

УДК 577.22:633.111.1

## **ПОШИРЕННЯ НЕЧУТЛИВИХ ДО ФОТОПЕРИОДУ АЛЕЛІВ *Ppd-D1a*, *Ppd-B1a*, *Ppd-B1c* У ОЗИМИХ СОРТІВ М'ЯКОЇ ПШЕНИЦІ (*TRITICUM AESTIVUM* L.) РІЗНОГО ПОХОДЖЕННЯ**

В.І. ФАЙТ \*, І.А. БАЛАШОВА

Селекційно-генетичний інститут – Національний центр насінництва та сортозведення

Овідіопольська дорога, 3, Одеса, 65036, Україна

E-mail: faygen@ukr.net \*, ibalashova@ukr.net

З застосуванням діагностичних молекулярних маркерів були ідентифіковані генотипи за генами *Ppd-A1*, *Ppd-B1* і *Ppd-D1* 232 сортів озимої м'якої пшениці з різних країн, 161 з яких – українські. Найпоширеним з поміж досліджених сортів виявився алель *Ppd-D1a* (81 %) – з варіюванням від 10 % у сортів США до 92 % у сортів України. Частоти алелів *Ppd-B1a* і *Ppd-B1c* у загальній вибірці незначні – лише 3 і 5 % відповідно. Лocus *Ppd-A1* не мав алельних варіацій, отже, всі 232 генотипів є носіями рецесивного алеля *Ppd-A1*. Взагалі, у сортів виявлено шість різних *Ppd-1* генотипів. У сортів більшості країн виявлено два (Росія) або три (країни Європи, США, Україна) і лише в вибірці сортів Японії, яка доволі нечисельна – чотири *Ppd-1* генотипа. З більшою частотою (75 %) виявлені домінуючі тільки за алелем *Ppd-D1a* генотипи, з варіюванням від 10 (США) до 89 % (Україна). Частоти всіх інших моногенно або дигенно домінуючих генотипів-носіїв генів *Ppd-1*, були досить низькі (від 1 до 4 %). Моногенно домінуючий за *Ppd-B1a* генотип відмічений лише у трьох сортів США, а моногенно домінуючий *Ppd-B1c* – у японського сорту *Norin 1* та у лінії *Triple Dirk C* з Австралії. Генотип з комбінацією алелів *Ppd-D1a Ppd-B1a* ідентифікований у трьох сортів Японії та у киргизького сорту *Еритроспермум 80*, а *Ppd-D1a Ppd-B1c* – у поодиноких сортів Італії, Сербії, Японії і п'яти сортів України. Виявлено суттєво збільшення частки сортів носіїв алелю *Ppd-D1a* і паралельне зменшення частки генотипів рецесивних за трьома генами *Ppd-1* у сортів України і Росії порівняно з сортами країн Європи та сортами США.

**Ключові слова:** *Triticum aestivum* L., озима м'яка пшениця, фотоперіод, *Ppd-1* гени, генотип.

© В.І. ФАЙТ, І.А. БАЛАШОВА, 2022

**Вступ.** У процесі еволюції з метою протидії впливу негативних факторів у рослин сформувалася зворотна система акліматизації, що регулюється світлом (фотоперіодизм) та температурою (яровизація). Яровизація і фотоперіод є основними екологічними сигналами, за якими рослини здатні визначати відповідний час цвітіння, і вони є головними факторами їхньої глобальної адаптованості (Kamran et al, 2014). Залежно від реакції на фотоперіод розрізняють дві групи сортів: чутливі до фотоперіоду, що потребують тривалого дня для індукції цвітіння, та нечутливі до фотоперіоду генотипи, які цвітуть незалежно від тривалості дня. При підвищенні температури навесні нечутливі до фотоперіоду сорти негайно переходять до репродуктивного зростання. В той час сорти, чутливі до фотоперіоду, продовжують вегетативну фазу розвитку доти, доки тривалість дня достатньо збільшиться, щоб задовольнити вимоги до фотоперіоду (Snape et al, 2001).

Для сучасних сортів озимої пшениці України характерна слабка або середня чутливість до фотоперіоду (Stelmakh, Fayt, 2016; Pirysh et al, 2018) що сприяє значному скороченню періоду до колосіння та суттєвому збільшенню урожаю в місцевих умовах (Fayt et al, 2017; Vakuma et al, 2020). Однак слабчутливі до фотоперіоду сорти, частіше всього, характеризуються зниженою зимо-, морозостійкістю.

У контролі різноманіття за фотоперіодичною чутливістю виявлена участь трьох головних генів: *Ppd-A1*, *Ppd-B1* і *Ppd-D1*, які розташовані на гомологічних хромосомах 2A, 2B і

2D відповідно (Low et al, 1978), відносяться до родини псевдо регуляторів PRR і кодують білки, що індуюють локус цвітіння *Vrn3* (*TaFT*) (Yan et al, 2006; Nishida et al, 2013). Аallel *Ppd-D1* розглядається як найпотужніший у забезпеченні нечутливості до фотоперіоду, за яким слідує *Ppd-B1* та *Ppd-A1* (Worland, 1996; Chen et al, 2013). Кожен із генів фотоперіоду розглядається як серія чутливих (рецесивних) і нечутливих (домінантних) алелів, що виникли у наслідок різних мутацій їхніх більш давніх вихідних форм (Shaw et al, 2012; Bentley et al, 2013). Так, Beales et al (2007) зазначили, що домінантний алель гена *Ppd-D1* (*Ppd-D1a*), який зумовлює нейтральну реакцію на фотоперіод, відрізняється від рецесивного алеля *Ppd-D1b* делецією розміром 2089 п.н. у промоторній ділянці гена. Кілька інших мутацій були визначені для диференціації різних фотоперіод чутливих гаплотипів гена *Ppd-D1* (Guo et al, 2010; Chen et al, 2013). Дослідженнями останніх років виявлено існування чотирьох домінантних алелів *Ppd-A1*, які є результатом делеції у промоторі розміром 1085 п.н. або 1027 п.н., або 1117 п.н., або 680 п.н. Наведені алелі позначені *Ppd-A1a.1*, *Ppd-A1a.2*, *Ppd-A1a.3*, *Ppd-A1a.4* відповідно. Перший з них виявлений у виду *T. aestivum* L (Diaz et al, 2012). Два наступних притаманні генотипам виду *T. durum* Desf. (Wilhelm et al, 2009). Останній алель детектовано у малопоширеного виду *T. compactum* Host. (Muterko et al, 2015). Загалом же у гена *Ppd-A1* ідентифіковано більш як 60 гаплотипів, поєднаних у I та II гаплогрупи (Takenaka, Kawahara, 2013).

