

## ДОНОРЫ АЛЛЕЛЯ PPD-D1A ДЛЯ СЕЛЕКЦИИ ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ НА СКОРОСПЕЛОСТЬ

С.Б. Лепехов, кандидат сельскохозяйственных наук

Федеральный Алтайский научный центр агробиотехнологий, Барнаул, Россия

E-mail: sergei.lepehov@yandex.ru

**Ключевые слова:** яровая мягкая пшеница, скороспелость, урожайность, элементы структуры урожая, аллель *Ppd-D1a*, селекция, исходный материал.

**Реферат.** Аллель нечувствительности к фотопериоду *Ppd-D1a* широко распространен среди сортов яровой мягкой пшеницы экваториальных и субэкваториальных стран. В российских сортах яровой мягкой пшеницы данный аллель практически не обнаружен. Аллель *Ppd-D1a* сокращает период «всходы – колошение» у мягкой пшеницы и может быть использован в селекции на скороспелость. В 2021 и 2022 гг. в полевых условиях изучено 40 сортов с аллелем *Ppd-D1a* по урожайности. Среди них отобрано 11 сортов (AC Vista, AC Taber, Buck Fogon, Cunningham, DL-803-2, Odeta, Tigre, Sasia, Sunstar, Sunstate и Zingmai), сформировавших урожайность на уровне местных стандартов. Для всех 11 сортов подтверждено наличие аллеля *Ppd-D1a* при помощи ПЦР-анализа. Местные стандарты обладали аллелем *Ppd-D1b*. Вышеперечисленные 11 сортов испытаны в 2023 г. в полевых условиях. Изучение проведено по продолжительности периода «всходы – колошение», высоте растения, количеству колосков в главном колосе, озерненности главного колоса, массе 1 000 зерен, массе зерна главного колоса и побегов кущения,  $K_{хоз}$ , урожайности, содержанию белка и клейковины в зерне. Десять из 11 сортов имели достоверно более низкую урожайность относительно стандартов (от -23 до -58 %). Практически все исследуемые сорта характеризовались существенно меньшей высотой растения (от -16 до -43 см), меньшей массой 1 000 зерен (от -3,8 до -13,5 г), большим  $K_{хоз}$  (до +8,0 процентных пунктов) и меньшей продуктивностью главного колоса (от -0,02 до -0,52 г), чем стандарты. Сорт Sunstar, на протяжении двух лет формировавший урожайность на уровне стандарта Алтайская 70, рекомендуется в качестве донора аллеля *Ppd-D1a* в селекции яровой мягкой пшеницы на скороспелость. Кластерный анализ, проведенный на основе рассмотренных признаков, отнес сорта с аллелем *Ppd-D1a* и *Ppd-D1b* к двум разным группам.

## PPD-D1A ALLELE DONORS FOR SPRING SOFT WHEAT FOR EARLINESS

S.B. Lepekhov, candidate of agricultural sciences

Federal Altai Scientific Centre of Agro-Biotechnologies, Barnaul, Russia

E-mail: sergei.lepehov@yandex.ru

**Keywords:** spring soft wheat, earliness, yield, yield components, *Ppd-D1a* allele, plant breeding, initial material.

**Abstract.** The photoperiod-insensitive allele *Ppd-D1a* is widespread among spring soft wheat of subequatorial and equatorial countries. This allele is practically not found in Russian spring soft wheat cultivars. The allele *Ppd-D1a* decrease period from seedling to heading in soft wheat and can be used in breeding for earliness. Fourty cultivars with the allele *Ppd-D1a* have been studied in the field conditions for yield in 2021 and 2022. Eleven cultivars (AC Vista, AC Taber, Buck Fogon, Cunningham, DL-803-2, Odeta, Tigre, Sasia, Sunstar, Sunstate and Zingmai), which have yield at the level of standards, were selected among them. Using PCR-analysis the presence of the *Ppd-D1a* allele was confirmed for all 11 cultivars. Local checks have the *Ppd-D1b* allele. Above mentioned 11 cultivars were tested in field condition in 2023. Cultivars were estimated for interval from seedling to heading, plant height, spikelet number per spike, kernel number per spike, thousand kernel weight, grain weight per main spike and tiller spikes, harvest index, yield, protein and gluten content in grain. Ten out of 11 cultivars had significantly lower yield than standards (from -23 to 58 %). Almost all cultivars were characterized with significantly lower plant height (from -16 to -43 cm), lower thousand kernel weight (from -3.8 to -13.5 g), higher harvest index (to +8.0 percent point) and lower grain weight per main spike (from -0.02 to -0.52 g), than standards. Sunstar cultivar, which had yield at the level of standard cultivar Altaiskaya 70, is recommended as a donor of the *Ppd-D1a* allele in spring soft wheat breeding for earliness. Cluster analysis carried out on the basis of the considered traits classified cultivars with the *Ppd-D1a* and *Ppd-D1b* alleles in two different groups.

