

Изучение межфазного периода «всходы–колошение» у исходных родительских форм и гибридов тритикале с разными генами *Vrn*

П.И. Стёпочкин , М.В. Емцева

Сибирский научно-исследовательский институт растениеводства и селекции – филиал Федерального исследовательского центра Института цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирская область, пос. Краснообск, Россия

Разнообразие тритикале по генам *Vrn*, влияющим на длительность межфазного периода «всходы–колошение» и общую продолжительность вегетационного периода растений, меньше, чем у пшеницы. Для его расширения и дальнейшего применения в селекционных программах получены гибриды с использованием четырех линий октаплоидных тритикале с разными генами *Vrn* и двух селекционных линий озимого сорта Сирс 57. Цель данной работы – сравнительное изучение продолжительности межфазного периода «всходы–колошение» у исходных родительских форм и гибридов тритикале F_3 с разным сочетанием пар доминантных генов *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1* и *Vrn-D4*. Показано, что по силе фенотипического проявления комбинаций этих генов (чем короче межфазный период «всходы–колошение», тем сильнее действие генов) октаплоидные гибриды составляют следующий ряд: $(VrnA1 \times VrnD1) \geq (VrnB1 \times VrnD1) \geq (VrnA1 \times VrnD4) = (VrnA1 \times VrnB1) > (VrnD1 \times VrnD4)$, а гибриды октаплоидных тритикале с гексаплоидными – $(VrnD1 \times \text{Сирс } 57) > (VrnB1 \times \text{Сирс } 57) \geq (VrnD4 \times \text{Сирс } 57/2/4) > (VrnB1 \times \text{Цекад } 90/5)$. По степени проявления доминантных генов гибриды от разноплоидных скрещиваний не отличались от исходных материнских октаплоидных форм. Сочетание двух доминантных генов у гибридов (кроме комбинации *VrnD1* \times *VrnD4*) в гомозиготном или гетерозиготном состоянии в генотипе растений укоротило межфазный период «всходы–колошение» по сравнению с родительскими формами, а в результате совместного действия генов *VrnA1* и *VrnD1* возникли растения с самым коротким межфазным периодом «всходы–колошение» по сравнению со всеми изученными формами тритикале.

Ключевые слова: октаплоидные и гексаплоидные тритикале; гибридизация; межфазный период «всходы–колошение»; доминантные гены *Vrn*.

Study of the interphase period “shoots–earring” of the initial parental forms and hybrids of triticale with different *Vrn* genes

P.I. Stepochkin , M.V. Emtseva

Siberian Research Institute of Plant Production and Breeding – Branch of the Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Krasnoobsk, Novosibirsk region, Russia

The diversity of triticale *Vrn* genes influencing the duration of the interphase period “shoots–earring” and the total length of the growing period of plants is lesser than that of wheat. For its diversification and breeding purposes, hybrids were made by using the original parental forms – an original collection of isogenic lines of octaploid triticale with different *Vrn* genes, as well as by using breeding lines of hexaploid triticale and a winter variety, Sirs 57. The aim of this work was to conduct a comparative study of the duration of the interphase period “shoots–earring” in the initial parental forms and triticale F_3 hybrids having different combinations of pairs of the dominant genes *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1* and *Vrn-D4*. It is shown that, according to the strength of the phenotype expression of the gene pairs (the shorter the interphase period “shoots–earring”, the stronger the activity of the genes), octaploid hybrids ranged as following: $(VrnA1 \times VrnD1) \geq (VrnB1 \times VrnD1) \geq (VrnA1 \times VrnD4) = (VrnA1 \times VrnB1) > (VrnD1 \times VrnD4)$, and the hybrids between octaploid and hexaploid triticales have the following order: $(VrnD1 \times \text{Sirs } 57) > (VrnB1 \times \text{Sirs } 57) \geq (VrnD4 \times \text{Sirs } 57/2/4) > (VrnB1 \times \text{Tsekad } 90/5)$. At the level of expression of the dominant genes, the hybrids obtained from the crosses of different levels of ploidy did not differ from the original maternal octaploid forms. The combination of two dominant genes in the hybrids, except for the combination *VrnD1* \times *VrnD4*, in homozygous or heterozygous state in the genotype of plants shortened the interphase period “shoots–earring” in comparison with the parental forms and the joint action of the *VrnA1* and *VrnD1* genes resulted in the emergence of plants with the shortest interphase period in comparison with all triticale forms studied.

