ISSN 1029-8940 (Print)
ISSN 2524-230X (Online)
УДК 575.73:633.11
https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-4-282-291

Поступила в редакцию 07.04.2026
Received 07.04.2026

О. А. Орловская, К. К. Яцевич, Л. В. Милько, А. В. Кильчевский

Институт генетики и цитологии Национальной академии наук Беларуси, Минск, Республика Беларусь

АНАЛИЗ ГЕНОВ, АССОЦИИРОВАННЫХ С МАССОЙ ТЫСЯЧИ ЗЕРЕН, У ЛИНИЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ С ИНТРОГРЕССИЯМИ ЧУЖЕРОДНОГО ГЕНЕТИЧЕСКОГО МАТЕРИАЛА

Аннотация. Из всех компонентов урожайности пшеницы (*Triticum aestivum* L.) особенно большое значение имеет масса 1 000 зерен (Thousand Grain Weight, TGW) как наиболее стабильный признак с высокой наследуемостью. Масса зерна определяется главным образом его размером (длиной и шириной). В данном исследовании в коллекции 40 линий мягкой пшеницы с интрогрессией генетического материала видов рода *Triticum* и 15 родительских генотипов изучен полиморфизм генов *TaGW2-6A*, *TaGW2-6B*, *TaTGW6-A1*, *TaGs3-4A*, *TaGs5-3A*, *TaGs3-D1*, *TaGASR7-A1*, *TaCKX6-D1*, *TaD11-2A*, *TaCYP78A5*, участвующих в формировании размера зерновки, для выявления их связи с массой зерна, а также оценена возможность сочетания высокой TGW и качества зерна у линий пшеницы с чужеродным генетическим материалом. Установлено, что данные гены оказывают значимый вклад в изменчивость изученных признаков, за исключением генов *TaGW2-6A* и *TaD11-2A*, для которых не выявлена роль в формировании морфометрических показателей и TGW соответственно. Во всей коллекции доля благоприятных гаплотипов/аллелей большинства генов была на высоком уровне (60,0–100,0 %). У генотипов с высокой TGW чаще всего отмечено следующее сочетание гаплотипов: *TaGS3-D1a*, *H1c*, *Hap-6A-G*, *Hap-6B-2*, *TaD11-2A-HapI* и *Ap-HapII*.

В среднем за двухлетний период у интрогрессивных линий длина зерновки была значимо выше, а ширина – значимо ниже, чем у сортов; TGW была больше, чем у родительских форм, но статистически значимо – только по сравнению с сородичами мягкой пшеницы. 19 интрогрессивных линий из 40 исследованных достоверно превышали исходный сорт по TGW, при этом 11 из них также характеризовались высокими показателями по содержанию белка и клейковины в зерне, что указывает на возможность создания линий с включением чужеродного генетического материала, сочетающих высокую массу и качество зерна.

Ключевые слова: мягкая пшеница, сородичи пшеницы, интрогрессивные линии пшеницы, гены, регулирующие размер зерна, масса тысячи зерен

Для цитирования: Анализ генов, ассоциированных с массой тысячи зерен, у линий мягкой пшеницы с интрогрессиями чужеродного генетического материала / О. А. Орловская, К. К. Яцевич, Л. В. Милько, А. В. Кильчевский // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. – 2026. – Т. 71, № 4. – С. 282–291. https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-4-282-291

Olga A. Orlovskaya, Kanstantsyia K. Yatsevich, Larisa V. Milko, Alexander V. Kilchevsky

Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

ANALYSIS OF GENES ASSOCIATED WITH THOUSAND GRAIN WEIGHT IN COMMON WHEAT LINES WITH ALIEN GENETIC MATERIAL INTROGRESSIONS

Abstract. Among all yield components of wheat (*Triticum aestivum* L.), thousand grain weight (TGW) is especially important as the most stable trait with high heritability. Grain weight is mainly determined by its size (length and width). Polymorphism of *TaGW2-6A*, *TaGW2-6B*, *TaTGW6-A1*, *TaGS3-4A*, *TaGS5-3A*, *TaGS3-D1*, *TaGASR7-A1*, *TaCKX6-D1*, *TaD11-2A*, and *TaCYP78A5* genes, involved in the regulation of grain size, was analyzed in the collection of 40 common wheat lines with introgressions of *Triticum* species genetic material and 15 parental genotypes. The aim was to identify the association of allelic variants of these genes with grain weight and to assess the potential for combining high TGW with grain quality in wheat lines with alien genetic material. It was established that these genes significantly contribute to the variability of the studied traits, except for *TaGW2-6A* and *TaD11-2A*, for which no role was identified in the formation of morphometric parameters and TGW, respectively. The favorable haplotypes/alleles frequency for most genes was high (60.0–100.0 %) across the collection. Haplotype combination *TaGS3-D1a*, *H1c*, *Hap-6A-G*, *Hap-6B-2*, *TaD11-2A-HapI*, and *Ap-HapII* was most frequent in genotypes with high TGW.

On average over the two-year study period, introgression lines exhibited significantly greater grain length but significantly lower grain width compared to varieties; TGW was higher than in the parental forms, but statistically significant superiority was noted only in comparison with common wheat relatives. Among the studied 40 introgression lines, 19 significantly surpassed the original variety in TGW, with 11 of these also demonstrating high grain protein and gluten content. The results

indicate the possibility of obtaining wheat lines with alien genetic material combining high grain weight with improved grain quality.

Keywords: common wheat, wheat relatives, wheat introgression lines, genes regulating grain size, thousand grain weight

For citation: Orlovskaya O. A., Yatsevich K. K., Milko L. V., Kilchevsky A. V. Analysis of genes associated with thousand grain weight in common wheat lines with alien genetic material introgressions. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2026, vol. 71, no. 4, pp. 282–291 (in Russian). https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-4-282-291

Введение. Чтобы обеспечить зерном постоянно растущее население планеты, производство пшеницы в мире должно увеличиться на 40,0 % к 2030 г. [1]. Известно, что сородичи мягкой пшеницы используются для улучшения генофонда культивируемых сортов (*Triticum aestivum* L.), так как обладают рядом хозяйственно полезных признаков [2]. Нами созданы линии пшеницы с включением генетического материала *T. dicoccoides* (Körn. ex Aschers. et Graebn.) Schweinf., *T. dicoccum* Schrank ex Schuebl., *T. durum* Desf., *T. spelta* L., *T. kiharae* Dorof. et Migusch. и выявлен положительный эффект чужеродного генетического материала на питательную ценность зерна [3]. Отрицательная зависимость между качеством зерна и продуктивностью наряду с участием множества генов в регуляции данных признаков существенно усложняет одновременное улучшение урожайности и качества зерна пшеницы [4]. В связи с этим представляет интерес оценка влияния чужеродного генетического материала на показатели продуктивности пшеницы у интрогрессивных линий.