Селекция на скороспелость актуальна для многих регионов возделывания яровой мягкой пшеницы в России [1–5]. Хорошо известна положительная взаимосвязь между продолжительностью вегетационного периода и урожайностью. Однако необходимость сокращения вегетации обусловлена, как правило, коротким безморозным периодом [5], эпифитотиями листостебельных болезней [1], засухой [6] или чрезмерными осадками в конце вегетации, вызывающими снижение продовольственных и посевных качеств зерна [2].

Исследователи указывают на дефицит количества скороспелых сортов в Западной Сибири [6]. В связи с этим важны поиск и оценка исходного материала для создания ранне- и среднеспелых сортов, адаптированных к местным условиям [3]. Актуальная научная проблема состоит в поиске новых источников скороспелости для селекции [7].

Время колошения у пшеницы контролируется тремя генетическими системами: гены *Vrn* отвечают за реакцию на яровизирующие температуры, гены *Ppd* контролируют чувствительность к фотопериоду и гены *Eps* обуславливают скороспелость как таковую (*earliness per se*) [8]. Показано, что самые скороспелые сорта несут минимум три доминантных гена *Vrn* [9]. Однако такие генотипы характеризуются низкой урожайностью [10]. Вероятно, поэтому у 75 % сибирских сортов яровой мягкой пшеницы реакция на яровизацию контролируется двумя доминантными генами *Vrn-A1* и *Vrn-B1*, а у 25 % – только одним геном *Vrn-A1* или *Vrn-B1* [4]. В целом по России полиморфизм генов *Vrn* минимален [11].

Надежно установлено, что аллель *Ppd-D1a*, обуславливающий нечувствительность к короткому световому дню, ускоряет время наступления колошения у пшеницы при длинном световом дне [12, 13]. Среди российских сортов яровой мягкой пшеницы аллель *Ppd-D1a* встречается крайне редко [11]. Однако в Канаде частота аллеля *Ppd-D1a* у сортов яровой мягкой пшеницы значительна и достигает 72 % [13]. Вероятно, использование доноров аллеля *Ppd-D1a* позволит расширить разнообразие генов яровой мягкой пшеницы в селекции на скороспелость [14].

Цель исследования: изучить сорта яровой мягкой пшеницы, обладающие аллелем *Ppd-D1a*, по комплексу хозяйственно ценных признаков и выделить среди них исходный материал для селекции на скороспелость.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Эксперимент проведен на опытном поле ФГБНУ «Федеральный Алтайский научный центр агробιοтехнологий» (ФГБНУ ФАНЦА) в 2021–2023 гг. Двадцать сортов зарубежной селекции яровой мягкой пшеницы: Cunningham, Krichauff, Silverstar, Sunstar, Sunstate (Австралия), Buck Fogon (Аргентина), Artur Nick (Испания), AC Corine, AC Drummond, AC Karma AC Taber, AC Vista (Канада), Indexa (Марокко), Mixteco S82, Sasia, Seri, Seri M82 (Мексика) Annapurna 3 (Непал), Tigre (Португалия), Owens (США) изучены в полевых условиях в 2021 г. Аналогичный эксперимент по изучению 20 других сортов зарубежной селекции: PF 8237, Wellstead (Австралия), Evros (Греция), Califa Sur, Horzal (Испания), DL-803-2, DWR 162 (Индия), Funello (Италия), Zingmai (Китай), Local (Марокко), Bacanora, Huasteco M81, Turaco (Мексика), Eufrates, Roxo (Португалия), Chris, Fuldwin (США), Odeta (Чехия) и образцов под названием Eslenlea и RL 345 – проведен в 2022 г. Выбор сортов был обусловлен данными о наличии у них аллеля *Ppd-D1a* в научной литературе [15–17] и базе данных GRIS [18]. Сорта изучены по следующим признакам: продолжительность периода «всходы–колошение», высота растения, количество колосков в главном колосе, озерненность главного колоса, масса 1 000 зерен, масса зерна главного колоса и побегов кущения,  $K_{\text{хоз}}$ , урожайность, содержание белка и клейковины в зерне. Стандартами служили среднеранний сорт Алтайская 70 и среднепоздний сорт Степная нива.

Посев проведен во второй декаде мая по паровому предшественнику ручной сеялкой РС-1М на делянках площадью 0,9 м<sup>2</sup>. Норма высева – 500 зерен на 1 м<sup>2</sup>. Повторность трехкратная с рендомизацией внутри блока. Уборку осуществляли вручную с последующим обмолотом на пучково-сноповой молотилке.

Для подтверждения наличия у изученных сортов аллеля *Ppd-D1a* был проведен ПЦР-анализ. Выделение геномной ДНК проводилось из 3–5 дневных проростков пшеницы с использованием готового набора реактивов Diamond DNA Plant kit. Для определения аллельного состояния гена *Ppd-D1* использованы праймеры, разработанные J. Beales с соавторами [19]. Для проведения ПЦР использовали набор БиоМастер HS-Taq ПЦР-Color (2×). Полимеразная цепная реакция проведена в амплификаторе QuantStudio 5 0.2ML. Амплифицированные фрагменты ДНК фракционировали методом горизонтального электрофореза в 1,2%-м агарозном геле в 1×ТАЕ буфере в течение 40 мин при напряжении в 90 В. Гель окрашивали с помощью бромистого этидия для последующей визуализации. В качестве маркера молекулярного веса использовали «ДНК маркер Step 100». Результаты амплификации детектированы в системе гель-документации Quantum-ST5.

