет предположить, что эпигенетические изменения в промоторе генов также могут влиять на чувствительность пшеницы к яровизации.

*Таджикистан, Киргизия, Узбекистан.* Среди исследованных сортов мягкой пшеницы из Средней Азии (в выборке преимущественно представлены образцы из Таджикистана – восемь, Киргизия и Узбекистан – по одному сорту) выявлены доминантные гены *Vrn-A1a* (у пяти образцов, 50%), *Vrn-B1a* (также у пяти образцов, 50%), *Vrn-D1a* (у шести образцов, 50%). Яровой тип развития определяется разнообразными комбинациями этих генов: присутствием всех трех генов в доминантной форме (к-35445 из Узбекистана); дигенным наследованием *Vrn-A1a Vrn-B1a* (оба морфотипа сорта к-52546, Афганистан) или *Vrn-A1a Vrn-D1a* (к-39273, Киргизия); моногенно за счет доминантного гена *Vrn-B1a* (к-29635, к-52519) или *Vrn-D1a* (к-35798, к-55569, к-55581). Образец к-55569 (разновидность *murgabicum*) оказался гетерогенным сразу по двум генам яровости: *Vrn-A1a + vrn-A1 Vrn-D1a + vrn-D1* (табл. 2). Столь большое число вариантов взаимодействия генов можно связать с разнообразием природных и агроэкологических условий региона: наличием как богарных, так и поливных посевов пшеницы, размещенных в широком диапазоне высотной зональности – от речных долин бассейнов Амударьи и Сырдарьи до высокогорий Горного Бадахшана [14].

*Китай, Монголия.* Все четыре образца яровой мягкой пшеницы из Китая имеют один доминантный ген – *Vrn-D1a*, что соответствует литературным данным о преимущественном распростра-

нении этого гена среди китайских староместных сортов [25]. Образец из Монголии к-7985 имеет комбинацию аллелей *Vrn-B1a Vrn-D1a*. Подобная комбинация аллелей, с одной стороны, сближает его с образцами из Китая и Средней Азии (за счет доминантного гена *Vrn-D1a*), с другой, свидетельствует о влиянии на местный генофонд сортов из Сибири и Алтая, где доминантный ген *Vrn-B1* имеет широкое распространение [19, 25]. Изученные образцы имеют рецессивные аллели по гену фотопериодической реакции – *ppd-D1b*.

*Йемен.* Староместные сорта мягкой пшеницы с юга Аравийского полуострова, как правило, очень скороспелые и отличаются исключительным разнообразием по составу генов *VRN*. По локусу *VRN-A1* обнаружены аллели: *Vrn-A1a* у двух образцов (50%), *Vrn-A1b* у одного образца (25%) и рецессивная форма *vrn-A1* у двух образцов, причем образец TRI-21459 оказался гетерогенным сразу по двум генам отзывчивости на яровизацию: *Vrn-A1a + vrn-A1 Vrn-D1a + vrn-D1* (табл. 2). Доминантный (*Vrn-B1a*) и рецессивный (*vrn-B1*) аллели встречались у йеменских сортов в равном соотношении. По локусу *Vrn-D1* также отмечена дифференциация: два образца несли рецессивный, один – доминантный аллели, один образец был гетерогенным. Детерминация ярового образа жизни определяется различными комбинациями аллелей всех трех локусов *VRN-1*. Все образцы имеют рецессивные аллели по гену реакции на фотопериод – *ppd-D1b*. Столь большое разнообразие йеменских сортов по генам *VRN-1*, возможно, обусловлено тем, что в формировании местного генофонда могли принимать участие как пшеницы Месопотамии и Средиземноморья при контактах племен Южной Аравии в III–II тыс. до н. э. с Египтом и Шумером [38], так и пшеницы Индии и Афганистана по пути миграции в Эфиопию [39].

#### *T. compactum Host. Пшеница карликовая*

Исследование карликовой пшеницы показало, что внутривидовое разнообразие этого вида по генам *VRN-1* и *PPD-D1* меньше, чем у мягкой пшеницы – генетическая гетерогенность по Нею только 0.212 (у мягкой пшеницы соответственно 0.432) (табл. 3). Восемь образцов из 12 (66.7%) имели одинаковый генотип: *vrn-A1 Vrn-B1a vrn-D1 ppd-D1b* (табл. 2), и яровой образ жизни у них детерминировался одним геном *VRN-B1*. Данный генотип объединял образцы из Армении, Израиля, Таджикистана и Турции, т.е. преимущественно страны Кавказа, Передней и Средней Азии. Сравнение *T. compactum* и *T. aestivum* по генам *VRN-1* показывает, что аналогичный генотип встречается и у мягкой пшеницы, однако не имеет большого распространения: среди палестино-иорданских сортов генотип *vrn-A1 Vrn-B1a vrn-D1 ppd-D1b* имеет один сорт из восьми изученных



**Таблица 3.** Частоты встречаемости (%) аллелей генов *VRN-1* и *PPD-D1* у видов *T. aestivum* L., *T. compactum* Host и *T. spelta* L.