Из всех компонентов урожайности пшеницы особенно большое значение имеет масса 1 000 зерен (Thousand Grain Weight, TGW) как наиболее стабильный признак с высокой наследуемостью [5]. Масса зерна определяется главным образом его размером (длиной и шириной). Гены, контролирующие размер и массу зерна, подробно исследованы у риса. Идентифицировано несколько важных сигнальных путей и компонентов, связанных с данными признаками [6]. Например, ген *GW2*, который кодирует убиквитинлигазу E3, регулирует ширину зерна и TGW, ограничивая деление клеток. *GS2* кодирует фактор транскрипции и влияет на размер зерен, способствуя росту и пролиферации клеток. Молекулярное клонирование генов пшеницы затруднено из-за сложного генома данной культуры, однако с появлением более качественных эталонных геномов мягкой пшеницы и ее сородичей эффективность клонирования повысилась и за последнее десятилетие был клонирован ряд генов, связанных с увеличением TGW пшеницы, которые являются ортологами генов риса [5]. В результате генетического анализа популяции рекомбинантных инбредных линий F_6, полученной от скрещивания сортов пшеницы с мелкими и крупными зернами, выявлено 5 стабильных локусов количественных признаков (Quantitative Trait Loci, QTL), ассоциированных с TGW, причем большинство из них совпадали по локализации с QTL, связанными с длиной и/или шириной зерна, что подтверждает тесную связь между морфометрическими показателями и массой зерна [7]. Установлено, что многие гены-кандидаты связаны с метаболизмом и транспортом фитогормонов (например, цитокинина, гиббереллина, ауксина, брассиностероида и этилена), а таже углеводов и белков зерна; участвуют в контроле роста и деления клеток [8]. Ранее в коллекции 40 линий мягкой пшеницы с генетическим материалом *T. dicoccoides*, *T. dicoccum*, *T. durum*, *T. spelta*, *T. kiharae* и их родительских форм нами были проанализированы гены, играющие важную роль в синтезе крахмала (*TaSus2-2A*, *TaSus2-2B*, *TaSus1-7A*, *TaSus1-7B*, *TaCWI-4A*, *TaCWI-5D*, *TaAGP-S1-7A*, *TaAGP-L-1B*, *TaBT1-6B*), ассоциированные с признаками «продуктивная кустистость», «число зерен с колоса» и «масса 1 000 зерен» [9].

Целью данного исследования является изучение генов *TaGW2-6A*, *TaGW2-6B*, *TaTGW6-A1*, *TaGs3-4A*, *TaGs5-3A*, *TaGs3-D1*, *TaGASR7-A1*, *TaCKX6-D1*, *TaD11-2A*, *TaCYP78A5*, участвующих в формировании размера зерновки пшеницы, для выявления их связи с массой зерна в коллекции интрогрессивных линий пшеницы и их родительских форм, а также оценка возможности сочетания высокой TGW и качества зерна у линий пшеницы с чужеродным генетическим материалом.

Материалы и методы исследования. Изучали 40 линий яровой мягкой пшеницы с интрогрессией генетического материала тетраплоидных (*T. dicoccoides*, *T. dicoccum*, *T. durum*) и гексаплоидных (*T. spelta*, *T. kiharae*) видов рода *Triticum* и 15 родительских форм (10 сортов *T. aestivum* L.

и 5 образцов сородичей мягкой пшеницы). Образцы сородичей пшеницы получены из коллекции ВИР. Растения выращивали на экспериментальных полях Института генетики и цитологии НАН Беларуси (г. Минск) в 2022–2023 гг. на дерново-подзолистой супесчаной почве. В течение двух вегетационных сезонов учитывали морфометрические показатели (длину и ширину зерна), TGW, общее содержание белка и клейковины в зерне, качество клейковины.

Для выделения ДНК из проростков пшеницы использовали набор реагентов «АртДНК» (АртБиоТех, Республика Беларусь) согласно протоколу производителя. Концентрацию ДНК определяли на спектрофотометре NanoDrop 8000 (Thermo Fisher Scientific, США). Идентификацию полиморфных вариантов гена *TaGW2-6A* проводили при помощи методик, предложенных в работах [10, 11], *TaGW2-6B* – в работе [12], *TaGS3-4A* – [13], *TaGs5-3A* – [14], *TaD11-2A* – [15], *TaCYP78A5* – [16]. Полиморфизмы генов *TaTGW6-A1*, *TaGASR7-A1*, *TaGs3-D1*, *TaCKX-D1* определяли с использованием технологии конкурентной аллель-специфической ПЦР (Kompetitive Allele Specific PCR, KASP) [17].

Общее содержание белка и клейковины в зерне, качество клейковины определяли на инфракрасном анализаторе «Инфра ЛЮМ ФТ-12» (Люмэкс, Россия). Для оценки качества клейковины использовали индекс деформации клейковины (ИДК). Согласно значениям этого показателя выделяли сильную клейковину (45–77 усл. ед., I группа качества), удовлетворительно слабую (78–102 усл. ед., II группа качества) и неудовлетворительно слабую (более 102 усл. ед., III группа качества).

Результаты эксперимента обобщены с применением методов описательной статистики и дисперсионного анализа в программных пакетах Statistica 10.0 (StatSoft, США).

Результаты и их обсуждение. Установлено достоверное влияние генотипа, условий года выращивания и их взаимодействия на формирование изученных признаков ($p < 0{,}001$). Исследование нашей коллекции показало, что сорта значимо уступали родственным видам по длине зерна, но превосходили их по ширине в оба года исследования. Самая высокая длина зерна отмечена у образца *T. kiharae* (0,82 см), который среди сородичей *T. aestivum* характеризовался одним из самых высоких значений и по ширине зерна (0,29 см), уступая только *T. spelta* к-1731 (0,31 см). Благодаря крупному размеру зерен *T. kiharae* и *T. spelta* к-1731 обладали и высокими показателями по TGW – 44,55 и 42,68 г соответственно. По данному признаку они превышали не только других сородичей пшеницы (36,65–39,39 г), но и большинство сортов (36,13–47,96 г). Сорта мягкой пшеницы и виды рода *Triticum* достоверно не различались по TGW. Интрогрессивные линии по изученным признакам были ближе к сортам, при этом длина зерновки была значимо выше, а ширина – значимо ниже (табл. 1).

