

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК 577.21:633.111.1

<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-3-328-334>

Поступила в редакцию 05.02.2018

Received 05.02.2018

Е. А. Фомина¹, С. В. Малышев¹, С. Н. Кулинкович², О. Ю. Урбанович¹

¹ Институт генетики и цитологии НАН Беларуси, Минск, Республика Беларусь

² Научно-практический центр НАН Беларуси по земледелию, Жодино, Республика Беларусь

ПОЛИМОРФИЗМ ПРОМОТОРНОЙ ОБЛАСТИ ГЕНА *TASAP-A1* В КОЛЛЕКЦИИ СОРТОВ И ЛИНИЙ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ (*TRITICUM AESTIVUM* L.) И ЕГО ВЛИЯНИЕ НА АГРОНОМИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ

Аннотация. В ходе исследования промоторной области гена *TaSAP-A1* по аллельному составу Sap5, Sap39 и Sap2606 локусов установлено, что сорта и линии озимой пшеницы из коллекции, используемой в селекционном процессе в Республике Беларусь в 2014 г., относятся к 4 гаплотипам, при этом большинство протестированных образцов (45,6 %) принадлежит к гаплотипу II. Выявлено, что гаплотип IV способствует повышению массы тысячи зерен и урожайности на 5,2 и 9,2 %, а гаплотип I – увеличению длины главного колоса и числа колосков в главном колосе на 4,4 и 2,2 % соответственно по сравнению со средними значениями данных показателей. Также установлено, что наличие делеции в позиции –1810 п. н. оказывает положительное влияние на длину главного колоса, число колосков в главном колосе и урожайность, наличие инсерции в позиции –1637 п. н. – на длину главного колоса, а наличие делеции в данной позиции – на урожайность. Выявлено положительное влияние SNP-2606C в позиции –2606 п. н. на массу тысячи зерен, длину главного колоса и урожайность.

Ключевые слова: озимая пшеница, *TaSAP-A1* ген, агрономические признаки, селекционный процесс пшеницы

Для цитирования: Полиморфизм промоторной области гена *TaSAP-A1* в коллекции сортов и линий озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) и его влияние на агрономические признаки / Е. А. Фомина [и др.] // Вест. Нац. акад. наук Беларуси. Сер. биол. наук. – 2018. – Т. 63, № 3. – С. 328–334. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-3-328-334>

Е. А. Fomina¹, S. V. Malyshev¹, S. N. Kulinkovich², O. Yu. Urbanovich¹

¹ Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

² Scientific-Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus on Agriculture, Zhodino, Republic of Belarus

THE PROMOTER REGION POLYMORPHISM OF THE *TASAP-A1* GENE IN THE COLLECTION OF WINTER WHEAT (*TRITICUM AESTIVUM* L.) VARIETIES AND LINES AND ITS INFLUENCE ON AGRONOMIC TRAITS

Abstract. During the study of the promoter region of the *TaSAP-A1* gene on the allelic composition of Sap5, Sap39 and Sap2606 loci, it was shown that winter wheat varieties and lines from the collection used in the selection process in the Republic of Belarus in 2014 refer to 4 haplotypes and most of the tested samples (45.6 %) belongs to the haplotype II. It was found that the haplotype IV contributes to an increase in thousand-kernel weight and yield by 5.2 and 9.2 %, and haplotype I – an increase in spike length and total number of spikelets per spike by 4.4 and 2.2 % compared with the average values of these indicators. It was also found that the presence of deletion at position –1810 bp has a positive effect on spike length, total number of spikelets per spike and yield, the presence of insertion at position –1637 bp – spike length, and the presence of deletion in this position – on yield. The positive effect of SNP-2606C at position –2606 bp on thousand-kernel weight, spike length and yield was shown.

Keywords: winter wheat, *TaSAP-A1* gene, agronomic traits, selection process of wheat

For citation: Fomina E. A., Malyshev S. V., Kulinkovich S. N., Urbanovich O. Yu. The promoter region polymorphism of the *TaSAP-A1* gene in the collection of winter wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties and lines and its influence on agronomic traits. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2018, vol. 63, no. 3, pp. 328–334 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-3-328-334>

Введение. Пшеница (*Triticum aestivum* L.) является одной из важнейших зерновых культур, возделываемых в Беларуси. Огромное значение в селекции пшеницы имеет изучение и выявление фаворитных аллелей генов, участвующих в ответе на различные абиотические стрессы и регуляции роста и развития растений [1].

