

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК 577.21:633.11

<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2025-70-4-293-303>

Поступила в редакцию 17.03.2025

Received 17.03.2025

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

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

АССОЦИАЦИЯ ГЕНОВ, КОНТРОЛИРУЮЩИХ СИНТЕЗ КРАХМАЛА, С ОСНОВНЫМИ ПРИЗНАКАМИ ПРОДУКТИВНОСТИ У ЛИНИЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ С ИНТРОГРЕССИЯМИ ЧУЖЕРОДНОГО ГЕНЕТИЧЕСКОГО МАТЕРИАЛА

Аннотация. Эндосперм пшеницы на 65–85 % состоит из крахмала, содержание которого в значительной степени определяет массу зерна. В данной работе в коллекции 40 линий мягкой пшеницы с генетическим материалом *Triticum dicoccoides*, *T. dicoccum*, *T. durum*, *T. spelta*, *T. kiharae* и их родительских форм исследовали полиморфизм девяти генов, контролирующих синтез крахмала, для выявления связи их аллельных вариантов с признаками продуктивности в условиях Беларуси, а также оценили влияние чужеродного генетического материала на продуктивность пшеницы. Полиморфизм не обнаружен только для генов *TaCWI-5D* и *TaAGP-L-1B*. Установлен значимый вклад генов *TaSus2-2B*, *TaSus1-7A*, *TaCWI-4A*, *TaAGP-S1-7A*, *TaBT1-6B* в изменчивость массы зерен; генов *TaSus2-2A*, *TaSus1-7A*, *TaCWI-4A* – в изменчивость числа зерен с колоса; генов *TaSus2-2A* и *TaSus2-2B* – в изменчивость продуктивной кустистости. Частота встречаемости благоприятных гаплотипов у сородичей пшеницы незначительно уступала таковой у сортов, у интрогрессивных линий (ИЛ) – была на уровне сортов. Включение чужеродного генетического материала в геном пшеницы не оказало отрицательного влияния на основной показатель продуктивности – массу 1000 зерен, которая в среднем за 4-летний период у ИЛ (38,51 г) была достоверно выше, чем у сортов (36,91 г).

Ключевые слова: мягкая пшеница, сородичи пшеницы, интрогрессивные линии пшеницы, гены, регулирующие синтез крахмала, продуктивность

Для цитирования: 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 // Весті Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. – 2025. – Т. 70, № 4. – С. 293–303. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2025-70-4-293-303>

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

ASSOCIATION OF GENES CONTROLLING STARCH SYNTHESIS WITH MAIN PRODUCTIVITY TRAITS IN COMMON WHEAT LINES WITH THE INTROGRESSIONS OF THE ALIEN GENETIC MATERIAL

Abstract. Given that wheat endosperm comprises 65–85 % starch, its content significantly influences the weight of the grain. In the present study, a total of 40 common wheat lines with the genetic material of *Triticum dicoccoides*, *T. dicoccum*, *T. durum*, *T. spelta*, and *T. kiharae*, in addition to their parent forms, were collected for genetic analysis. The objective was to study the polymorphism of nine genes that control starch synthesis to identify the association of allelic variants of these genes with productivity traits in Belarus. Furthermore, the study sought to assess the influence of alien genetic material on wheat productivity. A polymorphism was not detected only for *TaCWI-5D* and *TaAGP-L-1B* genes. The genes *TaSus2-2B*, *TaSus1-7A*, *TaCWI-4A*, *TaAGP-S1-7A*, and *TaBT1-6B* significantly contributed to the variability of the thousand kernel weight, while *TaSus2-2A*, *TaSus1-7A*, and *TaCWI-4A* were associated with the grain number per spike and *TaSus2-2A* and *TaSus2-2B* with the productive tillering. The favorable haplotypes frequency in wheat relatives was slightly lower than that of varieties, while in introgressive lines it was at the level of varieties. The introgression of the alien genetic material into the wheat genome did not adversely affect the main productivity indicator – the thousand kernel weight, which on average, during the 4-year period, was significantly higher in introgression lines (38.51 g) than in varieties (36.91 g).

Keywords: common wheat, wheat relatives, wheat introgressive lines, genes controlling starch synthesis, productivity

For citation: Orlovskaya O. A., Yatsevich K. K., Milko L. V., Kilchevsky 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 Natsyianal'най akademii navuk 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). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2025-70-4-293-303>

Введение. Мягкая пшеница (*Triticum aestivum* L.) является одной из важнейших продовольственных культур во всем мире, спрос на производство которой продолжает расти из-за потери сельскохозяйственных угодий, изменения климата и увеличения численности населения [1]. Потребность в пшенице ежегодно увеличивается на 1,7 %, в то время как рост урожайности – только на 1,1 % [2]. В связи с этим повышение урожайности зерна является актуальной задачей, решение которой позволит обеспечить продовольственную безопасность.