Для гена *Ppd-B1* показано домінантний алель (*Ppd-B1a.1*), який також є наслідком порушення структури промотора, але, на відміну від домінантних алелів *Ppd-D1a* і *Ppd-A1a* ні як наслідок делеції, а інсерції (Nishida et al, 2013). Іншим механізмом виникнення домінантних (нечутливих) алелів є CNV-мутації, які зумовлюють збільшення кількості копій функціонального гена (Shaw et al, 2012), що притаманно з трьох генів ортологічної серії *Ppd-1* лише гену *Ppd-B1*. Відомі дво, три та чотирикopiesні форми *Ppd-B1*, позначені як *Ppd-B1d*, *Ppd-B1a*, *Ppd-B1c* відповідно (Diaz et al, 2012). Рецесивний алель *Ppd-B1b* копій не має. Також доведена можливість різного рівня метилування

промотора, зокрема у трикопійного алеля (Sun et al, 2014), що впливає на експресивність гена.

На сьогодні запропоновані ПЛР-тести, застосування яких дозволяє детектувати різні алелі генів фотоперіоду *Ppd-D1*, *Ppd-B1* і *Ppd-A1* (Beales et al, 2007; Wilhelm EP et al, 2009; Diaz et al, 2012; Cane et al, 2013; Chen et al, 2013; Takenaka et al, 2013). Ці ПЛР-тести широко застосовуються для ідентифікації і визначення частот поширення альтернативних алелів генів *Ppd-1* у сортів пшениці різних регіонів (Kiss et al, 2014; Langer et al, 2014; Grogan et al, 2016; Whittal et al, 2018). В той же час генофонд пшениці м'якої озимої України за системою генів *Ppd-1* вивчений недостатньо.

Мета даного дослідження полягала у застосуванні діагностичних молекулярних маркерів для ідентифікації алелів генів *Ppd-D1*, *Ppd-B1* і *Ppd-A1*, оцінці частот розповсюдження таких у виборці 232 сортів озимої пшениці різного походження, в тому числі 161 сорту української селекції.

**Матеріал та методи.** В якості вихідного матеріалу використали 232 сорти пшениці м'якої (*Triticum aestivum* L.) озимого типу розвитку різного походження, повний перелік яких наведено у табл. 1. Серед вивчених 161 сорт України, 30 зі країн Європи, 20 – Росії і 10 – США. В вибірці також представлені шість сортів Японії, три – Казахстану та по одному сорту Киргизії та Австралії.

Для виявлення алелів генів родини *Ppd-1* застосували ПЛР-тести, праймери для яких наведені в табл. 2. Маркерування гена *Ppd-D1* проводили згідно рекомендацій Beales (Beales et al, 2007). Даний тест дозволяє ідентифікувати рецесивний алель гена за відсутністю делеції в промоторі – фрагмент 414 п.н. і домінантного алеля *Ppd-D1a* – маркерний продукт 288 п.н. Детекцію алеля *Ppd-B1c* (чотири копії гена) також здійснювали за тестом розробленим Beales (Beales et al, 2007), де маркером є фрагмент ампліфікації 425 п.н. Для виявлення трикопійного гену *Ppd-B1a* застосовували варіант алель-специфічної ПЛР, запропонований Chen (Chen et al, 2013). Маркером даного гена є фрагмент ампліфікації розміром 223 п.н. В якості референтного контролю у першому випадку використовували сорт Chinese Spring, а

у другому – Timstein. Для детекції інтактного стану промотора гена *Ppd-A1* застосовували ПЛР-тест, де наявність фрагмента ампліфікації 452 п.н. свідчить про рецесивний стан даного гена (Wilhelm et al, 2009). Відсутність продукту припускає наявність у промоторі делеції, власливої домінантному алелю.

Екстракцію ДНК здійснювали за допомогою ЦТАБ-буфера із п'яти сухих зернівок або п'яти добових проростків. Реакційний буфер для проведення ПЛР включав: 50 ммоль KCl; 20 mM Tris-HCl, pH 8,4; 2,0 ммоль MgCl<sub>2</sub>; 0,01 % Tween-20; 0,15 ммоль кожного dNTP; 5 пМ кожного праймера; 20 нг ДНК і 1ед.

Таблиця 1. *Ppd-1* генотипи сортів озимої м'якої пшениці різного походження

Генотип	Сорт (країна-оригінал)
<i>Ppd-D1a</i>	Ardito, Mentana (Італія), Danica (Сербія), Lucia, Melodia, Nador, Pengo (Угорщина), Norin 10 (Японія), Radosinska Norma, Velta (Словаччина), Stacy (США), Turkoaz (Болгарія), Аврора, Бирюза, Донская полуинтенсивная, Иришка, Калач 60, Магия, Настя, Омская 2, Омская 3, Омская 4, Омская 5, Светоч, Скороспелка 3б, Спартанка, Феония, Эльвира (Росія), Алия, Дербес, Майра (Казахстан), Альбатрос одеський, Альянс, Антонівка, Астет, Балада миронівська, Безмежна, Борвій, Бриз, Бужанка, Бунчук, Буревісник одеський, Ватажок, Вдала, Вежа миронівська, Верден, Ветеран, Вимпел одеський, Віген, Відповідь одеська, Вікторія одеська, Вінок Поділля, Воздвиженка, Волошкова, Годувальниця одеська, Гордовита, Господиня, Грація миронівська, Гурт, Дарунок, Диканька, Доброчин, Дорідна, Досконала, Економка, Еритроспермум 308-10, Еритроспермум 604, Єдність, Єсенія, Жарвій, Журавка одеська, Заможність, Запашна, Звитяга, Здоба київська, Зелений гай, Землячка одеська, Зиск, Знахідка одеська, Золото України, Золотоколоса, Зорепад, Іванівська остиста, Істина одеська, Каланча, Калинова, Київська остиста, Княгиня Ольга, Колос Миронівщини, Колумбія, Коляда, Красень, Краснопілка, Красуня одеська, Куяльник, Лада одеська, Ладжинка, Лановий, Левада, Легенда миронівська, Леля, Литанівка, Лузанівка одеська, Любава одеська, Лютенька, Максима одеська, Маланка, МІП Валенсія, МІП Княжна, Монолог, Монотип, Монтрей, Мудрість одеська, Нагорода одеська, Небокрай, Нива одеська, Ніконія, Нота одеська, Обрій, Одеська 51, Одеська 66, Одеська 162, Одеська 265, Одеська 266, Одеська 267, Одеська напівкарликова, Одеська чорвоноколоса, Одом, Ольвія, Орійка, Перлина Лісостепу, Пилипівка, Писанка, Південна зірка, Повага, Подяка, Полукарлик 3, Прибой, Приваблива, Прима одеська, Радиславка, Розквіт, Розкішна, Світанкова, СГІ-100, Селянка, Символ одеський, Сирена одеська, Скарбниця, Славна, Сонячна, Спасівка, Статна, Струмок, Тира, Традиція одеська, Турунчук, Ужинок, Унікум, Федорівка, Фермерка, Фрегат, Харківська 11, Харківська 63, Харківська 81, Харківська 105, Харківська 106, Харус, Червона, Шестопапівка, Щедрість одеська, Ювілейна 75, Юннат одеський, Ясногірка (Україна)
<i>Ppd-B1a</i>	Allan, Rio-blanco, Teewon (США)
<i>Ppd-B1c</i>	Norin 1 (Японія), Triple Dirk C (Австралія)
<i>Ppd-D1a Ppd-B1a</i>	Nanbukomugi, Norin 33, Norin 59 (Японія), Еритроспермум 80 (Киргизстан)
<i>Ppd-D1a Ppd-B1c</i>	Viljana, Zlatna dolina (Сербія), Villa Glori (Італія), Kitakamikomugi (Японія), Бригантіна, Експромт, Веснянка, Полянка, Сміла (Україна)
<i>Рецесив за Ppd-1</i>	Alinea, Aristide, Colonia (Франція), Bandit, Decan, Emil, Kalahari, Ronin, Samurai (Німеччина), Black hull, Brewog, Carina, Minturki, Odessa, Winoku (США), Damiano (Італія), Egoica, Thor (Швеція), Guardian, Norman, Rendzvous (Великобританія), Manella (Нідерланди), Vakka (Фінляндія), Гостианум 237, Омская озимая, Оренбургская 48, Северная заря (Росія), Боровиця, Кримка місцева, Лютесценс 238, Миронівська 808, Мільтурум 120, Одеська 3, Одеська 16, Талісман, Ферогінеум 1239, Харківська 4, Харківська 20, Чайка, Юр'євка (Україна)