Key words: octaploid and hexaploid triticale; hybridization; interphase period of “shoots–earring”; dominant genes *Vrn*.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Стёпочкин П.И., Емцева М.В. Изучение межфазного периода «всходы–колошение» у исходных родительских форм и гибридов тритикале с разными генами *Vrn*. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2017;21(5):530-533. DOI 10.18699/VJ17.22-o

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Stepochkin P.I., Emtseva M.V. Study of the interphase period “shoots–earring” of the initial parental forms and hybrids of triticale with different *Vrn* genes. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2017;21(5):530-533. DOI 10.18699/VJ17.22-o (in Russian)

Яровые сорта тритикале в Сибири занимают пока гораздо меньшие площади возделывания, чем озимые. Одна из причин – относительная позднеспелость. Вследствие гибридного происхождения и частичной несбалансированности многие биологические процессы у тритикале протекают медленнее, чем у пшеницы, потому что фазы колошения, цветения и налива зерна растянуты (Махалин, 1992). У пшенично-ржаных амфиплоидов период от колошения до цветения длится пять-восемь дней, в то время как у пшеницы – около двух-трех дней (Шульдин, 1981). Фаза тестообразной спелости у тритикале более продолжительна и у отдельных образцов может достигать трех недель (Фёдорова, 1983), а созревание наступает на 3–20 дней позже по сравнению с пшеницей (Махалин, 1992; Стёпочкин, 2008).

За тип развития (яровой, озимый, факультативный), а также продолжительность вегетационного периода пшеницы и ржи отвечают гены *Vrn* (response to vernalization – реакция на яровизацию). Пшеница имеет гены *Vrn-A1*, *Vrn-B1* и *Vrn-D1*, расположенные в длинных плечах хромосом 5A, 5B и 5D соответственно (Worland, 1996; Fu et al., 2005), а также ген *Vrn-D4* в околоцентромерном районе хромосомы 5D (Yoshida et al., 2010) и ген *Vrn-B3* в коротком плече хромосомы 7B (Yan et al., 2006). Рожь обладает геном *Vrn-R1* в длинном плече хромосомы 5R (Plaschke et al., 1993). Доминантное состояние гена *Vrn* обуславливает яровой тип развития, а рецессивное – озимый (Pugsley, 1971). Изучение изогенных и замещенных линий пшеницы с доминантными генами *Vrn-A1*, *Vrn-B1* и *Vrn-D1* показало, что эффект каждого из этих генов заключается в определении разной продолжительности этапа II органогенеза, который соответствует фазе кушения (Воронин, Стельмах, 1985), а также в продолжительности фаз кушения и выхода в трубку (Košner, Pánková, 2004). Сильнее всех на сокращение фазы кушения влияет доминантный ген *Vrn-A1*, слабее – доминантный ген *Vrn-B1* (Воронин, Стельмах, 1985; Košner, Pánková, 2004).

Многие исследователи при весеннем севе озимых растений обнаруживали в популяциях культур пшеницы, ржи, а также тритикале появление спонтанных яровых мутантов (Рутц, Леонтьев, 1969; Wexelsen, 1969; Стёпочкин, 2008). Причина их возникновения до сих пор не известна. В качестве возможных механизмов могут быть генетические мутации, в том числе в регуляторных участках генов *Vrn*, или же эпигенетические изменения. Последние, как было показано S.N. Oliver с коллегами (2009), могут изменять конформацию хроматина в области промоторов *Vrn* генов, тем самым модулируя уровень их транскрипции. На появление спонтанных яровых мутантов тритикале влияют условия вегетации в годы репродукции семян амфидиплоида и проведения опыта, а также длительность срока хранения семян – при его увеличении частота возникновения яровых мутантов повышается (Стёпочкин, 2008). Все мутантные формы тритикале при посеве осенью в разной степени перезимовывают, что указывает на то, что они развиваются по типу двуручек – растений, способных развиваться как по яровому, так и по озимому типу, что определяется, по мнению некоторых исследователей, генами *Vrn-B1* (Стельмах, 1985), *Vrn-D1*, *Vrn-D4* (Zhang

et al., 2008) либо «слабым» аллелем доминантного гена *Vrn-A1* (Ригин и др., 1985).