Белки растений, ассоциированные со стрессом SAPs (Stress association proteins) являются гомологами белка млекопитающих A20/AN1, имеющего в своем составе структуру типа цинковый

палец [2, 3]. A20 домен включает множественные Cys₂/Cys₂ мотивы, тогда как AN1 домен содержит шесть консервативных остатков цистеина и два остатка гистидина, которые, как предполагается, принимают участие в координации положения двух атомов цинка [4]. У растений данные белки оказывают влияние на широкий спектр физиологических процессов, начиная от развития и заканчивая ответом на различные виды абиотического стресса [5, 6]. Первым идентифицированным A20/AN1 растительным белком был белок OsSAP1. Впоследствии белки, ассоциированные со стрессом, содержащие A20/AN1 домен, были выявлены в рисе, арабидопсисе, кукурузе, томате, люцерне усеченной и прибрежнице солончаковой [7–9]. Следует отметить, что один из представителей данного семейства, белок риса OsDog, также оказывает отрицательное влияние на удлинение клеток и рост растения в целом [10]. У люцерны усеченной нарушение экспрессии белка MtSAP1 приводило к появлению семян с мутантным фенотипом. Семена трансгенного растения были меньше по размеру и весу по сравнению с семенами диких растений [9].

TaSAP1 является представителем семейства белков пшеницы, ассоциированных со стрессом, и принимает участие в ответе на такие факторы абиотического стресса, как засуха, засоленность почвы, холод и экзогенная АБК. По данным Wang с соавт. [11], у арабидопсиса сверхэкспрессия TaSAP1 приводит к повышенной устойчивости к засухе, засоленности почвы и холодному стрессу. Лocus TaSAP-A1 расположен на хромосоме 7A, где находятся локусы, оказывающие влияние на такие компоненты урожайности, как масса тысячи зерен, количество зерновок в колосе и число колосков в главном колосе. Показано, что ген *TaSAP-A1* также может оказывать влияние на эти показатели [3]. Наибольший полиморфизм в этом гене был выявлен именно в промоторной области. На основании определения инсерции/делеции размером 5 п. н. в позиции –1810 п. н., однонуклеотидной замене (A–C) в позиции –2606 п. н. созданы CAPS маркеры – Sap5 и Sap2606 соответственно. Для выявления инсерции/делеции размером 39 п. н. в позиции –1637 п. н. создан аллель-специфичный маркер Sap39 с SNP сайтом на 3'-конце [3].

Цель данной работы – исследование полиморфизма промоторной области *TaSAP-A1* локуса и выявление связи между его аллелями и признаками, влияющими на урожайность, в сортах и линиях пшеницы, используемых в селекции в Республике Беларусь.

Материалы и методы исследования. Полиморфизм промоторной области гена *TaSAP-A1* был исследован в коллекции из 57 сортов и линий озимой пшеницы, используемых в селекционном процессе РУП «Научно-практический центр НАН Беларуси по земледелию» (г. Жодино) в 2014 г. Измерения массы тысячи зерен, длины главного колоса, числа колосков в главном колосе, а также урожайности были проведены в лаборатории озимой пшеницы данного учреждения.

ДНК из зерен выделяли по методу, предложенному Plaschke с соавт. [12]. Для выделения использовали по две зерновки каждого сорта.

Анализ полиморфизма промоторной области гена *TaSAP-A1* проводили согласно методике Chang (Chang с соавт., 2013) с изменениями.

Для выявления инсерции/делеции размером 5 п. н. в позиции –1810 п. н. (маркер Sap5) и инсерции/делеции размером 39 п. н. в позиции –1637 п. н. (маркер Sap39) использовали следующую программу:

1 цикл продолжительностью 5 мин при 94 °С; 35 циклов, включающих 30 с при 94 °С, 30 с при 60 °С, 1 мин при 72 °С; заключительное выдерживание 10 мин при 72 °С.

Для выявления однонуклеотидной замены (A–C) в позиции –2606 п. н. (маркер Sap2606) использовали следующую программу:

1 цикл продолжительностью 5 мин при 94 °С; 40 циклов, включающих 30 с при 94 °С, 45 с при 50 °С, 1 мин 30 с при 72 °С; заключительное выдерживание 10 мин при 72 °С.

Состав реакционной смеси для амплификации объемом 12,5 мкл был следующий: 1×буфер для *Taq* полимеразы «А» без MgCl₂; 1,5 мМ MgCl₂; 0,2 мМ НТФ; 0,25 нМ праймеры; 0,5 ЕА *Taq*-полимеразы; 50 нг ДНК. Для анализа использовали праймеры и ПЦР реактивы производства компании «Праймтех» (Минск).

Визуализацию фрагментов амплификации проводили после разделения методом электрофореза в трис-ацетатном буфере при помощи системы документирования гелей GelDoc 2000.