Тақ-полімерази. Об'єм реакційної суміші – 20 мкл. Ампліфікація: денатурація – 94 °С – 2 хв (початкова), далі 30 с; 60 °С – 30 с відпал, елонгація 72 °С – 50 с; 35 циклів, заключна елонгація – 72 °С – 3 хв. Для проведення ампліфікації використовували ампліфікатор «Терцик» («ДНК-технологія», Росія). Продукти ампліфікації фракціонували в 10%-ному поліакріламидному гелі, а їхню візуалізацію в ПААГ проводили забарвленням 0,012 М AgNO<sub>3</sub>. Молекулярну масу продуктів ампліфікації визначали відносно маркерів рUC19/MspI.

Статистичну обробку отриманих результатів проводили за загально відомими методами (Rokitskiy, 1973).

**Результати.** Були ідентифіковані генотипи 232 сортів м'якої пшениці озимого типу розвитку різного географічного походження за генами *Ppd-A1*, *Ppd-B1*, *Ppd-D1* (табл. 1). У сортів, що вивчали, не виявлено поліморфізму за локусом *Ppd-A1*. У всіх досліджених сортів в процесі ампліфікації ДНК відмічена наявність маркерного фрагменту розміром 452 п.н., що вказувало на відсутність делеції в промоторі та присутність в генотипах рецесивного алелю *Ppd-A1*.

Паралельно у сортів дослідженої вибірки виявлені носії домінантних і рецесивних алелів генів *Ppd-D1* (рис. 1) і *Ppd-B1* (рис. 2 та 3).

У загальній вибірці сортів зі значною частотою поширений алель *Ppd-D1a* – 81 ± 2,6 %, або 187 сортів (табл. 3). Даний алель виявлений

у сортів усіх країн та у сортів країн Європи, а його частка варіювала від 10 % у сортів США до 92 % у сортів України. У сортів України та Росії, які істотно не розрізнялися між собою ( $t = 1,31$  при  $t_{0,05} = 1,96$ ), спостерігали суттєве збільшення частки сортів носіїв алеля *Ppd-D1a* порівняно з вибірками сортів США ( $t = 8,43$  при  $t_{0,05} = 1,96$  та 5,38 при  $t_{0,05} = 2,05$  відповідно) і країн Європи ( $t = 5,30$  та 2,92 відповідно при  $t_{0,05} = 1,96$ ). Останні дві вибірки теж достовірно не розрізнялися між собою ( $t = 2,52$  при  $t_{0,05} = 1,96$ ).

Частка сортів носіїв алеля *Ppd-B1a* в загальній вибірці в 27 разів ( $t = 27,85$  при  $t_{0,05} = 1,96$ ), а алеля *Ppd-B1c* – майже в 16 разів менша ( $t = 25,76$  при  $t_{0,05} = 1,96$ ).

При цьому частоти алелів *Ppd-B1a* і *Ppd-B1c* були низькими (3–5 %) і суттєво не розрізнялися між собою ( $d = 2 \pm 1,8$  %). Алель *Ppd-B1a* виявлений тільки у трьох сортів США, трьох – Японії, а також у киргизького сорту Еритроспермум 80. Наявність алеля *Ppd-B1c* відмічали у кількох сортів України та у поодиноких – Італії, Сербії, Японії та австралійської лінії Triple Dirk C.

У підсумку у сортів, що вивчали, ідентифіковано шість різних *Ppd-1* генотипів: рецесивні за трьома генами *Ppd-1*, моногенно домінантні за *Ppd-D1a* або *Ppd-B1a*, або *Ppd-B1c* і дигенно домінантні за *Ppd-D1a Ppd-B1c* або *Ppd-D1a Ppd-B1a* генам. При цьому у вибірці сортів Росії виявлено тільки два генотипи: моногенно домінантний за алелем *Ppd-D1a* і рецесивний

Таблиця 2. Послідовності праймерів та очікувані розміри продуктів ПЛР для маркування генів *Ppd-D1a*, *Ppd-Db*, *Ppd-B1a*, *Ppd-B1c*, *Ppd-A1b*

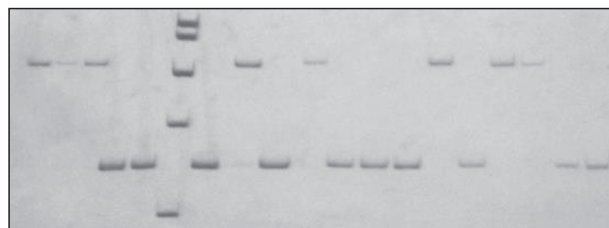
Ген	Праймер	Послідовність праймера	Розмір фрагменту, п.н.
<i>Ppd-D1a/Ppd-D1b</i>	Ppd-D1_F	acgcctcccactacactg	288 п.н./414 п.н. (Beales et al, 2007)
	Ppd-D1_R1	cactggtgtagctgagatt	
	Ppd-D1_R2	tgttggtcaaacagagagc	
<i>Ppd-B1c</i>	PpdB1_2copyL	taactgctcgtcacaagtgc	425 п.н. (Beales et al, 2007)
	PpdB1_2copyR	ccggaacctgaggatcatc	
<i>Ppd-B1a</i>	PpdB1son_L	ccaggegagtgatttacaca	223 п.н. (Chen et al, 2013)
	PpdB1son_R	gggcacgttaacacacctt	
<i>PpdA1b</i>	durum_Ag5del_F2	tgtcacccatgcactctgtt	452 п.н. (Wilhelm et al, 2009)
	durum_Ag5del_R2	ctggtccaagaggaaacac	