Работ по сравнительному изучению тритикале, несущих разные комбинации генов *Vrn*, по длительности периода «всходы–колошение» растений мало. Они проводились лишь на материале, гомозиготном по генам *Vrn* (Стёпочкин, 2009; Емцева, Стёпочкин, 2014).

Цель данной работы – сравнительное изучение продолжительности периода «всходы–колошение» у исходных родительских форм и гибридов тритикале F₃ с разным сочетанием доминантных генов *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1* и *Vrn-D4*.

Материалы и методы

Исследования проводили у гибридов F₃ от скрещивания в 2014 г. тритикале как одного, так и двух разных уровней пloidности.

Гибриды 8х тритикале, сочетающие в генотипе два разных доминантных гена *Vrn*, создаются для получения нового коллекционного и селекционного материала октаплоидных тритикале. Скрещивания 8х тритикале с озимым пшенично-ржаным амфиплоидом 6х делали для создания в дальнейшем серии гексаплоидных пшенично-ржаных амфиплоидов по разным доминантным генам *Vrn*.

Все родительские формы, за исключением озимого сорта Сирс 57, переходят к генеративному развитию при весеннем севе без предварительной яровизации проростков или растений. Две гексаплоидные селекционные формы, Сирс 57/2/4 и Цекад 90/5, способны также перезимовывать по типу озимых форм, таких, как 6х Сирс 57. Они являются потомством седьмого поколения растений, способных переходить к генеративному развитию без яровизации и выделенных из озимых сортов Сирс 57 и Цекад 90, созданных в СибНИИРС.

Октаплоидные тритикале получены при искусственном удвоении числа хромосом гаплоидных пшенично-ржаных гибридов от скрещиваний линий мягкой пшеницы Triple Dirk – доноров разных доминантных генов *Vrn* и сорта озимой ржи Короткостебельная 69 (Стёпочкин, 2009). Потомство каждого гомозиготного по всем генам растения размножали изолированно для предотвращения переопыления. Отклонения по каким-либо признакам в пределах популяции семьи объясняются наличием анеуплоидных растений, что типично для цитогенетически нестабильного октаплоидного уровня.

Весной 2016 г. семена гибридов, четырех родительских 8х форм и трех 6х форм тритикале, высевали в открытый грунт. Число растений в пределах комбинации скрещивания было не менее 40.

Фенологические наблюдения проводили на протяжении всей вегетации растений. Для характеристики экспрессии генов *Vrn* выбрали межфазный период «всходы–колошение», в конце которого растения находятся на этапе VIII органогенеза (Куперман и др., 1982).

Результаты статистически обработаны по стандартным программам электронной таблицы EXEL.

Результаты и обсуждение

Первое поколение от проведенных в 2014 г. скрещиваний октаплоидных форм между собой и с гексаплоидными

The duration of the shoots–earring interval in F_3 plants of different combinations of parental triticale forms

Combinations, parental triticale forms	Shoots–earring, days	Range of the dates of the start of the short shoots–earring interphase period, days	Percentage of plants with short shoots–earring interphase periods
8x <i>VrnA1</i> × 8x <i>VrnD1</i>	55.3 ± 1.7	43–49	18.0
8x <i>VrnB1</i> × 8x <i>VrnD1</i>	57.7 ± 1.9	47–53	27.5
8x <i>VrnA1</i> × 8x <i>VrnD4</i>	59.2 ± 2.0	44–50	17.5
8x <i>VrnA1</i> × 8x <i>VrnB1</i>	59.7 ± 1.5	46–51	6.0
8x <i>VrnD1</i> × 8x <i>VrnD4</i>	74.2 ± 0.7**	66–72	7.5
8x <i>VrnD1</i> × 6x Sears 57	68.3 ± 1.7	49–55	6.7
8x <i>VrnB1</i> × 6x Sears 57	71.7 ± 1.4	58–64	7.5
8x <i>VrnD4</i> × 6x Sears 57 /2/4	73.6 ± 1.6	65–71	10
8x <i>VrnB1</i> × 6x Cecad 90/5	78.8 ± 1.7*	64–70	7.5
8x <i>VrnA1</i>	65.1 ± 2.0	62–68	96
8x <i>VrnD1</i>	66.3 ± 0.7	62–68	82
8x <i>VrnB1</i>	71.3 ± 0.9	66–72	70
8x <i>VrnD4</i>	74.6 ± 1.2*	64–70	18
6x Cecad 90/5	76.0 ± 0.8	70–76	68
6x Sears 57 /2/4	76.2 ± 0.9	70–76	52

Differences within 8x triticale groups and hybrid triticale populations (8x × 8x) and (8x × 6x) are significant at * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$.