Одиннадцать сортов с аллелем *Ppd-D1a*, сформировавшие урожайность на уровне или выше соответствующих стандартов в 2021 и 2022 гг. (AC Taber, AC Vista, Buck Fogon, Cunningham, DL-803-2, Sasia, Sunstar, Sunstate, Tigre, Odeta и Zingmai), на завершающем этапе были изучены в 2023 г. в полевых условиях по вышеописанным признакам.

Статистическая обработка данных проведена методом дисперсионного анализа по схеме рендомизированных блоков. Для проведения кластерного анализа исходные данные трансформировались путем стандартизации:  $(X_i - \bar{X})/S$ , где  $X_i$  – значение  $i$ -го признака,  $\bar{X}$  – среднее значение  $i$ -го признака по всему набору сортов,  $S$  – стандартное отклонение по всему набору сортов. Кластеризация сортов проведена на основе евклидовых расстояний по методу Варда.

Погодные условия 2021 г. можно охарактеризовать как умеренно засушливые с ранневесенней и позднелетней засухой. Пик осадков в 2021 г. пришелся на июнь, что способствовало хорошему кущению и закладке продуктивного колоса. Для 2022 г. отмечен дефицит осадков в начале вегетации. Период июнь–август был достаточно благоприятен для роста пшеницы. В 2023 г. в мае наблюдался дефицит осадков, что привело к поздневесенней засухе. Несмотря

на повышенную температуру воздуха в июне и июле, количество осадков соответствовало норме. Обильные осадки во второй декаде августа вызвали прорастание зерна в колосе.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В 2021 г. урожайность на уровне стандартов сформировали лишь 8 сортов из 20, а в 2022 г. – только 3 сорта из 20. Для всех 11 сортов при помощи ПЦР-анализа подтверждено наличие аллеля *Ppd-D1a*, а для местных стандартов – аллеля *Ppd-D1b*.

Хотя, как было указано выше, аллель *Ppd-D1a* сокращает период «всходы – колошение», наибольшая частота возникновения скороспелых особей в гибридной популяции ожидается от скрещивания сортов с наилучшей выраженностью данного признака. Среди изученных сортов фаза колошения наступила быстрее среднего стандарта Алтайская 70 (39 дней) у Buck Fogon, Sunstate (на 5–6 дней) и Odeta (на 3–4 дня). Для среднепоздних сортов отмечена значительная вариация продолжительности периода «всходы – колошение». Если у Степной нивы величина данного признака в 2023 г., по сравнению с 2021 г., снизилась на четыре дня (48–44 дня), то у сортов Cunningham, Sasia, AC Taber и Tigre на шесть (48–42 дня), семь (50–43 дня), десять (52–42 дня) и восемь (52–44 дня) соответственно.

Практически все 11 сортов характеризовались существенно меньшей длиной соломины, меньшей массой 1 000 зерен, большим  $K_{\text{хоз}}$  (табл. 1), меньшей продуктивностью главного колоса (табл. 2).

Высота растения – важный показатель сорта, связанный с его засухоустойчивостью [20]. Все рассматриваемые сорта с аллелем *Ppd-D1a* характеризовались достоверно меньшей высотой растения относительно стандартов (от -16 до -43 см). Самыми высокорослыми были Buck Fogon, Zingmai и AC Taber (63–79 см). Учитывая новое направление селекции яровой мягкой пшеницы в Алтайском крае на короткостебельность, данные сорта представляют несомненный интерес. Показано, что аллель *Ppd-D1a* ассоциирован со снижением высоты растений [21]. Низкорослость – это результат «зеленой революции», начавшейся в Мексике в середине XX в. Аллель гена *Ppd-D1a*, обеспечивающий нечувствитель-

ность к короткому световому дню, позволял на низких широтах получать несколько урожаев в год, поэтому был подхвачен отбором. Практически все рассматриваемые в опыте сорта в своей родословной так или иначе связаны с генетическим материалом из CIMMYT. Вполне возможно, что короткостебельность рассматриваемых нами генотипов была унаследована от мексиканских сортов.

По количеству колосков в главном колосе исследуемые сорта часто уступали стандартам в соответствующих группах спелости, что совпадает с известным из литературных данных негативным влиянием аллеля *Ppd-D1a* на количество колосков в колосе [22]. В то же время лишь Buck Fogon и Sunstate достоверно уступили стандартам также и по озерненности главного колоса. Этот факт свидетельствует о более высокой средней озерненности колоска у сортов с аллелем *Ppd-D1a*. Причина большей озерненности колоска заключается скорее в

низкорослости, чем в присутствии аллеля *Ppd-D1a* [23].