Вид	Генетическая гетерогенность, <i>H</i>	<i>Vrn-A1</i>			<i>Vrn-B1</i>			<i>Vrn-D1</i>			<i>Ppd-D1</i>		
		<i>a</i>	<i>b</i>	<i>vrn-A1</i>	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>vrn-B1</i>	<i>a</i>	<i>vrn-D1</i>	<i>new</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>new</i>
<i>T. aestivum</i>	0.432	25.5	15.3	59.2	42.9	2.0	55.1	49.0	51.0	0	4.1	91.8	4.1
<i>T. compactum</i>	0.212	8.3	8.3	83.3	16.7	0	83.3	16.7	83.3	0	0	100	0
<i>T. spelta</i>	0.431	36.4	27.3	36.4	18.2	18.2	63.6	18.2	63.2	18.2	0	100	0

(к-17383), среди среднеазиатских – два сорта из десяти (к-29635 и к-52519 из Таджикистана), в Иране и Афганистане этот генотип не обнаружен. Таким образом, данный генотип можно считать скорее видоспецифичным, чем региональным, и характеризующим аллельный состав генов *VRN-1* именно у азиатских карликовых пшениц. Два китайских образца *T. compactum* (к-43683, к-44063) имеют дигенный тип детерминации яровости: *Vrn-B1a Vrn-D1a*, занимая по составу аллелей промежуточное положение между азиатскими карликовыми пшеницами (за счет наличия гена *Vrn-B1a*) и китайскими мягкими (за счет наличия гена *Vrn-D1a*). По-видимому, в Китае происходила гибридизация привнесенных из Средней Азии карликовых пшениц и местных мягких и формирование местного генофонда *T. compactum*, более приспособленного к агроклиматическим условиям Восточной Азии. Образец *T. compactum* из Франции (к-6027) несет доминантный ген *Vrn-A1a*, что сближает его с некоторыми староместными сортами мягкой пшеницы из Европы [40].

*T. sphaerococcum* Perciv. – пшеница шарозерная  
и *T. antiquorum* Heer ex Udacz. – пшеница  
свайных постройек

Узколокализованные виды с округлым зерном и иным генетическим контролем компактоидности колоса, чем у карликовой пшеницы *T. compactum* [25]. *T. sphaerococcum* распространена в северных штатах Индии и Пакистана [14], *T. antiquorum* – в ископаемом виде описана по находкам в свайных постройках Швейцарии, а в живом виде обнаружена на Памире в Таджикистане [41]. У *T. antiquorum* (к-56398) обнаружен доминантный аллель *Vrn-B1a*, что соответствует опубликованным данным [25]. Исследованные образцы *T. sphaerococcum* (к-13177 и к-23890) имеют только рецессивные аллели генов яровости *VRN-1*, однако известно, что у шарозерной пшеницы яровой тип развития детерминируется, как правило, геном *VRN-D4* или, в редких случаях, *VRN-B1* [25]. Идентификация гена *VRN-D4* в нашем исследовании не проводилась. Однако поскольку при весеннем посеве растения *T. sphaerococcum* нормально выколашивались, можно предположить, что изученные образцы несут доминантный

ген *VRN-D4*. Ряд исследователей считают, что *T. antiquorum* – один из первых культивируемых человеком видов гексаплоидных пшениц [41]. Учитывая одинаковый характер наследования яровости (аллель *Vrn-B1a*) у видов с компактным колосом: *T. antiquorum*, азиатские формы *T. compactum* и ряд образцов *T. sphaerococcum*, можно предположить, что эти виды первоначально распространились по территории Евразии в составе единого генетического пула. Такому типу распространения мог способствовать похожий габитус растений этих видов (относительно невысокая соломина, устойчивость к полеганию, короткий плотный колос), подходящий под определенную агротехнику, применяемую древним земледельцем. Ген *VRN-D4*, выявляемый исключительно у вида *T. sphaerococcum*, географически связан с районом Пенджаба и появился, по-видимому, в результате мутации у вида *T. sphaerococcum* именно в районе Южной Азии. Отсутствие или крайне редкая частота его встречаемости в других регионах позволяет предположить, что ген *VRN-D4* вносит вклад в местную адаптацию и поддержан естественным отбором.