растениями не было выровненным по некоторым признакам растений: «кустистость», «облиственность», «озерненность», «длительность вегетационного периода». Очевидно, большая вариация признаков была обусловлена наличием анеуплоидных растений, что характерно для тритикале октаплоидного уровня (Стёпочкин, 2008). Второе поколение, полученное в 2015 г., оказалось гораздо более разнообразным по всем изученным признакам, что объясняется рекомбинацией хромосом, генов, анеуплоидией, особенно у гибридов от разноплоидных скрещиваний. В популяциях гибридов F_2 всех комбинаций появлялись единичные растения, не перешедшие к генеративному развитию, что можно объяснить выщеплением рецессивных гомозиготных форм или элиминацией хромосом, несущих доминантные гены *Vrn*. Были также растения, которые начали выколашиваться спустя более чем 80 дней вегетации и сформировавшие неполноценные семена. Для изучения третьего поколения выбирали полноценные семена с растений, которые выколашивались не позднее чем через 60 дней вегетации.

В третьем поколении также появлялись отдельные кустиющиеся растения озимого типа в пределах каждой комбинации скрещивания и растения с длительным периодом вегетации, но были также и такие, у которых фаза «всходы–колошение» была короче, чем у обеих родительских форм. Это обусловило несколько больший размах изменчивости по данному признаку у гибридов, по сравнению с исходными родительскими формами. За исключением гибридов комбинации *VrnD1* × *VrnD4*, у популяций гибридов других комбинаций скрещивания средняя продолжительность межфазного периода «всходы–колошение» растений была короче, чем у обеих родительских форм. Скорее всего, это связано с аддитивным эффектом двух доминантных генов *Vrn* у гомозиготных и гетерозиготных растений.

Гены *Vrn* по силе фенотипического проявления у мягкой пшеницы составляют ряд *Vrn1* (*VrnA1*) > *Vrn3* (*VrnD1*) > *Vrn4* (*VrnD4*) ≥ *Vrn2* (*VrnB1*) (Гончаров, Ригин, 1989; Гончаров, 2012). У октаплоидных тритикале, полученных на основе изогенных линий Triple Dirk, этот ряд фенотипов сохраняется, что было показано нами ранее (Стёпочкин, 2008, 2009) и подтверждается в данной работе на примере признака продолжительности межфазного периода «всходы–колошение». Однако различия недостоверны между популяциями растений по генам *VrnA1* и *VrnD1* (таблица).

Средние значения данного признака позволяют судить о степени экспрессии пары доминантных генов *Vrn* у изученных форм гибридов. По силе фенотипического проявления (чем короче фаза, тем сильнее проявление) гибриды у октаплоидных гибридов составляют следующий ряд: (*VrnA1* × *VrnD1*) ≥ (*VrnB1* × *VrnD1*) ≥ (*VrnA1* × *VrnD4*) = (*VrnA1* × *VrnB1*) > (*VrnD1* × *VrnD4*); у гибридов октаплоидных тритикале с гесаплоидными – ряд (*VrnD1* × Сирс 57) > (*VrnB1* × Сирс 57) ≥ (*VrnD4* × Сирс 57/2/4) > (*VrnB1* × Цекад 90/5).

Несмотря на то что процесс стабилизации у гибридов F_3 еще не закончен, особенно при разноплоидных скрещиваниях, где помимо рекомбинации генов, вероятно, не завершён процесс стабилизации уровня плоидности, полученные результаты позволяют утверждать, что сочетание двух доминантных генов, *VrnA1* и *VrnD1*, в одном организме растения укорачивает межфазный период «всходы–колошение» по сравнению с другими вариантами сочетаний двух доминантных генов у октаплоидных амфилоидов и исходными родительскими формами, что говорит об аддитивном эффекте этих генов. Ген *VrnD1* на фоне гена *VrnD4* у октаплоидных амфилоидов не проявился, так как гибриды с сочетанием обоих этих генов по данному признаку не отличаются от исходной родительской формы, несущей доминантный ген *VrnD4*.