Результаты и их обсуждение. Нами исследован полиморфизм промоторной области *TaSAP-A1* гена в позициях –1810, –1637 и –2606 п. н. Наличие инсерции/делеции размером 5 п. н. в позиции

–1810 п. н. выявлено при помощи CAPS маркера Sap5. Данный маркер образует ПЦР продукт длиной 897 п. н., который подвергается расщеплению рестриктазой *HhaI* с образованием фрагментов длиной 701 и 196 п. н. при наличии инсерции длиной 5 п. н. Для выявления инсерции/делеции размером 39 п. н. в позиции –1637 п. н. использовали аллель-специфичный ПЦР маркер Sap39, образующий ПЦР продукт длиной 1,906 п. н. при наличии инсерции длиной 39 п. н. Однонуклеотидные замены (A–C) в позиции –2606 п. н. установлены при помощи CAPS маркера Sap2606. При наличии в данной позиции SNP-2606C ПЦР продукт длиной 878 п. н. подвергается расщеплению рестриктазой *HhaI* с образованием фрагментов длиной 780 и 98 п. н. В случае SNP-2606A ПЦР продукт рестрикции не подвергается [3].

На основании проведенного анализа все исследуемые сорта и линии были отнесены к четырем гаплотипам. Каждый гаплотип может вносить свой вклад в показатели, влияющие на урожайность пшеницы [3].

Распределение сортов и линий озимой пшеницы по гаплотипам, определенным на основании полиморфизмов промоторной области гена *TaSAP-A1*, включая аллельный состав Sap5, Sap39 и Sap2606 локусов, представлено в табл. 1. Как видно из табл. 1, 13 (22,8 %) исследуемых образцов принадлежат к гаплотипу I, 26 (45,6 %) – к гаплотипу II, 12 (21,1 %) – к гаплотипу III, 6 (10,5 %) – к гаплотипу IV. Гаплотип V, способствующий увеличению числа колосков в главном колосе, и гаплотип VI среди анализируемой коллекции не выявлены.

Таблица 1. Распределение сортов и линий озимой пшеницы по гаплотипам промоторной области гена *TaSAP-A1* и характеристика гаплотипов

Table 1. Distribution of the varieties and lines of winter wheat by haplotypes of the promoter region of the *TaSAP-A1* gene and haplotypes characteristics

Гаплотип	1	2	3	Название сорта/линии	К-во (%)	Влияние в условиях Беларуси	Влияние по данным Chang с соавт. [3]
I	C	+	–	Аскет, Кармен, Проза, Славна, Элегия, Acratos, Catalus, Co 207, Cubus, Dromos, FT Wonder, Perfect, Skagen	13 (22,8 %)	Способствует увеличению массы тысячи зерен, длины главного колоса, числа колосков в главном колосе	Способствует увеличению массы тысячи зерен, длины главного колоса, числа колосков в главном колосе
II	A	–	+	Акорд, Ариадна, Благодарна, Богданка, Бунчук, Видрада, Вильшана, Годувальныця одесска, Донской сюрприз, Заграва одесская, Истина одесская, Калита, Козачий атаман, Короганка, Одесская 200, Полевик, Роксолана, Ростовчанка 3, Селянка одесская, Синтетик, Турунчук, Хоревица, Хвест, Элик, Эпоха одесская, Emmitt	26 (45,6 %)	Способствует увеличению числа колосков в главном колосе	Способствует увеличению числа колосков в главном колосе и длины главного колоса
III	C	+	+	Багира, Барвина, Герта, Ермак, Ершовская 11, Лорд, Миронивська сторична, Наусель, Памяти Калиненко, Почаивка, Ужинок, Saturnus	12 (21,1 %)	Способствует увеличению массы тысячи зерен	Способствует увеличению массы тысячи зерен и длины главного колоса
IV	C	–	+	Доброчынь, Жемчужина Поволжья, Заможність, Левобережная 1, Придеснянська напівкарликова, Утес	6 (10,5 %)	Способствует увеличению массы тысячи зерен и длины главного колоса	Способствует увеличению массы тысячи зерен

Примечание. 1 – Sap2606 (наличие SNP-2606A/C в позиции –2606 п. н.), 2 – Sap39 (наличие инсерции (+)/делеции (–) размером 39 п. н. в позиции –1637 п. н.), Sap5 (наличие инсерции (+)/делеции (–) размером 5 п. н. в позиции –1810 п. н.).

Образцы, относящиеся к разным гаплотипам, оценивали по таким показателям, как масса тысячи зерен, длина главного колоса, число колосков в главном колосе и урожайность (см. рисунок).