Масса 1000 зерен, косвенно оцениваемая через крупность и выполненность зерна, – один из признаков, по которому прорабатывается селекционный материал яровой мягкой пшеницы в ФГБНУ ФАНЦА. Все рассматриваемые сорта в один или оба года изучения характеризовались низким значением данного признака, однако следует выделить три сорта, у которых отмечено наибольшее значение по массе 1000 зерен: Buck Fogon (35,8; 40,2 г), AC Vista (36,8; 41,1 г) и AC Taber (36,3; 37,1 г).

Достоверно более высокий  $K_{хоз}$  (доля зерна в биомассе растения), зафиксированный в один или оба года изучения у всех сортов (до +8,0 процентных пунктов), за исключением Sunstate и Zingmai, также, вероятно, является следствием короткостебельности сортов с аллелем *Ppd-D1a*, которые сравнивались с традиционными высокостебельными местными сортами [24].

Таблица 1

Агрономические показатели сортов яровой мягкой пшеницы с аллелем *Ppd-D1a* и местных стандартов, 2021–2023 гг.

Agronomic performance of spring soft wheat varieties with the *Ppd-D1a* allele and local standards, 2021–2023

Сорт	Высота растения, см		Кол-во колосков в колосе, шт.		Озерненность главного колоса, шт.		Масса 1000 зерен, г		$K_{хоз}$ , %	
	2021, 2022	2023	2021, 2022	2023	2021, 2022	2023	2021, 2022	2023	2021, 2022	2023
<i>Среднеранние и скороспелые сорта (период «всходы – колошение» 33–39 дней)</i>										
Алтайская 70	96,7	87,3	13,6	13,8	22,6	26,2	42,7	41,0	39,3	37,7
Buck Fogon	71,7	71,3	11,5	10,3	23,1	21,4	40,2	35,8	45,3	42,5
Sunstate	63,3	56,0	10,0	9,5	19,5	20,4	29,7	28,5	38,6	39,5
AC Vista	67,0	60,0	11,6	11,6	23,2	24,6	41,1	36,8	44,1	41,8
Sunstar	70,3	64,3	14,0	12,1	25,7	25,0	34,3	31,8	42,9	41,1
Алтайская 70	96,7	87,3	15,1	13,8	28,6	26,2	41,6	41,0	38,6	37,7
DL-803-2	60,3	58,7	13,4	12,5	34,5	28,2	31,9	27,5	44,1	36,4
Odetta	62,0	61,0	12,0	12,1	25,9	26,3	38,6	33,5	48,0	45,7
Zingmai	79,0	71,7	13,9	13,0	29,7	29,8	33,8	30,7	39,8	39,1
<i>Среднепоздние сорта (период «всходы – колошение» 42–44 дня)</i>										
Степная нива	102,3	97,3	13,7	14,0	24,0	27,6	40,2	40,9	36,8	35,3
Cunningham	59,3	55,7	12,4	11,8	24,3	27,2	30,4	30,7	39,7	40,0
Sasia	67,7	58,0	13,7	13,4	24,9	24,4	36,7	32,4	39,6	37,1
AC Taber	69,7	63,3	15,1	14,5	30,7	30,5	36,3	37,1	40,4	42,2
Tigre	63,7	55,7	15,2	15,0	32,2	32,3	31,5	29,7	39,5	39,8
НСР <sub>05</sub>	7,0	4,7	1,5	1,1	5,4	4,0	2,6	2,4	2,4	3,3
НСР <sub>05</sub> , 2022 г.	11,1		2,02		–		5,7		4,2	

Примечание. Курсивом выделены данные за 2022 г.



Высокий потенциал продуктивности колоса, исходя из большого количества колосков в колосе и его озерненности, имели сорта Tigre и AC Taber. Однако только последний сформировал массу зерна главного колоса на уровне

не Степной нивы (см. табл. 2). Наибольшее снижение продуктивности главного колоса у исследуемых сортов яровой мягкой пшеницы отмечено в 2023 г., что связано с поздневесенней засухой.

Таблица 2

**Продуктивность растения, содержание белка и клейковины в зерне и урожайность сортов яровой мягкой пшеницы с аллелем *Ppd-D1a* и местных стандартов, 2021–2023 гг.**

**Plant productivity, protein and gluten content in grain and yield of spring soft wheat varieties with the *Ppd-D1a* allele and local standards, 2021–2023**