*T. petropavlovskiy* Udacz. et Migusch.,  
пшеница Петропавловского и *T. tibetanum* Shao,  
тибетская пшеница

Единственный исследованный образец *T. petropavlovskiy* (к-51764) из Синьцзян-Уйгурского автономного округа (Китай) несет только аллель *Vrn-D1a*, что сближает его с китайскими мягкими пшеницами, имеющими, как правило, такой же генотип, но не вполне согласуется с ранее опубликованными данными по другим образцам *T. petropavlovskiy*, в соответствии с которыми у этого вида яровой образ жизни детерминируется либо геном *VRN-A1*, либо комбинацией *VRN-A1 VRN-D1* [25]. Тем не менее наличие внутривидовой гетерогенности по типу развития допускает и существование генотипов, обнаруженных в нашем исследовании. Еще один вид пшеницы *T. tibetanum* из Тибета (Китай), характеризующийся трудным обмолотом и осыпающимися при созревании колосками, также несет один доминантный ген яровости *Vrn-D1a*.



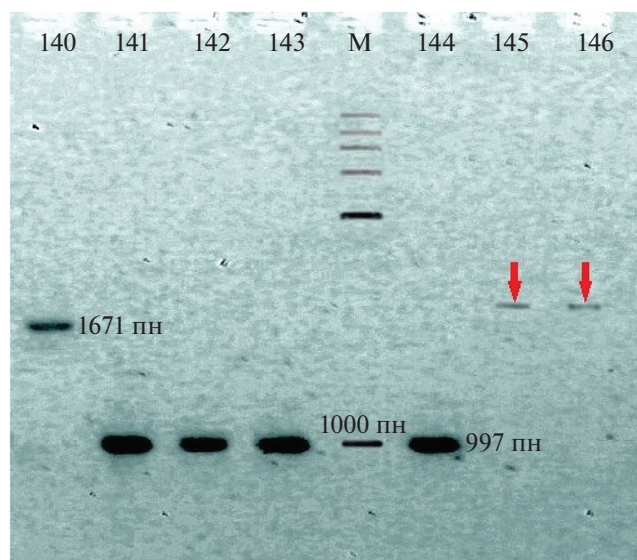
*T. spelta* L. Спельта

Исследование пленчатой пшеницы спельты по генам *VRN-1* и *Ppd-D1* показало ее большое разнообразие,  $H = 0.431$  (табл. 3), сопоставимое с таковым у мягкой пшеницы. При этом не обнаружено какой-либо видоспецифичной комбинации генов. У образцов из разных регионов и даже из одного региона детерминация ярового образа жизни осуществлялась комбинацией разных аллелей. Так, у образцов спельты из Азербайджана к-45364 и № 72 яровой тип развития определяется аллелем *Vrn-A1a*, у образца к-45366 – *Vrn-B1a*, у образца к-45368 – дигенно *Vrn-A1b Vrn-B1a*. У образцов спельты из Ирана присутствовал либо ген *Vrn-A1a* (к-45750), либо комбинация генов *Vrn-A1a Vrn-D1a* (к-45818). У образца к-53660 (Таджикистан) – *Vrn-A1b Vrn-D1a*. Похожий набор аллелей характерен и для мягкой пшеницы из соответствующих стран Азии. Что касается образцов спельты из Европы, представленных в исследовании, то они несколько выделяются из общего ряда. Так, у двух образцов из Испании (к-20538 и к-20539) по локусу *Vrn-D1* обнаружен ДНК-фрагмент, отличающийся от фрагментов, характерных для других сортов (рис. 2).

Размер этого ДНК-фрагмента больше фрагментов 997 и 1671 пн, маркирующих рецессивный и доминантный аллели гена *VRN-D1* соответственно. Так как оба образца по локусам *VRN-A1* и *VRN-B1* рецессивны, можно предположить, что новый ДНК-фрагмент по локусу *VRN-D1* у них маркирует новый доминантный аллель, детерминирующий яровой тип развития. В других сортах пшеницы этот ДНК-фрагмент не обнаружен, таким образом он может быть видоспецифичным для испанской спельты. Оба образца спельты из Германии (к-1727 и к-39760) несут довольно редкий аллель *Vrn-B1c*. Этот аллель, кроме немецкой спельты, обнаружен только у одного образца мягкой пшеницы к-12596 из Афганистана, однако в более ранних исследованиях также показано наличие данного аллеля среди яровых сортов Нижневолжского региона в Российской Федерации [21]. Несмотря на небольшую частоту встречаемости аллеля *Vrn-B1c*, диффузный характер его распространения в широком ареале (от Германии до Афганистана) и у разных видов (*T. aestivum*, *T. spelta*) может свидетельствовать о “древности” данного аллеля, попавшего в основные миграционные потоки и распространившегося по территории Евразии из некоего единого пула генов.