Масса тысячи зерен среди сортов и линий исследуемой коллекции составила в среднем 51,6 г, в том числе у гаплотипа I – 51,8 г, у гаплотипа II – 50,9, у гаплотипа III – 51,6, у гаплотипа IV –

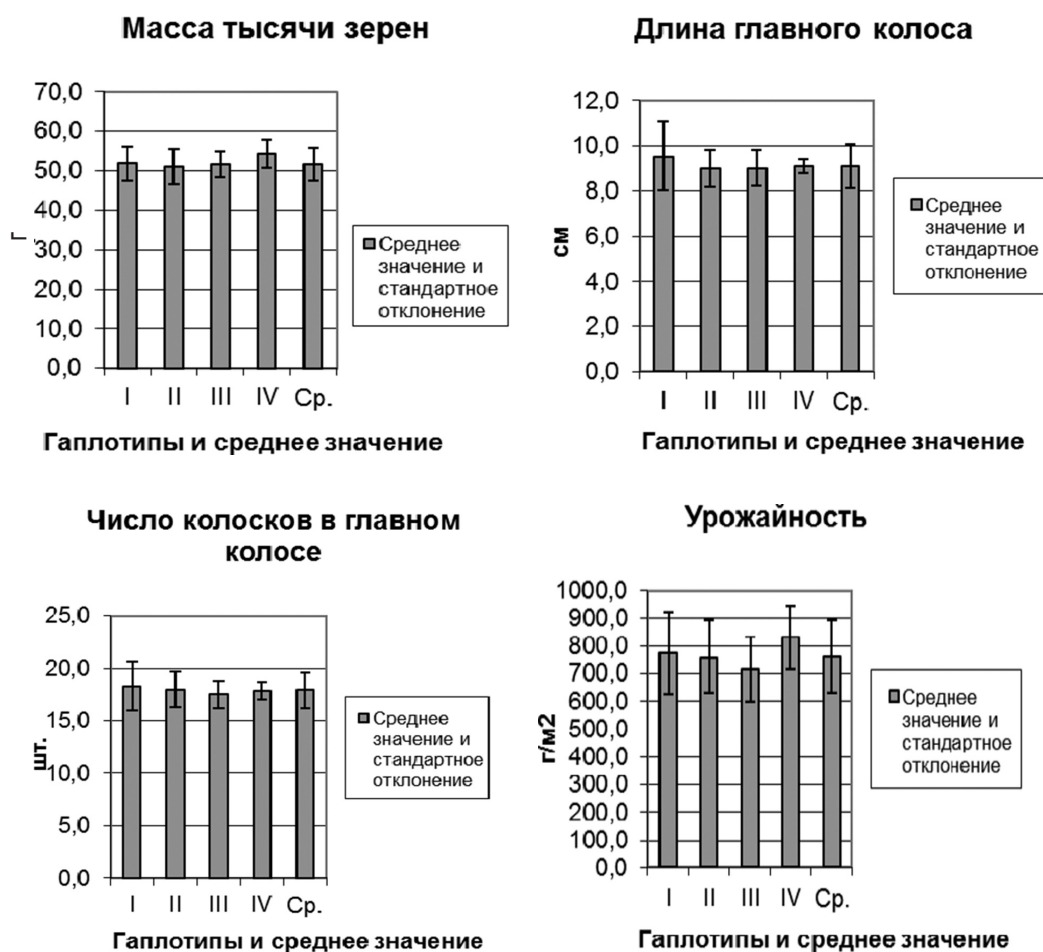
54,3 г. Таким образом, присутствие гаплотипа IV способствовало увеличению массы тысячи зерен на 5,2 % по сравнению со средним значением данного показателя.

Длина главного колоса среди исследуемых сортов и линий в среднем составила 9,1 см, в том числе у гаплотипа I – 9,5 см, у гаплотипа II – 9,0, у гаплотипа III – 9,0, у гаплотипа IV – 9,1 см. Результаты указывают на то, что в климатических условиях в Беларуси 2014 г. у образцов, относящихся к гаплотипу I, наблюдалось увеличение длины главного колоса на 4,4 % по сравнению со средним значением данного показателя.

Число колосков в главном колосе среди исследуемых сортов и линий в среднем составляло 17,9, в том числе у гаплотипа I – 18,3, у гаплотипа II – 18,0, у гаплотипа III – 17,5, у гаплотипа IV – 17,8. Таким образом, гаплотип I способствовал увеличению данного показателя на 2,2 % по сравнению со средним значением. Это согласуется с литературными данными о том, что гаплотип I оказывает большее влияние на число колосков в главном колосе по сравнению с гаплотипами II, III и IV [3].

Среднее значение урожайности в исследуемой коллекции составило 761,1 г/м², в том числе у гаплотипа I – 774,0 г/м², у гаплотипа II – 760,2, у гаплотипа III – 714,3, у гаплотипа IV – 830,8 г/м². У сортов, относящихся к гаплотипам I и IV, наблюдалось увеличение урожайности на 1,7 и 9,2 % соответственно по сравнению со средним значением данного показателя.