Эндосперм пшеницы на 65–85 % состоит из крахмала, содержание которого в значительной степени определяет массу зерна [3]. Синтез крахмала протекает при участии множества ферментов и транспортеров. Основным субстратом для синтеза крахмала – сахароза, которая расщепляется за счет деятельности двух ферментов: инвертазы и сахарозосинтазы. Инвертаза – гидролаза, которая катализирует превращение сахарозы в глюкозу и фруктозу, которые могут расходоваться на синтез крахмала и компонентов клеточных стенок [4]. Сахарозосинтаза представляет собой гликозилтрансферазу, которая при участии УДФ-глюкозопирофосфорилазы (UDP-glucose pyrophosphorylase) превращает сахарозу в глюкозо-1-фосфат (glucose-1-phosphate, G1P). G1P после катализа АДФ-глюкозофосфорилазой (ADP-glucose pyrophosphorylase, AGPase) преобразуется в предшественник крахмала – АДФ-глюкозу (ADP-glucose, ADP-Glc), которая для синтеза крахмала транспортируется в амилопласт белком BT1 [5]. В работе мы исследовали гены *TaSus2-2A*, *TaSus2-2B*, *TaSus1-7A*, *TaSus1-7B*, *TaCWI-4A*, *TaCWI-5D*, *TaAGP-S1-7A*, *TaAGP-L-1B*, *TaBT1-6B*, которые играют важную роль в синтезе крахмала и ассоциированы с признаками, определяющими урожайность пшеницы (продуктивная кустистость, число зерен с колоса и масса 1000 зерен).

Известно, что сородичи мягкой пшеницы используются для расширения генофонда культивируемых сортов, так как являются источником многих хозяйственно ценных генов [6, 7]. 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 [8, 9]. В данной работе в коллекции интрогрессивных линий (ИЛ) пшеницы и их родительских форм исследовали полиморфизм генов, контролирующих синтез крахмала, для выявления связи аллельных вариантов данных генов с признаками продуктивности в условиях Беларуси, а также оценили влияние чужеродного генетического материала на основные показатели продуктивности пшеницы.

Материалы и методы исследования. Изучали 32 ИЛ, полученные нами от скрещивания сортов яровой мягкой пшеницы (Рассвет, Саратовская 29, Фестивальная, Белорусская 80, Pitic S62) с образцами следующих видов рода *Triticum*: тетраплоидных *T. dicoccoides*, *T. dicoccoides* к-5199, *T. dicoccum* к-45926, *T. durum* и гексаплоидных *T. spelta* к-1731, *T. kiharae*. Также в исследование включено 8 гибридов, полученных от скрещивания в прямом и обратном направлениях современных сортов яровой мягкой пшеницы белорусской селекции Дарья, Тома, Ласка, Любава с интрогрессивной линией 29 Рассвет × *T. dicoccoides*. Образцы сородичей пшеницы получены из коллекции ВИР. Растения выращивали на экспериментальных полях Института генетики и цитологии НАН Беларуси в 2021–2024 гг. (г. Минск) на дерново-подзолистой супесчаной почве. Данные о среднесуточных температурах и количестве выпавших осадков в период исследования получены с метеорологической станции Минск (53.96° с. ш., 27.70° в. д.) [10].

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 аллельного состава гена *TaSus2-2B* проводили при помощи методики, предложенной в работе [3], гена *TaSus1-7A* – в работе [11], *TaCWI-4A* – [12], *TaAGP-S1-7A* – [13], *TaBT1-6B* – [5]. Для выявления SNP полиморфизмов в генах *TaSus2-2A*, *TaSus1-7B*, *TaAGP-L-1B*, *TaCWI-5D* применяли метод секвенирования по Сэнгеру. Реакцию секвенирования проводили с использованием набора BigDye Terminator v.3.1 Cycle Sequencing Kit (Thermo Fisher Scientific), разделение продуктов секвенирующей реакции – на генетическом анализаторе ABI PRISM 3500 (Thermo Fisher Scientific),

компьютерную обработку данных, полученных в результате секвенирования, – в программе Chromas v.1.45.

Результаты эксперимента обобщены с использованием методов описательной статистики и дисперсионного анализа. Статистическую обработку данных осуществляли в программных пакетах Statistica 10.0. Оценку различий показателей продуктивности между группами (сорта, образцы видов *Triticum*, ИЛ) выполняли при помощи дисперсионного анализа и критерия Тьюки.

Результаты и их обсуждение. В коллекции, состоящей из сортов мягкой пшеницы, родственных видов и ИЛ, созданных с их участием, проанализированы признаки, которые определяют урожайность пшеницы: продуктивная кустистость, число зерен с колоса и масса 1000 зерен. Двухфакторный дисперсионный анализ показал достоверный вклад в изменчивость данных признаков генотипа, условий года выращивания и их взаимодействия ($p < 0,001$). Оценка различий показателей продуктивности между группами (сорта, образцы видов рода *Triticum* и ИЛ) на основании дисперсионного анализа и теста множественных сравнений Тьюки позволила установить то, что на протяжении всего периода исследования сородичи пшеницы значительно превосходили сорта мягкой пшеницы по продуктивной кустистости (за исключением 2024 г.), но уступали по числу зерен с колоса (рис. 1).

В среднем за четыре года масса 1000 зерен у изученных сортов находилась в пределах 32,7–42,1 г и достоверно не отличалась от данного показателя у сородичей пшеницы (35,7–41,0 г). Среди родительских генотипов наиболее высокими значениями по данному признаку характеризовались сорт Любава и образец *T. kiharae*. Масса 1000 зерен у родственных видов по сравнению с сортами была значимо выше в 2021 г., но ниже в 2022 г., а в 2023 и 2024 гг. статистически достоверных отличий между данными группами не обнаружено. ИЛ по изученным признакам, как правило, были ближе к сортам на протяжении всего исследования (рис. 1). Следует отметить, что включение чужеродного генетического материала в геном пшеницы не оказало отрицательного влияния

