

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ НАУЧНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
«ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННОЙ БИОТЕХНОЛОГИИ»
(ФГБНУ ВНИИСБ)

На правах рукописи

Черноок Анастасия Геннадьевна

МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЙ И ФЕНОТИПИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ГЕНОВ-
РЕГУЛЯТОРОВ РОСТА И РАЗВИТИЯ У КОРОТКОСТЕБЕЛЬНЫХ ФОРМ ПШЕНИЦЫ И
ТРИТИКАЛЕ

Специальность: 1.5.7 – генетика

Диссертация на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель
кандидат биологических наук,
Дивашук Михаил Георгиевич

Москва, 2023

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	7
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	13
1.1 Значение пшеницы в мировом сельском хозяйстве.....	13
1.2 Производство пшеницы и прирост урожайности	14
1.3 Гены короткостебельности пшеницы <i>Rht</i>	15
1.4 История возникновения тритикале и селекция.....	20
1.5 Значение тритикале для Российского и мирового сельскохозяйственного производства, распространение и направления использования	22
1.6 Гены короткостебельности ржи <i>Ddw</i>	25
1.7 Короткостебельность озимой тритикале	25
1.8 Роль гиббереллина в контроле высоты растений	26
1.9 Белки DELLA и Gid, их роль	26
1.10 Плейотропное влияние генов короткостебельности <i>Rht</i> на хозяйственно-ценные признаки мягкой пшеницы	29
1.10.1 Высота	29
1.10.2 Урожайность.....	30
1.10.3 Сроки развития.....	32
1.10.4 Биомасса.....	32
1.10.5 Длина coleoptile	34
1.10.6 Морфология корней.....	35
1.10.7 Почвенный микробиом.....	36
1.10.8 Устойчивость к патогенам	37
1.11 Плейотропное влияние генов короткостебельности <i>Ddw</i> на хозяйственно-ценные признаки ржи.....	38
1.12 Плейотропное влияние гена <i>Ddw1</i> на хозяйственно-ценные признаки озимой тритикале	39
1.13 Гены яровизации <i>Vrn</i> у пшеницы.....	39
1.14 Гены яровизации <i>Vrn</i> у тритикале.....	42
1.15 Гены пшеницы чувствительности к фотопериоду <i>Ppd</i>	44

1.16 Гены регуляторы факторов роста (<i>GRF</i>)	45
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	48
2.1 Растительный материал.....	48
2.1.1 Коллекция мягкой пшеницы	48
2.1.2 Коллекция <i>Aegilops tauschii</i>	49
2.1.3 Рекомбинантные инбредные линии яровой мягкой пшеницы и яровой тритикале	51
2.2 Полевой опыт	51
2.3 Выделение ДНК	52
2.4 Отбор растительного материала для секвенирования. SSR-анализ.....	53
2.5 Генотипирование	55
2.6 Секвенирование генов <i>TaGRF3-2A</i> , <i>TaGRF3-2B</i> , <i>TaGRF3-2D</i>	65
2.7 Полевое фенотипирование.....	69
2.8 Статистическая обработка данных.....	70
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	71
3.1 Молекулярно-генетический анализ гена <i>TaGRF3-2A</i>	71
3.1.1 Секвенирование гена <i>TaGRF3-2A</i>	71
3.1.2 Полиморфизмы гена <i>TaGRF3-2A</i>	71
3.1.3 Маркеры на аллельные варианты гена <i>TaGRF3-2A</i>	74
3.1.4 Эффекты аллелей гена <i>TaGRF3-2A</i> на хозяйственно-ценные признаки в коллекции пшеницы	76
3.1.5 Эффекты аллелей гена <i>TaGRF3-2A</i> в присутствии <i>Rht-B1p</i> на хозяйственно-ценные признаки рекомбинантных инбредных линиях пшеницы (полученные в результате скрещивания образцов Chris Mutant x Новосибирская 67).....	85
3.2 Создание нового молекулярного CAPS маркера на аллельные варианты гена <i>Ddw1</i>	94
3.2.2 Валидация CAPS-маркера на рекомбинантных инбредных линиях тритикале (полученные в результате скрещивания сортов Хонгор x Дублет)	98
3.3 Эффекты аллелей гена <i>TaGRF3-2A</i> в присутствии <i>Ddw1</i> на хозяйственно-ценные признаки рекомбинантных инбредных линий тритикале (полученные в результате скрещивания сортов Хонгор x Дублет)	99

3.4 Молекулярно-генетический анализ гена <i>TaGRF3-2B</i>	106
3.4.1 Секвенирование гена <i>TaGRF3-2B</i>	106
3.4.2 Полиморфизмы гена <i>TaGRF3-2B</i>	107
3.4.3 Маркер на аллельные варианты гена <i>TaGRF3-2B</i>	108
3.5 Молекулярно-генетический анализ гена <i>TaGRF3-2D</i>	109
3.5.1 Секвенирование гена <i>TaGRF3-2D</i>	109
3.5.2 Полиморфизмы гена <i>TaGRF3-2D</i>	110
3.5.3 Маркер на аллельные варианты <i>TaGRF3-2D</i>	111
3.5.4 Эффекты аллелей гена <i>TaGRF3-2D</i> на хозяйственно-ценные признаки пшеницы	112
3.5.5 Изучение коллекции <i>Aegilops tauschii</i> на аллельное состояние гена <i>TaGRF3-2D</i>	113
3.5.6 Создание SSR маркера для мультиплексной ПЦР на полиморфизм генов <i>TaGRF3-2A, TaGRF3-2B, TaGRF3-2D</i> у мягкой пшеницы.....	115
3.6 Анализ взаимодействия аллелей генов короткостебельности и генов-регуляторов роста и развития	117
3.6.1 Взаимодействие аллелей генов <i>Rht-B1</i> и <i>Ddw1</i> у тритикале (рекомбинантные инбредные линии, полученные в результате скрещивания между сортами Мудрец × Дублет и, полученные в результате скрещивания между сортами Валентин 90 × Дублет).....	117
3.6.2 Взаимодействие аллелей генов <i>Vrn-B1, Ppd-D1</i> в присутствии <i>Rht-B1p</i> у пшеницы (рекомбинантные инбредные линии мягкой пшеницы, полученные в результате скрещивания между образцами Chris Mutant x Новосибирская 67)	118
3.6.2.1 Однофакторный дисперсионный анализ	118
3.6.2.2 Двухфакторный дисперсионный анализ.....	119
3.6.3 Взаимодействие аллелей генов <i>Ddw1</i> и <i>Vrn-A1</i> у тритикале (рекомбинантные инбредные линии, полученные в результате скрещивания между сортами Хонгор x Дублет)	122
3.6.3.1 Однофакторный дисперсионный анализ	122
3.6.3.2 Двухфакторный дисперсионный анализ.....	123
3.7 ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	125

ВЫВОДЫ.....	127
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ	128
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	129
Приложение А. Генотипы коллекции 199 линий озимой мягкой пшеницы, выращенных в Краснодаре в 2018-2020 гг.	149
Приложение Б. Результаты однофакторного дисперсионного анализа по аллелям генов <i>Rht-B1</i> и <i>TaGRF3-2A</i> и их влиянию на хозяйственно-ценные признаки рекомбинантных инбредных линий пшеницы (полученные в результате скрещивания образцов Chris Mutant x Новосибирская67)	156
Приложение В. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа по аллелям генов <i>Rht-B1</i> и <i>TaGRF3-2A</i> и их влиянию на хозяйственно-ценные признаки рекомбинантных инбредных линий пшеницы (полученные в результате скрещивания образцов Chris Mutant x Новосибирская67)	162
Приложение Г. Результаты однофакторного дисперсионного анализа по аллелям генов <i>Ddw1</i> и <i>TaGRF3-2A</i> и их влиянию на хозяйственно-ценные признаки рекомбинантных инбредных линий тритикале (полученные в результате скрещивания сортов Хонгор x Дублет).....	170
Приложение Д. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа по аллелям генов <i>Ddw1</i> и <i>TaGRF3-2A</i> и их влиянию на хозяйственно-ценные признаки рекомбинантных инбредных линий тритикале (полученные в результате скрещивания сортов Хонгор x Дублет).....	174
Приложение Е. Результаты идентификации аллельного состояния генов <i>TaGRF3-2A</i> , <i>TaGRF3-2B</i> , <i>TaGRF3-2D</i> , <i>Rht-B1</i> , <i>Ppd-D1</i> у пшеницы	180
Приложение Ж. Результаты однофакторного дисперсионного анализа по аллелям генов <i>Ppd-D1</i> и <i>Vrn-B1</i> и их влиянию на хозяйственно-ценные признаки рекомбинантных инбредных линий пшеницы (полученные в результате скрещивания образцов Chris Mutant x Новосибирская67).....	184
Приложение З. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа по аллелям генов <i>Rht-B1</i> и <i>Ppd-D1</i> и их влиянию на хозяйственно-ценные признаки рекомбинантных инбредных линий пшеницы (полученные в результате скрещивания образцов Chris Mutant x Новосибирская67).....	191

Приложение И. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа по аллелям генов *Rht-B1* и *Vrn-B1* и их влиянию на хозяйственно-ценные признаки рекомбинантных инбредных линий пшеницы (полученные в результате скрещивания образцов Chris Mutant x Новосибирская67)..... 198

Приложение К. Результаты однофакторного дисперсионного анализа по аллелям гена *Vrn-A1* и их влиянию на хозяйственно-ценные признаки рекомбинантных инбредных линий тритикале (полученные в результате скрещивания сортов Хонгор x Дублет) 205

Приложение Л. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа по аллелям генов *Ddw1* и *Vrn-A1* и их влиянию на хозяйственно-ценные признаки рекомбинантных инбредных линий тритикале (полученные в результате скрещивания сортов Хонгор x Дублет)..... 208

Введение

Актуальность.

Пшеница (*Triticum aestivum* L.) является третьей по важности продовольственной культурой в мире после кукурузы (*Zea mays*) и риса (*Oryza sativa*). Эта культура широко выращивается на всей планете. Примерно от 90 до 95% пшеницы, производимой в мире, представлено мягкой пшеницей. Другие виды пшеницы выращиваются в меньшей степени, хотя они играют важную роль на расширяющемся рынке продуктов для здорового питания: например, однозернянка (*T. monococcum* L. subsp. *monococcum*) и полба (*T. turgidum* L. var. *dicoccum* и *T. aestivum* subsp. *spelta* (L.) Thell) [1; 2]. Зерно пшеницы является жизненно важным источником белков, углеводов, витаминов и минеральных элементов. Пшеница используется не только в пищевой промышленности, но и как сырьё для приготовления спирта, крахмала и корма для животных [3; 4].

Тритикале (*Triticosecale* Wittmack) — относительно молодая зерновая культура, созданная путём скрещивания пшеницы с рожью, получившая широкое распространение в конце 20-х годов прошлого века. За последние пять лет в Российской Федерации общая площадь, занимаемая этой культурой, составила в среднем 225 000 га, а её урожай — 7% от урожая всех сельскохозяйственных культур в Восточной Европе [5]. В России тритикале в основном используется для производства кормов и спирта.