В целом, наблюдается положительное влияние отдельных гаплотипов, определенных на основании полиморфизмов промоторной области гена *TaSAP-A1*, на показатели, связанные с продуктивностью озимой пшеницы. Так, по результатам наблюдения 2014 г., гаплотип I способствует увеличению длины главного колоса, числа колосков в главном колосе и урожайности, а гаплотип IV – увеличению массы тысячи зерен и урожайности (см. рисунок).



Характеристика гаплотипов озимой пшеницы по отдельным агрономическим признакам
 Characteristics of winter wheat haplotypes according to individual agronomic traits

Образцы сортов и линий озимой пшеницы, различающиеся по аллельному составу локусов Sap5, Sap39 и Sap2606, также были оценены по таким показателям, как масса тысячи зерен, длина главного колоса, число колосков в главном колосе, урожайность (табл. 2). Согласно результатам наблюдений 2014 г., образцы, имеющие в своем геноме инсерцию в позиции –1810 п. н., имели меньшую длину главного колоса (в среднем 9,0 см) по сравнению с образцами, имеющими делецию в данной позиции (в среднем 9,5 см). Наличие делеции в данной позиции способствовало увеличению длины главного колоса на 4,4 % по сравнению со средним значением данного показателя (9,1 см), а также увеличению числа колосков в главном колосе. Среди сортов и линий, несущих данную делецию, оно было равно в среднем 18,3 шт., что на 2,2 % больше, чем среднее значение данного показателя для всей выборки (17,9 шт.). Согласно данным, полученным Chang с соавт. [1], для коллекции сортов и линий, возделываемых в Китае в 2010–2011 гг., среднее число колосков в главном колосе среди образцов с данной делецией также оказалось выше по сравнению со средним значением данного показателя (в среднем на 3,2 %). В то же время наличие инсерции в данной позиции способствовало увеличению длины главного колоса на 1,2 %. Различия в количественных показателях между представленными данными и данными Chang с соавт. могут быть связаны с влиянием отличающихся климатических условий Республики Беларусь и Китая, а также разной агротехникой возделывания озимой пшеницы в двух странах.

Т а б л и ц а 2. Аллельный состав Sap5, Sap39 и Sap2606 локусов промоторной области *TaSAP-A1* гена и его связь с некоторыми агрономическими признаками
 Table 2. Allelic composition of Sap5, Sap39 and Sap2606 loci of the promoter region of the *TaSAP-A1* gene and its association with some agronomic traits

Признак	Sap5		Sap39		Sap2606	
	+	–	+	–	A	C
Масса тысячи зерен, г	51,6 ± 4,1	51,8 ± 4,2	51,7 ± 3,7	51,6 ± 4,4	50,9 ± 4,5	52,2 ± 3,8
Длина главного колоса, см	9,0 ± 0,8	9,5 ± 1,5	9,3 ± 1,2	9,0 ± 0,8	9,0 ± 0,8	9,3 ± 1,1
Число колосков в главном колосе, шт.	17,8 ± 1,5	18,3 ± 2,3	17,9 ± 1,9	18,0 ± 1,6	18,0 ± 1,7	17,9 ± 1,7
Урожайность, г/м ²	757,3 ± 128,1	774,0 ± 148,3	745,4 ± 134,7	773,4 ± 130,3	760,2 ± 132,2	761,9 ± 133,6

Как видно из табл. 2 и рисунка, у сортов и линий пшеницы, несущих инсерцию в позиции –1637 п. н., наблюдалось увеличение длины главного колоса на 2,2 %. SNP-2606C способствовал увеличению массы тысячи зерен на 1,2 % и увеличению длины главного колоса на 2,2 % по сравнению со средними значениями данного показателя.

Таким образом, для сортов и линий озимой пшеницы, по результатам наблюдений 2014 г., было показано, что наличие делеции в позиции –1810 п. н. в большей степени положительно влияет на длину главного колоса и число колосков в главном колосе, наличие инсерции в позиции –1637 п. н. – на длину главного колоса, а наличие SNP-2606C в позиции –2606 п. н. – на массу тысячи зерен и длину главного колоса.