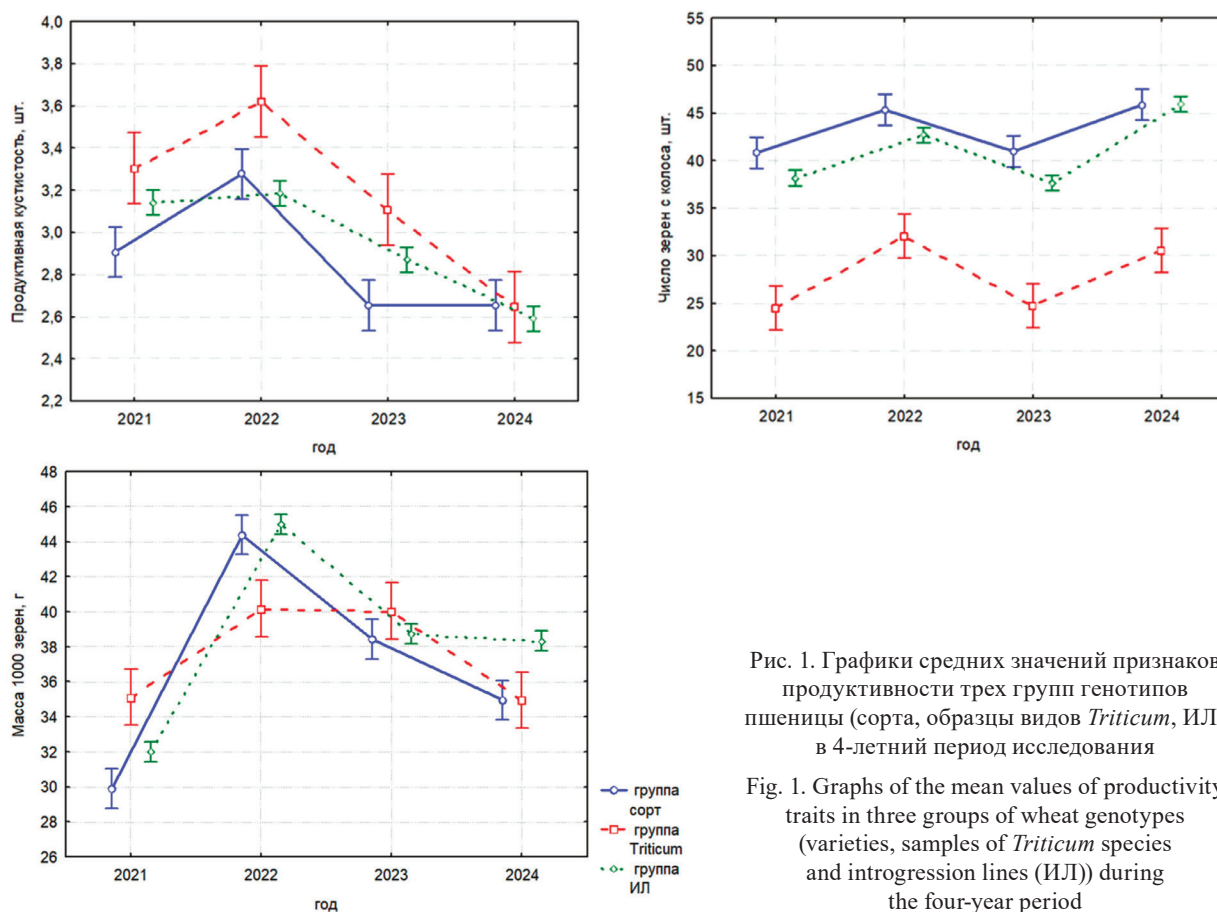


Рис. 1. Графики средних значений признаков продуктивности трех групп генотипов пшеницы (сорта, образцы видов *Triticum*, ИЛ) в 4-летний период исследования

Fig. 1. Graphs of the mean values of productivity traits in three groups of wheat genotypes (varieties, samples of *Triticum* species and introgression lines (ИЛ)) during the four-year period

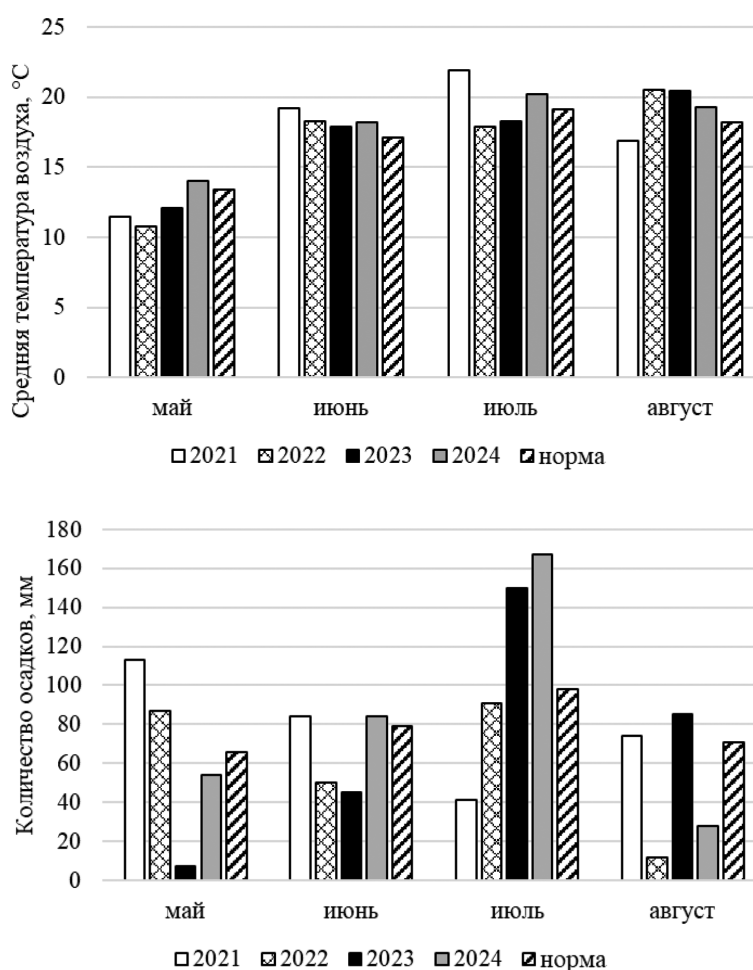


Рис. 2. Метеорологические условия в период вегетации яровой пшеницы с 2021 по 2024 г.