Таблица 1. **Значения показателей размера и массы зерен в группах генотипов пшеницы в среднем за два года (X ± SEM)**

Table 1. **Mean values of grain size and weight traits in the groups of wheat genotypes for two-year period (X ± SEM)**

Признак	Сорта	Сородичи пшеницы	Интрогрессивные линии
Длина зерновки, см	0,62 ± 0,002	0,79 ± 0,004*	0,63 ± 0,001*
Ширина зерновки, см	0,32 ± 0,001	0,28 ± 0,002*	0,31 ± 0,0007*
Масса 1 000 зерен, г	41,24 ± 0,29	40,21 ± 0,31	41,88 ± 0,16

Примечание. Здесь и в табл. 2 X – средние значения признаков, SEM – стандартная ошибка среднего; * – статистически значимые различия по сравнению с группой «Сорта» при $p < 0{,}05$.

В среднем за два года в группе интрогрессивных линий TGW составила 41,88 г и была достоверно выше, чем в группе родственных видов (40,21 г), но статистически не отличалась от показателя в группе сортов (41,24 г). При этом 19 из 40 интрогрессивных линий значимо превышали родительский сорт по TGW. Самые высокие значения по данному показателю отмечены для линий, созданных с участием *T. durum* (195-3 (54,88 г), 196-1 (47,01 г), 226-7 (45,69 г)) и *T. kiharae* (25-2 (48,0 г) и 19 (46,72 г)).

Нами оценена возможность сочетания высокой TGW и качества зерна (содержание белка и сырой клейковины в зерне, качество клейковины) у генотипов пшеницы с интрогрессией

чужеродного генетического материала. Для селекции пшеницы такие генотипы представляют большую ценность, так как между содержанием белка в зерне и продуктивностью часто существует отрицательная корреляция [4]. В табл. 2 представлены данные для 11 интрогрессивных линий, превосходящих родительские сорта по комплексу хозяйственно ценных признаков. Все интрогрессивные линии достоверно превышали родительские сорта по TGW, а подавляющее их большинство также превосходило их по содержанию белка и клейковины в зерне. По качеству клейковины значимых различий между линиями и исходными сортами не обнаружено: индекс деформации клейковины находился в диапазоне 85,75–91,50 усл. ед., что соответствует II группе качества.

Таблица 2. **Значения основных показателей качества зерна и массы 1 000 зерен у генотипов пшеницы в среднем за два года (X ± SEM)**

Table 2. **Mean values of the main grain quality indicators and thousand-grain weight of wheat genotypes for two-year period (X ± SEM)**

Генотип	Линия	Масса 1 000 зерен, г	Содержание белка в зерне, %	Содержание клейковины в зерне, %	Группа качества клейковины
Саратовская 29		43,43 ± 0,84	16,78 ± 0,04	31,50 ± 0,20	II
Фестивальная		36,13 ± 0,37	20,10 ± 0,43	36,30 ± 1,41	II
Chinese Spring		39,88 ± 0,73	16,65 ± 0,17	28,93 ± 0,76	II
Белорусская 80		39,49 ± 0,66	16,73 ± 0,18	29,50 ± 0,15	II
T. kiharae × Саратовская 29	19	46,72 ± 0,80*	19,95 ± 0,20*	36,93 ± 1,57*	II
	25-2	48,00 ± 1,54*	18,58 ± 0,70*	34,15 ± 1,53*	II
T. kiharae × Фестивальная	28	39,40 ± 0,52*	19,53 ± 0,04	35,30 ± 1,24	II
	34-1	38,43 ± 1,58*	20,00 ± 0,75	37,40 ± 2,08	II
T. dicoccoides × Фестивальная	15-7-1	41,06 ± 0,75*	19,08 ± 0,27	34,25 ± 1,73	II
Chinese Spring × *T. durum*	184-1/6	42,63 ± 0,93*	19,53 ± 0,56*	37,45 ± 1,79*	II
T. durum × Chinese Spring	190-4/1	42,50 ± 0,68*	19,20 ± 0,31*	36,70 ± 1,24*	II
	195-3	54,88 ± 0,71*	18,83 ± 0,26*	37,60 ± 0,58*	II
	196-1	47,01 ± 0,62*	17,03 ± 0,27*	32,45 ± 0,58*	II
T. durum × Белорусская 80	221-1	43,76 ± 0,83*	17,55 ± 0,15	33,68 ± 0,71*	II
	226-7	45,69 ± 0,41*	18,45 ± 0,17*	35,30 ± 0,14*	II

Примечание. * – статистически значимо превышает родительский сорт при $p < 0,05$.

Гены пшеницы, которые участвуют в контроле роста и деления клеток и тем самым влияют на размер зерна, часто ассоциированы с одним из основных параметров урожайности – TGW. Одним из первых среди таковых был изучен ген *TaGW2*. В промоторных областях гомеологичных генов *TaGW2-6A* и *TaGW2-6B*, расположенных на хромосомах 6A и 6B, обнаружено 8 и 11 однонуклеотидных замен (SNP) соответственно, ассоциированных с шириной и массой зерна. На основе данных SNP выделено 2 гаплотипа *TaGW2-6A* (*Hap-6A-A* и *Hap-6A-G*) [10] и 4 гаплотипа *TaGW2-6B* (*Hap-6B-1*, *Hap-6B-2*, *Hap-6B-3*, *Hap-6B-4*) [12]. В исследованиях зарубежных ученых встречаются различные сведения об ассоциации гаплотипов гена *TaGW2-A1* с признаками продуктивности. Так, в работе Z. Su et al., 2011 [18] выявлена связь *Hap-6A-A* с высокой массой и шириной зерна; а в исследовании X. Zhang et al., 2013 [10] в качестве благоприятного гаплотипа выступал *Hap-6A-G*, поэтому оба аллеля принято считать благоприятными. В нашей коллекции подавляющее большинство генотипов (80,0 %) имели гаплотип *Hap-6A-G*, для которого показано статистически значимое превосходство по ширине зерна по сравнению с гаплотипом *Hap-6A-A*, при этом связи указанных гаплотипов с TGW нами не выявлено (табл. 3), что согласуется с данными других исследователей. Например, при изучении коллекции CIMMYT гаплотип *Hap-6A-G* встречался с более высокой частотой, чем *Hap-6A-A*, а ассоциация их с TGW также не обнаружена [5].