Существенное повышение урожайности пшеницы в период 40–60-х годов XX века было связано с внедрением в производство короткостебельных сортов, устойчивых к полеганию, благодаря использованию мутаций короткостебельности, связанных с нечувствительностью растений к гиббереллинам — *Rht-B1b* (*Rht1*) и *Rht-D1b* (*Rht2*) — «Зелёная революция». Однако, получение высоких урожаев было возможным только при увеличении внесения доз азотных удобрений и орошении. На сегодняшний день наиболее распространены среди сортов пшеницы гены снижения высоты *Rht1*, *Rht2*, *Rht11* несмотря на то, что известно 25 генов этой группы. Недостаточная изученность остальных генов группы *Rht* приводит к сокращению генетического разнообразия среди короткостебельных сортов пшениц [6]. Влияние гена нечувствительности к гиббереллину *Rht-B1b* на рост может варьироваться примерно от 10 до 25% у мягкой пшеницы и примерно от 25 до 35% у твёрдой пшеницы по сравнению с аллелем дикого типа *Rht-B1a* [7]. Фенотипическое проявление гиббереллин-нечувствительных мутаций, помимо положительных, имеет также ряд негативных сторон. К таким недостаткам аллелей *Rht-B1b* и *Rht-D1b* относятся низкая эффективность использования воды и азота, короткое колеоптиле, ограничивающее

глубину заделки семян, и слабый рост проростков [8]. Также к их недостаткам относят повышенную восприимчивость растений к фузариозу колоса [9].

У ржи высота растения определяется многочисленными генетическими факторами [10; 11]. В настоящее время идентифицировано 14 генов короткостебельности ржи [12]. Доминантный ген *HI*, впоследствии переименованный в *Ddw1*, является наиболее ценным геном для селекции; ген был обнаружен у мутанта ржи EM-1 [13; 14]. Аллель *Ddw1* снижает высоту растений у диплоидной и тетраплоидной ржи на 40% и 55% соответственно [15]. Эффекты гена *Ddw1* у ржи плеiotропны и проявляются в укорачивании междоузлий стебля, усилении кушения, увеличении размера листьев и колосьев, а также увеличении количества колосьев и семян в колосе [13]. Известно также, что ген короткостебельности *Ddw1* способствует позднему колошению и удлинению вегетационного периода у растений. Ген *Ddw1* также используется в селекции озимой тритикале.

Обратной стороной «Зелёной революции» стала экологическая проблема, поскольку интенсификация земледелия нарушила водный режим почв, что вызвало масштабное засоление и опустынивание. Следовательно, поиск новых генов короткостебельности и генов-компенсаторов негативных эффектов генов гиббереллин-зависимой и гиббереллин-независимой короткостебельности является важной и актуальной задачей. В нашей работе в качестве таких генов мы рассматриваем гены-регуляторы роста *GRF*, гены яровизации *Vrn* и фотопериодизма *Ppd*.

Как пшеничные, так и ржаные гены короткостебельности имеют ряд негативных эффектов для растений. Использование аллельных вариантов возможных генов компенсаторов их негативного влияния может помочь снизить это влияние (такими генами могут быть гены образа жизни, адаптации растений и гены азотного обмена). Одним из важнейших компонентов адаптации к условиям обитания является время цветения, которое в значительной степени определяется группами генов *Vrn*, регулирующих потребность в яровизации [16]. У пшеницы в генетической регуляции реакции на яровизацию участвуют несколько семейств генов. Наибольший эффект оказывают *Vrn-A1*, *Vrn-B1* и *Vrn-D*. Так как тритикале — это гибрид пшеницы и ржи, её геном содержит ряд локусов *Vrn* пшеницы и *Sp1* (*Vrn-R1*) ржи, однако информация о генах, контролирующих потребность в яровизации у тритикале, крайне ограничена [17; 18]. Фаза удлинения стебля, предшествующая цветению, имеет особое значение для урожайности [19; 20], поскольку в этой фазе определяется количество фертильных цветков при цветении. Генетическое манипулирование чувствительностью к фотопериоду на поздней репродуктивной фазе может быть сильно ускорено путём изучения генетического контроля, лежащего в основе чувствительности к фотопериоду отдельных фаз. Реакция на фотопериод у

пшеницы в основном определяется рядом гомеологических локусов *Ppd-D1* (ранее *Ppd1*), *Ppd-B1* (*Ppd2*) и *Ppd-A1* (*Ppd3*), расположенных на хромосомах 2 группы: 2D, 2B и 2A соответственно [21; 22].

Факторы, регуляции роста — *GRF* (GROWTH-REGULATING FACTOR), представляют собой транскрипционные белки, специфичные для растений, которые играют важную роль в регуляции роста и развития, также они связаны с активацией генов азотного обмена. Впервые ген *GRF* был идентифицирован у риса как *OsGRF1*, он кодирует белок, регулирующий ответ на гормон гиббереллин, который в свою очередь вызывает удлинение стебля [23]. Имеются сообщения о наличии генов *GRF* у различных видов растений. В частности, выявлено девять членов семейства *GRF* у *Arabidopsis thaliana* [24; 25], 14 — у кукурузы [26] и 12 — у риса [27]. У *Arabidopsis thaliana* нокаут-мутанты генов *GRF* развивают более мелкие и узкие листья по сравнению растениями дикого типа [24], [28; 29]. У риса подавление *GRF3*, *GRF4* и *GRF5* приводит к карликовости и задержке развития соцветий [30], в то время как усиление экспрессии генов *GRF* приводит к значительному увеличению длины метёлки, увеличению длины, ширины и массы зерновки [31–34]. Сверхэкспрессия *GRF1* в кукурузе увеличивает количество делящихся клеток, что приводит к более крупным листьям, хотя общая высота растения уменьшается [34]. У мягкой пшеницы идентифицировано 30 генов *TaGRF* на 12 хромосомах, которые были разделены на четыре филогенетические группы [35; 36]. Короткостебельные растения страдают от низкой эффективности использования азота из почвы, что объясняется ингибированием у таких растений генов азотного обмена. Поиск новых аллельных вариантов генов азотного обмена, способных поддерживать экспрессию даже в короткостебельных формах, является актуальной задачей на сегодняшний день.

Цель:

Изучение фенотипического проявления совместного присутствия генов короткостебельности и потенциальных генов-компенсаторов, их негативных эффектов у пшеницы и тритикале.

Задачи:

1. Секвенировать нуклеотидные последовательности генов *TaGRF3-2A*, *TaGRF3-2B*, включая 5'- и 3'-нетранслируемые и промоторные области, у набора фенотипически различающихся образцов пшеницы, и гена *TaGRF3-2D*, включая 5'- и 3'-нетранслируемые и промоторные области, у набора фенотипически различающихся образцов пшеницы и *Aegilops tauschii*.

2. Провести биоинформатический анализ полученных нуклеотидных последовательностей генов *TaGRF3-2A*, *TaGRF3-2B* и *TaGRF3-2D* на наличие и характер полиморфизмов.
3. Создать молекулярные маркеры на основе выявленных полиморфизмов генов *TaGRF3-2A*, *TaGRF3-2B* и *TaGRF3-2D*, способных идентифицировать их аллельные варианты.
4. Определить аллельное состояние изучаемых генов *TaGRF3* в коллекции пшеницы, *Ae. tauschii* и рекомбинантных линий тритикале.
5. Методами ассоциативной генетики определить влияние аллельного состояния генов *TaGRF3-2A*, *TaGRF3-2B* и *TaGRF3-2D* на хозяйственно-ценные признаки мягкой пшеницы.
6. В полевых опытах в условиях Московской области (Центральный регион Нечернозёмной зоны) на рекомбинантных инбредных линиях определить влияние аллельного состояния гена *TaGRF3-2A* в присутствии гена короткостебельности *Ddw1* на хозяйственно-ценные признаки гексаплоидной тритикале.
7. Определить влияние генов, компенсирующее негативные эффекты гиббереллин-чувствительных и гиббереллин-нечувствительных генов короткостебельности, со стороны генов-компенсаторов *TaGRF3-2A*, *Vrn-A1*, *Rht-B1*, *Ppd-D1* у пшеницы и гексаплоидной тритикале.

Научная новизна. В результате секвенирования впервые получены уникальные нуклеотидные последовательности генов *TaGRF3-2A*, *TaGRF3-2B*, *TaGRF3-2D*. Созданы молекулярные маркеры для аллелей генов *TaGRF3-2A*, *TaGRF3-2B*, *TaGRF3-2D*.

Впервые показано влияние аллелей генов *TaGRF3-2A* и *TaGRF3-2D* (только для пшеницы) на элементы продуктивности пшеницы и тритикале.

Впервые показан компенсаторный эффект аллелей генов *TaGRF3-2A*, *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Ppd-D1* как для гиббереллин зависимых, так и для гиббереллин независимых генов короткостебельности у растений пшеницы и тритикале.

Создан новый кодоминантный CAPS маркер для выявления аллелей гена *Ddw1*.

Сорт мягкой пшеницы Новосибирская 67 несёт редкую мутацию гена *TaGRF3-2A* (9-нуклеотидная делеция во втором экзоне гена), не обнаруженную ни у одного другого изучаемого нами сорта из коллекции.

Теоретическая значимость работы. Теоретическая значимость работы обусловлена тем, что получены данные о системном и разностороннем влиянии генов-регуляторов роста *TaGRF3-2A* и *TaGRF3-2D* на архитектуру растения, наступление фенофаз и развитие репродуктивных органов у пшеницы и (только *TaGRF3-2A*) тритикале. Показано взаимодействие генов-регуляторов роста *TaGRF3-2A*, генов реакции растений на температурный режим *Vrn-A1* и фотопериодизм *Ppd-D1* с генами гормонального статуса, обеспечивающих низкостебельный габитус пшеницы и тритикале. Полученные данные расширяют наше представление о взаимодействии между генами ответа растений на внешние и внутренние сигналы в ходе своего онтогенеза.

Практическая значимость работы заключается в возможности использования разработанных молекулярных маркеров для генов *Ddw1*, *TaGRF3-2A*, *TaGRF3-2B*, *TaGRF3-2D* при создании новых коммерчески успешных сортов тритикале и пшеницы. Получен ценный семенной материал яровой гексаплоидной тритикале, охарактеризованный по аллельным вариантам генов *TaGRF3-2A*, *Ddw1*, *Vrn-A1*, и яровой мягкой пшеницы, охарактеризованный по аллельным вариантам генов *TaGRF3-2A*, *Rht-B1*, *Ppd-D1*, *Vrn-B1*, который можно использовать в селекционном процессе.

Методология и методы исследования. Диссертация выполнена с применением современных инновационных методов молекулярной генетики и биотехнологии на высокотехнологичном оборудовании. Методология и методы исследования полностью отражены в разделе «Материалы и методы».

Положения, выносимые на защиту.

1. По степени варибельности нуклеотидных последовательностей проанализированные гены можно выстроить в ряд *TaGRF3-2A*>*TaGRF3-2B*>*TaGRF3-2D*. Сорты и линии пшеницы и тритикале различаются между собой по аллельному состоянию генов *TaGRF3-2A*, *TaGRF3-2B* и (только для пшеницы) *TaGRF3-2D*.
2. Аллель 5'-UTR-238 гена *TaGRF3-2D* мог возникнуть в ходе эволюционных процессов внутри генома гексаплоидной пшеницы, так как не встречается в геноме *Ae. tauschii*.
3. Аллельное состояние генов *TaGRF3-2A* и *TaGRF3-2D* (только у пшеницы) влияет на элементы продуктивности у пшеницы и тритикале.

Вклад автора. Представленная диссертационная работа является результатом пяти лет научных исследований автора. Вся лабораторная работа выполнялась автором непосредственно. Полевые работы: посев, учёт фенологических фаз, прополка сорняков, уборка урожая вручную проводились под контролем и участием автора. Статистическая обработка и представление результатов проводились автором самостоятельно. Помощь в подборе праймеров и анализ результатов секвенирования — к.б.н. Баженов Михаил Сергеевич.

Степень достоверности и апробации результатов. Достоверность выводов основывается на статистической обработке данных. Результаты работы представлены в 8 рецензируемых зарубежных и отечественных журналах из списка ВАК и/или входящих в перечень Web of Science/Scopus. Результаты были представлены также на 13-ти международных конференциях.