При анализе показателей урожайности установлено, что образцы, несущие в своих геномах делеции в позициях –1810 и –1637 п. н., имеют более высокую урожайность (774,0 и 773,4 г/м² соответственно) по сравнению с образцами, несущими в данных позициях инсерции (757,3 и 745,4 г/м² соответственно) (табл. 2). Наличие делеций в позициях –1810 и –1637 п. н. способствовало повышению урожайности на 1,7 и 1,6 % соответственно по сравнению со средним значением данного показателя (761,1 г/м²). Образцы, в геномах которых выявлено наличие SNP-2606C в позиции –2606 п. н., имели более высокую урожайность (в среднем 761,9 г/м²) по сравнению с образцами, в геномах которых выявлено наличие SNP-2606A (в среднем 760,2 г/м²). Следует отметить, что такие показатели, как урожайность, увеличение массы тысячи зерен, длина главного колоса и др., могут изменяться в зависимости от года наблюдения, условий агротехники и др. В статье приведены данные наблюдений 2014 г. Нельзя исключить, что ни более благоприятный, ни, напротив, неблагоприятный для озимой пшеницы год не повлияет на приведенные показатели.

Следует отметить, что на показатели урожайности оказывают влияние и другие локусы. На сегодняшний день известно большое количество локусов, контролирующих урожайность зерна. В частности, локусы, отвечающие за массу зерна, картированы почти на каждой из 21 хро-

мосомы [13–15]. Su с соавт. (2006) [13], например, выявлено 8 локусов, контролирующих массу семян в главном колосе и расположенных на хромосомах 2A, 2D, 4B, 5A, 7A и 7B. Аллельный состав данных локусов объясняет от 5,6 до 16,2 % фенотипических вариаций данного признака. Помимо этого, авторами выявлены локусы, оказывающие влияние на массу тысячи зерен, расположенные на хромосомах 1D, 2A, 5D и 6A. Вклад данных локусов в фенотипическое проявление признака в зависимости от условий окружающей среды составляет от 5,9 до 20,1 % [16]. В связи с этим необходимым и перспективным направлением для улучшения селекционного процесса пшеницы являются идентификация и характеристика локусов, ответственных за селекционно важные признаки, а также создание для них функциональных маркеров.

Заключение. Изучение полиморфизма промоторной области гена *TaSAP-A1* позволило отнести сорта и линии озимой пшеницы из коллекции, используемой в селекционном процессе, к четырем гаплотипам и показало, что большинство протестированных образцов (45,6 %) принадлежат к гаплотипу II. Выявлено, что наибольшее влияние на увеличение массы тысячи зерен и урожайности по сравнению с другими гаплотипами оказывает гаплотип IV, а на увеличение длины главного колоса и числа колосков в главном колосе – гаплотип I. Также установлено положительное влияние делеции в позиции –1810 п. н. на длину главного колоса, число колосков в главном колосе и урожайность; инсерции в позиции –1637 п. н. – на длину главного колоса и делеции в данной позиции – на урожайность, а также SNP-2606C в позиции –2606 п. н. – на массу тысячи зерен, длину главного колоса и урожайность. Результаты оценки полиморфизма промоторной области гена *TaSAP-A1* сортов и линий пшеницы могут быть использованы в селекционном процессе пшеницы, направленном на увеличение урожайности.