В гене *TaGW2-6A* полиморфные варианты идентифицированы не только в промоторе, но и в кодирующей области. В частности, в восьмом экзоне выявлена вставка основания T в положении 977 п. н., которая приводит к образованию усеченного белка (328 аминокислот вместо 424) и увеличению массы зерна [11]. Мутантный аллель *TaGW2-6A* нами обнаружен только

Таблица 3. **Сравнение средних значений признаков размера и массы зерна в группах генотипов пшеницы с различными гаплотипами/аллелями генов, участвующих в контроле роста и деления клеток**

Table 3. **Comparison of mean grain size and weight traits in the groups of wheat genotypes with different haplotypes/alleles of genes controlling cell growth and division**

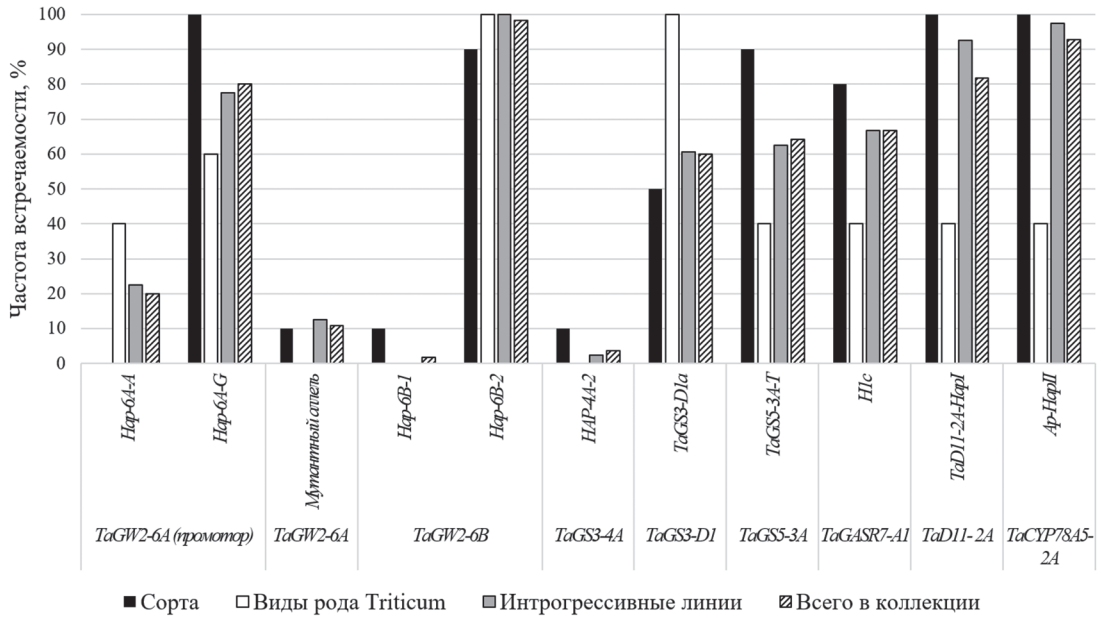
Генотип	Масса 1 000 зерен, г	Длина зерновки, см	Ширина зерновки, см
TaGW2-6A (промотор)			
Hap-6A-G	41,58 ± 0,15	0,637 ± 0,001	0,312 ± 0,0006
Hap-6A-A	41,73 ± 0,23	0,661 ± 0,003	0,304 ± 0,001
p	0,64	**0,000**	**0,000**
TaGW2-6A (восьмой экзон)			
Дикий аллель	41,40 ± 0,13	0,642 ± 0,001	0,310 ± 0,0007
Мутантный аллель	43,37 ± 0,46	0,645 ± 0,004	0,310 ± 0,002
p	**0,000002**	0,42	0,87
TaGS3-4A			
HAP-4A-2	43,08 ± 0,54	0,656 ± 0,004	0,314 ± 0,002
HAP-4A-3	40,88 ± 0,18	0,648 ± 0,002	0,305 ± 0,0009
HAP-4A-5	42,51 ± 0,19	0,631 ± 0,002	0,317 ± 0,0009
p	**0,000**	**0,000**	**0,000**
TaGS3-D1			
TaGS3-D1a	42,74 ± 0,16	0,646 ± 0,002	0,314 ± 0,0008
TaGS3-D1b	40,26 ± 0,20	0,637 ± 0,002	0,305 ± 0,001
p	**0,000**	**0,000**	**0,0002**
TaGS5-3A			
TaGS5-3A-T	41,35 ± 0,17	0,64 ± 0,001	0,311 ± 0,0008
TaGS5-3A-G	42,14 ± 0,19	0,65 ± 0,002	0,308 ± 0,001
p	**0,003**	**0,000**	0,06
TaGASR7-A1			
H1g	42,52 ± 0,24	0,656 ± 0,002	0,307 ± 0,001
H1c	41,14 ± 0,15	0,637 ± 0,001	0,311 ± 0,0008
p	**0,000**	**0,000**	**0,0004**
TaD11-2A			
TaD11-2A-HapI	41,55 ± 0,14	0,629 ± 0,001	0,313 ± 0,0007
TaD11-2A-HapII	41,89 ± 0,33	0,699 ± 0,004	0,296 ± 0,001
p	0,310	**0,000**	**0,000**
TaCYP78A5-2A			
Ap-HapI	36,22 ± 0,44	0,743 ± 0,005	0,279 ± 0,002
Ap-HapII	42,05 ± 0,13	0,634 ± 0,001	0,313 ± 0,0006
p	**0,000**	**0,000**	**0,000**

Примечание. *p* – уровень значимости различий между гаплотипами/аллелями. Полужирным шрифтом выделены статистически значимые различия.

у 6 генотипов (сорт Любава и 5 интрогрессивных линий), которые значимо превосходили генотипы с диким аллелем по TGW, а по длине и ширине зерновки различия были статистически недостоверными (табл. 3). Наши данные подтверждают результаты, полученные в работе Z. Yang et al. [11], в которой при исследовании 22 сортов пшеницы инсерция выявлена только у 3 сортов и показано существенное возрастание TGW у образцов с мутантным аллелем.

Среди изученных нами генотипов пшеницы выявлены только благоприятные гаплотипы гена *TaGW2-6B – Hap-6B-1* (1,8 %) и *Hap-6B-2* (98,2 %), что объясняется их широким распространением во всех регионах, культивирующих пшеницу [12].