*Распределение генов VRN-1 и PPD-D1  
по территории Евразии*

Анализ частот встречаемости аллельных вариантов генов *VRN-1* выявляет существенные различия в характере распределения ряда аллелей.



**Рис. 2.** Аллели *Vrn-D1a* (1671 пн), *vrn-D1* (997 пн) и новый аллель по локусу *VRN-D1* (указан стрелкой) у староместных гексаплоидных пшениц: 140 – *T. petropavlovskiy* к-51764; 141 – *T. sphaerococcum* к-13177; 142 – *T. sphaerococcum* к-23890; 143 – *T. antiquorum* к-56398; 144 – *T. spelta* к-1727; 145 – *T. spelta* к-20538; 146 – *T. spelta* к-20539.

Так, аллель *Vrn-A1b* широко представлен в сортах *T. aestivum* из Палестины – 71.4%, в других странах Ближнего Востока (Иран, Йемен) он встречается у единичных образцов, а в странах Средней и Юго-Восточной Азии не встречается совсем. По литературным данным, *Vrn-A1b* обнаружен у двух из семи исследованных староместных сортов *T. aestivum* из Турции [18]. Изучение яровых сортов мягкой пшеницы, возделываемых в России, не выявило наличия данного аллеля [19, 21], однако *Vrn-A1b* встречается в коммерческих сортах Южной Европы [40]. Если у мягкой пшеницы этот аллель оказывается географически привязанным к Палестине и Средиземноморью, то по другим видам пшеницы ситуация несколько иная: *Vrn-A1b* несут также отдельные генотипы *T. compactum* из Афганистана и *T. spelta* из Таджикистана, Азербайджана и Германии. Наличие *Vrn-A1b* у спельты столь разного географического происхождения, в том числе в регионах, где мягкая пшеница не имеет этого аллеля, может свидетельствовать в пользу наличия определенного центра распространения группы гексаплоидных пшениц с *Vrn-A1b*, причем в этом центре должны были происходить спонтанная гибридизация и обмен генетическим материалом между несколькими видами: *T. aestivum*, *T. compactum*, *T. spelta*. Возможная локализация этого центра – Передняя Азия (Палестина), регион с максимальной частотой встречаемости аллеля *Vrn-A1b*. Палестина также входит в состав западной части “Дуги плодородия”, где, как предполагается, впервые

произошло одомашнивание пшеницы и получены древнейшие находки зерен *T. spelta* и *T. aestivum* [42]. В некоторых работах высказывалось предположение о независимом происхождении азиатского и европейского подвидов спельты [42–44]. С одной стороны, обнаружение новых аллельных вариантов по гену *VRN-D1* у европейской спельты может свидетельствовать в пользу этого предположения, с другой стороны, встречаемость ряда одинаковых аллелей (*Vrn-Alb*, *Vrn-B1c*) у европейской и азиатской спельты, причем в условиях сильно разорванного ареала, скорее свидетельствует о едином центре происхождения этого вида. Такой вариант совсем не исключает участия в генезисе европейской спельты других видов пшеницы (*T. dicoccum*), как это предполагается в ряде работ [44].

Неравномерность распределения характерна и для аллеля *Vrn-D1a*. У *T. spelta* он присутствует только у двух образцов из 11, причем это образцы из самых восточных частей ареала вида: Таджикистана и Ирана. Такая же картина характерна и для *T. aestivum*: в Палестине с Иорданием частота встречаемости *Vrn-D1a* составляет 12.5%, в Турции среди староместных сортов (по литературным данным) – 0% [18], в расположенном восточнее Иране – 50%, в республиках Средней Азии – 55.6%, в Афганистане – 71.4%, в Китае (восток ареала) – 100%. Ранее высказывалось предположение, что наличие доминантного гена *VRN-D1* определяет адаптивность к высоким температурам в период налива зерна [31], однако довольно четко выявляемая клинальная изменчивость в широтном направлении и концентрация генотипов, несущих *Vrn-D1a* в районах Афганистана, Индии и Китая, могут указывать на эти области как центр возникновения и первичного распространения аллеля *Vrn-D1a*.