Объём и структура диссертации. Диссертация изложена на 214 страницах и содержит 42 рисунка и 13 таблиц. Работа состоит из титульного листа, оглавления, введения, глав «Обзор литературы», «Материалы и методы», «Результаты», заключения и выводов, списка принятых сокращений, списка литературы, включающего 287 источников, и 11 приложений.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Значение пшеницы в мировом сельском хозяйстве

Выращивание пшеницы уходит своими корнями в далёкое прошлое. Пшеница была одной из первых одомашненных пищевых культур и на протяжении 8000 лет была основной пищей в Европе, Западной Азии и Северной Африке. Вероятно, это связано с агрономической адаптируемостью пшеницы, простотой хранения зерна и преобразования зерна в муку для приготовления множества различных продуктов [37]. Пшеница занимает центральное место в питании человека, обеспечивая 20% суточной нормы белка и калорий. Примерно от 90 до 95% пшеницы, производимой в мире, представляет собой мягкую пшеницу (*Triticum aestivum* L. $2n = 42$, гексаплоид, геномы AABBDD). Мягкая пшеница используется в основном в виде муки (цельнозерновой или рафинированной) для производства большого разнообразия хлеба и хлебобулочных изделий. Общее мировое производство также включает около 35–40 миллионов тонн пшеницы *T. turgidum* L. var. ($2n = 28$, тетраплоид, геномы AABB), которая хорошо приспособлена к жарким и засушливым условиям, окружающим Средиземное море, и аналогичным климатам в других регионах мира. Этот вид в основном используется для изготовления макаронных изделий, и его часто называют «макаронной пшеницей» или «твёрдой пшеницей». Некоторая часть пшеницы твёрдых сортов перемалывается в муку для производства хлеба средней плотности в странах Средиземноморья и Ближнего Востока, а часть — в крупу грубого помола, используемую для производства кускуса (варёная крупа) в арабских странах [2]. Другие виды пшеницы выращиваются в меньшей степени, хотя они играют важную роль на расширяющемся рынке здоровой пищи. Это однозернянка (*T. monococcum* L. subsp. *monococcum*, диплоид, геномы AA), полба (*T. turgidum* L. var. *dicoccum*, тетраплоид, геномы AABB) и полба (*T. aestivum* subsp. *spelta* (L.) Thell), гексаплоидные, геномы AABBDD). Пшеница является наиболее важным источником углеводов в большинстве стран, а в глобальном масштабе она является ведущим источником растительного белка в пище человека, имея содержание белка около 13%, что является относительно высоким показателем по сравнению с другими злаками [1].

Мягкая пшеница (*Triticum aestivum* L., $2n = 6x = 42$) является третьей по важности основной продовольственной культурой в мире после кукурузы (*Zea mays*) и риса (*Oryza sativa*). Это наиболее широко выращиваемая культура в мире. Зерно пшеницы является жизненно важным источником белка, углеводов, витаминов (например, B1, B2, B3 и E) и минеральных элементов (например, Se, Mn, P и Cu). Пшеница используется в пищу, как промышленное сырьё

для получения спирта, крахмала и соломы, а также корма для животных [3; 4; 38]. В мире 79% общего объёма производства пшеницы приходится на Китай, Соединенные Штаты Америки, Турцию, Канаду, Австралию, Индию и Аргентину, что составляет примерно 751 млн тонн в год. Прирост урожайности пшеницы в настоящее время оценивается примерно от 0,5 до 1% в год, что ниже 2,4%, необходимых для удовлетворения глобального спроса [39; 40]. Чтобы поддерживать быстрорастущее население, производство пшеницы должно увеличиться как минимум на 50% к 2030 году [41]. Кроме того, чтобы удовлетворить спрос, к 2050 году средняя мировая урожайность пшеницы должна увеличиться с 3 до 5 т/га, то есть на 1,3% [42]. Увеличение производства пшеницы может быть достигнуто за счёт разработки и культивирования генотипов, устойчивых к абиотическому стрессу и с повышенной эффективностью использования питательных веществ, радиации и воды, а также устойчивых к болезням и вредителям, в России активно ведутся работы по изучению генов, определяющих эти признаки [43–47]. Такие генотипы могут быть созданы путём идентификации и отбора агрономических и физиологических признаков, влияющих на адаптацию к засухе и урожайность, и связанных с локусами количественных признаков (QTL) [48–50]. Урожайность пшеницы зависит от нескольких агрономических и физиологических признаков [48; 50]. Агрономические признаки: высота растения, индекс урожая, общая биомасса, количество продуктивных побегов, количество зёрен в колосе, длина колоса, масса тысячи семян и масса зерна в колосе. Физиологические характеристики включают в себя температуру листового покрова, содержание хлорофилла, скорость фотосинтеза, содержание водорастворимых углеводов. Все эти признаки способствуют повышению урожайности зерна пшеницы [49; 51–55]. Следовательно, существует необходимость в селекции на основе признаков с использованием высокоэффективных и генетически дополняющих друг друга генотипов для ускорения дальнейшего повышения урожайности зерна пшеницы [48; 50; 56–58].

1.2 Производство пшеницы и прирост урожайности

Индия, Россия, Китай и Казахстан в настоящее время являются ведущими производителями пшеницы. Примерно 30, 27, 24 и 12 миллионов гектаров земли соответственно в этих странах занято пшеницей. Китай является ведущим мировым производителем пшеницы, получая примерно 131 миллион тонн зерна в год [5]. Другие страны, такие как Канада, Аргентина, Украина и Турция также производят значительное количество пшеницы. Среди африканских стран Эфиопия, Алжир, Египет, Кения, Марокко и Южная

Африка имеют самые большие площади, отведенные под производство пшеницы, с общим объемом производства более 1 миллиона тонн в год. Сведения об изменении урожайности зерна пшеницы на единицу площади получены из Новой Зеландии (9 т/га), Саудовской Аравии (6 т/га), Замбии (6,6 т/га), Египта (6,5 т/га) и Китая (5,4 т/га) в 2016 году [5]. Средняя мировая урожайность пшеницы составляет 2,9 т/га. Во всем мире около 33% стран достигли уровня урожайности ≤ 2 т/га, в то время как в 21% стран было зарегистрировано ≥ 3 т/га и в 22% от 5 т/га [5]. Различия в уровне урожайности объясняются переменными климатическими условиями, агрономическими приёмами и генетическим потенциалом сортов. Генетический прирост урожайности, оценённый в результате испытаний, различается для современных сортов, выпущенных в разные периоды времени [39; 49; 59]. На эту изменчивость в основном влияют агрономические и физиологические характеристики, связанные с урожайностью [52; 60]. Самый высокий прирост урожайности был зарегистрирован в Китае (123 кг/га), Чили (246 кг/га), Франции (123 кг/га) и Мексике (41,77 кг/га), тогда как относительно более низкий генетический прогресс был зарегистрирован в Испании (24 кг/га), Австралии (25 кг/га) и Сибири (15,3 кг/га). Годовой прирост урожайности в Египте, Индии и Пакистане оценивается в 111,6 (1,13%), 32,5 (0,83%) и 18,5 кг/га (0,5%), соответственно [39]. По данным CIMMYT генетический прирост урожайности яровой мягкой пшеницы и элитной яровой пшеницы (ESWYT) за последние 15 лет в 69 странах показал ежегодный прирост 27,8 кг/га (0,65%) [39]. Генетический прирост урожайности зерна объясняется развитием и внедрением высокоурожайных генотипов пшеницы с улучшенными агрономическими и физиологическими характеристиками, связанными с высоким потенциалом урожайности [49; 54; 55; 60–62].

1.3 Гены короткостебельности пшеницы *Rht*

С открытием генов короткостебельности пшеницы тесно связано имя Н.Э. Борлауга, американского селекционера, известного всему миру как «отец Зелёной революции». В своих работах он скрещивал мексиканские сорта пшеницы, обладающие тонким длинным стеблем и тяжёлым колосом с карликовыми японскими сортами. В результате такого скрещивания были созданы сорта с укороченным стеблем, устойчивые к полеганию. Это произошло в результате переноса в высокорослые мексиканские сорта генов *Rht-B1b* и *Rht-D1b* из сортообразца японской селекции Norin 10. В настоящее время более 70% всех сортов мягкой пшеницы содержат хотя бы один из этих генов [63; 64]. Полегание посевов является серьёзной

проблемой, приводящей к потере части урожая и возникающее под воздействием генетических и экологических факторов [65; 66].

В Краснодарском НИЦЗ имени П.П. Лукьяненко также был обнаружен ген короткостебельности *Rht11* у сорта Краснодарский карлик 1, полученный на основе химического мутагенеза из сорта Безостая 1. Данный ген наряду с остальными 20 генами короткостебельности пшеницы был внесён в каталог McIntosh [67] и был включён в различные селекционные программы России и Европы. Позднее сотрудниками Центра молекулярной биотехнологии РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева было установлено, что гены *Rht-B1e* и *Rht11* идентичны [64].

На сегодняшний день у пшеницы известно 27 генов короткостебельности (*Rht-B1b*, *Rht-D1b*, *Rht-B1e*, *Rht8c* и др.) (таблица 1, рисунок 1) [68]. Эти гены получили широкое распространение по всему миру не только из-за эффекта короткостебельности, но и благодаря их широкому плеiotропному влиянию на различные хозяйственно-ценные признаки, что в конечном итоге приводит к формированию хорошего урожая. Во многих странах подробно изучается проявление плеiotропных эффектов генов короткостебельности пшеницы [69].

Таблица 1. Список генов *Rht* и их доноров [68]

Ген/Аллель	Тип наследования	Локализация в хромосоме	Донор
<i>rht-B1/Rht-B1b (Rht1)</i>	Рецессивный	4BS	Norin10
<i>Rht-B1/Rht-B1c (Rht3)</i>	Полудоминантный	4BS	Tom Thumb
<i>rht-B1/Rht-B1e (Rht11)</i>	Рецессивный	4BS	Karlik 1
<i>rht-B1/Rht-B1p (Rht17)</i>	»	4BS	Chris M1
<i>rht-B1/Rht-B1b_{E529K}</i>	»	4BS	Kronos
<i>rht-D1/Rht-B1b (Rht2)</i>	»	4DS	Norin 10
<i>Rht-D1/Rht-D1c (Rht10)</i>	Доминантный	4DS	Ai-Bian
<i>Rht4</i>	»	2BL	Burt M937
<i>Rht5</i>	»	3BS	Marfed M1
<i>Rht6</i>	»	Нет данных	Magnif 41
<i>Rht7</i>	»	2AS	Bersee Mult
<i>Rht8/Rht8a (WMS261-165)*</i>	Не определён	2DS	Mara, Sava
<i>Rht8/Rht8b (WMS261-174)</i>	Не определён	2DS	Odom
<i>Rht8/Rht8c (WMS261-192)</i>	Доминантный	2DS	Краснодарский карлик
<i>Rht9*</i>	»	7BL	Mara
<i>Rht12</i>	»	5AL	Karegi 522M7K
<i>Rht13</i>	»	7BS	Magnifi 41M1
<i>Rht14</i>	»	Нет данных	Castelporziano

<i>Rht15</i>	»	»	Durox
<i>Rht16</i>	»	»	Edmore M1
<i>Rht18</i>	»	6A	Icaro
<i>Rht19</i>	»	Нет данных	Vic M1
<i>Rht20</i>	»	»	Burt M860
<i>Rht22</i>	»	7AS	Aiganfanmai
<i>Rht23</i>	»	5DL	Sumai 3
<i>Rht24</i>	»	6AL	Aikang 58 x Jingdong 8
<i>Rht25</i>	»	6AS	UC1110 x PI610750

* Ранее обозначенные Э.Б. Алиевым (1982) теми же символами гены *Rht8* и *Rht9* и локализованные автором в хромосомах 2B и 2D сортов Sharbati Sonora и Скороспелка 35 не идентифицированы [70]. Возможно, снижение высоты у этих сортов – результат плейотропного эффекта доминантных генов *Ppd2* и *Ppd1*, контролирующей нечувствительность к длине дня [71]. Также до сих пор не идентифицированы гены у мутантов сорта Мироновская 808, полученных Л.А. Писаревой [72], названных Карлик, Полукарлик и Л-39.