Fig. 2. Weather conditions during the spring wheat growing season from 2021 to 2024

на основной показатель продуктивности – массу 1000 зерен. В среднем у ИЛ она была достоверно выше (38,51 г), чем у сортов (36,91 г). Самые высокие значения массы 1000 зерен (42,56–51,22 г) выявлены для линий с генетическим материалом *T. durum* и *T. kiharae*: линии 195-3, 196-1, 226-7, 19, 25-2. ИЛ характеризовались также большим числом продуктивных побегов по сравнению с сортами (в среднем 2,94 и 2,87 шт. соответственно), но меньшим числом зерен с колоса (41,11 и 43,25 шт. соответственно).

В период налива зерна яровой пшеницы (июль) самые неблагоприятные условия для формирования будущего урожая сложились в 2021 г.: отклонение температуры воздуха от климатической нормы составило +3,4 °C, при этом количество выпавших осадков было значительно ниже нормы (рис. 2). Можно отметить, что температурный и гидрологический режимы в июле были наиболее приближены к норме в 2022 г. (рис. 2), что поспособствовало наилучшему наливу зерна за весь период исследования (рис. 1). Образцы сородичей пшеницы и ИЛ, в отличие от сортов, продемонстрировали способность формировать более выполненное зерно в засушливых условиях 2021 г., что представляет ценность для селекции.

Размер и массу зерна пшеницы в значительной степени определяет содержание крахмала, который является одним из основных компонентов сухого вещества зерна. Фермент сахарозосинтаза катализирует первый этап превращения сахарозы в крахмал, в связи с чем большой интерес представляет изучение генов, кодирующих данный фермент (*TaSus1* и *TaSus2*), которые локализованы на хромосомах 7A/7B/7D и 2A/2B/2D соответственно [11]. Китайскими учеными в локусах *TaSus2-2A*, *TaSus2-2B*, *TaSus1-7A* и *TaSus1-7B* были идентифицированы два, два, пять

и два гаплотипа соответственно. Отличия между гаплотипами в основном были обнаружены внутри интронных последовательностей и значительно коррелировали с различиями по массе 1000 зерен. Изучение современных сортов пшеницы и ландрас в различных условиях среды выявили следующие предпочтительные гаплотипы: *Hap-A* (*TaSus2-2A*), *Hap-H* (*TaSus2-2B*), *Hap-I* и *Hap-2* (*TaSus1-7A*), *Hap-T* (*TaSus1-7B*) [3, 11].

Молекулярно-генетический анализ генов *TaSus2-2A*, *TaSus2-2B* и *TaSus1-7A* в нашей коллекции показал, что большая часть генотипов имеет гаплотипы *Hap-A* (96,36 %), *Hap-L* (83,64 %) и *Hap-3* (50,91 %) соответственно. В локусе *TaSus1-7B* у всех исследованных генотипов выявлен благоприятный гаплотип *Hap-T* (инсерция TGGTGTG в 11 интроне). Исключение составил только образец *T. kiharae*, у которого в 11 интроне обнаружена новая инсерция TGGTATA, обозначенная нами как гаплотип *Hap-Tk*. Данный образец характеризуется одним из самых высоких значений по массе 1000 зерен (41,0 г) среди родительских генотипов, в связи с чем можно предположить, что полиморфный вариант *Hap-Tk*, так же как и *Hap-T*, является благоприятным.

Значительная роль в формировании урожайности отводится и такому ферменту, как инвертаза клеточной стенки, которая катализирует расщепление сахарозы до глюкозы и фруктозы и тесно связана с урожайностью сельскохозяйственных растений [12]. У пшеницы гены *TaCWI* локализованы на хромосомах 4A, 5B и 5D. В кодирующих или промоторных областях *TaCWI-5B* полиморфизма не выявлено. Известно, что два SNP в промоторной области *TaCWI-4A* определяют два гаплотипа (*Hap-4A-C* и *Hap-4A-T*), а четыре SNP и два Indel в гене *TaCWI-5D* – *Hap-5D-C* и *Hap-5D-G*. *TaCWI-4A* регулирует баланс между массой 1000 зерен и числом зерен с колоса, при этом для *Hap-4A-C* характерно значимо большее число зерен в колосе, а для *Hap-4A-T* – высокая масса 1000 зерен [12]. В нашей коллекции подавляющее большинство генотипов имело гаплотип *Hap-4A-C*, число зерен в колосе которых в среднем составило 40,95 шт., что было значимо выше, чем у *Hap-4A-T* (18,68 шт.). Благоприятный гаплотип *Hap-5D-C* установлен у всех изученных нами генотипов.