Генами, отвечающими как за массу, так и за размер зерен пшеницы, являются также *TaGS3-4A*, *TaGS3-D1*, *TaGS5-3A* и *TaGASR7-A1*, для которых известны следующие благоприятные гаплотипы: *HAP-4A-1* и *HAP-4A-2* (*TaGS3-4A*), *TaGS-D1a* (*TaGS3-D1*), *TaGS5-3A-T* (*TaGS5-3A*) и *H1c* (*TaGASR7-A1*) [13, 14, 19]. В нашей коллекции благоприятный гаплотип *HAP-4A-2* имели только 3,6 % генотипов (рисунок), в то время как неблагоприятный гаплотип *HAP-4A-3* – 56,36 %, что



Частота встречаемости благоприятных гаплотипов/аллелей генов, ассоциированных с признаками размера и массы зерна, в четырех группах генотипов пшеницы

The frequency favorable gene haplotypes/alleles associated with grain size and weight traits in four groups of wheat genotypes

соответствует данным других ученых, которые показали, что доля благоприятных гаплотипов гена *TaGS3-4A* в мировой коллекции пшеницы была на низком уровне [13]. Следует отметить, что 40,0 % исследованных нами генотипов несли гаплотип *HAP-4A-5*, а их TGW и ширина зерновки были на уровне благоприятного гаплотипа *HAP-4A-2* (табл. 3).

Благоприятный аллель *TaGS-D1a* выявлен нами у 60,0 % генотипов. Однако сорта белорусской селекции Рассвет, Дарья, Тома, Любава и Ласка имели неблагоприятный аллель *TaGS-D1b*. Вероятно, в нашем регионе аллель *TaGS-D1a* не получил широкого распространения. Например, исследование 617 линий из 18 стран показало высокую частоту встречаемости *TaGS-D1a* среди образцов из Японии (87,5 %), Австралии (87,1 %), Канады (83,3 %). У генотипов из европейского региона доля *TaGS-D1a* была гораздо ниже и, как правило, не достигала 50,0 % [20].

В работах зарубежных авторов показан аддитивный эффект между благоприятными гаплотипами генов *TaGW2-6A/TaGW2-6B и TaGS3-4A/TaGS3-D1* [12, 13]. Из 6 комбинаций гаплотипов *TaGS3-4A/TaGS3-D1*, выявленных в нашей коллекции, наиболее благоприятными сочетаниями были *HAP-4A-2/TaGS3-D1a* и *HAP-4A-5/TaGS3-D1a*. Для генотипов с данными комбинациями гаплотипов TGW в среднем составила 43,08 и 42,86 г соответственно, что значимо выше, чем у генотипов с другими комбинациями – *TaGS3-4A/TaGS3-D1* (34,44–42,40 г). Следует отметить, что у тетраплоидных генотипов (*T. dicoccoides*, *T. dicoccum*, линии 11-1 и 13-3), у которых нет гена *TaGS3-D1* из-за отсутствия D-генома, а ген *TaGS3-4A* представлен неблагоприятным гаплотипом *HAP-4A-3*, обнаружены самые низкие значения TGW и ширины зерновки. В нашей коллекции выявлены только благоприятные гаплотипы генов *TaGW2-6A/TaGW2-6B*, при этом сочетание *Hap-6A-G/Hap-6B-1* обеспечивает наибольшую TGW и ширину зерновки (44,87 г и 0,318 мм соответственно).

Генотипирование нашей коллекции по генам *TaGS5-3A* и *TaGASR7-A1* выявило, что для подавляющего числа сортов характерны аллели *TaGS5-3A-T* и *H1c*, в то время как для большинства сородичей пшеницы – *TaGS5-3A-G* и *H1g* соответственно, что согласуется с данными литературы. Установлено, что аллель *TaGS5-3A-T* характерен главным образом для современных сортов (67,73 %), в то время как у стародавних сортов данный аллель имел частоту только 12,98 %, у тетраплоидных образцов – 5,88 %, а у диплоидных сородичей пшеницы не встречался вовсе [14].

Особое значение имеют гены, оказывающие влияние на метаболизм цитокининов, ауксинов и брассиностероидов, поскольку эти гормоны регулируют широкий спектр физиологических процессов, включая рост, развитие и иммунитет растений. Гены, которые участвуют в регуляции работы данных фитогормонов, идентифицированы у пшеницы. Так, известно 5 гаплотипов гена *TaCKX6-D1* (a–e), который кодирует фермент цитокининдегидрогеназу (CKX), отвечающий за деактивацию цитокининов [21]. Ген *TGW6-A1* кодирует белок с активностью ИУК-глюкозогидролазы и играет важную роль в повышении TGW, так как индол-3-уксусная кислота (ИУК) является наиболее распространенным природным ауксином, который активирует деление и растяжение клеток [22]. Гены *TaD11* кодируют ферменты, участвующие в биосинтезе брассиностероидов. У пшеницы выявлены 2 гаплотипа гена *TaD11-2A* (*TaD11-2A-HapI* и *TaD11-2A-HapII*), 1-й из которых ассоциирован с большей шириной зерна и TGW [15]. Анализ транскриптома и гормонального метаболома показал, что ген *TaCYP78A5* участвует в синтезе ауксина (способствует его накоплению) и экспрессируется в завязи и семенной оболочке зерна пшеницы. Пять SNP в промоторной области данного гена определяют 2 гаплотипа (*Ap-HapI* и *Ap-HapII*) и влияют на TGW и урожайность пшеницы [16].

KASP-генотипирование нашей коллекции выявило у всех генотипов наличие неблагоприятного гаплотипа *TaCKX6-D1b* и благоприятного гаплотипа *TaTGW6-A1a*. Результаты исследований зарубежных ученых показали, что благоприятный гаплотип *TaCKX6-D1a* очень редко встречается в генофонде европейских сортов [5], а гаплотип *TaTGW6-A1a*, напротив, подвергался положительному селекционному отбору и обнаружен более чем у 80,0 % генотипов из 242 сортов зарубежной (в том числе китайской) селекции [22]. Генотипы с гаплотипами *TaD11-2A-HapI* и *Ap-HapII* характеризовались большей шириной зерновки и TGW, чем с *TaD11-2A-HapII* и *Ap-HapI* (табл. 3), при этом все исследованные нами сорта имели благоприятные гаплотипы генов *TaD11-2A* и *TaCYP78A5*.