По гену *PPD-D1* староместные сорта всех изученных видов гексаплоидной пшеницы демонстрируют исключительное однообразие. Почти все образцы несут рецессивный аллель *ppd-D1b*. Только два сорта мягкой пшеницы (к-35445 из Узбекистана и к-17417 из Иордании) имеют доминантный аллель *Ppd-D1a*, причем к-17417 является гетерогенным по этому признаку. Кроме того, еще у двух сортов (к-17298 и к-22497) выявлен ДНК-фрагмент размером около 330 пн, маркирующий, вероятно, новый аллель гена *PPD-D1*, однако механизм его действия пока остается неизученным. Сравнение стародавних и современных коммерческих сортов показывает, что среди современных сортов аллель *Ppd-D1a* распространен довольно широко, особенно в южной зоне производства зерна [18, 26, 40, 45]. Ранее было отмечено, что различие яровых сортов по присутствию *Ppd-D1a/ppd-D1b* всегда сопровождается более коротким сроком колошения у сортов с аллелем *Ppd-D1a* [26], что действительно актуально в некото-

рых южных регионах с коротким днем и недостаточным увлажнением (или экстремально высокими температурами) в летний период. Практическое отсутствие доминантного аллеля *Ppd-D1a* у староместных сортов может иметь несколько объяснений. Во-первых, отсутствие гена *Ppd-D1a* может компенсироваться наличием доминантных аллелей других генов реакции на фотопериод – *PPD-A1* и *PPD-B1*. Во-вторых, распространенная с давних пор практика использования некоторых биологически яровых сортов в качестве двуручек и посева их осенью [30] нивелирует преимущество в скороспелости у сортов, нечувствительных к длине дня.

Весьма вероятным представляется предположение, что рецессивный ген *PPD* был характерен для начального периода доместикиции и культивирования пшеницы и являлся изначальным “старым” геном, обеспечивающим пластичность староместных сортов при разных сроках сева (осень или весна) за счет реакции растений на изменение длины дня. Увеличение частоты доминантных аллелей в современных сортах произошло, по видимому, уже в результате “зеленой революции”, во время которой широко распространились скороспелые и ультраскороспелые сорта интенсивного типа с жесткой детерминацией длины вегетационного периода.

Таким образом, нами установлено, что староместные сорта гексаплоидных пшениц отличаются большой вариабельностью механизмов детерминации ярового образа жизни. У 42 образцов (55.3%) яровость контролировалась моногенно, у 23 образцов (30.3%) – дигенно, у двух образцов (2.6%) – тремя генами, три образца были гетерогенными по составу генов *VRN-1*. По аллельному составу генов *VRN-1* и *PPD-D1* большим разнообразием отличаются виды *T. aestivum* ( $H = 0.432$ ) и *T. spelta* ( $H = 0.431$ ), меньшим – *T. compactum* ( $H = 0.212$ ). Ряд аллелей и генотипов отличаются географической и ботанической приуроченностью к определенным регионам и видам (группам видов) пшеницы. Распространение аллеля *Vrn-D1a* характеризуется клинальной изменчивостью в широтном направлении и максимальной концентрацией в районах Афганистана, Индии и Китая (у разных видов пшеницы из этого региона: *T. aestivum*, *T. compactum*, *T. petropavlovskiyi*, *T. tibetanum*), что может указывать на эти области как центр возникновения и распространения аллеля *Vrn-D1a*. Группа “компактоидных” видов *T. antiquorum*, *T. sphaerococcum*, азиатские формы *T. compactum* имеют моногенный контроль яровости, опосредованный аллелем *Vrn-B1a*, что предполагает возможность их первоначального распространения в составе единого генетического пула. Наличие одинаковых аллелей (*Vrn-Alb*, *Vrn-B1c*) у европейских и азиатских форм *T. spelta* в условиях сильно разорванного ареала свидетельствует скорее о едином центре происхождения этого вида, нежели о неза-

висимом возникновении разных подвидов. Практическое отсутствие доминантного аллеля *Ppd-D1a* у староместных сортов (только 2.6%), возможно, объясняется тем фактом, что фоточувствительный рецессивный аллель *ppd-D1b* является изначально “старым” геном, частота которого поддерживалась в условиях вариативной по срокам посева агротехники, а увеличение частоты доминантных аллелей в современных сортах произошло уже в результате “зеленой революции”. Наличие у современных сортов такого же набора аллелей *Vrn*, как и у староместных образцов разных видов гексаплоидных пшениц, может свидетельствовать о том, что изученные аллели в полной мере обеспечивают адаптивность пшеницы к широкому спектру условий внешней среды. Вместе с тем выявленные новые типы ДНК-фрагментов по локусам *VRN-D1* (к-20538 и к-20539, Испания, *T. spelta*) и *PPD-D1* (к-17298, Палестина и к-22497, Иран, *T. aestivum*), по-видимому, маркирующие неизвестные ранее аллели, представляют интерес для дальнейшего изучения эффективности для селекции, в целях создания высокоадаптивных генотипов в конкретных условиях местообитания.