AGPase считается ключевым ферментом, участвующим в синтезе крахмала в эндосперме пшеницы. Он катализирует превращение глюкозо-1-фосфата в АДФ-глюкозу. Данный фермент состоит из двух малых (SSU) и двух больших (LSU) субъединиц, имеющих цитозольную и пластидную изоформы. В большинстве растительных клеток AGPase присутствует исключительно в пластидах (SSU II и LSU II), но у зерновых культур обнаруживается главным образом в цитозоле (SSU I и LSU I) [14]. Поскольку 65–95 % общей активности AGPase в эндосперме пшеницы приходится на цитоплазму, то большая часть ADP-Glc для синтеза крахмала синтезируется в цитоплазме, в связи с чем белок BT1, ответственный за трансмембранную транспортировку ADP-Glc, также играет жизненно важную роль в биосинтезе крахмала. Известно, что у пшеницы гены *TaAGP-S1* и *TaAGP-L*, кодирующие специфичные для эндосперма SSU I и LSU I, локализованы на гомеологичных хромосомах 7-й и 1-й группы соответственно. Исследование 245 образцов пшеницы выявило полиморфные сайты только у *TaAGP-S1-7A* и *TaAGP-L-1B*, на основании которых выделено по два гаплотипа (*Hap-I* и *Hap-II*) для каждого гена, ассоциированные с массой 1000 зерен [13]. В работе Y. Wang et al. [5] продемонстрировано, что *TaBT1* в основном экспрессируется в развивающихся зернах, а снижение уровня экспрессии данного гена приводит к уменьшению общего содержания крахмала и массы 1000 зерен у пшеницы. Изучение трех гомеологичных генов *TaBT1*, расположенных на хромосомах 6A, 6B и 6D, выявило полиморфизм только в локусе *TaBT1-6B*, где 24 полиморфных участка образуют три гаплотипа (*Hap1*, *Hap2* и *Hap3*). Показано, что гаплотипы *Hap-I TaAGP-S1-7A*, *Hap-I TaAGP-L-1B*, *Hap1* и *Hap2 TaBT1-6B* ассоциированы с высокой массой зерен пшеницы [5, 13].

В нашей выборке полиморфизм установлен для генов *TaAGP-S1-7A* (76,4 % имел гаплотип *Hap-I* и 23,6 % – *Hap-II*) и *TaBT1-6B* (2,5 % – *Hap1* и 97,5 % – *Hap2*), в то время как *TaAGP-L-1B* был представлен только благоприятным гаплотипом *Hap-I*.

Значимая связь с массой 1000 зерен выявлена нами для всех генов за исключением *TaSus2-2A* (таблица), что находит подтверждение в работах зарубежных ученых. Например, изучение влия-

ния аллелей 14 генов на массу 1000 зерен в двух различных выборках пшеницы из коллекции CIMMYT (EYT2015-16 и WAMI) также не показало ассоциацию генов *TaSus2* с данным признаком [15].

Ассоциация с признаками «число зерен с колоса» и «продуктивная кустистость» показана главным образом для генов, кодирующих фермент сахарозсинтазу (таблица). Возможно, это связано с тем, что данный фермент кроме важной роли в биосинтезе крахмала выполняет также ряд других функций: участвует в дыхании растительных клеток, биосинтезе клеточной стенки и в обеспечении энергией для загрузки ассимилятов во флоэму [16, 17].

**Сравнение средних значений признаков продуктивности у генотипов пшеницы
с различными гаплотипами генов, контролирующих синтез крахмала**

**Comparison of mean productivity traits of different haplotypes
of genes controlling starch synthesis in wheat genotypes**

Ген/гаплотип	Масса 1000 зерен, г	Число зерен в колосе, шт.	Продуктивная кустистость, шт.
<i>TaSus2-2A</i>			
<i>Hap-A</i>	38,14 ± 0,15	40,65 ± 0,20	2,98 ± 0,01
<i>Hap-G</i>	37,97 ± 0,63	30,94 ± 0,78	3,62 ± 0,09
<i>p</i>	0,83	0,000	0,000
<i>TaSus2-2B</i>			
<i>Hap-H</i>	39,04 ± 0,31	40,90 ± 0,41	2,87 ± 0,03
<i>Hap-L</i>	37,96 ± 0,16	40,18 ± 0,22	2,97 ± 0,02
<i>p</i>	0,006	0,18	0,008
<i>TaSus1-7A</i>			
<i>Hap-1</i>	33,04 ± 0,43	31,82 ± 0,52	2,96 ± 0,05
<i>Hap-2</i>	37,34 ± 0,23	44,00 ± 0,28	2,97 ± 0,02
<i>Hap-3</i>	39,68 ± 0,20	38,90 ± 0,28	2,94 ± 0,02
<i>p</i>	0,000	0,000	0,47
<i>TaCWI-4A</i>			
<i>Hap-4A-C</i>	37,97 ± 0,15	40,95 ± 0,20	2,96 ± 0,01
<i>Hap-4A-T</i>	41,03 ± 0,86	18,68 ± 0,61	2,95 ± 0,10
<i>p</i>	0,005	0,000	0,96
<i>TaAGP-S1-7A</i>			
<i>Hap-I</i>	37,19 ± 0,16	40,31 ± 0,23	2,95 ± 0,02
<i>Hap-II</i>	41,53 ± 0,32	40,25 ± 0,38	2,94 ± 0,03
<i>p</i>	0,000	0,89	0,89
<i>TaBT1-6B</i>			
<i>Hap1</i>	39,85 ± 0,80	40,54 ± 0,76	2,88 ± 0,07
<i>Hap2</i>	38,07 ± 0,15	40,29 ± 0,20	2,96 ± 0,01
<i>p</i>	0,02	0,81	0,27

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

В нашей коллекции подавляющее большинство генотипов имело благоприятные гаплотипы генов *TaSus2-2A* (*Hap-A*), *TaSus1-7B* (*Hap-T*), *TaCWI-4A* (*Hap-4A-C*) и *TaCWI-5D* (*Hap-5D-C*), *TaAGP-L-1B* (*Hap-I*), *TaBT1-6B* (*Hap2*) (рис. 3), что объясняется доминированием данных гапло-

не мировой. Так, в коллекциях из 348 современных сортов китайской селекции и 200 сортов озимой пшеницы Китая доля сортов *Hap-H* типа составила более 50 % [3, 20]. Среди образцов европейской селекции гаплотип *Hap-H* выявлен только для 13 % сортов, а в коллекциях СИММУТ доля таких образцов была еще ниже – 0,3–0,4 % [3, 15].