за трьома генами *Ppd-1*. У сортів США, країн Європи, України, окрім зазначених вище двох генотипів, відмічена наявність ще одного генотипу. Для сортів США це моногенно домінантний за алелем *Ppd-B1a*, а для сортів країн Європи і України – дигенно домінантний за алелями *Ppd-D1a Ppd-B1c* генотип. Лише у шести сортів Японії ідентифіковано чотири різних *Ppd-1* генотипи (табл. 4). У загальній вибірці 232 озимих сортів з більшою частотою поширений моногенно домінантний за алелем *Ppd-D1a* генотип (174 зразки, або  $75 \pm 2,8 \%$ ). Частоти всіх інших моногенно чи дигенно домінантних генотипів-носіїв генів *Ppd-1* були доволі низькими (від 1 до 4 %), суттєво не розрізнялися між собою, за виключенням моногенно домінантних за алелем *Ppd-B1c* або *Ppd-B1a*, з одного боку, і дигенно домінантного за генами *Ppd-D1a Ppd-B1c* генотипу, з іншого боку. Частота перших двох генотипів достовірно менша від такої другого ( $t = 2,00$  при  $t_{0,05} = 1,96$  в обох випадках). Частота рецесивного за генами *Ppd-1* генотипу складала в загальній вибірці  $17 \pm 2,5 \%$  (40 сортів), що достовірно більше на  $13 \pm 2,8 \%$  ( $t = 4,64$  при  $t_{0,05} = 1,96$ ) такої дигенно домінантного *Ppd-D1a Ppd-B1c* і суттєво менше на  $58 \pm 3,8 \%$  ( $t = 15,26$  при  $t_{0,05} = 1,96$ ) моногенно домінантного за алелем *Ppd-D1a* генотипів.

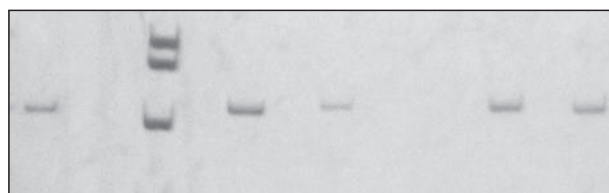
Встановлено суттєве збільшення, на  $56 \pm 9,5$  і  $79 \pm 9,8 \%$  ( $t = 5,89$  і  $8,06$  при  $t_{0,05} = 1,96$ ) частки моногенно домінантних за алелем *Ppd-D1a* і паралельне зменшення на  $49 \pm 9,2$  і  $52 \pm 15,68 \%$  ( $t = 5,33$  і  $3,33$  при  $t_{0,05} = 1,96$ ) частки рецесивного за генами *Ppd-1* генотипу у сортів України порівняно з вибірками сортів країн Європи і США відповідно. Аналогічну закономірність відмічали і у сортів Росії відносно двох останніх вибірок, але вона виражена в меншій мірі.

**Обговорення.** Отримані у дослідженні результати підтвердили існуючі уявлення щодо поширення домінантних алелів *Ppd-1*, присутність яких знижує реакцію на фотоперіод і прискорює проходження етапу до колосіння, в залежності від тривалості світлового дня у зоні вирощування. Так, у вивченій вибірці сортів більше різноманіття за кількістю *Ppd-1* генотипів спостерігали у японських сортів. У шести сортів виявили чотири різних генотипи.



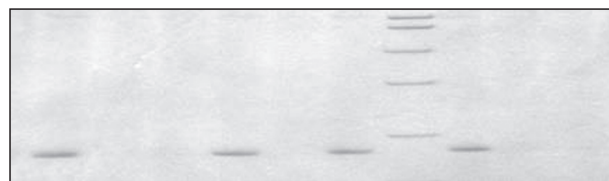
1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19

**Рис. 1.** Маркерування алелів гену *Ppd-D1* озимих сортів пшениці м'якої різного походження: 1 – Одеська 3; 2 – Одеська 16; 3 – Харківська 4; 8 – Северная заря; 10 – Egoica; 14 – Black hull; 16 – Odessa; 17 – Minturki – носії рецесивного алелю *Ppd-D1*; 4 – Харківська 11; 5 – Дорідна; 7 – Антонівка; 9 – Аврора; 11 – Ardito; 12 – Zlatna dolina; 13 – Biljana; 15 – Stacy; 18 – Norin 33; 19 – Nanbu-Komugi – носії домінантного алелю *Ppd-D1a*; 6 – маркер молекулярної ваги pUC-19/MspI



1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14

**Рис. 2.** Детекція гену *Ppd-B1c* у озимих сортів м'якої пшениці з різних еколого-географічних зон за наявністю маркерного фрагменту 425 п.н: 1 – Chinese Spring (контрольний зразок); 2 – Антонівка, 3 – Борвій, 4 – маркер молекулярної ваги pUC-19/MspI, 5 – Харківська 105; 6 – Бригантіна; 7 – Дорідна; 8 – Експромт; 9 – Славна; 10 – Velta; 11 – Alinea; 12 – Villa Glori, 13 – Damiano, 14 – Triple Dirk C



1 2 3 4 5 6 7 8 9 10

**Рис. 3.** Детекція гену *Ppd-B1a* по типу Sonora 64 у озимих сортів м'якої пшениці з різних еколого-географічних зон за наявністю маркерного фрагменту 223 п.н: 1 – Timstein (контрольний зразок), 2 – Stacy, 3 – Danica, 4 – Teewon, 5 – Norin 1, 6 – Norin 33, 7 – маркер молекулярної ваги pUC-19/MspI, 8 – Еритроспермум 80, 9 – Алия, 10 – Дербес

У сорту Norin 10 детектований ген *Ppd-D1a*, у Norin 1 – *Ppd-B1c*. Сортам Norin 33, Norin 59 і Nanbukomugi притаманна комбінація алелів *Ppd-D1a* і *Ppd-B1a*, а сорту Kitakamikomugi – *Ppd-D1a* і *Ppd-B1c*. У вибірці японських озимих сортів не виявлено зразків з присутністю тільки рецесивних алелів *Ppd-1* і моногенно домінантних за геном *Ppd-B1a* сортів, що, перш за все, є наслідком незначної чисельності вибірки. Разом з тим Seki et al, (2013) серед 29 озимих сортів острова Хоккайдо у 12 відмітили присутність в генотипі алеля *Ppd-A1a*, а у 7 – алеля *Ppd-D1a*. В той же час більшість японських сортів пшениці, за виключенням тих, що вирощуються в регіоні Хоккайдо, мали нечутливий до фотоперіоду алель *Ppd-D1a*, а у частини з них – паралельно присутній у генотипі ген *Ppd-B1a* (Seki et al, 2011). При цьому ди-

генно домінантний генотип *Ppd-D1a Ppd-B1a* характерний для найбільш скоростиглих сортів (Tanio, Kato, 2007). Сорт Nanbukomugi, у якого ідентифікований дигенно домінантний генотип *Ppd-D1a Ppd-B1a*, колосився найбільш рано серед більш ніж 100 сортів і в умовах Півдня Степу України (Fayt et al, 2011). Серед інших досліджених азійських сортів домінантний *Ppd-D1a* алель виявлений у трьох сортів з південного Казахстану. У киргизького сорту Еритроспермум 80 були присутні у генотипі одразу два домінантних алелі *Ppd-D1a* і *Ppd-B1a*. У родоводі всіх чотирьох зазначених сортів Центральної Азії присутній сорт Безоста 1 або Скороспілка 3б, які є донорами алеля *Ppd-D1a*. Алель *Ppd-B1a*, імовірно, успадкований сортом Еритроспермум 80 від одного з місцевих старовинних сортів.