Во всей коллекции доля благоприятных гаплотипов/аллелей большинства генов была на высоком уровне (60,0–100,0 %), но у сородичей пшеницы она, как правило, была меньше, чем у сортов (рисунок). Например, мутантный аллель *TaGW2-6A* и гаплотип *HAP-4A-2* гена *TaGS3-4A*, ассоциированные с высокой TGW, отсутствовали у всех родственных видов (рисунок). Среди образцов сородичей пшеницы благоприятный гаплотип *TaD11-2A-HapI* выявлен только у *T. dicoccum* и *T. spelta*, а *Ap-HapII* – у *T. dicoccum* и *T. kiharae*. Полученные результаты указывают на отбор гаплотипов, ассоциированных с повышенной TGW, в процессе селекции, что подтверждает результаты исследований зарубежных коллег, которые установили, что *HAP-4A-2*, *TaD11-2A-HapI* и *Ap-HapII* встречались чаще у современных, чем у стародавних сортов [13, 15, 16]. Но если благоприятный аллель *TaGS3-D1a* имели только 50,0 % сортов нашей коллекции, то все изученные гексаплоидные образцы сородичей пшеницы несли данный аллель (у тетраплоидных образцов ген *TaGS3-D1* отсутствует, поскольку располагается на D-геноме). Следует отметить, что большая часть линий пшеницы с чужеродным генетическим материалом имела предпочтительные гаплотипы изученных генов, за исключением *TaGW2-6A* и *TaGS3-4A* (рисунок), благоприятные варианты которых редко встречаются во всех регионах мира, выращивающих пшеницу. Для большинства генотипов с высокой TGW характерен следующий набор гаплотипов: *TaGS3-D1a*, *H1c*, *Hap-6A-G*, *Hap-6B-2*, *TaD11-2A-HapI* и *Ap-HapII*, что позволяет рассматривать данный набор как потенциально благоприятный для увеличения массы зерна пшеницы в условиях Беларуси.

Заключение. В коллекции из 55 генотипов пшеницы, включающей сорта *T. aestivum* L., образцы видов рода *Triticum* и интрогрессивные линии, полученные на их основе, определен аллельный состав 10 генов, ассоциированных с размером и массой зерен: *TaGW2-6A*, *TaGW2-6B*, *TaTGW6-A1*, *TaGs3-4A*, *TaGs5-3A*, *TaGs3-D1*, *TaGASR7-A1*, *TaCKX6-D1*, *TaD11-2A*, *TaCYP78A5-2A*. Данные гены оказывали значимый вклад в изменчивость изученных признаков, за исключением генов *TaGW2-6A* и *TaD11-2A*, для которых не выявлена роль в формировании морфометрических показателей зерна пшеницы и TGW соответственно. Во всей коллекции доля благоприятных гаплотипов/аллелей большинства генов была на высоком уровне (60,0–100,0 %); редко встречались благоприятные гаплотипы генов *TaGW2-6A* (10,9 %) и *TaGS3-4A* (3,6 %), которые не получили широкого распространения во всех регионах, выращивающих пшеницу. У сортов частота

встречаемости предпочтительных гаплотипов/аллелей была выше, чем у родственных видов, что подтверждает их отбор в процессе селекции, большая часть интрогрессивных линий имела варианты изученных генов, ассоциированные с повышенной TGW. У генотипов с высокой TGW чаще всего отмечено следующее сочетание гаплотипов: *TaGS3-D1a*, *H1c*, *Hap-6A-G*, *Hap-6B-2*, *TaD11-2A-HapI* и *Ap-HapII*.

Установлено, что у интрогрессивных линий в среднем за двухлетний период исследования значения изученных признаков были ближе к значениям сортов, при этом длина зерновки была значимо выше, а ширина – значимо ниже. TGW интрогрессивных линий больше, чем у родительских форм, но статистически значимое превосходство установлено только по сравнению с родственными видами. 19 интрогрессивных линий из 40 изученных достоверно превышали родительский сорт по TGW, при этом 11 из них также характеризовались высокими показателями по содержанию белка и клейковины в зерне, что указывает на возможность создания линий с включением чужеродного генетического материала, сочетающих высокую массу и качество зерна.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Благодарности. Работа выполнена при поддержке проекта 2.10.2 ГПНИ «Биотехнологии-2». Авторы выражают благодарность канд. биол. наук, вед. науч. сотруднику Института генетики и цитологии НАН Беларуси Е. В. Лагуновской за проведение KASP-генотипирования.

Acknowledgements. The work was carried out under the support of project 2.10.2. of the State Program for Fundamental Research “Biotechnology-2”. The authors express their gratitude to Ph. D. (Biol.), Leading Researcher of the Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus E. V. Lagunovskaya for conducting KASP genotyping.

Список использованных источников

1. Biofortification and bioavailability of Zn, Fe and Se in wheat: present status and future prospects / P. K. Gupta, H. S. Balyan, S. Sharma, R. Kumar // Theoretical and Applied Genetics – 2021. – Vol. 134, N 1. – P. 1–35. https://doi.org/10.1007/s00122-020-03709-7

2. Zeibig, F. The grain quality of wheat wild relatives in the evolutionary context / F. Zeibig, B. Kilian, M. Frei // Theoretical and Applied Genetics. – 2022. – Vol. 135, N 11. – P. 4029–4048. https://doi.org/10.1007/s00122-021-04013-8

3. Орловская, О. А. Влияние интрогрессии чужеродного генетического материала на основные показатели качества зерна мягкой пшеницы / О. А. Орловская, Л. В. Хотылёва, А. В. Кильчевский // Молекулярная и прикладная генетика: сб. науч. тр. / Ин-т генетики и цитологии НАН Беларуси; гл. ред. А. В. Кильчевский. – Мн., 2024. – Т. 36. – С. 24–34.

4. Dissecting the genetics underlying the relationship between protein content and grain yield in a large hybrid wheat population / P. Thorwarth, G. Liu, E. Ebmeyer [et al.] // Theoretical and Applied Genetics. – 2019. – Vol. 132, N 2. – P. 489–500. https://doi.org/10.1007/s00122-018-3236-x

5. Validation of Candidate Gene-Based Markers and Identification of Novel Loci for Thousand-Grain Weight in Spring Bread Wheat / D. Sehgal, S. Mondal, C. Guzman [et al.] // Frontiers in Plant Science. – 2019. – Vol. 10. – Art. 1189. https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01189

6. Li, N. Molecular Networks of Seed Size Control in Plants / N. Li, R. Xu, Y. Li // Annual Review of Plant Biology. – 2019. – Vol. 70. – P. 435–463. https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050718-095851

7. Dissection of Genetic Basis Underpinning Kernel Weight-Related Traits in Common Wheat / S. Li, L. Wang, Y. Meng [et al.] // Plants. – 2021. – Vol. 10, N 4. – Art. 713. https://doi.org/10.3390/ plants10040713

8. Genetic architecture underpinning yield component traits in wheat / Sh. Cao, D. Xu, M. Hanif [et al.] // Theoretical and Applied Genetics. – 2020. – Vol. 133, N 6. – P. 1811–1823. https://doi.org/10.1007/s00122-020-03562-8

9. Ассоциация генов, контролирующих синтез крахмала, с основными признаками продуктивности у линий мягкой пшеницы с интрогрессиями чужеродного генетического материала / О. А. Орловская, К. К. Яцевич, Л. В. Милько, А. В. Кильчевский // Весці Нацыянальнай Акадэміі нвук Беларусі. Серыя біялагічных навук. – 2025. – Т. 70, № 4. – С. 293–303.