Частота встречаемости благоприятных гаплотипов у сородичей пшеницы, как правило, была незначительно меньше, чем у сортов, у ИЛ – на уровне сортов (рис. 3). Можно отметить, что у образца *T. kiharae* выявлен гаплотип *Hap-4A-T TaCWI-4A*, ассоциированный с высокой массой 1000 зерен, в то время как у остальных родительских генотипов – *Hap-4A-C*, ассоциированный с высоким числом зерен в колосе.

У всех генотипов нашей коллекции выявлены благоприятные гаплотипы генов *TaAGP-L-1B*, *TaCWI-5D* и *TaSus1-7B*, однако сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей полиморфных участков данных генов показал, что образцы родственных видов (*T. dicoccum*, *T. dicoccoides*, *T. kiharae*) отличаются от сортов мягкой пшеницы. Например, в гене *TaSus1-7B* у *T. dicoccum* к-45926 установлено 2 SNP, у *T. dicoccoides* – 3 SNP, у *T. kiharae* – 16 SNP. Кроме того, у *T. kiharae* в 11 интроне обнаружена новая инсерция TGGTATA. Следует отметить, что полиморфные варианты обнаружены главным образом в промоторе *TaAGP-L-1B* или интронных областях генов *TaCWI-5D* и *TaSus1-7B* и могут приводить к изменению экспрессии генов. Существенное отличие *T. kiharae* от остальных изученных генотипов пшеницы связано с его происхождением. Известно, что данный искусственно синтезированный вид (*AtAtGGDD*) относится к группе *Timopheevi*, в то время как *T. aestivum* (AABBDD) – к группе *Emmer*. В/Г геномы полиплоидных пшениц значительно дивергировали относительно друг друга. В целом хромосомы G-генома *T. timopheevii* имеют больше сходных признаков с хромосомами S-генома *Aegilops speltoides* по сравнению с В-геномом пшениц группы *Emmer* (*T. dicoccoides*, *T. dicoccum*, *T. durum*, *T. aestivum*). Зарубежными учеными также показан большой полиморфизм генов *TaSus1* [11] и *TaCWI* [12] у сородичей пшеницы по сравнению с современными сортами, что указывает на существенное сокращение аллельного разнообразия данных генов в процессе полиплоидизации, доместикации и селекции пшеницы.

Заключение. В коллекции из 10 сортов мягкой пшеницы, 5 образцов видов рода *Triticum* и 40 ИЛ, полученных на их основе, определен аллельный состав 9 генов, играющих 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*) и ассоциированных с признаками продуктивности. Полиморфизм не обнаружен только для генов *TaCWI-5D* и *TaAGP-L-1B*. Установлен значимый вклад генов *TaSus2-2B*, *TaSus1-7A*, *TaCWI-4A*, *TaAGP-S1-7A*, *TaBT1-6B* в изменчивость массы 1000 зерен; генов *TaSus2-2A*, *TaSus1-7A*, *TaCWI-4A* – в изменчивость числа зерен с колоса; генов *TaSus2-2A* и *TaSus2-2B* – в изменчивость продуктивной кустистости. Частота встречаемости благоприятных гаплотипов у сородичей пшеницы незначительно уступала таковой у сортов, у ИЛ – была на уровне сортов.

Анализ признаков, определяющих урожайность пшеницы, показал, что в среднем за 4-летний период исследования сородичи мягкой пшеницы значительно превосходили сорта по продуктивной кустистости, уступали по числу зерен с колоса и достоверно не отличались по массе 1000 зерен. Включение чужеродного генетического материала в геном пшеницы не оказало отрицательного влияния на основной показатель продуктивности – массу 1000 зерен, которая в среднем у ИЛ была достоверно выше (38,51 г), чем у сортов (36,91 г). Образцы родственных видов пшеницы и ИЛ, в отличие от сортов, продемонстрировали способность формировать более выполненное зерно в засушливых условиях, что также представляет ценность для селекции.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Благодарности. Работа выполнена при поддержке проекта 2.10.2 ГПНИ «Биотехнологии-2».