Таблиця 3. Частоти алелів *Ppd-D1a*, *Ppd-B1a* и *Ppd-B1c* у вибірках озимих сортів м'якої пшениці різного походження

Країна, регіон	n	<i>Ppd-D1a</i>		<i>Ppd-B1a</i>		<i>Ppd-B1c</i>		Рецесив	
		n	P ± Sp	n	P ± Sp	n	P ± Sp	n	P ± Sp
США	10	1	10 ± 9,5	3	30 ± 14,5	0	0 ± 7,7	6	60 ± 15,5
Росія	20	16	79 ± 9,1	0	0 ± 4,5	0	0 ± 4,5	4	21 ± 9,1
Європа	30	13	43 ± 9,0	0	0 ± 3,1	3	10 ± 5,5	17	57 ± 9,0
Україна	161	148	92 ± 2,1	0	0 ± 0,6	5	3 ± 1,3	13	8 ± 2,1
Інші	11	9	82 ± 11,6	4	36 ± 14,5	3	27 ± 13,4	0	0 ± 7,1
Всього	232	187	81 ± 2,6	7	3 ± 1,1	11	5 ± 1,4	40	17 ± 2,5

Примітка. n – кількість сортів у вибірці, p – частота алеля,  $S_p$  – стандартна похибка.

Таблиця 4. Частоти *Ppd-1* генотипів у вибірках озимих сортів м'якої пшениці різного походження

Країна, регіон	n	<i>Ppd-D1a</i>		<i>Ppd-B1a</i>		<i>Ppd-B1c</i>		<i>Ppd-D1a Ppd-B1a</i>		<i>Ppd-D1a Ppd-B1c</i>		Рецесив	
		n	P ± Sp	n		n		n		n		n	
США	10	1	10 ± 9,5	3	30 ± 14,5	0	0 ± 7,7	0	0 ± 7,7	0	0 ± 7,7	6	60 ± 15,5
Росія	20	16	80 ± 8,9	0	0 ± 4,5	0	0 ± 4,5	0	0 ± 4,5	0	0 ± 4,5	4	20 ± 8,9
Європа	30	10	33 ± 9,2	0	0 ± 3,1	0	0 ± 3,1	0	0 ± 3,1	3	10 ± 5,5	17	57 ± 9,0
Україна	161	143	89 ± 2,5	0	0 ± 0,6	0	0 ± 0,6	0	0 ± 0,6	5	3 ± 1,3	13	8 ± 2,1
Інші	11	4	36 ± 14,5	0	0 ± 7,1	2	18 ± 11,6	4	36 ± 14,5	1	9 ± 8,6	0	0 ± 7,1
Всього	232	174	75 ± 2,8	3	1 ± 0,7	2	1 ± 0,7	4	2 ± 0,9	9	4 ± 1,3	40	17 ± 2,5

Примітка. n – кількість сортів у вибірці, p – частота генотипа,  $S_p$  – стандартна похибка.

Серед 10 сортів США тільки у сорту *Stacy* відмічена наявність у генотипі гена *Ppd-D1a*, який зумовлює нечутливість до скорочення тривалості дня. У трьох сортів ідентифікований моногенно домінантний за геном *Ppd-B1a* генотип. Домінантні алелі *Ppd-D1a* і *Ppd-B1a* успадковані наведеними сортами, в основному, від мексиканських ярих сортів. Інші шість сортів США не є носіями домінантних алелів *Ppd-D1a* або *Ppd-B1a* або *Ppd-B1c*. Grogan et al, (2016) при вивченні колекції озимої пшениці США відмічали наявність у 71 % зразків алеля *Ppd-D1b* і у 29 % – *Ppd-D1a*. Паралельно 57 % сортів є носіями рецесивного алеля *Ppd-B1b*, а 43 % – домінантного *Ppd-B1a*. І тільки у шести сортів (2 %), що є продуктом селекційних програм Півдня США, був виявлений домінантний алель *Ppd-A1a*. При цьому автори відмічають поступове зниження частки чутливих до фотоперіоду алелів *Ppd-A1b*, *Ppd-B1b* і *Ppd-D1b* в геноплазме Великих рівнин США в останньому сторіччі.

Серед досліджених в даному повідомленні 30 європейських озимих переважають сорти з сильною реакцією на фотоперіод. Зокрема, у 17 сортів (в основному з країн Північної, Західної і Центральної Європи) не виявлено в генотипі домінантних алелів генів *Ppd-1*. В той же час у 10 озимих сортів Угорщини, Словаччини, Сербії, Італії, Болгарії відмічена присутність в генотипі алеля *Ppd-D1a*. У італійського сорту *Villa Glori* детектована комбінація алелів *Ppd-D1a Ppd-B1c*, успадкована ним від японського сорту *Akakomugi*. Сорт *Villa Glori* присутній в родоводі сербських сортів *Biljana* і *Zlatna dolina*, в генотипі яких присутні обидва вище зазначених домінантні алелі. Низька частота домінантних алелів генів *Ppd-D1* і *Ppd-B1* у озимих сортів країн Європи була помічена і раніше. За даними Langer et al (2014), 18 % генотипів мали алель *Ppd-D1a*, а 82 % – фотоперіод чутливий алель *Ppd-D1b*. Для більшості генотипів (382 зразка) була характерна наявність однієї копії (*Ppd-B1b*), 21 – двох копій (*Ppd-B1d*) і для п'яти – трьох копій (*Ppd-B1a*) гена *Ppd-B1*. Сорти з однією копією гена *Ppd-B1* превалювали у всіх регіонах, а сорти з двома копіями в сортиментатах більш південних країн. Kiss et al. (2014) відмічали у своєї роботі більш високу частоту домінантних алелів генів *Ppd-D1* і

*Ppd-B1* у вибірці озимих сортів країн Європи, 58 і 17 % відповідно. Автори повідомили про відмінності у частотах розподілу *Ppd-1* генотипів між географічними регіонами Європи. Частота домінантних за алелями генів *Ppd-D1* і *Ppd-B1* генотипів вища у сортів країн Східної, Південної і Південно-Східної Європи. При цьому частота моногенно домінантного за геном *Ppd-D1a* генотипу може досягати 81 % у сортів країн Східної Європи, а дигенно домінантного за генами *Ppd-D1* і *Ppd-B1* – 40 % у сортів країн Південно-Східної Європи.