Список использованных источников

1. NapIII of TaSAP1-A1, a positively selected haplotype in wheat breeding / J. Chang [et al.] // J. of Integrative Agriculture. – 2014. – Vol. 13, N 7. – P. 1462–1468. [https://doi.org/10.1016/s2095-3119\(14\)60808-x](https://doi.org/10.1016/s2095-3119(14)60808-x)
2. Mukhopadhyay, A. Overexpression of a zincfinger protein gene from rice confers tolerance to cold, dehydration, and salt stress in transgenic tobacco / A. Mukhopadhyay, S. Vij, A. K. Tyagi // Proc. of the Natl. Academy of Sciences of the USA. – 2004. – Vol. 101, N 16. – P. 6309–6314. <https://doi.org/10.1073/pnas.0401572101>
3. Polymorphism of TaSAP1-A1 and its association with agronomic traits in wheat / J. Chang [et al.] // Planta. – 2013. – Vol. 237, N 6. – P. 1495–1508. <https://doi.org/10.1007/s00425-013-1860-x>
4. Linnen, J. M. Two related localized mRNAs from *Xenopus laevis* encode ubiquitinlike fusion proteins / J. M. Linnen, C. P. Bailey, D. L. Weeks // Gene. – 1993. – Vol. 128, N 2. – P. 181–188. [https://doi.org/10.1016/0378-1119\(93\)90561-g](https://doi.org/10.1016/0378-1119(93)90561-g)
5. Agarwal, S. Stimulation of antioxidant system and lipid peroxidation by abiotic stresses in leaves of *Momordica charantia* / S. Agarwal, R. Shaheen // Brazilian J. of Plant Physiology. – 2007. – Vol. 19, N 2. – P. 149–161. <https://doi.org/10.1590/s1677-04202007000200007>
6. Ciftci-Yilmaz, S. The zinc finger network of plants / S. Ciftci-Yilmaz, R. Mittler // Cellular and Molecular Life Sciences. – 2008. – Vol. 65, N 7–8. – P. 1150–1160. <https://doi.org/10.1007/s00018-007-7473-4>
7. Vij, S. A20/AN1 zinc-finger domain-containing proteins in plants and animals represent common elements in stress response / S. Vij, A. K. Tyagi // Funct. Integr. Genomics. – 2008. – Vol. 8, N 3. – P. 301–307. <https://doi.org/10.1007/s10142-008-0078-7>
8. Improved drought and salt stress tolerance in transgenic tobacco overexpressing a novel A20/AN1 zinc-finger “AISAP” gene isolated from the halophyte grass *Aeluropus litoralis* / R. Ben Saad [et al.] // Plant Molecular Biology. – 2009. – Vol. 72, N 1–2. – P. 171–190. <https://doi.org/10.1007/s11103-009-9560-4>
9. A stress-associated protein containing A20/AN1 zing-finger domains expressed in *Medicago truncatula* seeds / C. Gimeno-Gilles [et al.] // Plant Physiol. Biochem. – 2011. – Vol. 49, N 3. – P. 303–310. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2011.01.004>
10. OsDOG, a gibberellin-induced A20/AN1 zincfinger protein, negatively regulates gibberellin-mediated cell elongation in rice / Y. J. Liu [et al.] // J. of Plant Physiology. – 2011. – Vol. 168, N 10. – P. 1098–1105. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2010.12.013>
11. Wang, C. X. Isolation and functional analysis of stress-response gene TaABC1 and TaSAP1/2 from wheat (*Triticum aestivum* L.): Abstract of Ph. D. diss. / C. X. Wang. – China, 2011.
12. Plaschke, J. Detection of genetic diversity in closely related bread wheat using microsatellite markers / J. Plaschke, M. W. Ganal, M. S. Röder // Theoretical and Appl. Genetics. – 1995. – Vol. 91, N 6–7. – P. 1001–1007. <https://doi.org/10.1007/bf00223912>
13. Mapping quantitative trait loci for post-anthesis dry matter accumulation in wheat / J.-Y. Su [et al.] // J. of Integrative Plant Biology. – 2006. – Vol. 48, N 8. – P. 938–944. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2006.00252.x>
14. Advanced backcross QTL analysis for the identification of quantitative trait loci alleles from wild relatives of wheat (*Triticum aestivum* L.) / X. Q. Huang [et al.] // Theoretical and Appl. Genetics. – 2003. – Vol. 106, N 8. – P. 1379–1389. <https://doi.org/10.1007/s00122-002-1179-7>
15. A high-density genetic map of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) from the cross Chinese Spring × SQ1 and its uses to compare QTLs for grain yield across a range of environments / S. A. Quarrie [et al.] // Theoretical and Appl. Genetics. – 2005. – Vol. 110, N 5. – P. 865–880. <https://doi.org/10.1007/s00122-004-1902-7>
16. QTL analysis of kernel shape and weight using recombinant inbred lines in wheat / X. Y. Sun [et al.] // Euphytica. – 2009. – Vol. 165, N 3. – Art. 615. <https://doi.org/10.1007/s10681-008-9794-2>