Гибриды от разноploидных скрещиваний комбинации *VrnB1* × Цекад 90/5 отличались самым длительным периодом «всходы–колошение». Также довольно продолжительным периодом характеризовались и другие гибриды этого типа скрещиваний. В целом популяции разноploидных гибридов, видимо, состояли из доминантных гомозигот и гетерозигот по одному из генов, *VrnB1*, *VrnD1* и *VrnD4*, и по экспрессии этих генов они не отличались от исходных материнских форм октаploидных тритикале. Скорее всего, две мутантные отцовские формы-двуручки, Цекад 90/5 и Сирс 57/2/4, либо не имели доминантных генов яровости, так же, как и озимый сорт Сирс 57, и были яровыми эпимутантами, либо имели слабые их аллели, согласно гипотезе Б.В. Ригина с коллегами (1985).

Эта группа гибридов характеризовалась небольшой долей рано выколосившихся (в пределах недельного интервала) растений. Но наименьший процент таких растений (6 %) отмечен у гибридов октаploидных тритикале комбинации *VrnA1* × *VrnB1* (см. таблицу). Исходные родительские формы, кроме *VrnD4*, обладали высокой долей таких растений, что косвенно свидетельствует об их большей выравненности по данному признаку и более высокой их цитогенетической стабильности, чем у гибридных популяций.

Таким образом, сочетание двух доминантных генов, особенно *VrnA1* и *VrnD1*, в гомозиготном или гетерозиготном состоянии в генотипе октаploидных растений большинства гибридов F_3 укорачивает период «всходы–колошение», и у селекционера есть возможность в последующих поколениях выбрать константные формы тритикале с более укороченным вегетационным периодом. Отбором наиболее ранних растений из популяций гибридов от разноploидных скрещиваний можно будет создать в последующих поколениях серию линий гексаploидных тритикале с идентифицированными доминантными генами *Vrn*. Получаемый гибридный материал представляет интерес как теоретический – для дальнейших генетических исследований, так и практический – для селекционного использования.

Acknowledgments

This work was supported by State Budgeted Project 0324-2016-0001.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

References

- Emtseva M.V., Stepochkin P.I. Peculiarities of the duration of the vegetation period and time of the beginning of the phases of development in octaploid and hexaploid triticale under artificial conditions of growing. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK = Achievements of Science and Technology of AIC*. 2014;7:3–6. (in Russian)
- Fedorova T.N. Problems of breeding and cytogenetics of triticale. *Selskokhozyaystvennaya Biologiya = Agricultural Biology*. 1983; 10:15–19. (in Russian)
- Fu D., Szűcs P., Yan L., Helguera M., Skinner J.S., von Zitzewitz J., Hayes P.M., Dubcovsky J. Large deletions within the first intron in *VRN-1* are associated with spring growth habit in barley and wheat. *Mol. Genet. Genomics*. 2005;273:54–65.
- Goncharov N.P. *Sravnitel'naya genetika pshenits i ikh sorodichey* [Comparative genetics of wheat and their related species]. Novosibirsk: "Geo" Publ., 2012. (in Russian)