Acknowledgements. This work was carried out under the support of project 2.10.2. of the State Program for Fundamental Research “Biotechnology-2”.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Genetic dissection of quantitative trait loci for grain size and weight by high-resolution genetic mapping in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) / T. Li, G. Deng, Y. Su [et al.] // Theoretical and Applied Genetics. – 2022. – Vol. 135, N 1. – P. 257–271. <https://doi.org/10.1007/s00122-021-03964-2>
2. Combining protein content and grain yield by genetic dissection in bread wheat under low-input management / J. Ma, Y. Xiao, L. Hou, Y. He // Foods. – 2021. – Vol. 10, N 5. – Art. 1058. <https://doi.org/10.3390/foods10051058>
3. The wheat (*T. aestivum*) sucrose synthase 2 gene (*TaSus2*) active in endosperm development is associated with yield traits / Q. Jiang, J. Hou, C. Hao [et al.] // Functional & Integrative Genomics. – 2011. – Vol. 11, N 1. – P. 49–61. <https://doi.org/10.1007/s10142-010-0188-x>
4. Koch, K. E. Sucrose metabolism: regulatory mechanisms and pivotal roles in sugar sensing and plant development / K. E. Koch // Current Opinion in Plant Biology. – 2004. – Vol. 7, N 3. – P. 235–246. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2004.03.014>
5. *TaBT1*, affecting starch synthesis and thousand kernel weight, underwent strong selection during wheat improvement / Y. Wang, J. Hou, H. Liu [et al.] // Journal of Experimental Botany. – 2019. – Vol. 70, N 5. – P. 1497–1511. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz032>
6. Nevo, E. Drought and salt tolerances in wild relatives for wheat and barley improvement / E. Nevo, G. Chen // Plant, Cell and Environment. – 2010. – Vol. 33, N 4. – P. 670–685. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.02107.x>
7. Genome-wide association study for grain micronutrient concentrations in wheat advanced lines derived from wild emmer / J. Liu, L. Huang, T. Li [et al.] // Frontiers in Plant Science. – 2021. – Vol. 12. – Art. 651283. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.651283>
8. Минеральный состав зерна линий мягкой пшеницы с интрогрессиями чужеродного генетического материала / О. А. Орловская, С. И. Вакула, Л. В. Хотылева, А. В. Кильчевский // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 2023. – Т. 184, № 1. – С. 42–52. <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2023-1-42-52>
9. Эффекты генов *NAM-I* на содержание белка в зерне и показатели продуктивности у линий мягкой пшеницы с интрогрессиями чужеродного генетического материала в условиях Беларуси / О. А. Орловская, С. И. Вакула, К. К. Яцевич [и др.] // Вавиловский журнал генетики и селекции – 2023. – Т. 27, № 3. – С. 197–206. <https://doi.org/10.18699/VJGB-23-26>
10. Погода и климат: [сайт]. – 2004–2025. – URL: <http://www.pogodaiklimat.ru> (дата обращения: 03.03.2025).
11. Global selection on sucrose synthase haplotypes during a century of wheat breeding / J. Hou, Q. Jiang, C. Hao [et al.] // Plant Physiology. – 2014. – Vol. 164, N 4. – P. 1918–1929. <https://doi.org/10.1104/pp.113.232454>
12. A yield-associated gene *TaCWI*, in wheat: its function, selection and evolution in global breeding revealed by haplotype analysis / Y. Jiang, Q. Jiang, C. Hao [et al.] // Theoretical and Applied Genetics. – 2015. – Vol. 128, N 1. – P. 131–143. <https://doi.org/10.1007/s00122-014-2417-5>
13. ADP-glucose pyrophosphorylase genes, associated with kernel weight, underwent selection during wheat domestication and breeding / J. Hou, T. Li, Y. Wang [et al.] // Plant Biotechnology Journal. – 2017. – Vol. 15, N 12. – P. 1533–1543. <https://doi.org/10.1111/pbi.12735>
14. Increasing the starch content and grain weight of common wheat by overexpression of the cytosolic AGPase large subunit gene / G. Kang, G. Liu, X. Peng [et al.] // Plant Physiology and Biochemistry. – 2013. – Vol. 73. – P. 93–98. <http://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.09.003>
15. 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. <http://doi.org/10.3389/fpls.2019.01189>
16. Carbon partitioning to cellulose synthesis / C. H. Haigler, M. Ivanova-Datcheva, P. S. Hogan [et al.] // Plant Molecular Biology. – 2001. – Vol. 47, N 1. – P. 29–51. <http://doi.org/10.1023/A:1010615027986>
17. Localization of sucrose synthase in developing seed and siliques of *Arabidopsis thaliana* reveals diverse roles for SUS during development / H. Fallahi, G. N. Scofield, M. R. Badger [et al.] // Journal of Experimental Botany. – 2008. – Vol. 59, N 12. – P. 3283–3295. <http://doi.org/10.1093/jxb/ern180>
18. 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. <http://doi.org/10.1016/j.cj.2020.03.003>
19. *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, N 1. – Art. 1. <https://doi.org/10.1007/s1032-015-0425-z>
20. Variation in allelic frequencies at loci associated with kernel weight and their effects on kernel weight-related traits in winter wheat / T. Li, H. Liu, C. Mai [et al.] // The Crop Journal. – 2019. – Vol. 7, N 1. – P. 30–37. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2018.08.002>

References

1. Li T., Deng G., Su Y., Yang Z., Tang Y., Wang J., Zhang J., Qiu X., Pu X., Yang W., Li J., Liu Z., Zhang H., Liang J., Yu M., Wei Y., Long H. Genetic dissection of quantitative trait loci for grain size and weight by high resolution genetic mapping in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2022, vol. 135, no. 1, pp. 257–271. <https://doi.org/10.1007/s00122-021-03964-2>