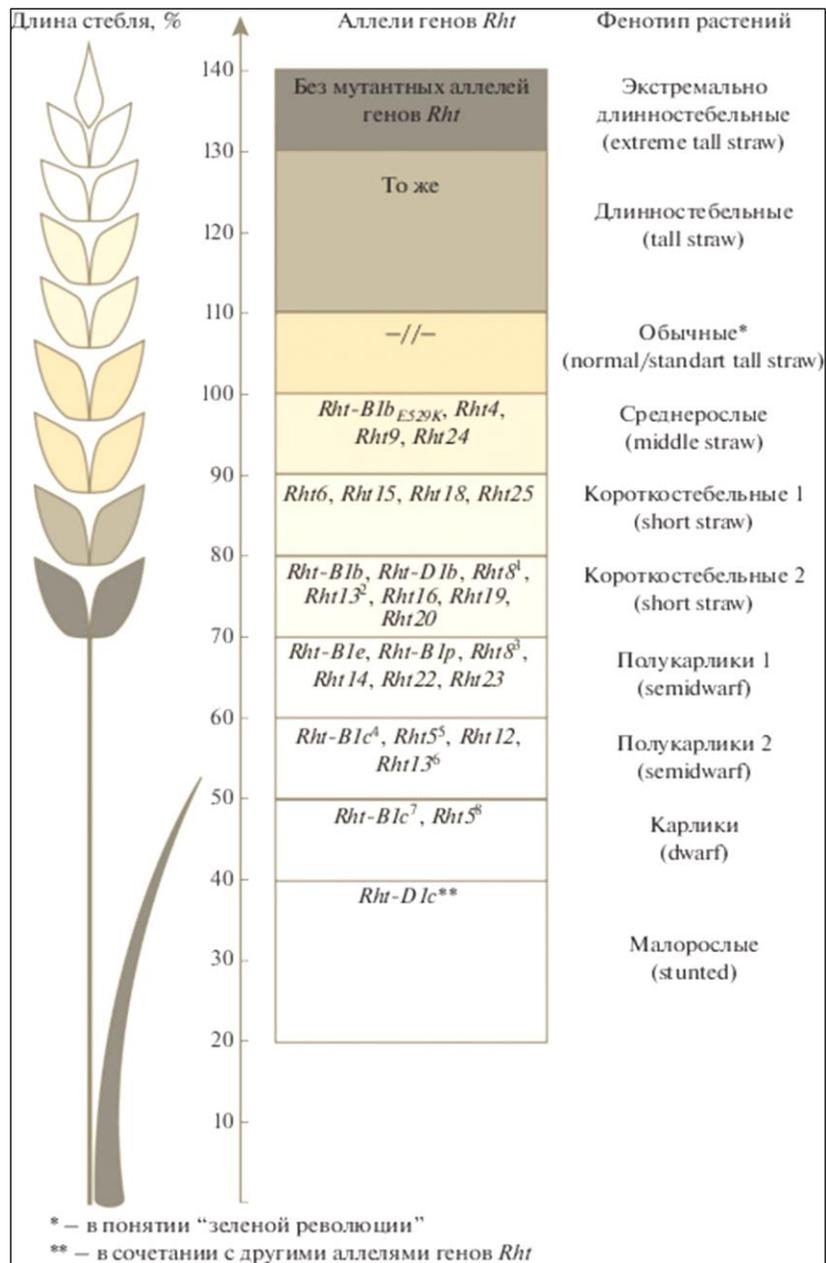


Рисунок 1. Схема влияния мутантных аллелей *Rht*-генов на выраженность признака «длина стебля» пшениц по сравнению с обычной длиной (усреднённые данные). Нормальная длина (standard) принята за 100%. Для представленных на рисунке мутантных аллелей генов *Rht* указана различная длина стебля [68]

Несмотря на широкое распространение в селекции *Rht1* и *Rht2* в условиях сухого и жаркого климата они приводят к снижению урожайности, поэтому многими исследователями по всему миру ведётся поиск альтернативных ГК-чувствительных генов карликовости. В результате исследований был идентифицирован ряд альтернативных генов короткостебельности *Rht*, чувствительных к экзогенной гибберелловой кислоте [73; 74]. Наиболее детально были изучены четыре ГК-чувствительных гена, *Rht8*, *Rht12*, *Rht14* и *Rht24*,

не уменьшающих ни длину coleoptile, ни энергию прорастания в сухих и жарких условиях [74–76]. Однако существуют и другие ГК-чувствительные гены карликовости (*Rht4*, *Rht5*, *Rht9*, *Rht12*, *Rht13*, *Rht14*), которые не подвергались подробным исследованиям.

Среди ГК-чувствительных *Rht*-генов ген *Rht8* обнаружен в нескольких европейских сортах, включая Carabelle-Desprez, высокоурожайную европейскую озимую пшеницу с возрастной устойчивостью к полосатой ржавчине. Этот ген широко использовался для адаптации к засушливому климату в ряде средиземноморских стран Восточной и Южной Европы. Из-за изменения климата *Rht8* также считается важным геном для северных широт в Европе. Растения, несущие *Rht8*, имеют полукарликовый фенотип, устойчивый к полеганию благодаря коротким междоузлиям [77]. В 1930-х годах *Rht8* вместе с геном раннего цветения *Ppd-D1a* был введён из японского сорта Akakomugi в европейскую пшеницу. *Rht8* расположен на хромосоме 2D на расстоянии 0,6 сМ от маркера Xgwm261 [78]. Этот ген был высокоточно картирован и подробно изучен для эффективного использования его потенциала в международных селекционных программах [77]. Чтобы преодолеть неблагоприятное воздействие *Rht1* и *Rht2* в условиях ограниченного водоснабжения, рекомендуется использовать *Rht8* вместе с *Rht1* и *Rht2*, которые уже присутствуют в ряде высокоурожайных сортов пшеницы.

Влияние *Rht12* на энергию прорастания, формирование корней проростков, морфологию листьев и стеблей, развитие колосьев, ассимиляцию и распределение углеводов также подробно изучалось. Выявлено, что *Rht12* отвечает за уменьшение высоты растений (до 40%), длины стебля (48% у цветоноса) и длины листа (до 30% у флагового листа), а также приводит к утолщению междоузлий и увеличению ширины листа [79]. Энергия прорастания, длина coleoptile и параметры корней на стадии проростков не изменились. Отмечено также увеличение продолжительности фазы развития колоса, доли сухой массы колоса при цветении и фертильности пыльцевых зёрен (14%) в опыте с осенним посевом. Однако цветение задерживалось примерно на 5 дней, а размер зёрен уменьшался, ухудшалось развитие колоса после цветения; даже доминантный аллель *Vrn-B1* не мог компенсировать эти негативные эффекты. Однако, несмотря на эти отрицательные эффекты, урожайность зерна была одинаковой между карликовыми и высокорослыми линиями в опыте с осенним посевом. Таким образом, *Rht12* может существенно снижать высоту растений без изменения энергии прорастания и значительно повышать фертильность пыльцевых зёрен в благоприятных условиях осеннего посева и, следовательно, может быть использован для создания сортов карликовой пшеницы.

Ген *Rht14* также формирует полукарликовый габитус, сохраняя при этом длинное coleoptile и энергию прорастания. *Rht14* был картирован на хромосоме 6A в геномной области

383–422 Мб, окружённой маркерами GA2oxA9 и wmc753 в популяции RIL (рекомбинантные инбредные линии) Vijaga Yellow/Castelporziano. *Rht14* также был рекомендован для использования в качестве альтернативы *Rht1* для создания сортов, подходящих для более глубокого посева в засушливых условиях и в условиях ресурсосберегающего земледелия, где сохраняются пожнивные остатки [80].

Ген *Rht24* — ещё один недавно открытый ген, впервые обнаруженный как QTL, названный QRH.caas-6A, с фланкирующими маркерами TaAP2 и TaFAR. Этот ген отвечает за уменьшение высоты растений в среднем на 6,0–7,9 см в разных климатических условиях и связан с увеличением массы тысячи зёрен (TGW) на 2,0–3,4 г. Полученные данные показывают, что *Rht24* является распространённым геном карликовости в селекции пшеницы и его можно использовать в программах маркер-опосредованной селекции [81].

Таким образом, приведённые данные позволяют использовать *Rht8*, *Rht12*, *Rht14* и *Rht24* в качестве альтернативных ГК-чувствительных генов карликовости *Rht* в селекции пшеницы при отсутствии негативных эффектов, при низкой влажности или сухих и жарких условиях. Маркеры, связанные с этими ГК-чувствительными генами карликовости, также доступны и могут использоваться для маркер-опосредованной селекции. Однако успешное использование этих генов в селекции требует тщательного отбора, поскольку каждый из этих генов может быть связан с генами, оказывающими неблагоприятное воздействие.

1.4 История возникновения тритикале и селекция

Тритикале (*X Triticosecale* Witt.) была создана с помощью отдалённой гибридизации для объединения ценных признаков пшеницы (*Triticum aestivum* L.) и ржи (*Secale cereale* L.) [82–85]. Тритикале — молодая в эволюционном отношении культура, включающая в себя хромосомные комплексы обоих родителей. Термин тритикале возник из сочетания родовых названий родительских видов: *Triticum* и *Secale*. Около 30 лет назад первые сорта тритикале были внедрены в производство. Особый интерес к культуре вызван высоким содержанием белка и его лучшей усвояемостью по сравнению с пшеничным, высокой урожайностью, устойчивостью к неблагоприятным почвенно-климатическим условиям, болезням, высокой зимостойкостью, пониженной требовательностью к плодородию почвы [86].

Первое упоминание о пшенично-ржаном гибриде опубликовано в 1876 году английским ботаником С.А. Вильсоном [87]. Он получил гибрид в процессе изучения биологии опыления пшеницы и ржи, но эти гибриды были амфигаплоидными и потому высокостерильными. Позже

в 1884 году Е.С. Карменом (Carman) в США были получены два гибрида [88]. Он описал полученные гибриды и в своей работе привёл первую иллюстрацию пшенично-ржаного гибрида, отличительной особенностью которого было опушение под колосом и низкая фертильность (1,9 зерна в колосе) [86].

Плодовитый пшенично-ржаной гибрид был получен в 1888 году немецким генетиком и селекционером Вильгельмом Римпау (Rimpau) и им же описан в 1891 году. Из его описания следует, что амфидиплоид возник в потомстве пшенично-ржаного гибрида F_1 , полученного при скрещивании местной Саксонской пшеницы (красноколосая, безостая) с Шланштедской рожью. Полученный гибрид тритикале Римпау размножил и провёл первое генетико-селекционное изучение. В конце 19 века шланштедский фермер Беренс (Behrens) впервые высеял тритикале у себя на полях [89].

В 1902 г. началось изучение получения пшенично-ржаных гибридов австрийским генетиком и селекционером Е. Чермак (Tscermak), исследования продолжались более тридцати лет. Им были получены пшенично-ржаные гибриды с участием дикорастущих видов ржи [86].

Работа известного шведского генетика и селекционера доктора Арне Мюнтцинга включала первые комплексные исследования размножения, цитологии и физиологических свойств тритикале. Арне Мюнтцинг проделал большую работу по созданию и улучшению октоплоидных тритикале [90].

В истории тритикале видное место занимают и исследования русских учёных. В данном направлении проводились работы учёными Саратовской селекционной станции, которую возглавлял Г.К. Мейстер, он наблюдал спонтанное возникновение в пшеничных посевах, расположенных рядом с посевами ржи, гибридов тритикале с различной степенью фертильности. Г.А. Левитский и Г.А. Бенетская в 1929 году, опередив зарубежных учёных на 7 лет, показали амфидиплоидную природу промежуточных плодовых пшенично-ржаных гибридов [91].