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. *Stelmakh A.F.* Genetic effects of *Vrn* genes on heading date and agronomic traits in bread wheat // *Euphytica*. 1993. V. 65. P. 53–60. <https://doi.org/10.1007/BF00022199>
2. *Worland A.J., Börner A., Korzun V. et al.* The influence of photoperiod genes on the adaptability of European winter wheats // *Euphytica*. 1998. V. 100. P. 385–394. <https://doi.org/10.1023/A:1018327700985>
3. *Li C.X., Lin H.Q., Chen A. et al.* Wheat *VRN1*, *FUL2* and *FUL3* play critical and redundant roles in spikelet development and spike determinacy // *Development*. 2019. V. 146. P. 1–11. <https://doi.org/10.1101/510388>
4. *Debernardi J.M., Greenwood J.R., Finnegan E.J. et al.* APETALA 2-like genes AP2L2 and Q specify lemma identity and axillary floral meristem development in wheat // *The Plant J*. 2020. V. 101. P. 171–187. <https://doi.org/10.1111/tbj.14528>
5. *Distelfeld A., Li C., Dubcovsky J.* Regulation of flowering in temperate cereals // *Curr. Opin. Plant Biol.* 2009. V. 12. P. 178–184. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2008.12.010>
6. *Yan L., Loukoianov A., Tranquilli G. et al.* Positional cloning of the wheat vernalization gene *VRN1* // *PNAS USA*. 2003. V. 100. № 10. P. 6263–6268. <https://doi.org/10.1073/pnas.0937399100>
7. *Yan L., Helguera M., Kato K. et al.* Allelic variation at the *VRN-1* promoter region in polyploidy wheat // *Theor. Appl. Genet.* 2004. V. 109. № 8. P. 1677–1686. <https://doi.org/10.1007/s00122-004-1796-4>
8. *Kippes N., Zhu J., Chen A. et al.* Fine mapping and epistatic interactions of the vernalization gene *VRN-D4* in hexaploid wheat // *Mol. Genet. Genomics*. 2014. V. 289. P. 47–62. <https://doi.org/10.1007/s00438-013-0788-y>
9. *Yan L., Fu D., Li C. et al.* The wheat and barley vernalization gene *VRN3* is an orthologue of *FT* // *PNAS USA*. 2006. V. 103. P. 19581–19586. doi: 10.1073/pnas.0607142103
10. *Fu D., Szücs P., Yan L. et al.* Large deletion within the first in *Vrn-1* are associated with spring growth habit in barley and wheat // *Mol. Gen. Genet.* 2005. V. 273. № 1. P. 54–65. <https://doi.org/10.1007/s00438-004-1095-4>
11. *Kato H., Taketa S., Ban T. et al.* The influence of a spring habit gene *Vrn-D1*, on heading time in wheat // *Plant Breed*. 2001. V. 120. P. 115–120. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0523.2001.00586.x>
12. *Trevaskis B.* The central role of the *VRN1* gene in the vernalization response of cereals // *Funct. Plant Biol.* 2010. V. 37. P. 479–487. <https://doi.org/10.1071/FP10056>
13. *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. Breed*. 2012. V. 29. № 3. P. 675–685. <https://doi.org/10.1007/s11032-011-9581-y>
14. *Дорофеев В.Ф.* Пшеницы мира. Л.: Колос, 1976. 486 с.
15. *Cockram J., Jones H., Leigh F.J. et al.* Control of flowering time in temperate cereals: genes, domestication, and sustainable productivity // *J. Exp. Bot.* 2007. V. 58. P. 1231–1244. <https://doi.org/10.1093/jxb/erm042PMID:17420173>
16. *Blake N.K., Lanning S.P., Martin J.M. et al.* Effect of variation for major growth habit genes on maturity and yield in five spring wheat populations // *Crop Sci*. 2009. V. 49. P. 1211–1220. <https://doi.org/10.2135/cropsci2008.08.0505>
17. *Di'az A., Zikhali M., Turner A.S. et al.* Copy number variation affecting the Photoperiod–B1 and Vernalization–A1 genes is associated with altered flowering time in wheat (*Triticum aestivum*) // *PLoS One*. 2012. V. 7. № 3. P. e33234. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0033234>
18. *Andeden E.E., Yediay F.E., Baloch F.S. et al.* 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. Communications*. 2011. V. 39. № 3. P. 352–364. <https://doi.org/10.1556/CRC.39.2011.3.5>
19. *Лухенко И.Е., Стасюк А.И., Щербань А.Б. и др.* Изучение аллельного состава генов *Vrn-1* и *Ppd-1* у раннеспелых и среднеранних сортов яровой мягкой пшеницы Сибири // *Вавиловский журн. генетики и селекции*. 2014. Т. 18. № 4-1. С. 691–703.
20. *Kiss T., Balla K., Veisz O. et al.* Allele frequencies in the *VRN-A1*, *VRN-B1* and *VRN-D1* vernalization response and *PPD-B1* and *PPD-D1* photoperiod sensi-