2. Ma J., Xiao Y., Hou L., He Y. Combining protein content and grain yield by genetic dissection in bread wheat under low-input management. *Foods*, 2021, vol. 10, no. 5, art. 1058. <https://doi.org/10.3390/foods10051058>
3. Jiang Q., Hou J., Hao C., Wang L., Ge H., Dong Y., Zhang X. The wheat (*T. aestivum*) sucrose synthase 2 gene (*TaSus2*) active in endosperm development is associated with yield traits. *Functional & Integrative Genomics*, 2011, vol. 11, no. 1, pp. 49–61. <https://doi.org/10.1007/s10142-010-0188-x>
4. Koch K. E. Sucrose metabolism: regulatory mechanisms and pivotal roles in sugar sensing and plant development. *Current Opinion in Plant Biology*, 2004, vol. 7, no. 3, pp. 235–246. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2004.03.014>
5. Wang Y., Hou J., Liu H., Li T., Wang K., Hao C., Liu H., Zhang X. *TaBTL*, affecting starch synthesis and thousand kernel weight, underwent strong selection during wheat improvement. *Journal of Experimental Botany*, 2019, vol. 70, no. 5, pp. 1497–1511. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz032>
6. Nevo E., Chen G. Drought and salt tolerances in wild relatives for wheat and barley improvement. *Plant, Cell and Environment*, 2010, vol. 33, no. 4, pp. 670–685. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.02107.x>
7. Liu J., Huang L., Li T., Liu Y., Yan Z., Tang G., Zheng Y., Liu D., Wu B. Genome-wide association study for grain micronutrient concentrations in wheat advanced lines derived from wild emmer. *Frontiers in Plant Science*, 2021, vol. 12, art. 651283. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.651283>
8. Orlovskaya O. A., Vakula S. I., Khotyleva L. V., Kil'chevskii A. V. Mineral composition of bread wheat lines with introgressions of the alien genetic material. *Trudy po prikladnoi botanike, genetike i selektsii* [Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding], 2023, vol. 184, no. 1, pp. 42–52 (in Russian). <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2023-1-42-52>
9. Orlovskaya O. A., Vakula S. I., Yatsевич K. K., Khotyleva L. V., Kil'chevskii A. V. Effect of *NAM-1* genes on the protein content in grain and productivity indices in common wheat lines with foreign genetic material introgressions in the conditions of Belarus. *Vavilovskii zhurnal genetiki i selektsii* = *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*, 2023, vol. 27, no. 3, pp. 197–206 (in Russian). <https://doi.org/10.18699/VJGB-23-26>
10. *Weather and climate*. Available at: <http://www.pogodaiklimat.ru> (accessed 03.03.2025) (in Russian).
11. Hou J., Jiang Q., Hao C., Wang Y., Zhang H., Zhang X. Global selection on sucrose synthase haplotypes during a century of wheat breeding. *Plant Physiology*, 2014, vol. 164, no. 4, pp. 1918–1929. <https://doi.org/10.1104/pp.113.232454>
12. Jiang Y., Jiang Q., Hao C., Hou J., Wang L., Zhang H., Zhang S., Chen X., Zhang X. A yield-associated gene *TaCWL*, in wheat: its function, selection and evolution in global breeding revealed by haplotype analysis. *Theoretical and Applied Genetics*, 2015, vol. 128, no. 1, pp. 131–143. <https://doi.org/10.1007/s00122-014-2417-5>
13. Hou J., Li T., Wang Y., Hao C., Liu H., Zhang X. ADP-glucose pyrophosphorylase genes, associated with kernel weight, underwent selection during wheat domestication and breeding. *Plant Biotechnology Journal*, 2017, vol. 15, no. 12, pp. 1533–1543. <https://doi.org/10.1111/pbi.12735>
14. Kang G., Liu G., Peng X., Wei L., Wang C., Zhu Y., Ma Y., Jiang Y., Guo T. Increasing the starch content and grain weight of common wheat by overexpression of the cytosolic AGPase large subunit gene. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2013, vol. 73, pp. 93–98. <http://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.09.003>
15. 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>
16. Haigler C. H., Ivanova-Datcheva M., Hogan P. S., Salnikov V. V., Hwang S., Martin K., Delmer D. P. Carbon partitioning to cellulose synthesis. *Plant Molecular Biology*, 2001, vol. 47, no. 1, pp. 29–51. <http://doi.org/10.1023/A:1010615027986>
17. Fallahi H., Scofield G. N., Badger M. R., Chow W. S., Furbank R. T., Ruan Y.-L. Localization of sucrose synthase in developing seed and siliques of *Arabidopsis thaliana* reveals diverse roles for SUS during development. *Journal of Experimental Botany*, 2008, vol. 59, no. 12, pp. 3283–3295. <http://doi.org/10.1093/jxb/ern180>
18. Zhang W., Li H., Zhi L., Su Q., Liu J., Ren X., Meng D., Zhang N., Ji J., Zhang X. 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. <http://doi.org/10.1016/j.cj.2020.03.003>
19. 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, no. 1, art. 1. <https://doi.org/10.1007/s11032-015-0425-z>
20. Li T., Liu H., Mai C., Yu G., Li H., Meng L., Jian D., Yang L., Zhou Y., Zhang H., Li H. Variation in allelic frequencies at loci associated with kernel weight and their effects on kernel weight-related traits in winter wheat. *The Crop Journal*, 2019, vol. 7, no. 1, pp. 30–37. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2018.08.002>

Информация об авторах

Орловская Ольга Александровна – канд. биол. наук, доцент, заместитель заведующего лабораторией. 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>

Information about the authors

Olga A. Orlovskaya – Ph. D. (Biol.), Associate Professor, Deputy 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.Orlovskaya@igc.by. <https://orcid.org/0000-0002-1187-1317>

Яцевіч Констанцыя 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 (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: L.Milko@igc.by.

Кильчевский Александр Владимирович – академик, д-р биол. наук, профессор, гл. науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). Заместитель Председателя Президиума НАН Беларуси (пр-т Независимости, 66, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: Kilchev@presidium.bas-net.by. <https://orcid.org/0000-0002-0175-9786>

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, Chief Researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Belarus). Deputy Chairman of the Presidium. The National Academy of Sciences of Belarus (66, Independence Ave., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: Kilchev@presidium.bas-net.by. <https://orcid.org/0000-0002-1187-1317>