- Goncharov N.P., Rigin B.V. K voprosu o chisle dominantnykh genov *Vrn*, opredelyayushchikh yarovoy tip razvitiya [To the question on the number of dominant *Vrn* genes, which determine the spring type of development]. *Trudy po prikladnoi botanike, genetike i selektsii = Proceedings on Applied Botany, Genetics, and Breeding*. Leningrad, 1989;128:71–74. (in Russian)
- Košner J., Pánková K. Chromosome substitutions with dominant loci *Vrn-1* and their effect on developmental stages of wheat. *Czech. J. Genet. Plant Breed*. 2004;2(40):37–44.
- Kuperman F.M., Rzhanova E.I., Murashev V.V., Lvova I.N., Sedova E.A., Ahundova V.A., Shcherbina I.P. *Biologiya razvitiya kul'turnykh rasteniy* [The Biology of development of cultivated plants]. Moscow: Vysshaya Shkola Publ., 1982. (in Russian)
- Mahalin M.A. *Mezhrodovaya gibridizatsiya zernovykh kolosovykh kul'tur* [Intergeneric hybridization of cereals]. Moscow: Nauka Publ., 1992. (in Russian)
- Oliver S.N., Finnegan E.J., Dennis E.S., Peacock W.J., Trevaskis B. Vernalization-induced flowering in cereals is associated with changes in histone methylation at the *VERNALIZATION1* gene. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2009;106:8386–8391.
- Plaschke J., Börner A., Xie D.X., Koebner R.M.D., Schlegel R., Gale M.D. RFLP mapping of genes affecting plant height and growth habit in rye. *Theor. Appl. Genet*. 1993;85:1049–1054.
- Pugsley A.T. A genetic analysis of the spring-winter habit of growth in wheat. *Aust. J. Agric. Res.* 1971;22:21–31.
- Rigin B.V., Svejnek S.N., Bulavka N.V. Genotypy obraztsov yarovoy myagkoy pshenitsy po genam, kontroliruyushchim tip razvitiya. [The genotypes of samples of spring soft wheat for the genes controlling the development]. *Katalog mirovoy kolleksii Vsesoyuznogo instituta rastenievodstva im. N.I. Vavilova* [The catalogue of world collection of the All-Union Institute of plant growing by N.I. Vavilov]. Leningrad: VIR Publ., 1985;427. (in Russian)
- Rutts R.I., Leontiev S.I. Ozimye pshenitsy pri vesennem vyseve v usloviyakh lesostepi Omskoy oblasti [Winter wheat at spring sowing in conditions of forest-steppe of the Omsk region]. *Tr. Om. SKhI* [Proceed. of Omsk agricultural Institute]. 1969;67:57–67. (in Russian)
- Shulyndin A.F. *Tritikale – novaya zernovaya i kormovaya kul'tura*. [Triticale – a new grain and forage crop]. Kiev: Urozhay Publ., 1981. (in Ukrainian)
- Stelmakh A.F. Genotype of typical facultative plants of soft wheat having the loci *Vrn1-3*, and *Ppdl-3*. *Nauchno-tekhnicheskii byulleten Vsesoyuznogo selektsionno-geneticheskogo instituta = Scientific and Technological Bulletin of the All-Union Plant Breeding and Genetics Institute*. Odessa, 1985;56(2):15–20. (in Ukrainian)
- Stepochkin P.I. Formoobrazovatel'nye protsessy v populyatsiyakh tritikale [The processes of plant forms emergency in populations of triticale]. Novosibirsk: Siberian branch. The Research Institute's of Siberian branch of RAAS, 2008. (in Russian)
- Stepochkin P.I. Development and study of a set of triticale forms as to the *Vrn* genes. *Sibirskiy Vestnik Selskokhozyaystvennoy Nauki = Siberian Herald of Agricultural Sciences*. 2009;11:26–32. (in Russian)
- Voronin A.N., Stelmakh A.F. Etapy organogeneza u pochty izogennykh po lokusam *Vrn1-3* liniy myagkoy pshenitsy [Stages of organogenesis have nearly isogenic at the loci *Vrn1-3* of soft wheat lines]. *Scientific-Techn. bull. WSGI*. 1985;55:19–23. (in Russian)
- Wexelsen H. Studies on the genetic basis of spring and winter forms in diploid and tetraploid rye (*Secale cereale* L.). *Meldinger fra Norges Landbrukshoegskole*. 1969;24(48):1–15.
- Worland A.J. The influence of flowering time genes on environmental adaptability in European wheats. *Euphytica*. 1996;89:49–57.
- Yan L., Fu D., Li C., Blechl A., Tranquilli G., Bonafede M., Sanchez A., Valarik M., Yasuda S., Dubcovsky J. The wheat and barley vernalization gene *Vrn-3* is an orthologue of *FT*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2006;104:19581–19586.
- Yoshida T., Nishida H., Zhu J., Nitcher R., Distelfeld A., Akashi Y., Kato K., Dubcovsky J. *Vrn-D4* is a vernalization gene located on the centromeric region of chromosome 5D in hexaploid wheat. *Theor. Appl. Genet*. 2010;120:543–552.
- Zhang X.K., Xiao Y.G., Zhang Y., Xia X.C., Dubcovsky J., He J.H. Allelic variation at the vernalization genes *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1* and *Vrn-B3* in Chinese wheat cultivars and their association with growth habit. *Crop Sci*. 2008;48:458–470.