Несколько позже (1932-1935 гг.) октоплоидные амфидиплоидные формы в значительном количестве были обнаружены В.Н. Лебедевым на полях Белоцерковской опытной станции. К середине 1941 года было уже известно около 12 спонтанных и искусственно полученных октоплоидных тритикале. В.Е. Писаревым в 1941 году получены первые яровые линии октоплоидной тритикале, а в 1945 году синтезирована первая озимая форма октоплоидной тритикале [92].

В первое время селекционеры получали в основном октоплоидные тритикале. Первая форма гексаплоидной тритикале синтезирована в 1933 году русским учёным профессором А.И. Державиным путём скрещивания твёрдой пшеницы Леукурум 1364/1 с рожью *Secale montanum* [93]. Исследования по получению гексаплоидных тритикале проводились и в других странах мира [94]. Прогресс, достигнутый в разработке методов колхицинирования, в 1937 году дал толчок к созданию гексаплоидных тритикале путём преодоления стерильности получаемых гибридов.

Не менее важный этап в селекции тритикале связан с расширением программы селекционных работ с яровыми гексаплоидными тритикале, начало которому было положено в 1964 году в Международном центре по селекции кукурузы и пшеницы (СІММУТ). Селекционеры в условиях короткого дня Мексики выделили высокофертильные линии (Armadillo), нечувствительные к фотопериоду [95].

Начиная с 1960 года в СССР под руководством профессора А.Ф. Шулындина в лаборатории генетики Украинского научно-исследовательского института растениеводства, селекции и генетики имени В.Я. Юрьева проводилась большая работа по получению гексаплоидных форм тритикале. Были созданы перспективные формы амфидиплоидов — АД 196, 201, 206 и 209 и кормовой сорт тритикале Амфидиплоид 1 [96].

С 1974 года в Краснодарском НЦЗ имени П.П. Лукьяненко ведётся работа по селекции озимой гексаплоидной тритикале. Применяемая схема селекции предполагает получение гибридных популяций на базе новых современных сортов озимой и яровой тритикале, озимой мягкой пшеницы и диплоидной ржи [97]. Также селекционная станция РГАУ-МСХА имени К.А.Тимирязева в Москве активно занимается созданием новых высокопродуктивных сортов тритикале [98]. В Госсортреестр РФ на 2021 год включены 94 сорта озимой тритикале и 20 сортов яровой тритикале. Селекция тритикале затруднена широкой фенотипической изменчивостью культуры, вызванной перекрёстным опылением. Одной из основных и трудных задач является селекция тритикале на содержание белка высокого качества.

1.5 Значение тритикале для Российского и мирового сельскохозяйственного производства, распространение и направления использования

Стратегически важной группой сельскохозяйственных культур во всём мире являются зерновые. Они занимают около половины всех пахотных земель планеты. Среди зерновых

выделяют культуры, которые называют «основными хлебами человечества» — это пшеница, рис, кукуруза, а в последнее время многие учёные добавляют к этому списку и новую культуру — тритикале.

Распространение тритикале в Российской Федерации по сравнению с ведущими зерновыми культурами незначительно. По данным единой межведомственной информационно-статистической системы (ЕМИСС), площадь возделывания тритикале за последние годы заметно сократилось с 228 тыс. га в 2016 году до 111 тыс. га в 2020 году [99].

Проблема распространения тритикале в сельскохозяйственном производстве Российской Федерации состоит в том, что данная культура в основном используется как фуражная и практически не используется в хлебопекарной промышленности, хотя современные хлебопекарные сорта тритикале могут быть использованы в смесях с пшеничной мукой при изготовлении хлеба [100; 101].

Можно сделать вывод о том, что на сегодняшний день необходимо создание перспективных конкурентоспособных сортов не только кормового, но и пищевого направления для способствования распространению тритикале в сельскохозяйственном производстве РФ. Для этого важно вести комплексную селекцию тритикале на такие важные признаки, как качество зерна, короткостебельность, устойчивость к болезням и вредителям. Чтобы полностью понимать биологические процессы, влияющие на фенотипические признаки растения, необходимо учитывать взаимодействия генов тритикале, унаследованных из геномов пшеницы и ржи.

Фуражное направление. Благодаря высокому содержанию белка, аминокислот и витамина В тритикале нашла широкое применение в производстве фуражного зерна. Содержание белка в линиях тритикале находится в диапазоне от 10 до 20%. Аминокислотный состав белка похож на пшеничный, но содержание лизина в нём немного выше. Благодаря высокой усвояемости крахмала корм из тритикале более пригоден для жвачных животных, чем корм из других злаков. Кроме того, в многочисленных экспериментах было показано, что у свиней, питающихся кормом на основе тритикале, темпы прироста и эффективность кормления были аналогичны тем свиньям, которые питались кормом на основе кукурузы. Рекомендуется вводить зерно тритикале в рационы сельскохозяйственных животных и птицы, на 50% заменяя норму традиционных составляющих (пшеницы, ячменя и др.) и постепенно увеличивать её до 100%. Было также отмечено, что тритикале проявляет хорошие кормовые достоинства в сочетании с ячменём [102]. Также корма, содержащие зерно тритикале, сбалансированы по потребности в лизине [103; 104].

Продовольственное направление. В странах Европы тритикале применяют в производстве хлеба и других пищевых продуктов, таких как макаронные изделия и хлопья для завтрака [105]. Содержание белка у этой культуры выше, чем у пшеницы, хотя фракция глютелинов меньше. Тритикале подходит для производства ряда продуктов, таких как торты, кексы, печенье, вафли, лапша, лепёшки и спагетти [106]. Однако из-за слабой и липкой клейковины, тритикале используют лишь в смеси с пшеничной мукой. Сорты тритикале, обладающие улучшенной формой и округлостью зерна, обеспечивают выход муки равный или близкий к пшенице [107]. В исследованиях Е.Н. Шаболкиной и Т.А. Горяниной (2014) было установлено, что для приготовления хлеба из тритикале необходим особый подход [108]. Исследователи рекомендуют использовать муку высококачественных сортов пшеницы в количестве 70% и 30% тритикалевой муки. Получаемый в результате такой смеси пшенично-тритикалевый хлеб, выпекаемый безопасным способом, отличается высоким объёмным выходом, обладает отличным вкусом и ароматом.

В данный момент не существует ни российских, ни межгосударственных стандартов на хлебопекарную муку тритикале, но разработан ТУ 8-11-145-94 [109].

В Российской Федерации тритикале активно используют для приготовления спирта. В исследованиях А.К. Ивановой (2017) и соавторов был отмечен практический выход спирта 3,14 л/кг, что соответствует выходу спирта из пшеницы [110]. Также было отмечено, что по физико-химическим показателям спирт из зерна тритикале несколько уступает спирту из зерна пшеницы, однако качественнее спирта из ржи.

Тритикале является одной из зерновых культур, которые можно использовать для получения крахмала. По данным Н.Р. Андреева (2016) выход крахмала из зерна тритикале составляет 52,4—54,0%, что значительно превышает выход данного продукта из пшеничного и ржаного зерна [111].

Зерно тритикале в смеси с ячменём (1:1) можно использовать для приготовления пива. Также зерно тритикале характеризуется повышенной экстрактивностью в сравнении с ячменным. Поэтому многие исследователи предлагают использовать зерно тритикале для приготовления высококачественного солода [112].

Другие направления использования. Тритикале может использоваться и в качестве промежуточной культуры для уменьшения популяции почвенных вредителей, которые могут размножаться на других культурах. Тритикале можно выращивать экологично, благодаря её способности поглощать питательные вещества из почвы и снижать выщелачивание. Также она может выступать в качестве улучшителя почвы, благодаря своей развитой корневой системе, она связывает подверженные эрозии участки почвы и обеспечивает хороший субстрат для образования органики [113].

1.6 Гены короткостебельности ржи *Ddw*

Гены короткостебельности ржи в настоящий момент также хорошо изучены, как и у пшеницы. Впервые ген короткостебельности ржи *Ddw1* (*Dominant dwarf*) был открыт В.Д. Кобылянским в 1972 году у естественного мутанта ржи ЕМ-1. Данный ген оказывает сильное влияние на уменьшение высоты растений: вызывает снижение высоты диплоидной ржи на 40%, а тетраплоидной ржи — на 55% [69]. *Ddw1* широко распространён и присутствует у 90% сортов ржи [114].

Другой доминантный ген короткостебельности *Ddw2* был обнаружен у мутанта ржи К10028. Ген *Ddw3* был открыт сравнительно недавно польскими учёными у линии ржи К11. Помимо доминантных генов короткостебельности у ржи также учёные выделяют 9 рецессивных генов (*ct1*, *ct2*, *tn1*, *tn2* и др.) [69; 115].

1.7 Короткостебельность озимой тритикале

Что касается озимой тритикале, то её короткостебельность полностью контролируется геном короткостебельности ржи *Ddw1* [116]. В настоящий момент активно изучается проявление плейотропного эффекта данного гена на основные хозяйственно-полезные признаки озимой тритикале.

Оценке устойчивости к полеганию озимой тритикале большое внимание уделяется во многих научных учреждениях нашей страны. Так, в исследованиях А.В. Пинкаль (2012), было выявлено, что в Омской области высота гибридов тритикале сильно зависела от погодноклиматических условий среды и генотипов родительских видов. Самыми высокими являлись сорта тритикале сибирской селекции [117]. Также было установлено, что использование в качестве материнской формы короткостебельных сортов тритикале приводит к значительному снижению высоты у гибридных растений, и повышению устойчивости к полеганию.

Решением вопроса короткостебельности также активно занимаются в ФГБНУ ФИЦ "НЕМЧИНОВКА". В 2016 году там был создан новый сорт озимой тритикале Гера, который отличается средней высотой стебля (110–116 см) и превышает по урожайности сорт Виктор, принятый за стандарт в данной зоне [118].

В Краснодарском НЦЗ имени П.П. Лукьяненко были впервые получены сорта тритикале сферококкум. В качестве донора гена *s*, определяющего сферококкоидную форму колоса и высокие качества зерна, был использован сорт озимой шарозёрной пшеницы Шарада. Вторым

компонентом был сорт озимой тритикале Валентин 90, имеющий относительно высокие хлебопекарные качества.

В результате был получен сорт озимой шарозёрной тритикале Тит, обладающий комплексом хозяйственно-полезных признаков. В дальнейшей работе с участием гибридной комбинации Тит x Валентин 90 был получен сорт Гирей, обладающий прочной соломиной, средней высотой (105–115 см) и устойчивостью к полеганию [119].

1.8 Роль гиббереллина в контроле высоты растений

В основе «Зелёной революции» лежало использование принципиально новых высокоурожайных сортов. Важнейшим фактором в их создании являлся перенос генов короткостебельности, ответственных за передачу в растении сигнала гормона гиббереллина. Роль этого гормона в контроле длины стебля хорошо изучена, что показано на биосинтезе и транспорте ГК у короткостебельных форм различных видов растений [120]. Это самая обширная группа фитогормонов: найдено 136 различных, близких по строению веществ, относимых к группе гиббереллинов. Но несмотря на многообразие гиббереллинов значительной биологической активностью обладает лишь несколько соединений (ГК1, ГК3, ГК4, ГК7), остальные являются предшественниками биосинтеза или неактивными формами. У злаков единственным активным гиббереллином является ГК1. Сорта хлебных злаков, обладающие большим его содержанием, характеризуются длинным и одновременно тонким стеблем [121]. Все гены короткостебельности делятся на два типа: чувствительные и нечувствительные к экзогенному внесению гибберелловой кислоты. Аллели *Rht-B1b* и *Rht-D1b* снижают чувствительность растений к ГК, поэтому до разработки молекулярных маркеров на эти аллели для определения их наличия использовали гормон гиббереллин. У растений, несущих аллели короткостебельности, не наблюдалось ответа на ГК, а у растений, несущих аллели дикого типа, наблюдалось сильное удлинение стебля [122; 123]. Из наиболее распространённых генов короткостебельности пшеницы к нечувствительным к ГК генам относятся *Rht-B1b*, *Rht-D1b*, *Rht-B1c*, *Rht-D1c* и *Rht-B1e*, к чувствительным — *Rht8c*. У ржи наиболее распространённый ген короткостебельности *Ddw1* чувствителен к гибберелловой кислоте.