- tivity genes, and their effects on heading in a diverse set of wheat cultivars (*Triticum aestivum* L.) // Mol. Breed. 2014. V. 34. P. 297–310.  
<https://doi.org/10.1007/s11032-014-0034-2>
21. Янковская А.А., Фисенко А.В., Драгович А.Ю. Генетическое разнообразие сортов яровой мягкой пшеницы европейской части России по генам *VRN* и *PPD*, определяющим сроки колошения // Генетика. 2018. Т. 54. № 13. С. S32–S36.  
<https://doi.org/10.1134/S0016675818130209>
  22. Grogan S.M., Brown-Guedira G., Haley S.D. et al. Allelic variation in developmental genes and effects on winter wheat heading date in the U.S. Great Plains // PLoS One. 2016. V. 11. № 4. P. e0152852.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0152852>
  23. Добротворская Т.В., Мартынов С.П., Пухальский В.А. Тенденции изменения генетического разнообразия сортов яровой мягкой пшеницы, реализованных на территории России в 1929–2003 гг. // Генетика. 2004. Т. 40. № 11. С. 1509–1522.
  24. Новосельская-Драгович А.Ю., Фисенко А.В., Имашева А.Г., Пухальский В.А. Сравнительный анализ динамики генетического разнообразия по глицериндирующим локусам среди сортов озимой мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L., созданных за 40-летний период научной селекции в Сербии и Италии // Генетика. 2007. Т. 43. № 11. С. 1478–1485.
  25. Гончаров Н.П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей (издание 2-е, исправленное и дополненное). Новосибирск: Гео, 2012. 523 с.
  26. Потоккина Е.К., Кошкин В.А., Алексеева Е.А. и др. Комбинация аллелей генов *Ppd* и *Vrn* определяет сроки колошения у сортов мягкой пшеницы // Вавиловский журн. генетики и селекции. 2012. Т. 16. № 1. С. 77–86.
  27. McIntosh R.A., Yamazaki Y., Dubcovsky J. et al. Catalogue of Gene Symbols for Wheat: 11th Int. Wheat Genet. Symp. 24–29 August 2008. Brisbane, Australia, 2008.
  28. Torres A.M., Weeden N.F., Martin A. Linkage among isozyme. RFLP and RAPD markers in *Vicia faba* // Theor. Appl. Genet. 1993. V. 85. P. 937–945.  
<https://doi.org/10.1007/BF00215032>
  29. Beales J., Turner A., Griffiths S. et al. A pseudo-response regulator is misexpressed in the photoperiod insensitive *Ppd-D1a* mutant of wheat (*T. aestivum* L.) // Theor. Appl. Genet. 2007. V. 115. № 5. P. 721–733.  
<https://doi.org/10.1007/s00122-007-0603-4>
  30. Якубцинер М.М. К истории культуры пшеницы в СССР: Материалы по истории земледелия в СССР. Л.: Наука, 1956. С. 16–169.
  31. Стельмах А.Ф., Авсенин В.И. Отечественные сорта яровой мягкой пшеницы – носители гена *Vrn* // Науч.-техн. бюл. ВСГИ. 1983. Вып. 4(50). С. 32–36.
  32. Chen A., Dubcovsky J. Wheat tillage mutants show that the vernalization gene *VRN1* down-regulates the flowering repressor *VRN2* in leaves but is not essential for flowering // PLoS Genet. 2012. V. 8. № 12. P. e1003134.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1003134>
  33. Kippes N., Chen A., Zhang X. et al. Development and characterization of a spring hexaploid wheat line with no functional *VRN2* genes // Theor. Appl. Genet. 2016. V. 129. № 7. P. 1417–1428.  
<https://doi.org/10.1007/s00122-018-3141-3>
  34. Allard V., Veisz O., Kőszegi B. et al. The quantitative response of wheat vernalization to environmental variables indicates that vernalization is not a response to cold temperature // J. Exp. Bot. 2012. V. 63. № 2. P. 847–857.  
<https://doi.org/10.1093/jxb/err316>
  35. Muterko A., Kalendar R., Salina E. Novel alleles of the *VRN1* genes in wheat are associated with modulation of DNA curvature and flexibility in the promoter region // BMC Plant Biol. 2016. V. 16. P. 65–81.  
<https://doi.org/10.1186/s12870-015-0691-2>
  36. Golovnina K.A., Kondratenko E.Y., Blinov A.G., Goncharov N.P. Molecular characterization of vernalization loci *VRN1* in wild and cultivated wheats // BMC Plant Biol. 2010. V. 10. P. 168.  
<https://doi.org/10.1186/1471-2229-10-168>
  37. Diallo A.O., Ali-Benali M.A., Badawi M. et al. Expression of vernalization responsive genes in wheat is associated with histone H3 trimethylation // Mol. Genet. Genomics. 2012. V. 287. № 7. P. 575–590.  
<https://doi.org/10.1007/s00438-012-0701-0>
  38. Грязневич П.А. Историко-археологические памятники древнего и средневекового Йемена. Полевые исследования 1970–1971 гг. // Южная Аравия. Памятники древней истории и культуры. Санкт-Петербург, 1994. Вып. 2. Ч. 1. 380 с.
  39. Badaeva E.D., Dedkova O.S., Pukhalskiy V.A. et al. Chromosomal passports provide new insights into diffusion of emmer wheat // PLoS One. 2015. V. 10. № 5. P. e0128556.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0128556>
  40. Shcherban A.B., Boerner A., Salina E.A. Effect of *VRN-1* and *PPD-D1* genes on heading time in European breadwheat cultivars // Plant Breed. 2015. V. 134. P. 49–55.  
<https://doi.org/10.1111/pbr.12223>
  41. Удачин П.А. О возможном существовании *Triticum antiquorum* Неег в наши дни // Науч.-техн. бюл. ВНИИР. 1982. Вып. 119. С. 72–73.
  42. Feldman M. The World Wheat Book. A History of Wheat Breeding. Intercept Ltd.: L.; P.; N.-Y., 2001. 60 p.
  43. Novoselskaya-Dragovich A. Yu., Fisenko A.V., Kononov F.A. et al. Analysis of genetic diversity and evolutionary relationships among hexaploid wheats *Triticum* L. using LTR-retrotransposon-based molecular markers // Genetic Resources and Crop Evol. 2018. V. 65. P. 187–198.  
<https://doi.org/10.1007/s10722-017-0520-6>
  44. Дедкова О.С., Бадаева Е.Д., Митрофанова О.П. и др. Анализ внутривидовой дивергенции гексаплоидной пшеницы *Triticum spelta* L. с помощью метода дифференциального окрашивания хромосом // Генетика. 2004. Т. 40. № 10. С. 1352–1369.
  45. Yang F.P., Zhang X.K., Xia X.C. et al. Distribution of photoperiod insensitive *Ppd-D1a* allele in Chinese wheat cultivars // Euphytica. 2009. V. 165. P. 445–452.  
<https://doi.org/10.1007/s10681-008-9745-y>