10. Function of *TaGW2-6A* and its effect on grain weight in wheat (*Triticum aestivum* L.) / X. Zhang, J. Chen, C. Shi [et al.] // Euphytica. – 2013. – Vol. 192, N 3. – P. 347–357. https://doi.org/10.1007/s10681-012-0858-y

11. SNP identification and allelic-specific PCR markers development for *TaGW2*, a gene linked to wheat kernel weight / Z. Yang, Z. Bai, X. Li [et al.] // Theoretical and Applied Genetics. – 2012. – Vol. 125, N 5. – P. 1057–1068. https://doi.org/10.1007/s00122-012-1895-6

12. Homologous haplotypes, expression, genetic effects and geographic distribution of the wheat yield gene *TaGW2* / L. Qin, Ch. Hao, J. Hou [et al.] // BMC Plant Biology. – 2014. – Vol. 14. – Art. 107. https://doi.org/10.1186/1471-2229-14-107

13. Functional markers developed from *TaGS3*, a negative regulator of grain weight and size, for marker-assisted selection in wheat / W. Zhang, H. Li, L. Zhi [et al.] // The Crop Journal. – 2020. – Vol. 8, N 6 – P. 943–952. https://doi.org/10.1016/j.cj.2020.03.003

14. *TaGS5-3A*, a grain size gene selected during wheat improvement for larger kernel and yield / L. Ma, T. Li, Ch. Hao [et al.] // Plant Biotechnology Journal. – 2016. – Vol. 14, N 5. – P. 1269–1280. https://doi.org/10.1111/pbi.12492

15. The brassinosteroid biosynthesis gene *TaD11-2A* controls grain size and its elite haplotype improves wheat grain yields / H. Xu, H. Sun, J. Dong [et al.] // Theoretical and Applied Genetics. – 2022. – Vol. 135, N 8. – P. 2907–2923. https://doi.org/10.1007/s00122-022-04158-0

16. Modified expression of *TaCYP78A5* enhances grain weight with yield potential by accumulating auxin in wheat (*Triticum aestivum* L.) / L. Guo, M. Ma, L. Wu [et al.] // Plant Biotechnology Journal. – 2021. – Vol. 20, N 1. – P. 168–182. https://doi.org/10.1111/pbi.13704

17. Лагуновская, Е. В. Оценка гомозиготности и аллельного состава генов, ассоциированных с хозяйственно ценными признаками, у линий удвоенных гаплоидов пшеницы и тритикале / Е. В. Лагуновская // Молекулярная и прикладная генетика: сб. науч. тр. / Ин-т генетики и цитологии НАН Беларуси; гл. ред. А. В. Кильчевский. – Мн., 2023. – Т. 34. – С. 28–40.

18. Identification and development of a functional marker of *TaGW2* associated with grain weight in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) / Z. Su, Ch. Hao, L. Wang [et al.] // Theoretical and Applied Genetics. – 2011. – Vol. 122, N 1. – P. 211–223. https://doi.org/10.1007/s00122-010-1437-z

19. Natural variation of *TaGASR7-A1* affects grain length in common wheat under multiple cultivation conditions / L. Dong, F. Wang, T. Liu [et al.] // Molecular Breeding. – 2014. – Vol. 34, N 3. – P. 937–947. https://doi.org/10.1007/s11032-014-0087-2

20. *TaGS-D1*, an ortholog of rice *OsGS3*, is associated with grain weight and grain length in common wheat / Y. Zhang, J. Liu, X. Xia, Z. He // Molecular Breeding. – 2014. – Vol. 34, N 3. – P. 1097–1107. https://doi.org/10.1007/s11032-014-0102-7

21. *TaCKX6-D1*, the ortholog of rice *OsCKX2*, is associated with grain weight in hexaploid wheat / L. Zhang, Y.-L. Zhao, L.-F. Gao [et al.] // New Phytologist. – 2012. – Vol. 195, N 3. – P. 574–584. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04194.x

22. *TaTGW6-A1*, an ortholog of rice *TGW6*, is associated with grain weight and yield in bread wheat / M. Hanif, F. Gao, J. Liu [et al.] // Molecular Breeding. – 2016. – Vol. 36. – Art. 1. https://doi.org/10.1007/s11032-015-0425-z

References

1. Gupta P. K., Balyan H. S., Sharma S., Kumar R. Biofortification and bioavailability of Zn, Fe and Se in wheat: present status and future prospects. *Theoretical and Applied Genetics*, 2021, vol. 134, no. 1, pp. 1–35. https://doi.org/10.1007/s00122-020-03709-7

2. Zeibig F., Kilian B., Frei M. The grain quality of wheat wild relatives in the evolutionary context. *Theoretical and Applied Genetics*, 2022, vol. 135, no. 11, pp. 4029–4048. https://doi.org/10.1007/s00122-021-04013-8

3. Orlovskaya O. A., Khotyleva L. V., Kil'chevskii A. V. Effect of foreign genetic material introgression on the main grain quality indices of common wheat. *Molekulyarnaya i prikladnaya genetika: sbornik nauchnykh trudov* [Molecular and Applied Genetics: A Collection of Scientific Papers]. Minsk, 2024, vol. 36, pp. 24–34 (in Russian).

4. Thorwarth P., Liu G., Ebmeyer E., Schacht J., Schachschneider R., Kazman E., Reif J. Ch., Würschum T., Longin C. F. H. Dissecting the genetics underlying the relationship between protein content and grain yield in a large hybrid wheat population. *Theoretical and Applied Genetics*, 2019, vol. 132, no. 2, pp. 489–500. https://doi.org/10.1007/s00122-018-3236-x

5. Sehgal D., Mondal S., Guzman C., Garcia Barrios G., Franco C., Singh R., Dreisigacker S. Validation of Candidate Gene-Based Markers and Identification of Novel Loci for Thousand-Grain Weight in Spring Bread Wheat. *Frontiers in Plant Science*, 2019, vol. 10, art. 1189. https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01189

6. Li N., Xu R., Li Y. Molecular Networks of Seed Size Control in Plants. *Annual Review of Plant Biology*, 2019, vol. 70, pp. 435–463. https://doi.org/10.1146/ annurev-arplant-050718-095851

7. Li S., Wang L., Meng Y., Hao Y., Xu H., Hao M., Lan S., Zhang Y., Lv L., Zhang K., Peng X., Lan C., Li X., Zhang Y. Dissection of Genetic Basis Underpinning Kernel Weight-Related Traits in Common Wheat. *Plants*, 2021, vol. 10, no. 4, art. 713. https://doi.org/10.3390/ plants10040713

8. Cao Sh., Xu D., Hanif M., Xia X., He Z. Genetic architecture underpinning yield component traits in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2020, vol. 133, no. 6, pp. 1811–1823. https://doi.org/10.1007/s00122-020-03562-8

9. Orlovskaya O. A., Yatsevich K. K., Mil'ko L. V., Kil'chevskii A. V. Association of genes controlling starch synthesis with main productivity traits in common wheat lines with the introgressions of the alien genetic material. *Vestsi Hatsyyanal'nai Akademii nvuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2025, vol. 70, no. 4, pp. 293–303 (in Russian).