1.9 Белки DELLA и Gid, их роль

Влияние мутантных генов *Rht1* на длину стебля пшеницы объясняется тем, что они кодируют DELLA-белки, которые являются основными регуляторами сигнального пути ГКЗ и супрессорами роста растений. Данные белки входят в состав семейства транскрипционных регуляторов GRAS и содержат в своей последовательности два отдельных домена: N-концевой регуляторный домен, который служит для распознавания и связывания ГКЗ, и C-концевой функциональный домен GRAS [124]. Различные участки домена GRAS DELLA-белков могут связываться с ДНК-связывающими доменами некоторых транскрипционных факторов, блокируя их функцию. Более того, DELLA-белки влияют на рост и развитие растений путём связывания с другими белками, не являющимися транскрипционными факторами, контролируя и изменяя их функции в клетке. Однако DELLA-белки не всегда действуют в качестве супрессоров роста: было показано, что они оказывают позитивное действие на высоту растения при неблагоприятных условиях, например, холод [125], засоленность почвы [125; 126] и деэтиолирование [125; 127]. Таким образом, DELLA-белки способствуют адаптации растений к неблагоприятным условиям окружающей среды, осуществляя баланс между ростом и ответом на стресс в неблагоприятных условиях. Наличие большого количества DELLA-белков в клетках растения уменьшает длину стебля за счёт замедления роста растений путём связывания с транскрипционными факторами и другими компонентами сигнального пути ГКЗ [124; 128; 129]. Процесс деградации DELLA-белков с помощью ГКЗ, в результате которого снижается их влияние на вытягивание стебля, подробно описан для резуховидки Таля (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.) [130; 131]. Однако было высказано предположение, что аналогичный механизм присутствует и у других видов цветковых растений [131]. У *Arabidopsis thaliana* ГКЗ узнаётся и связывается рецепторным белком GID1, в результате чего его N-концевой регион изменяет конфигурацию и закрепляет ГКЗ в молекуле белка GID1 [132]. Таким образом, образуется комплекс GA-GID1, который впоследствии связывается с DELLA-белком с помощью мотива TVHYNP, образуя комплекс GA-GID1-DELLA [132]. В свою очередь GA-GID1-DELLA увеличивает способность DELLA распознаваться белками F-box (SLY1 в случае с *Arabidopsis*), которые отвечают за образование SCF (SKP1, CULLIN, F-box) E3 убиквитин-лигазного комплекса, его убиквитинацию и далее деградацию DELLA в протеасоме 26S (рисунок 2)[133].

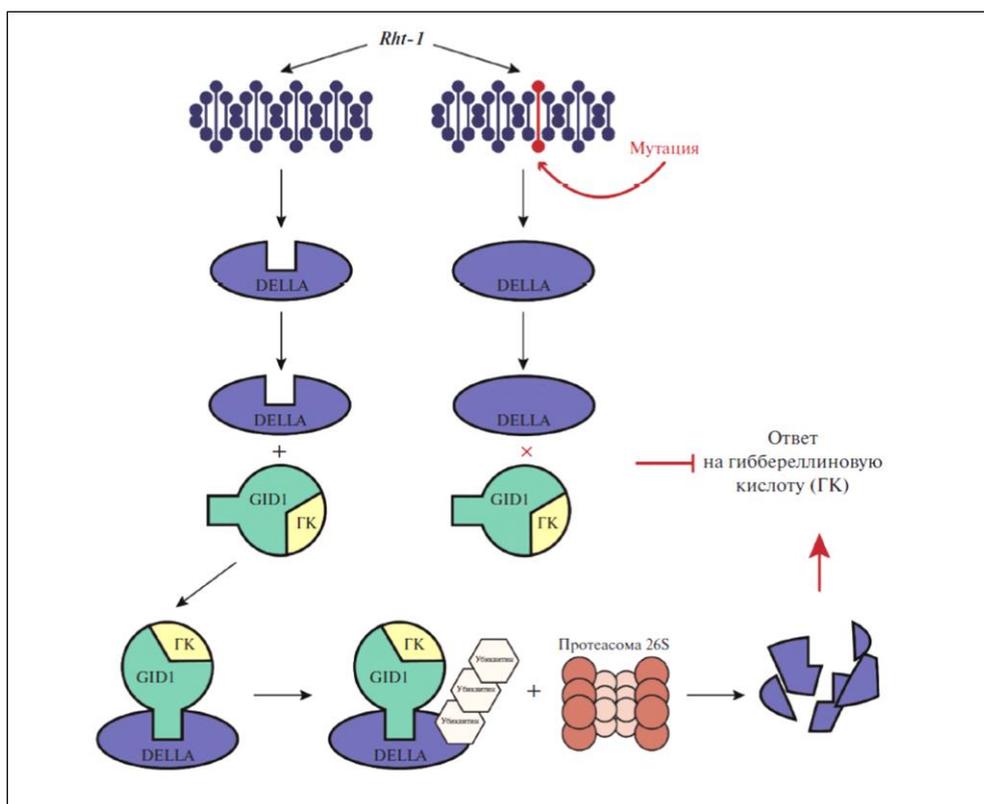


Рисунок 2. Схема деградации DELLA-белков. Мутантные аллели гена *Rht1* кодируют дефектный белок DELLA, что приводит к нарушению его связывания с комплексом GA-GID1 [68]

Таким образом, ГКЗ способствует уменьшению количества DELLA-белков в клетке и, соответственно, уменьшению их негативного влияния на рост растения [130]. Было показано, что мутантные аллели *Rht1* снижают чувствительность растения к ГКЗ, так как DELLA-белки теряют способность связываться с комплексом GA-GID1 [134–136]. Таким образом, обработка растения экзогенной ГКЗ не вызывает у них увеличения длины стебля [137]. Наличие у растений гена *Rht1* можно выявить по отсутствию ответа на обработку экзогенной ГКЗ [123]. Однако данный способ не позволяет выявить различия между аллельными вариантами *Rht-B1b* и *Rht-D1b*, так как они оба дают схожий фенотип при обработке экзогенной ГКЗ. В этом случае для определения конкретного аллельного варианта гена *Rht1* используются методы молекулярной биологии [138].

1.10 Плейотропное влияние генов короткостебельности *Rht* на хозяйственно-ценные признаки мягкой пшеницы

1.10.1 Высота

Введение аллелей короткостебельности, чувствительных к гиббереллину (GAR *Rht*), является перспективным инструментом для селекции полумкарликовых высокопроизводительных сортов пшеницы. В своей работе Дивашук (2020) с соавторами сравнили рекомбинантные изогенные линии, несущие аллель карликовости *Rht13* и не имеющие аллелей карликовости, и обнаружили, что аллель *Rht13* снижает общую высоту растений на 13,0 см (17,4%), при этом пропорции между междоузлиями у высоких и низкорослых растений остаются одинаковыми [139]. Наибольшее уменьшение длины у растений с *Rht13* по сравнению с растениями дикого типа наблюдается для второго междоузлия (5,3 см, или 31,9%).

На расщепляющейся по генам *Rht14* и *Rht-B1* популяции пшеницы Vikhe (2019) с соавторами сравнили эффекты полумкарликовых аллелей на высоту растений, длину междоузлий, длину колоса, длину колеоптиле и длину побегов проростков [80]. Регрессионный анализ показал, что снижение высоты растений из-за *Rht14* ($R^2=0,29$; $P<0,001$) и *Rht-B1b* ($R^2=0,37$; $P<0,001$) было значительным и что величины снижения были одинаковыми и составляли около 25%. Все длины междоузлий были значительно уменьшены для обеих аллелей ($P<0,001$). Однако модели изменчивости были разными: фенотипическая изменчивость, объясняемая *Rht14*, была выше для верхних междоузлий по сравнению с нижними междоузлиями, в отличие от *Rht-B1b*. Результаты показали, что снижение за счёт *Rht14* составило 28,1% в первом междоузлии и 21,9% в четвёртом междоузлии, тогда как сравнительные значения для *Rht-B1b* составили 21,8% в первом междоузлии и 34,3% в четвёртом междоузлии. Растения, несущие *Rht-B1b*, показали значительно более короткое четвёртое междоузлие, чем растения, несущие *Rht14*.

В работе Zhao с соавторами (2021) *Rht15* значительно уменьшал высоту растений твёрдой пшеницы в среднем на 31,5% за счёт укорочения длины клеток [140]. Кроме того, диаметр и толщина стенки междоузлий были значительно увеличены при использовании *Rht15*, что снизило высоту центра тяжести (35,4%), повысило механическую прочность базального междоузлия (41,8%) и, наконец, улучшило индекс устойчивости к полеганию (153,7%).

Полукарлики *Rht-B1b* (81,0 см) и *Rht-D1b* (83,0 см) были значительно ($P \leq 0,05$) короче, чем дикий тип (87,3 см). Двойные карлики были самыми короткими из четырёх гаплотипов *Rht* (80,3 см), но незначительно ($P \leq 0,05$) отличались от линий *Rht-D1b*. Полукарлики *Rht-D1b* были значительно ($P \leq 0,05$) короче, чем *Rht-B1b*, и эта тенденция сохранялась в разных климатических условиях [141].

Ген *Rht13* значительно укорачивал длину всех междоузлий в работе Wang (2015) с соавторами и уменьшал общую высоту растения в среднем на 30,3% (30,1 см), в то время как *Rht8* в основном уменьшал только длину подколосового междоузлия, давая снижение высоты растения на 15,7% (16,0 см). Большее влияние *Rht13* на высоту растений привело к уменьшению расстояния от колоса до язычка флагового листа на 97,7%. Эффект *Rht13* был ещё больше в сочетании с *Rht8* (104,9%) [142].

В работе Liu с соавторами (2017) *Rht4*, *Rht-B1b* и *Rht4+Rht-B1b* значительно уменьшали высоту растений на 11,5%, 19,3% и 18,2% соответственно. Аддитивных эффектов на высоту растений у линий *Rht4+Rht-B1b* не наблюдалось. И *Rht4*, и *Rht-B1b* значительно уменьшали длину междоузлий и показатель полегания, при этом *Rht-B1b* оказывал более сильный эффект [7].

Гены *Rht-B1b* и *Rht-D1b* уменьшают высоту растений и увеличивают количество зёрен и урожайность в благоприятных условиях. Однако эти гены связаны с уменьшением длины coleoptиле и удлинением листьев, что приводит к уменьшению площади листьев и накоплению биомассы, особенно при глубокой заделке семян при посеве. Предварительные данные указывают на способность ГК-чувствительных генов карликовости *Rht4*, *Rht5*, *Rht8*, *Rht12* и *Rht13* уменьшать высоту растений, не влияя на длину coleoptиле. В работе Rebetzke с соавторами (2012) снижение высоты растений было наибольшим у *Rht5* (-55%), *Rht12* (-45%), *Rht13* (-34%), *Rht4* (-17%) и в меньшей степени *Rht8* (-7%). Для сравнения, снижение роста, связанное с *Rht-B1b*, составило в среднем 23% [143].