## Vernalization (*VRN*) and Photoperiod (*PPD*) Genes in Spring Hexaploid Wheat Landraces

A. Yu. Dragovich<sup>a,\*</sup>, A. V. Fisenko<sup>b</sup>, and A. A. Yankovskaya<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119991 Russia

<sup>b</sup>Tsitsin Main Botanical Garden, Russian Academy of Sciences, Moscow, 127276 Russia

\*e-mail: dragova@mail.ru

The heading time in wheat and some other cereals is mainly determined by the genetic system of *VRN* (vernalization requirement) and *PPD* (photoperiod response) genes. Using diagnostic DNA markers, we examined *VRN-A1*, *VRN-B1*, *VRN-D1* and *PPD-D1* allelic diversity in a set of landraces representing seven hexaploid spring wheat species from several regions of Eurasia. The determination of the spring growth habit was found to be variable: in 55.3% accessions, it was controlled monogenically by a *VRN* gene; in 30.3% accessions, by a combination of two *VRN* genes; and in 2.6% accessions, trigenically. The dominant allele *Ppd-D1a* was nearly completely absent (only 2.6%) in the landraces, which suggests its being secondary to recessive allele *ppd-D1b* and an increase in its frequency during the recent "green revolution." In species *T. aestivum*, *T. compactum*, *T. petropavlovskyi*, and *T. tibetanum*, the *Vrn-D1a* frequency was shown to increase eastwards with maximum concentration in regions of Afghanistan, India and China. In species with compact spike (*T. anti-quorum*, *T. sphaerococcum*, Asian forms of *T. compactum*), the spring growth habit is controlled by a single *Vrn-B1a* allele, which indicates their possible initial distribution in the same genetic pool. The European and Asian *T. spelta* subspecies, in spite of their very fragmented distribution area, have the same alleles *Vrn-A1b* and *Vrn-B1c*, which genetically unites these subspecies. Practically the same set of alleles of genes *VRN* in landraces and modern cultivars have provided adaptivity of wheat to diverse environmental conditions during the long period of its cultivation. The newly detected DNA fragments in the first intron of loci *VRN-D1* and *PPD-D1* may mark new alleles and be of interest for further examination and use in breeding programs.

**Keywords:** hexaploid wheat, vernalization, photoperiod, landraces, spring growth habit, geographic distribution.