10. Zhang X., Chen J., Shi C., Chen J., Zheng F., Tian J. Function of *TaGW2-6A* and its effect on grain weight in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica*, 2013, vol. 192, no. 3, pp. 347–357. https://doi.org/10.1007/s10681-012-0858-y

11. Yang Z., Bai Z., Li X., Wang P., Wu Q., Yang L., Li L., Li X. SNP identification and allelic-specific PCR markers development for *TaGW2*, a gene linked to wheat kernel weight. *Theoretical and Applied Genetics*, 2012, vol. 125, no. 5, pp. 1057–1068. https://doi.org/10.1007/s00122-012-1895-6

12. Qin L., Hao Ch., Hou J., Wang Y., Li T., Wang L., Ma Z., Zhang X. Homologous haplotypes, expression, genetic effects and geographic distribution of the wheat yield gene *TaGW2*. *BMC Plant Biology*, 2014, vol. 14, art. 107. https://doi.org/10.1186/1471-2229-14-107

13. Zhang W., Li H., Zhi L., Su Q., Liu J., Ren X., Meng D., Zhang N., Ji J., Zhang X., Li J. Functional markers developed from *TaGS3*, a negative regulator of grain weight and size, for marker-assisted selection in wheat. *The Crop Journal*, 2020, vol. 8, no. 6, pp. 943–952. https://doi.org/10.1016/j.cj.2020.03.003

14. Ma L., Li T., Hao Ch., Wang Y., Chen X., Zhang X. *TaGS5- 3A*, a grain size gene selected during wheat improvement for larger kernel and yield. *Plant Biotechnology Journal*, 2016, vol. 14, no. 5, pp. 1269–1280. https://doi.org/10.1111/pbi.12492

15. Xu H., Sun H., Dong J., Ma Ch., Li J., Li Z. [et al.]. The brassinosteroid biosynthesis gene *TaD11-2A* controls grain size and its elite haplotype improves wheat grain yields. *Theoretical and Applied Genetics*, 2022, vol. 135, no. 8, pp. 2907–2923. https://doi.org/10.1007/s00122-022-04158-0

16. Guo L., Ma M., Wu L., Zhou M., Li M., Wu B., Li L., Liu X., Jing R., Chen W., Zhao H. Modified expression of *TaCYP78A5* enhances grain weight with yield potential by accumulating auxin in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Biotechnology Journal*, 2021, vol. 20, no. 1, pp. 168–182. https://doi.org/10.1111/pbi.13704

17. Lagunovskaya E. V. Evaluation of homozygosity and the allelic composition of genes associated with economically valuable traits in doubled haploid wheat and triticale lines. *Molekulyarnaya i prikladnaya genetika: sbornik nauchnykh trudov* [Molecular and Applied Genetics: A Collection of Scientific Papers]. Minsk, 2024, vol. 34, pp. 28–40 (in Russian).

18. Su Z., Hao Ch., Wang L., Dong Y., Zhang X. Identification and development of a functional marker of *TaGW2* associated with grain weight in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2011, vol. 122, no. 1, pp. 211–223. https://doi.org/10.1007/s00122-010-1437-z

19. Dong L., Wang F., Liu T., Dong Z., Li A., Jing R., Mao L., Li Y., Liu X., Zhang K., Wang D. Natural variation of *TaGASR7-A1* affects grain length in common wheat under multiple cultivation conditions. *Molecular Breeding*, 2014, vol. 34, no. 3, pp. 937–947. https://doi.org/10.1007/s11032-014-0087-2

20. Zhang Y., Liu J., Xia X., He Z. *TaGS-D1*, an ortholog of rice *OsGS3*, is associated with grain weight and grain length in common wheat. *Molecular Breeding*, 2014, vol. 34, no. 3, pp. 1097–1107. https://doi.org/10.1007/s11032-014-0102-7

21. Zhang L., Zhao Y.-L., Gao L.-F., Zhao G.-Y., Zhou R.-H., Zhang B.-S., Jia J.-Z. *TaCKX6-D1*, the ortholog of rice *OsCKX2*, is associated with grain weight in hexaploid wheat. *New Phytologist*, 2012, vol. 195, no. 3, pp. 574–584. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04194.x

22. Hanif M., Gao F., Liu J., Wen W., Zhang Y., Rasheed A., Xia X., He Z., Cao S. *TaTGW6-A1*, an ortholog of rice *TGW6*, is associated with grain weight and yield in bread wheat. *Molecular Breeding*, 2016, vol. 36, art. 1. https://doi.org/10.1007/s11032-015-0425-z

Информация об авторах

Орловская Ольга Александровна – канд. биол. наук, доцент, вед. науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: o.orlovskaya@igc.by. https://orcid.org/0000-0002-1187-1317

Яцевич Констанция Константиновна – науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: K.Yatsevich@igc.by. https://orcid.org/0009-0001-7040-4671

Милько Лариса Викентьевна – науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: L.Milko@igc.by

Кильчевский Александр Владимирович – академик, д-р биол. наук, профессор, заведующий лабораторией. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: Kilchev@presidium.bas-net.by. https://orcid.org/0000-0002-0175-9786

Information about the authors

Olga A. Orlovskaya – Ph. D. (Biol.), Associate Professor, Leading Researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: o.orlovskaya@igc.by. https://orcid.org/0000-0002-1187-1317

Kanstantsyia K. Yatsevich – Researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: K.Yatsevich@igc.by. https://orcid.org/0009-0001-7040-4671

Larisa V. Milko – Researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: L.Milko@igc.by

Alexander V. Kilchevsky – Academician, D. Sc. (Biol.), Professor, Head of the Laboratory. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: Kilchev@presidium.bas-net.by. https://orcid.org/0000-0002-0175-9786