1.10.2 Урожайность

Jobson (2019) с соавторами в своём исследовании проверили степень, с которой *Rht-B1b* влияет на скорость фотосинтеза флагового листа и распределение углерода и азота между флаговым листом и зерном во время налива зерна в полевых условиях. Результаты показали, что *Rht-B1b* в фазу цветения снижает скорость фотосинтеза флагового листа на единицу

площади на 18% и содержание хлорофилла А на 23%. *Rht-B1b* значительно снижал содержание белка в зерне, начиная с 14 дня после цветения, с наибольшей разницей, наблюдаемой через 21 день (12%) [144]. *Rht-B1b* также значительно снижал массу отдельных семян, начиная с 21 дня после цветения и на 15,2% на 28 день после цветения.

В другом исследовании полукарлики *Rht-D1b* имели значительно ($P \leq 0,05$) более высокую среднюю урожайность зерна (4,03 т/га) по сравнению с *Rht-B1b* (3,83 т/га), так и с диким типом (3,49 т/га) и эта тенденция была последовательной в течение отдельных лет. Дикий тип имел значительно ($P \leq 0,05$) более низкую урожайность зерна, число зёрен, вес зёрен, плотность колоса по сравнению с другими гаплотипами *Rht* [141]. При сравнении двух полукарликовых гаплотипов было выявлено, что линии *Rht-D1b* имели более высокую массу тысячи зёрен (3,3%) и массу зерна (3,7%), чем линии *Rht-B1b*, что способствовало повышению урожайности зерна на 5,3% [141].

Благодаря наличию *Rht13* полукарликовые растения пшеницы по сравнению с диким типом имели более высокое число зёрен в главном колосе, число зёрен в колоске и большее количество продуктивных побегов, а также несколько более высокий индекс урожая, хотя масса 1000 зёрен и масса зерна в главном колосе была ниже [139].

Меньшее количество зёрен в колосе наблюдалось в линиях с одним *Rht13* (18,2%) и с обоими генами карликовости (*Rht13+Rht8*, 18,9%), тогда как между линиями с одним *Rht8* и высокими линиями не было существенной разницы. *Rht13* не влиял на массу 1000 зёрен и индекс урожайности, тогда как *Rht8* значительно увеличивал массу 1000 зёрен и индекс урожая [142].

Количество зёрен увеличивалось под действием *Rht4* и *Rht-B1b*, но большее число колосьев наблюдалось только у линий с *Rht-B1b*. И *Rht4*, и *Rht-B1b* значительно массу 1000 зёрен. *Rht-B1b* снижал надземную биомассу, но повышал урожайность зерна и индекс урожайности, в то время как *Rht4* оказывал меньшее влияние на эти признаки как при хорошем поливе, так и в условиях водного стресса. Линии *Rht4+Rht-B1b* при разных водных режимах дали наибольшую урожайность с большим числом зёрен, большим числом колосьев и более высоким индексом урожая. *Rht4* не показал преимуществ перед *Rht-B1b* по урожайности зерна, но *Rht4+Rht-B1b* показал при разных режимах полива, что предполагает, что *Rht4* следует комбинировать с *Rht-B1b* [7].

Большинство генов карликовости были связаны с увеличением количества зёрен: *Rht13* (+27%), *Rht4* (+19%), *Rht12* (+19%) и *Rht-B1b* (+9%). *Rht8* мало влиял на количество зёрен (-1%),

тогда как более поздняя зрелость, связанная с *Rht5*, способствовала уменьшению количества зёрен (-66%) [143].

1.10.3 Сроки развития

В работе Dowla с соавторами (2020) сравнили две пары аллельных групп растений, которые отличались только уменьшенной высотой. В этих исследованиях аллель *Rht-D1b* проявил превосходство над *Rht-B1b* по раннему цветению, снижению высоты растений, количеству семян на колос и фертильности колосков, что также отразилось на урожайности с делянки [145]. Этот результат согласуется с Eagles с соавт. (2014), которые сообщили, что комбинация *Rht-B1a/Rht-D1* была выгодна в районах с меньшим количеством осадков, где стресс от засухи и высокие температуры попадают на период цветения и налива зерна [146]. В другом исследовании линии дикого типа были более ранними (99 дней) по сравнению с полукарликами и двойными карликами *Rht-B1b* и *Rht-D1b* ($P \leq 0,05$). Не наблюдалось существенных ($P \leq 0,05$) различий в количестве дней до колошения между линиями *Rht-B1b* (104 дня), *Rht-D1b* (104 дня) и двойным карликом (103 дня) [141]. Ген *Rht12* задерживает дату цветения примерно на 5 дней, и даже доминантный аллель *Vrn-B1* не может компенсировать этот негативный эффект [79]. Растения, несущие аллели карликовости *Rht-B1b* и *Rht-D1b*, созревали на 1,2 и 1,6 дня позже, чем растения, несущие аллели увеличения высоты соответственно. Напротив, растения, несущие аллель карликовости *Qht.ucw-6ASb* (*Rht25*), цвели на 1,6 дня раньше, чем растения, несущие аллель *Qht.ucw-6ASa* (высокорослый) [147].

1.10.4 Биомасса

Ранее сообщалось о взаимодействии между генами *Rht* и корневой системой пшеницы в различных условиях и на разном фоне. MacKey (1973), Siddique с соавторами (1990) и Waines (2007) сообщили, что пшеница позднего поколения «Зелёной революции» с генами полукарликовости имела меньшую корневую биомассу, чем высокорослая пшеница раннего поколения и местные сорта [148–150]. С другой стороны, Lupton с соавторами (1974), Bush (1988) и Wojciechowski с коллегами (2009) сообщили о совершенно противоположных результатах [63; 151; 152].

Гены *Rht13* и *Rht8* снижали биомассу растения на 27,9% и 25,2% и урожай зерна с растения на 29,0% и 17,4% соответственно [142]. Аллель карликовости *Rht-B1b* снижал надземную биомассу каждого растения при цветении на 7,6% и корня на 28,1% (25,4%, 26,7% и 36,0% в верхнем, среднем и нижнем отделах корня соответственно). Надземная и корневая биомасса уменьшилась на 27,0 г/год и 7 г/год соответственно, но относительная скорость изменения была намного выше для корней (-0,73%), чем для надземных органов (-0,17%). Надземная биомасса при цветении имела отрицательную корреляцию с количеством колосьев, индексом урожая и урожайностью у высокорослых сортов, но для полукарликовых сортов значимой связи обнаружено не было [153].

Некоторые полукарликовые линии с генами *Rht4*, *Rht12* и *Rht13* увеличивают пропорциональное распределение надземной биомассы, приводящее к увеличению урожая зерна, ген *Rht4* снижает высоту растений примерно на 17%, и при этом увеличивает количество зёрен на 19% [143].

«Зелёная революция» привела к снижению биомассы корней растений пшеницы. Размер корней у генотипов «Зелёной революции» невелик по сравнению с таковым у засухоустойчивых местных сортов пшеницы. Их корневая система может быть слишком маленькой для оптимального поглощения воды и питательных веществ и для получения максимального урожая зерна [150]. Это поддерживает мнение о том, что прямой отбор только по надземным органам может также привести к отбору форм с маленькой корневой системой, особенно в хорошо орошаемых и удобряемых условиях.

Мас Кеу (1973) придерживается мнения о том, что уменьшение размера корней началось до «Зелёной революции» и может быть общим результатом одомашнивания и селекции [148]. В случае с мексиканской пшеницей это также может быть результатом бессознательного отбора на повышение урожайности зерна в орошаемых и хорошо удобряемых условиях. Наличие маленькой корневой системы может объяснить, почему некоторые виды пшеницы «Зелёной революции» хорошо растут в оптимальных условиях, но плохо в условиях засухи и жары. Мас Кеу был одним из первых, кто наблюдал за корнями и побегами гибридных растений F₁ ярового высокорослого сорта Prins и высокорослого сорта Starke с сортами Norin 10 и Tom Thumb, источниками генов *Rht1*, *Rht2* и *Rht3*, использованных Borlaug (1968) в его программе селекции мексиканской полукарликовой пшеницы [154]. Он заметил, что Prins и Starke имели большую сухую массу корней, чем гибриды F₁ с Norin 10 или Tom Thumb, и пришёл к выводу, что высокое растение пшеницы имеет более глубокую корневую систему, а низкорослое растение пшеницы — поверхностную. Он обнаружил положительную связь между аллелями карликовости *Rht* и малым размером корня, хотя более поздние исследователи не подтвердили

эту взаимосвязь [151]. Частично проблема селекции на высокую биомассу корней заключалась в том, что существует только несколько почти изогенных серий линий мягкой пшеницы с известными различиями в размере корней, которые можно было бы использовать для демонстрации преимуществ большего размера корней. Другая причина может заключаться в том, что многие учёные-растениеводы не любят работать с корнями, потому что измерения корней требуют много времени и трудно измерить признаки корней для большого количества селекционных линий.

1.10.5 Длина колеоптиле

Сорта пшеницы с длинным колеоптиле предпочтительны в регионах выращивания пшеницы, где практикуется глубокая заделка семян при посеве. Однако широкое использование ГК-нечувствительных генов карликовости *Rht-B1b* и *Rht-D1b* затрудняет выведение сортов карликовой пшеницы с длинным колеоптиле. В работе Grover с соавторами (2018) наличие аллеля *Rht-B1b* снижало длину колеоптиле и длину проростка на 21,64% и 23,35%, а один *Rht8* уменьшал эти признаки на 6,75% и 2,84%, но, когда оба этих гена присутствовали в гомозиготном состоянии, наблюдалось снижение длины колеоптиле и длины проростка на 43,31% и 43,34% [155]. Vikhe с соавторами (2019) показали, что длина колеоптиле и длина побегов значительно уменьшались под действием *Rht-B1b* ($P < 0,001$), тогда как *Rht14* не влиял ни на один признак [80]. Растения, несущие оба гена, также показали значительное уменьшение длины колеоптиле и длины побегов проростков, однако этот эффект был в основном связан с *Rht-B1b*.

ГК-чувствительные гены карликовости, такие как *Rht4*, *Rht5*, *Rht8*, *Rht12* и *Rht13*, потенциально могут существенно снижать высоту растений и при этом не оказывать негативного влияния на длину колеоптиле и энергию прорастания, в отличие от генов карликовости чувствительных к гиббереллину [75; 76; 142; 143; 156–159]. По сравнению с высокорослыми генотипами ни *Rht13*, ни *Rht8* не оказали существенного влияния на длину колеоптиле и характеристики корней проростков, что может способствовать использованию *Rht13* или *Rht13+Rht8* с ограниченным поливом [142]. В работе Vikhe с соавторами (2017) ген *Rht18* не показал какое-либо существенное влияние на длину колеоптиле пшеницы [160]. Таким образом, *Rht18* может способствовать лучшему укоренению всходов, благодаря более длинному колеоптиле при ограниченной влажности, тем самым повышая урожайность. Под влиянием

Rht9 длина coleoptиле значительно уменьшилась на 19,80% (около 10,09 мм) в работе Linn с соавторами (2017) [161].

1.10.6 Морфология корней

Предыдущие исследования показали, что местные сорта и сорта, созданные до «Зелёной революции», реагируют на засуху лучше, чем современная пшеница, извлекая больше воды из глубоких слоёв почвы [162–164]. Сорта «Зелёной революции» отбирались в условиях высокого содержания удобрений и орошения, с упором на высокую урожайность зерна и небольшим вниманием к эффективности использования/поглощения воды и питательных веществ. Не исключено, что селекция на высокую урожайность в оптимальных условиях работала против засухоустойчивости. Следовательно, селекция, ориентированная на индекс урожая, могла привести к уменьшению размера корневой системы пшеницы [150]. По данным Wojciechowski и соавторами (2009), изогенные линии с генами *Rht* давали контрастные фенотипы по корневым признакам в гелеобразной и почвенной средах на стадии проростков [152]. Линии с генами полукарликовости имели на 40% более длинные корни в гелеобразной среде, но на 24–33% более короткие корни в почве. Эти результаты показывают необходимость дополнительных исследований биомассы корней/побегов и воздействия на них различных генов/аллелей *Rht*.