Теза щодо зростання частот поширення гена *Ppd-D1* у сортів країн Східної, Південної і Південно-Східної Європи підтверджується як даними ідентифікації сортів озимої м'якої пшениці, зареєстрованих у Чехії в 1981–2007 рр. та Словаччині в 1976–2005 рр. (Sír et al, 2010), Болгарії в 1960–2003 рр. (Kolev et al, 2010), Хорватії в 1931–2008 рр. (Petrović et al, 2012), так і результатами даного дослідження сортів Росії та України.

У сортів Росії виявлено всього два генотипи: з присутністю тільки рецесивних алелів *Ppd-1* і моногенно домінантний за геном *Ppd-D1a*. При цьому частка першого складала 20, а другого – 80 %. Подібне співвідношення зазначених генотипів в вибірці сортів Росії відмічали і раніше (Фомина, 2018). В той же час Langer et al, (2014) стверджували про наявність у всіх проаналізованих 13 сортів Росії гена *Ppd-D1a*. Паралельно у одного з них детектований алель *Ppd-B1a*, у трьох – *Ppd-B1d*, а у решти сортів одна копія гена *Ppd-B1* (*Ppd-B1b*).

Найбільшою за кількістю зразків у даному дослідженні є вибірка сортів України. У ній представлені сорти чотирьох основних центрів селекції в країні: Селекційно-генетичного інституту – Національного центру насінництва та сортовивчення (86 сортів), Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва (24 сорти), Миронівського інституту пшениці ім. В.С. Ремесла і Інституту фізіології і генетики НАН України (36 сортів), а також п'ять сортів селекції Полтавської державної аграрної академії, шість сортів державних селекційних станцій (Біла церква, Суми, Черкаси) і чотири сорти селекції трьох українських приватних компаній. Українські сорти озимої м'якої пшениці, в основному, є носіями алеля *Ppd-D1a*, який

присутній у генотипі 148 (92 %) з 161 сортів. На початку 70-х років минулого сторіччя ген *Ppd-D1a* був інтродукований від російського сорту Безоста 1 та його мутанту Краснодарський карлик 1 у перші короткостеблові сорти одеської селекції: Одеська напівкарликова, Одеська 51, Прибой та інші. У подальшому, в якості одного з компонентів схрещування, на півдні України широко використовували ярий американський сорт Red River 68 і споріднені до нього мексиканські ярі сорти, від яких ген *Ppd-D1a* був перенесений у сорти Обрій, Промінь, Одеська 133, Ольвія та інші. В свою чергу сорти Бригантіна, Бриз, Вимпел одеський, Лузанівка одеська, Дальницька та інші успадкували ген *Ppd-D1a* від сортів колишньої Югославії, зокрема Zlatna dolina. У останнього ідентифікований *Ppd-D1a Ppd-B1c* генотип. У родовах сортів інших селекційних центрів України, в якості донору гену *Ppd-D1a* частіше використовували сорти Безоста 4 та Безоста 1, їхні похідні, в тому числі одеської селекції, та ярі мексиканські і озимі сорти Болгарії та Румунії.

Раніше, при аналізі декількох десятків українських озимих сортів, не було виявлено доміантних носіїв гена *Ppd-B1a.1* або *Ppd-B1c*, або *Ppd-B1a* (Filimonov et al, 2018; Chebotar et al, 2019). У даній роботі не проводилася детекція доміантного алеля *Ppd-B1a.1*, що виник у наслідок інсерції в промоторі, а також двокопійного гена *Ppd-B1d*. Виходячи з інформації про родовід українських озимих сортів, імовірність ідентифікації алеля *Ppd-B1a.1* є досить низькою. Даний алель виявлений тільки у десятка споріднених японських сортів (Seki et al, 2011) і не зустрічається в інших регіонах. Маркірування алеля *Ppd-B1d* не проводили, в першу чергу через відсутність простого і надійного ПЛР-тесту, оснований на поліморфізмі двокопійного алеля.

Серед українських озимих сортів не виявлено моногенно доміантних за геном *Ppd-B1a* і дигенно доміантних *Ppd-D1a Ppd-B1a* генотипів, що може бути наслідком використання в селекційних програмах в якості донорів певних ознак сортів з моногенно доміантним *Ppd-D1a* контролем. Разом з тим у вивченій вибірці сортів України ідентифіковано п'ять сортів – носіїв алеля *Ppd-B1c*. Від схрещування Zlatna dolina/Одеська 51 одержано сорт

Бригантіна, єдиний серед одеських озимих, у якого ідентифікований дигенно доміантний *Ppd-D1a Ppd-B1c* генотип. Серед досліджених сортів МІП ім. В.С. Ремесла аналогічна комбінація генів виявлена у сортів Веснянка, Експромт, Сміла, Полянка. Алель *Ppd-B1c* сорт Експромт, скоріш за все, успадкував від болгарського сорту Тракія, в родоводі якого присутні італійські сорти (Vlasenko et al, 2012). За виключенням сорту Веснянка, у інших сортів, одержаних за участі сорту Експромт (Колумбія, Золотоколоса, Ясногірка, Славна), як і у одеських озимих, створених за участі сорту Бригантіна (Бриз, Федорівка, Фрегат, Символ одеський) алель *Ppd-B1c* не виявлено. Імовірно, дигенно доміантний *Ppd*-контроль у українських озимих є випадковим явищем.

Частка рецесивних генотипів у вибірці сортів України складає всього 8 %. Рецесивні генотипи характерні для стародавніх сортів (створених до 70-х років минулого сторіччя) всіх селекційних центрів країни. Разом з тим такі генотипи відмічені у окремих сучасних сортів Лісостепу України (зокрема селекції Миронівського інституту пшениці ім. В.М. Ремесла та Інституту фізіології рослин і генетики НАН України).

**Висновки.** Ідентифіковані генотипи за генами *Ppd-1* 232 сортів озимої м'якої пшениці різного походження. З трьох доміантних алелів найбільше поширення спостерігали у алеля *Ppd-D1a* (81 %). Такий виявлено тільки у одного сорту США і у 92 % сортів України. Частоти алелів *Ppd-B1a* і *Ppd-B1c* в загальній вибірці зовсім малі (3 і 5 % відповідно). Алель *Ppd-B1a* виявлений тільки у семи, а алель *Ppd-B1c* – у 11 сортів, при цьому у більшості з них – одночасно з алелем *Ppd-D1a*.

У загальній вибірці сортів виявлено шість різних *Ppd-1* генотипів. У вибірках більшості країн – два (Росія) або три (країни Європи, США, Україна) і лише у вибірці сортів Японії, яка є досить малочисельною, – чотири *Ppd-1* генотипу. З більшою частотою (74 %) виявлені доміантні тільки за алелем *Ppd-D1a* генотипи, з варіюванням від 10 (США) до 89 % (Україна). Частоти моногенно доміантних за алелями *Ppd-B1a* або *Ppd-B1c* (обидва біля 1 %) генотипів в загальній вибірці суттєво не відрізнялися від нуля. Перший відмічений лише



у трьох сортів США, а другий — у японського сорту Norin 1 і лінії Triple Dirk C з Австралії. Дигенно домінуючі генотипи *Ppd-D1a Ppd-B1a* поширені в загальній вибірці з відносно низькою частотою (2 %) та ідентифіковані тільки у трьох сортів Японії і одного киргизького сорту Еритроспермум 80. З децю більшою частотою (4 %) в загальній вибірці виявлений дигенно домінуючий *Ppd-D1a Ppd-B1c* генотип, що притаманний поодиноким сортам Італії, Сербії, Японії і п'яти сортам України.