Сорт	Масса зерна главного колоса, г		Масса зерна побегов кущения, г		Содержание белка в зерне, %		Содержание клейковины в зерне, %		Урожайность, г/м <sup>2</sup>	
	2021, 2022	2023	2021, 2022	2023	2021, 2022	2023	2021, 2022	2023	2021, 2022	2023
<i>Среднеранние и скороспелые сорта (период «всходы – колошение» 33–39 дней)</i>										
Алтайская 70	0,99	1,12	0,42	0,38	12,7	14,7	24,7	36,6	459	332
Buck Fogon	0,96	0,77	0,69	0,61	13,3	12,9	26,9	34,0	418	252
Sunstate	0,57	0,60	0,74	0,80	16,3	17,0	31,4	40,0	414	256
AC Vista	0,98	0,88	0,72	0,47	13,7	14,3	26,7	34,1	465	183
Sunstar	0,90	0,82	0,48	0,32	15,1	16,1	28,7	37,7	428	333
<i>Алтайская 70</i>	<i>1,22</i>	1,12	<i>0,21</i>	0,38	<i>14,5</i>	14,7	28,7	36,6	339	332
<i>DL-803-2</i>	<i>1,17</i>	0,80	<i>0,43</i>	0,41	<i>13,1</i>	14,3	25,3	34,2	306	239
<i>Odeta</i>	<i>1,04</i>	0,92	<i>0,32</i>	0,56	<i>14,1</i>	13,9	27,4	33,5	356	251
<i>Zingmai</i>	<i>1,01</i>	0,93	<i>0,08</i>	0,66	<i>14,3</i>	12,9	27,2	30,0	286	218
<i>Среднепоздние сорта (период «всходы – колошение» 42–44 дня)</i>										
Степная нива	0,97	1,16	0,45	1,13	12,0	13,9	23,6	36,3	503	438
Cunningham	0,77	0,86	0,63	0,68	13,8	14,8	26,3	36,0	439	249
Sasia	0,93	0,81	0,49	0,64	14,5	16,3	28,2	36,6	437	185
AC Taber	1,18	1,14	0,60	0,64	12,9	14,1	24,6	33,6	438	250
Tigre	1,04	0,99	0,40	0,49	14,3	16,1	28,7	38,1	447	241
HCP <sub>05</sub>	0,23	0,14	0,31	0,33	0,8	0,7	2,1	2,2	72	53
HCP <sub>05</sub> , 2022 г.	—		—		0,8		1,8		—	

Примечание. Курсивом выделены данные за 2022 г.

Стабильно высокую массу зерна побегов кущения имел сорт Sunstate (+0,32; +0,42 г к Алтайской 70). Хотя в 2021 г. среднепоздние сорта обладали массой зерна с побегов кущения на уровне Степной нивы, в 2023 г. все они достоверно уступили данному стандарту.

Известно об отрицательной взаимосвязи урожайности и содержания белка в зерне пшеницы [25]. В связи с этим не удивительно массовое превосходство сортов с аллелем *Ppd-D1a* по содержанию белка в зерне при меньшем уровне урожайности относительно стандартов. Наибольшим значением данного показателя за

два года исследования характеризовались: Sasia (14,5; 16,3 %), Sunstar (15,1; 16,1 %) и Sunstate (16,3; 17,0 %). По содержанию клейковины в зерне последний сорт также достоверно превосходил стандарт в оба года изучения (31,4; 40,0 %).

По уровню урожайности в 2021 и 2022 гг. 11 сортов с аллелем *Ppd-D1a* достоверно не уступали стандартам, а AC Vista и Odeta даже немного превосходили Алтайскую 70. В 2023 г. ситуация кардинальным образом изменилась: все сорта зарубежной селекции, за исключением Sunstar, сформировали урожайность ниже

стандартов соответствующих групп спелости (от -23% до -58 %), что, возможно, свидетельствует об их неудовлетворительной адаптации к сибирскому типу засухи.

Существенным недостатком, ограничивающим использование некоторых сортов с аллелем *Ppd-D1a* в селекции пшеницы для Сибири, выступает их неустойчивость к прорастанию зерна на корню, что наблюдалось в 2023 г. К таким сортам относятся DL-803-2, Tigre, Cunningham и Sasia.

Для наглядного представления различий между одиннадцатью исследованными сортами с аллелем *Ppd-D1a* и местными стандартами

по комплексу признаков, был проведен кластерный анализ (диаграмма представлена на рисунке). Данный анализ отнес первые и вторые к разным кластерам. Рассматриваемые сорта с аллелем *Ppd-D1a* не были однотипными и также разделились на два субкластера. Первый субкластер (Buck Fogon, AC Vista, Odeta, Zingmai и AC Taber) включает преимущественно среднеранние сорта со средней длиной соломины, второй субкластер (Sunstate, Sunstar, DL-803-2, Cunningham, Sasia и Tigre) – как среднеранние, так и среднепоздние сорта с меньшей длиной соломины.