References

1. Chang J., Hao C., Chang X., Zhang X., Jing R. HapIII of TaSAP1-A1, a positively selected haplotype in wheat breeding. *Journal of Integrative Agriculture*, 2014, vol. 13, no. 7, pp. 1462–1468. [https://doi.org/10.1016/s2095-3119\(14\)60808-x](https://doi.org/10.1016/s2095-3119(14)60808-x)
2. Mukhopadhyay A., Vij S., Tyagi A. K. Overexpression of a zincfinger protein gene from rice confers tolerance to cold, dehydration, and salt stress in transgenic tobacco. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 2004, vol. 101, no. 16, pp. 6309–6314. <https://doi.org/10.1073/pnas.0401572101>
3. Chang J., Zhang J., Mao X., Li A., Jia J., Jing R. Polymorphism of TaSAP1-A1 and its association with agronomic traits in wheat. *Planta*, 2013, vol. 237, no. 6, pp. 1495–1508. <https://doi.org/10.1007/s00425-013-1860-x>
4. Linnen J. M., Bailey C. P., Weeks D. L. Two related localized mRNAs from *Xenopus laevis* encode ubiquitinlike fusion proteins. *Gene*, 1993, vol. 128, no. 2, pp. 181–188. [https://doi.org/10.1016/0378-1119\(93\)90561-g](https://doi.org/10.1016/0378-1119(93)90561-g)
5. Agarwal S., Shaheen R. Stimulation of antioxidant system and lipid peroxidation by abiotic stresses in leaves of *Morinda charantia*. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 2007, vol. 19, no. 2, pp. 149–161. <https://doi.org/10.1590/s1677-04202007000200007>
6. Ciftci-Yilmaz S., Mittler R. The zinc finger network of plants. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 2008, vol. 65, no. 7–8, pp. 1150–1160.
7. Vij S., Tyagi A. K. A20/AN1 zinc-finger domain-containing proteins in plants and animals represent common elements in stress response. *Functional and Integrative Genomics*, 2008, vol. 8, no. 3, pp. 301–307. <https://doi.org/10.1007/s10142-008-0078-7>
8. Ben Saad R., Zouari N., Ben Ramdhan W., Azaza J., Meynard D., Guiderdoni E., Hassairi A. Improved drought and salt stress tolerance in transgenic tobacco overexpressing a novel A20/AN1 zinc-finger «ALSAP» gene isolated from the halophyte grass *Aeluropus litoralis*. *Plant Molecular Biology*, 2009, vol. 72, N 1–2, pp. 171–190. <https://doi.org/10.1007/s11103-009-9560-4>
9. Gimeno-Gilles C., Gervais M.-L., Planchet E., Satour P., Limami A. M., Lelievre E. A stress-associated protein containing A20/AN1 zinc-finger domains expressed in *Medicago truncatula* seeds. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2011, vol. 49, no. 3, pp. 303–310. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2011.01.004>
10. Liu Y. J., Xu Y. Y., Xiao J., Ma Q. B., Li D., Xue Z., Chong K. OsDOG, a gibberellin-induced A20/AN1 zincfinger protein, negatively regulates gibberellin-mediated cell elongation in rice. *Journal of Plant Physiology*, 2011, vol. 168, no. 10, pp. 1098–1105. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2010.12.013>
11. Wang C. X. *Isolation and functional analysis of stress-response gene TaABC1 and TaSAP1/2 from wheat (Triticum aestivum L.)*. Abstract of Ph. D. diss. China, 2011.
12. Plaschke J., Ganai M. W., Röder M. S. Detection of genetic diversity in closely related bread wheat using microsatellite markers. *Theoretical and Applied Genetics*, 1995, vol. 91, no. 6–7, pp. 1001–1007. <https://doi.org/10.1007/bf00223912>
13. Su J.-Y., Tong Y.-P., Liu Q.-Y., Li B., Jing R.-L., Li J.-Y., Li Z.-S. Mapping quantitative trait loci for post-anthesis dry matter accumulation in wheat. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2006, vol. 48, no. 8, pp. 938–944. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2006.00252.x>
14. Huang X. Q., Cöster H., Ganai M. W., Röder M. S. Advanced backcross QTL analysis for the identification of quantitative trait loci alleles from wild relatives of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2003, vol. 106, no. 8, pp. 1379–1389. <https://doi.org/10.1007/s00122-002-1179-7>
15. Quarrie S. A., Steed A., Calestani C., Semikhodskii A., Lebreton C., Chinoy C. A high-density genetic map of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) from the cross Chinese Spring × SQ1 and its uses to compare QTLs for grain yield across a range of environments. *Theoretical and Applied Genetics*, 2005, vol. 110, no. 5, pp. 865–880. <https://doi.org/10.1007/s00122-004-1902-7>
16. Sun X.-Y., Wu K., Zhao Y., Kong F.-M., Han G.-Z., Jiang H.-M., Huang X.-J., Li R.-J., Wang H.-G., Li S.-S. QTL analysis of kernel shape and weight using recombinant inbred lines in wheat. *Euphytica*, 2009, vol. 165, no. 3, art. 615. <https://doi.org/10.1007/s10681-008-9794-2>

Информация об авторах

Фомина Елена Анатольевна – науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: E.Fomina@igc.by

Мальшев Сергей Викторович – ст. науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: S.Malyshev@igc.by

Куликович Сергей Николаевич – канд. с.-х. наук, заведующий лабораторией. Научно-практический центр НАН Беларуси по земледелию (ул. Тимирязева, 1, 222160, г. Жодино, Минская область, Республика Беларусь). E-mail: wheat.npc@mail.ru

Урбанович Оксана Юрьевна – д-р биол. наук, заведующий лабораторией. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: O.Urbanovich@igc.by

Information about the authors

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

Sergey V. Malyshev – Senior researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: S.Malyshev@igc.by

Sergey N. Kulinkovich – Ph. D. (Agric.), Head of the Laboratory. Scientific-Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus on Agriculture (1, Timiryazeva Str., 222160, Zhodino, Minsk region, Republic of Belarus). E-mail: wheat.npc@mail.ru

Oksana Yu. Urbanovich – D. Sc. (Biol.), 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: O.Urbanovich@igc.by