**Дотримання етичних стандартів.** Ця стаття не містить будь-яких досліджень за участю людей і хребетних тварин в якості об'єктів дослідження.  
**Конфлікт інтересів.** Автори заявляють про відсутність конфлікту інтересів.

**Фінансування.** Це дослідження не фінансувалося будь-яким грантом від фінансових установ уряду, комерційного або некомерційного сектору.

DISTRIBUTION OF PHOTOPERIOD-INSENSITIVE ALLELES *Ppd-D1a*, *Ppd-B1a*, *Ppd-B1c* IN WINTER COMMON WHEAT CULTIVARS (*TRITICUM AESTIVUM* L.) OF VARIOUS ORIGIN

V.I. Fait, I.A. Balashova

Plant Breeding and Genetics Institute — the National Center of Seed and Cultivar Investigation

E-mail: faygen@ukr.net, ibalashova@ukr.net

The diagnostic molecular markers were used to identify the genotypes by genes *Ppd-A1*, *Ppd-B1*, and *Ppd-D1* of 232 winter common wheat cultivars from different countries, including 161 from Ukraine. Among the studied cultivars, the most common allele was *Ppd-D1a* (81 %), ranging from 10 % in the US cultivars to 92 % in the cultivars from Ukraine. The pedigree analysis showed that Bezosta 1, Red river 68, and Zlatna Dolina cultivars were donors of the *Ppd-D1a* gene in Ukrainian common wheat cultivars. Almost all cultivars, created in Ukraine from 1970s to the present day, have been carriers of *Ppd-D1a*. The incidence of the *Ppd-B1a* and *Ppd-B1c* alleles in the total sampling was negligible — only 3 and 5 % respectively. Locus *Ppd-A1* did not have allele variations, thus all 232 genotypes were the carriers of the recessive allele *Ppd-A1*. In general, six different *Ppd-1* genotypes were detected in the cultivars. Two (Russia) or three (the EU, the USA, Ukraine) *Ppd-1* genotypes were found in the cultivars from most countries. Four *Ppd-1* genotypes were found only in Japanese cultivars, the sampling of which was quite small. Higher incidence (75 %) was

found only for the genotypes, dominant by the *Ppd-D1a* allele, ranging from 10 % (USA) to 89 % (Ukraine). The incidence of all other monogenously or digenously dominant genotypes-carriers of *Ppd-1* genes was rather low (from 1 to 4 %). Monogenously *Ppd-B1a* dominant genotype was observed only in three cultivars from the USA, and monogenously dominant *Ppd-B1c* — in the Japanese cultivar Norin 1 and the Triple Dirk C line from Australia. The genotype from the *Ppd-D1a Ppd-B1a* allele combination was identified in three cultivars from Japan and the Kyrgyz cultivar Erythrospermum 80, and *Ppd-D1a Ppd-B1c* — in single cultivars from Italy, Serbia, Japan, and five cultivars from Ukraine. There was a significant increase in the share of *Ppd-D1a* allele carriers and a simultaneous decrease in the proportion of genotypes, recessive in terms of three *Ppd-1* genes in Ukrainian and Russian cultivars, as compared with European and US cultivars.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Bakuma AO, Popovych YuA, Motsnyy II, Chebotar GO, Chebotar SV. (2018) Effects of the *Ppd-D1a* allele on growth rates and agronomical traits in wheat detected by the application of analogous lines Cytol Genet 52(5):343–352. doi: 10.3103/S009545271805002X
- Beales J, Turner A, Griffiths S, Snape JW, Laurie DA. (2007) A pseudo-response regulator is misexpressed in the photoperiod insensitive *Ppd-D1a* mutant of wheat (*Triticum aestivum* L.) Theor Appl Genet 115:721–733 doi: 10.1007/s00122-007-0603-4
- Bentley AR, Horsnell R, Werner CP, Turner AS, Rose GA, Bedard C, Howell P, Wilhelm EP, Mackay IJ, Howells RM, Greenland A, Laurie DA, Gosman N. (2013) Short, natural, and extended photoperiod response in BC2F4 lines of bread wheat with different Photoperiod-1 (*Ppd-1*) alleles J Exp Bot 64(7):1783–1793. doi: 10.1093/jxb/ert038
- Chebotar G, Bakuma A, Filimonov V, Chebotar S. (2019) Haplotypes of *Ppd-D1* gene and alleles of *Ppd-A1* and *Ppd-B1* in ukrainian bread wheat varieties. Visnyk of the Lviv University Series Biology 80:82–89 doi: 10.30970/vlubs.2019.80.10
- Chen F, Gao M, Zhang J, Zuo A, Shang X, Cui D. (2013) Molecular characterization of vernalization and response genes in bread wheat from the Yellow and Huai Valley of China BMC Plant Biol 13:199. doi: 10.1186/1471-2229-13-199
- Diaz A, Zikhali M, Turner A, Isaac P, Laurie D. (2012) Copy number variation affecting the *Photoperiod-B1* and *Vernalization-A1* genes is associated with altered flowering time in wheat (*Triticum aestivum*) PLoS One 7(3):e33234. doi: 10.1371/journal.pone.0033234
- Fayt VI, Balashova IA, Sivolap YuM. (2011) Mapping of QTL associated with heading time in winter