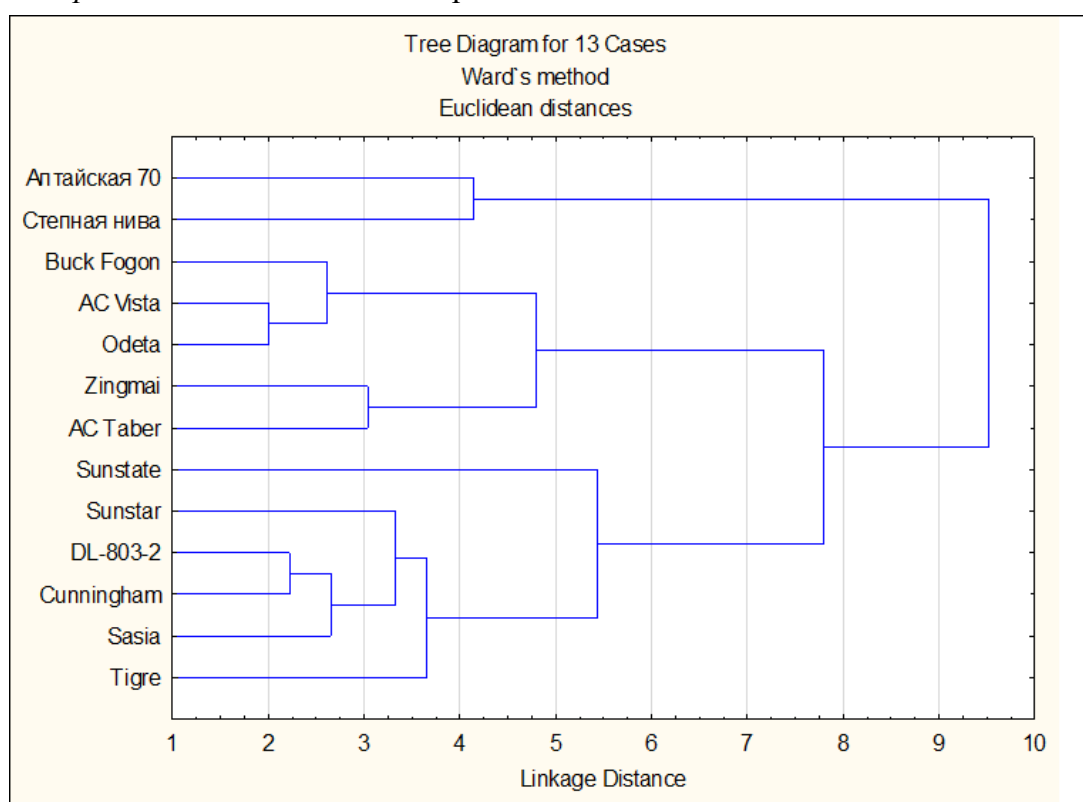


Диаграмма кластерного анализа 13 сортов яровой мягкой пшеницы на основе десяти морфобиологических признаков (2023 г.)

Cluster analysis diagram of 13 spring bread wheat varieties based on ten morphobiological traits (2023)

## ВЫВОДЫ

1. Сорта Buck Fogon, Sunstate и Odeta выколашивались быстрее среднераннего стандартного сорта на 3–6 дней, но формировали достоверно меньшую по сравнению с ним урожайность в один из двух лет исследования.

2. Из одиннадцати изученных сортов с аллелем *Ppd-D1a* урожайность на уровне стандарта за два года изучения продемонстрировал сорт

Sunstar. Он рекомендуется для селекции яровой мягкой пшеницы на скороспелость.

3. Для селекции по элементам структуры урожая рекомендуется сорт Sunstate (высокая продуктивность побегов кущения и наибольшее содержание белка и клейковины в зерне) и AC Taber (высокая продуктивность главного колоса и ее составляющих).

4. Сорты с аллелем *Ppd-D1a* однотипно отличались от местных стандартов при сравнении по агрономическим признакам, однако данные генотипы обладали разнообразием при сравнении друг с другом, о чем свидетельствует результат кластерного анализа.

### БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. *Скороспелость* образцов яровой мягкой пшеницы в условиях Среднего Поволжья / Д.Ф. Асхадуллин, Д.Ф. Асхадуллин, Н.З. Василова [и др.] // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 2022. – Т. 183, № 3. – С. 66–75.
2. *Сравнительная* оценка сортообразцов яровой мягкой пшеницы по комплексу признаков в условиях Центрального района Нечерноземной зоны России / И.Н. Ворончихина, В.С. Рубец, В.В. Ворончихин [и др.] // Достижения науки и техники АПК. – 2021. – Т. 35, № 10. – С. 32–38.
3. Волкова Л.В. Исходный материал для селекции сортов яровой мягкой пшеницы в условиях Кировской области // Вестник НГАУ (Новосибирский государственный аграрный университет). – 2016. – № 2 (39). – С. 7–16.
4. *Скороспелость* и морфотип сортов мягкой пшеницы Западной и Восточной Сибири / С.Э. Смоленская, В.М. Ефимов, Ю.В. Кручинина [и др.] // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2022. – Т. 26, № 7. – С. 662–674.
5. Сидоров А.В. Селекция яровой пшеницы в Красноярском крае: монография. – Красноярск, 2018. – 208 с.
6. *Создание* конкурентоспособных сортов зерновых культур для условий Сибири / И.Е. Лихенко, Г.В. Артемова, Е.А. Салина [и др.] // Труды Кубанского государственного аграрного университета. – 2015. – № 54. – С. 181–185.
7. *Identification* of genetic loci for early maturity in spring bread wheat using the association analysis and gene dissection / A.A. Kiseleva, I.N. Leonova, E.V. Ageeva [et al.] // PeerJ. – 2023. – Vol. 11. – P. e16109.
8. *Comparative* AFLP mapping of Triticum monococcum genes controlling vernalization requirement / J. Dubcovsky, D. Lijavetzky, L. Appendino [et al.] // Theoretical and Applied Genetics. – 1998. – Vol. 97. – P. 968–975.
9. *Allelic* variation at the vernalization genes Vrn-A1, Vrn-B1, Vrn-D1, and Vrn-B3 in Chinese wheat cultivars and their association with growth habit / X.K. Zhang, Y.G. Xiao, Y. Zhang [et al.] // Crop Science. – 2008. – Vol. 48, No. 2. – P. 458–470.
10. Stelmakh A.F. Genetic systems regulating flowering response in wheat // Euphytica. – 1998. – Vol. 100. – P. 359–369.
11. Каталог мировой коллекции ВИР. Выпуск 815. Мягкая пшеница. Молекулярное тестирование аллелей Vrn- и Ppd-генов у допущенных к использованию в Российской Федерации селекционных сортов / Н.С. Лысенко, А.А. Киселева, О.П. Митрофанова [и др.]. – СПб.: ВИР, 2014. – 30 с.
12. Pérez-Gianmarco T.I., Slafer G.A., González F.G. Wheat pre-anthesis development as affected by photoperiod sensitivity genes (Ppd-1) under contrasting photoperiods // Functional plant biology. – 2018. – Vol. 45, Iss. 6. – P. 645–657.
13. *Phenotypic* effects of the flowering gene complex in Canadian spring wheat germplasm / A. Kamran, H.S. Randhawa, C. Pozniak [et al.] // Crop Science. – 2013. – Vol. 53, N 1. – P. 84–94.
14. Лепехов С.Б. Перспектива внедрения аллеля *Ppd-D1a* в сорта яровой мягкой пшеницы в России // Генетика. – 2022. – Т. 58, № 1. – С. 27–34.
15. Eagles H.A., Cane K., Vallance N. The flow of alleles of important photoperiod and vernalisation genes through Australian wheat // Crop and Pasture Science. – 2009. – Vol. 60, N 7. – P. 646–657.
16. *Genetic* variation for flowering time and height reducing genes and important traits in western Canadian spring wheat / H. Chen, N.P. Moakhar, M. Iqbal [et al.] // Euphytica. – 2016. – Vol. 208. – P. 377–390.
17. *Global* status of 47 major wheat loci controlling yield, quality, adaptation and stress resistance selected over the last century / J. Zhao, Z. Wang, H. Liu [et al.] // BMC Plant Biology. – 2019. – Vol. 19, N 1. – P. 1–14.
18. Genetic Resources Information System for Wheat and Triticale – URL: <http://wheatpedigree.net>.
19. *A pseudo-response* regulator is misexpressed in the photoperiod insensitive Ppd-D1a mutant of wheat (Triticum aestivum L.) / J. Beales, A. Turner, S. Griffiths [et al.] // Theoretical and applied genetics. – 2007. – Vol. 115. – P. 721–733.

20. Green revolution 'stumbles' in a dry environment: Dwarf wheat with Rht genes fails to produce higher grain yield than taller plants under drought / S. Jatayev, A. Kurishbayev, L. Zotova [et al.] // *Plant, Cell & Environment*. – 2020. – Vol. 43, N 10. – P. 2355–2364.
21. Effect of variation for major growth habit genes on maturity and yield in five spring wheat populations / N.K. Blake, S.P. Lanning, J.M. Martin [et al.] // *Crop Science*. – 2009. – Vol. 49, N 4. – P. 1211–1220.
22. Agronomic performance of hard red spring wheat isolines sensitive and insensitive to photoperiod / J. Dyck, M. Matus-Cadiz, P. Hucl [et al.] // *Crop science*. – 2004. – Vol. 44, N 6. – P. 1976–1981.
23. Floret development in near isogenic wheat lines differing in plant height / D.J. Miralles, S.D. Katz, A. Colloca [et al.] // *Field Crops Research*. – 1998. – Vol. 59, N 1. – P. 21–30.
24. Sakamoto T., Matsuoka M. Generating high-yielding varieties by genetic manipulation of plant architecture // *Current Opinion in Biotechnology*. – 2004. – Vol. 15. – P. 144–147.
25. Simmonds N.W. Yields of cereal grain and protein // *Experimental Agriculture*. – 1996. – Vol. 32, N 3. – P. 351–356.