- wheat Cytol Genet 45(5):35–40 doi: 10.3103/S0095452711050045
- Fayt VI, Pogrebnyuk EA, Balashova IA, Stelmakh AF. (2017) Identification and effects of alleles of *Ppd-B1* gene on agronomically valuable traits in recombinant-inbred lines of wheat Fiziol rast genet 49:36–46. (In Russian)
- Filimonov VM, Bakuma AA, Chebotar GA, Burdenyuk-Tarasevich LA, Chebotar SV. (2018) PCR-analysis of photoperiodic sensitivity genes in bread wheat varieties from Bilatserkovska experimental breeding station. Visn Ukr tov-va genety'kiv i selekcioneriv 16(2):217–226. (In Russian)
- Fomina EA, Dmitrieva TM, Malyshev SV, Urbanovich OYu. (2018) Molecular and genetic characteristics of the collection of wheat varieties (*Triticum aestivum* L.) by the allelic composition of the photoperiod sensitivity gene *Ppd-D1* and genes encoding the *Cbf* factors of the *Fr-B2* locus. Molekulyarnaya i prikladnaya genetika 25:7–14. (In Russian)
- Grogan SM, Brown-Guedira G, Haley SD, McMaster GS, Reid SD, Smith J, Byrne PF. (2016) Allelic variation in developmental genes and effects on winter wheat heading date in the US Great Plains PloS One 11(4):e0152852. doi: 10.1371/journal.pone.0152852
- Guo Z, Song Y, Zhou R, Ren Z, Jia J. (2010) Discovery, evaluation and distribution of haplotypes of the wheat *Ppd-D1* gene New Phytologist 186:841–851
- Kamran A, Iqbal M, Spaner D. (2014) Flowering time in wheat (*Triticum aestivum* L.): a key factor for global adaptability Euphytica 197:1–26 doi: 10.1007/s10681-014-1075-7
- Kiss T, Balla K, Veisz O, Long L, Bedu Z, Griffiths S, Isaac P, Karsai I. (2014) Allele frequencies in the *VRN-A1*, *VRN-B1* and *VRN-D1* vernalization response and *PPD-B1* and *PPD-D1* photoperiod sensitivity genes, and their effects on heading in a diverse set of wheat cultivars (*Triticum aestivum* L.) Mol Breed 34(2):297–310. doi: 10.1007/s11032-014-0034-2
- Kolev S, Ganeva G, Christov N, Belchev I, Kostov K, Tsenov N, Rachovska G, Landgeva S, Ivanov M, Abu Mhadi N, Todorovska E. (2010) Allele variation in loci for adaptive response and plant height and its effect on grain yield in wheat. Biotechnol Biotechnol 24(2):1807–1813
- Langer SM, Longin CFH, Würschum T. (2014) Flowering time control in European winter wheat Plant Sci 5:537–562. doi: 10.3389/fpls.2014.00537
- Law CN, Sutka J, Worland AJ. (1978) A genetic study of day-length response in wheat Heredity 41(2):185–191
- Muterko A, Kalendar R, Cockram J, Balashova I. (2015) Discovery, evaluation and distribution of haplotypes and new alleles of the *Photoperiod-A1* gene in wheat Plant Mol Biol 88:149–1642 doi: 10.1007/s11103-015-0313-2
- Nishida H, Yoshida T, Kawakami K, Fujita M, Long B, Akashi Y, Laurie DA, Kato K. (2013) Structural variation in the 5' upstream region of photoperiod-insensitive alleles *Ppd-A1a* and *Ppd-B1a* identified in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) and their effect on heading time Mol Breed 31(1):27–37 doi: 10.1007/s11032-012-9765-0
- Petrović S, Marić S, Čupić T, Drezner G, Karsai I. (2012) Distribution of allelic variants of hexaploid wheat germplasm at *Xgwm261* and *Ppd-D1* locus Poljoprivreda 18(2):25–29
- Pirych AV, Bulavka NV, Yurchenko TV. (2018) Photoperiodic sensitivity and vernalization requirement of winter wheat varieties (*Triticum aestivum* L.) of myronivka breeding Grain Crops 2(2):261–266. doi: 10.31867/2523-4544/0034
- Rokitskiy PF. (1973) Biologicheskaya statistika. Moscow: Kolos (In Russian)
- Seki M, Chono M, Matsunaka H, Fujita M, Oda S, Kubo K, Kiribuchi-Otobe C, Kojima H, Nishida H, Kato K. (2011) Distribution of photoperiod-insensitive alleles *Ppd-B1a* and *Ppd-D1a* and their effect on heading time in Japanese wheat cultivars Breed Sci 61(4):405–412. doi: 10.1270/jsbbs.61.405
- Seki M, Chono M, Nishimura T, Sato M, Yoshimura Y, Matsunaka H, Fujita M, Oda S, Kubo K, Kiribuchi-Otobe C, Kojima H, Nishida Y, Kato K. (2013) Distribution of photoperiod-insensitivity and its effect on heading time in Japanese wheat cultivar Breed Sci 63(3):309–316. doi: 10.1270/jsbbs.63.309
- Shaw LM, Turner AS, Laurie DA. (2012) The impact of photoperiod insensitive *Ppd-1a* mutations on the photoperiod pathway across the three genomes of hexaploid wheat (*Triticum aestivum*) The Plant J 71: 1–84. doi: 10.1111/j.1365-313X.2012.04971.x
- Síp V, Chrpvá J, Žofajová A, Pánková K, Užík M, Snape JW. (2010) Effects of specific *Rht* and *Ppd* alleles on agronomic traits in winter wheat cultivars grown in middle Europe Euphytica 172(2):221–233. doi: 10.1007/s10681-009-0049-7
- Snape JW. (2001) The genetics of adaptation in wheat and its role in maximizing yield potential Hereditas 23(1):46–47
- Stelmakh AF, Fayt VI. (2016) Winter bread wheat adaptivity may be improved by increasing photosensitivity and vernalization requirement. Zbirnyk naukovykh prats SHI – NTsNS 27:103–108. (In Russian)
- Sun H, Guo Z, Gao L, Zhao G, Zhang W, Zhou R, Wu Y, Wang H, An Y. (2014) DNA-methylation pattern of Photoperiod-B1 is associated with photoperiod

- insensitivity in wheat (*Triticum aestivum*) New Phytologist 204:682–692 doi: 10.1111/nph.12948
- Takenaka S, Kawahara T. (2013) Evolution of tetraploid wheat based on variations in 5' UTR regions of *Ppd-A1*: evidence of gene flow between emmer and timopheevi wheat Genet Resour Crop Evol 60(7):2143–2155
- Tanio M, Kato K. (2007) Development of near-isogenic lines for photoperiod-insensitive genes, *Ppd-B1* and *Ppd-D1*, carried by the Japanese wheat cultivars and their effect on apical development Breed Sci 57:65–72
- Vlasenko V.A., Kochmarskyi V.S., Koliuchyi V.T., Kolomiets L.A., Khomenko S.O., Solona V.Y. (2012) Seleksiina evoliutsiia myronivskykh pshenyts. Myronivka. (In Ukrainian)
- Whittal A, Kaviani M, Graf R, Humphreys G, Navabi A. (2018) Allelic variation of vernalization and photoperiod response genes in a diverse set of North American high latitude winter wheat genotype PLoS One 13(8):e0203068. doi: 10.1371/journal.pone.0203068
- Wilhelm EP, Turner AS, Laurie DA. (2009) Photoperiod insensitive *Ppd-A1a* mutations in tetraploid wheat (*Triticum durum* Desf.) Theor Appl Genet 118(2):285–294. doi: 10.1007/s00122-008-0898-9
- Worland AJ. (1996) The influence of flowering time genes on environmental adaptability in European wheats Euphytica 89(1):49–57 doi: 10.1007/BF00015718
- Yan L, Fu D, Li C, Blechl A, Tranquilli G, Bonafede M. (2006) The wheat and barley vernalization gene VRN3 is an orthologue of FT Proc Natl Acad Sci USA 103(5):19581–19586. doi: 10.1073/pnas.0607142103

Надійшла в редакцію 04.08.21  
Після доопрацювання 21.09.21  
Прийнята до друку 18.03.22