## REFERENCES

1. Askhadullin D.F., Askhadullin D.F., Vasilova N.Z., Brykova A.N., *Trudy po prikladnoi botanike, genetike i seleksii*, 2022, Vol. 183, No. 3, pp. 66–75. (In Russ.)
2. Voronchikhina I.N., Rubets V.S., Voronchikhin V.V. Pyl'nev V.V., *Dostizheniya nauki i tekhniki APK*, 2021, Vol. 35, No. 10, pp. 32–38. (In Russ.)
3. Volkova L.V., *Vestnik NGAU (Novosibirskii gosudarstvennyi agrarnyi universitet)*, 2016, No. 2 (39), pp. 7–16. (In Russ.)
4. Smolenskaya S.E., Efimov V.M., Kruchinina Yu.V. Nemtsev B.F., Chepurnov G.Yu., Ovchinnikova E.S., Belan I.A., Zuev E.V., Zhou Chenxi, Piskarev V.V., Goncharov N., *Vavilovskii zhurnal genetiki i seleksii*, 2022, Vol. 26, No. 7, pp. 662–674. (In Russ.)
5. Sidorov A.V., *Selektsiya yarovoi pshenitsy v Krasnoyarskom krae* (Spring wheat breeding in Krasnoyarsk krai), Krasnoyarsk, 2018, 208 p. (In Russ.)
6. Likhenko I.E., Artemova G.V., Salina E.A. Sovetov V.V., Likhenko N.N., Grigor'ev Yu.N., Bakharev A.V., Ponomarenko V.I., Kostikova I.V., Likhenko N.I., Ageeva E.V., Shraiber P.P., *Trudy Kubanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2015, No. 54, pp. 181–185. (In Russ.)
7. Kiseleva A.A., Leonova I.N., Ageeva E.V. et al., Identification of genetic loci for early maturity in spring bread wheat using the association analysis and gene dissection, *PeerJ*, 2023, Vol. 11, pp. e16109.
8. Dubcovsky J., Lijavetzky D., Appendino L. et al., Comparative AFLP mapping of Triticum monococcum genes controlling vernalization requirement, *Theoretical and Applied Genetics*, 1998, Vol. 97, pp. 968–975.
9. Zhang X.K., Xiao Y.G., Zhang Y. et al., Allelic variation at the vernalization genes Vrn-A1, Vrn-B1, Vrn-D1, and Vrn-B3 in Chinese wheat cultivars and their association with growth habit, *Crop Science*, 2008, Vol. 48, No. 2, pp. 458–470.
10. Stelmakh A.F., Genetic systems regulating flowering response in wheat, *Euphytica*, 1998, Vol. 100, pp. 359–369.
11. Lysenko N.S., Kiseleva A.A., Mitrofanova O.P. Potokina E.K., *Katalog mirovoi kolleksii VIR. Vypusk 815. Myagkaya pshenitsa. Molekulyarnoe testirovanie allelei Vrn- i Ppd-genov u dopushchennykh k ispol'zovaniyu v Rossiiskoi Federatsii selektsionnykh sortov* (Catalogue of the VIR global collection. Issue 815. Bread wheat. Molecular testing of alleles of Vrn and Ppd genes in breeding varieties approved for use in the Russian Federation), Saint-Petersburg: VIR, 2014, 30 p. (In Russ.)
12. Pérez-Gianmarco T.I., Slafer G.A., González F.G., Wheat pre-anthesis development as affected by photoperiod sensitivity genes (Ppd-1) under contrasting photoperiods, *Functional plant biology*, 2018, Vol. 45, Iss. 6, pp. 645–657.
13. Kamran A., Randhawa H.S., Pozniak C. et al., Phenotypic effects of the flowering gene complex in Canadian spring wheat germplasm, *Crop Science*, 2013, Vol. 53, No. 1, pp. 84–94.
14. Lepekhov S.B., *Genetika*, 2022, Vol. 58, No. 1, pp. 27–34. (In Russ.)
15. Eagles H.A., Cane K., Vallance N., The flow of alleles of important photoperiod and vernalisation genes through Australian wheat, *Crop and Pasture Science*, 2009, Vol. 60, No. 7, pp. 646–657.
16. Chen H., Moakhar N.P., Iqbal M., et al., Genetic variation for flowering time and height reducing genes and important traits in western Canadian spring wheat, *Euphytica*, 2016, Vol. 208, pp. 377–390.



17. Zhao J., Wang Z., Liu H., et al., Global status of 47 major wheat loci controlling yield, quality, adaptation and stress resistance selected over the last century, *BMC Plant Biology*, 2019, Vol. 19, No. 1, pp. 1–14.
18. <http://wheatpedigree.net>
19. Beales J., Turner A., Griffiths S., et al., A pseudo-response regulator is misexpressed in the photoperiod insensitive Ppd-D1a mutant of wheat (*Triticum aestivum* L.), *Theoretical and applied genetics*, 2007, Vol. 115, pp. 721–733.
20. Jatayev S., Kurishbayev A., Zotova L. et al., Green revolution ‘stumbles’ in a dry environment: Dwarf wheat with Rht genes fails to produce higher grain yield than taller plants under drought, *Plant, Cell & Environment*, 2020, 43, No. 10, pp. 2355–2364.
21. 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 Science*, 2009, Vol. 49, No. 4, pp. 1211–1220.
22. Dyck J., Matus-Cadiz M., Hucl P. et al., Agronomic performance of hard red spring wheat isolines sensitive and insensitive to photoperiod, *Crop science*, 2004, Vol. 44, No. 6, pp. 1976–1981.
23. Miralles D.J., Katz S.D., Colloca A. et al., Floret development in near isogenic wheat lines differing in plant height, *Field Crops Research*, 1998, Vol. 59, No. 1, pp. 21–30.
24. Sakamoto T., Matsuoka M., Generating high-yielding varieties by genetic manipulation of plant architecture, *Current Opinion in Biotechnology*, 2004, Vol. 15, pp. 144–147.
25. Simmonds N.W., Yields of cereal grain and protein, *Experimental Agriculture*, 1996, Vol. 32, No. 3, pp. 351–356.