Процесс селекции, по-видимому, изменил некоторые признаки корней, особенно диаметр корня и удельную длину корня (SRL). Высокие растения (старые сорта) по сравнению с полукарликовыми растениями (новые сорта) показали статистически более высокое среднее значение удельной длины корня: высокие — 113,63 мг и полукарликовые — 91,62 мг (однофакторный дисперсионный анализ, $p < 0,05$). Противоположная общая тенденция наблюдается для диаметра корня: высокий — 0,44 мм и полукарликовый — 0,49 мм (однофакторный дисперсионный анализ, $p < 0,05$). Высокие сорта, как правило, имеют более длинные и тонкие корни, тогда как более короткие и толстые корни наблюдаются у полукарликовых сортов [165].

Введение аллеля карликовости *Rht-B1b* оказало большее влияние на биомассу корней с растения, которая снизилась на 28,1%, чем на биомассу надземных частей растений, которая снизилась только на 7,6%. Соответственно, отношение корневой/надземной биомассы на одно растение было на 28,6% ниже у полукарликовых сортов, чем у высокорослых. Нижний отдел корня, наиболее удалённый от корневой коронки, был наиболее изменён под влиянием аллеля

карликовости *Rht-B1b*, так как у полукарликов он был редуцирован на 36% по сравнению с высокорослыми сортами, а различия в верхнем и среднем отделах составили 25% и 27% соответственно. Распределение массы корней по трём секциям было одинаковым у высокорослых и полукарликовых сортов: 52% и 54% в верхней секции, 26% и 27% в средней секции и 22% и 19% в нижней секции соответственно [153].

Карликовые линии с *Rht9* показали значительное уменьшение площади поверхности корня на 16,20%, среднего диаметра корня на 18,18% и объёма корня на 33,33% [161]. Есть данные о том, что ген карликовости *Rht13* может компенсировать некоторый негативный эффект гена карликовости *Rht-D1b* на площадь поверхности и объём корня, что может принести пользу корневой системе [166].

1.10.7 Почвенный микробиом

Основным метаболическим последствием карликовости растений является снижение реакции на растительный фитогормон гиббереллин и повышение уровней активного эндогенного гиббереллина по сравнению с растениями дикого типа, не несущими гены карликовости *Rht* [135; 136; 167]. Корреляция, заключающаяся в том, что ризосфера низкорослых растений со сниженной чувствительностью к гиббереллину связана с повышенной колонизацией бактерий, обычно находящихся в насыпной почве, и уменьшением микробных типов, стимулирующих рост растений. Это позволяет предположить, что чувствительность к гиббереллину влияет на состав корневого микробиома. Известно, что некоторые микробы, такие как представители семейства *Rhizobiaceae* [168], а также некоторые виды *Sphingomonas* продуцируют этот гормон [169]. Kavanura (2018) с соавторами обнаружили, что эти бактерии более многочисленны в ризосферах высокорослых сортов [170]. Из этого может следовать, что нечувствительность растений к гиббереллину приводит к снижению взаимодействия между растениями и микробами в корневой среде и может снижать количество микробов, продуцирующих гиббереллин.

Ризосферы полукарликовых сортов обогащены представителями, принадлежащими к типам *Acidobacteria* и *Verrucomicrobia*, которые обычно больше связаны с насыпной почвой, чем с ризосферой пшеницы [170]. Более тщательный анализ на уровне рода показывает, что высокорослые сорта обогащены микробными сообществами, относящимися к родам, обычно связанным со стимулированием роста растений, особенно представителям типа *Proteobacteria*,

таким как *Brevundimonas* (индол-3-уксусная кислота) [171]; *Devosia* (фиксация N₂) [172]; *Rhizomicrobium* (восстановление нитратов до нитритов) [173]; *Sphingomonas* (продукция ИУК и гиббереллинов) [169]; *Sphingopyxis* (продукция ИУК и фиксация N₂) [174]; *Massilia* (ИУК, производство сидерофоров и протеолитических ферментов) [175]; *Nitrosospira* (бактерия, окисляющая аммиак) [176] и *Bradyrhizobium*, *Rhizobium*, *Methylobacterium*, *Variovorax*, *Klebsiella* и *Pseudomonas*, которые обычно обладают генами с полезным для растений функциям [177].

1.10.8 Устойчивость к патогенам

Фузариоз колоса (*Fusarium head blight, FHB*), в первую очередь вызываемый *Fusarium graminearum* и *F. culmorum*, поражает мелкие зёрна во всех регионах мира, где выращивают злаки [178]. Эпидемии фузариоза колоса приводят к значительным потерям урожая и качества зерна. Патоген сапрофитно зимует на растительных остатках. Во время цветения аскоспоры или конидии достигают цветущих колосьев пшеницы с брызгами воды или рассеиваются ветром [179]. Высота растения потенциально влияет на количество аскоспор или конидий, достигающих колосьев пшеницы, и, следовательно, на вероятность успешного проникновения в соцветия. Различия в микроклимате, такие как относительная влажность, продолжительность увлажнения листьев и температура на высоте колоса, также влияют на развитие фузариоза колоса [180; 181]. Таким образом, высота растения представляет собой пассивную устойчивость как к начальному заражению *Fusarium* spp., так и к дальнейшему развитию патогена.

Многие авторы сообщают об отрицательной связи между высотой растений и устойчивостью к фузариозу колоса. В ходе нескольких полевых экспериментов были собраны данные о высоте растений и устойчивости к фузариозу колоса, и почти во всех этих исследованиях было обнаружено положительное влияние увеличения высоты растений на устойчивость к этой болезни [180; 182; 183]. Мао с коллегами (2010) смогли подтвердить эту связь в мета-анализе QTL в 55 экспериментах, который также подчеркнул ранее сообщавшиеся негативные эффекты генов карликовости *Rht-B1*, *Rht-D1* и *Rht8* на устойчивость к фузариозу колоса [9; 184–186]. В исследовании Herter с соавторами (2018) наблюдали, что носители *Rht-D1b* в среднем на 10,05% более инфицированы, чем их аналоги дикого типа [187]. Негативное влияние *Rht-B1b* и *Rht-B1c*, а также, скорее всего, *Rht-D1b* на устойчивость к фузариозу колоса, является прямой причиной мутировавших белков DELLA, которые снижают чувствительность к гибберелловой кислоте и, следовательно, рост, но также усиливают восприимчивость (первичная инфекция) к фузариозу колоса по сравнению с диким типом [188].

Колокализация QTL поражения фузариозом колоса с QTL высоты растений была обнаружена в многочисленных картируемых популяциях, хотя не все QTL высоты растений были одновременно связаны с устойчивостью к этой болезни [182; 185; 189–194]. Мао с соавторами (2010) спроецировали опубликованные данные по обоим признакам на консенсусную карту и обнаружили, что 5 из 27 консенсусных QTL высоты растений перекрываются с QTL устойчивости к фузариозу колоса [184]. Отрицательное влияние полукарликового аллеля *Rht-D1b* на устойчивость к патогену впервые было продемонстрировано Draeger с коллегами (2007) и неоднократно подтверждалось при картировании популяций, сегрегирующих по локусу *Rht-D1a/Rht-D1b* [9; 185; 189; 195]. Ген *Rht-D1* оказал наибольшее влияние на устойчивость даже в популяциях, расщепляющихся по основному QTL устойчивости к фузариозу колоса и производному от Sumai-3 QTL устойчивости на хромосоме 5A [191]. Исследования почти изогенных линий показали, что поражение было значительно выше у генотипов *Rht-D1b* по сравнению с генотипами *Rht-B1b* [9; 195]. Srinivasachary с соавторами (2009) исследовали двойную гаплоидную (DH) популяцию «Soissons» × «Orvantis», которая разделилась на *Rht-B1a/Rht-B1b* и *Rht-D1a/Rht-D1b* [9]. Они установили, что аллель *Rht-D1b* сильно увеличивал степень поражения фузариозом колоса, в то время как аллель *Rht-B1b* не оказывал такого влияния. Картирование QTL в европейской мягкой озимой пшенице подтвердило эффект *Rht-D1*; локус *Rht-B1* не оказывает значительного эффекта, но обнаруживает значительное эпистатическое взаимодействие с маркером Xbarc147, локус которого тесно сцеплен с геном *Fhb1* [196].

В работе Herter с соавторами (2018) сообщили, что *Rht24* может существенно снизить высоту растений без неблагоприятного воздействия на устойчивость к фузариозу колоса и поэтому является хорошим альтернативным кандидатом для селекции растений на короткостебельность [187].

1.11 Плейотропное влияние генов короткостебельности *Ddw* на хозяйственно-ценные признаки ржи

В работе Kantarek с коллегами (2018) ген карликовости *Ddw4* уменьшал высоту сорта Данковский янтарь на 54% [197]. Это сильное положительное влияние на высоту растения не было связано с отрицательным влиянием на толщину второго междоузлия, длину колоса, количество зёрен или вес зерна с колоса. Однако, ген *Ddw4* снизил массу 1000 зёрен на 31%.

1.12 Плейотропное влияние гена *Ddw1* на хозяйственно-ценные признаки озимой тритикале

Наиболее распространённый ген короткостебельности ржи *Ddw1*, так же, как и многие пшеничные гены короткостебельности, оказывает сильное плейотропное влияние на различные признаки. В геноме озимой тритикале этот ген был введён недавно [116]. Изучение проявления эффектов пшеничных и ржаных генов на тритикале представляет интерес не только с экономической точки зрения. Интерес проведения таких исследований состоит также в том, что тритикале объединяет в себе геномы двух различных культур, и на проявление того или иного гена будет оказывать влияние присутствие генома другой культуры. На озимой тритикале изучено проявление плейотропного эффекта гена *Ddw1* на такие признаки как высота, вегетативная масса, наступление фазы цветения и устойчивость к фузариозу колоса.

В работе Kalih с соавторами (2014) наличие аллеля *Ddw1* приводило к снижению высоты растений озимой тритикале на 20%, однако для предотвращения полегания посевов растения обрабатывались регуляторами роста, так как эксперимент проводился в полевых условиях [15]. В работе Alheit с соавторами (2014) изучалось влияние локусов количественных признаков на вегетативную массу озимой тритикале [11]. Исследуемый QTL располагался на хромосоме 5R и оказывал влияние на высоту растений, поэтому предполагается, что в этом локусе находился ген *Ddw1*. В результате было показано, что QTL, расположенный на хромосоме 5R, увеличивает биомассу озимой тритикале. Исследовано влияние ржаного гена короткостебельности *Ddw1* на устойчивость озимой тритикале к фузариозу колоса. Выявлено, что этот ген короткостебельности, как и гены короткостебельности пшеницы, повышает восприимчивость сортов к данному заболеванию [15]. На озимой тритикале изучено влияние гена *Ddw1* на наступление фазы цветения. Показано, что этот ген ускоряет наступление фазы цветения в среднем на два дня [15].

1.13 Гены яровизации *Vrn* у пшеницы

Одним из важнейших компонентов адаптации к условиям обитания является время цветения, которое в значительной степени определяется группами генов, регулирующих потребность в яровизации (гены *Vrn*), то есть в воздействии низких температур, что вызывает

переход от вегетативной к генеративной фазе; и генами чувствительности к фотопериоду (гены *Ppd*) [78]. В случае пшеницы в генетической регуляции реакции на яровизацию участвуют несколько семейств генов. Наибольший эффект оказывают *Vrn-A1*, *Vrn-B1* и *Vrn-D1*, расположенные на длинном плече гомеологичных хромосом 5A, 5B и 5D [198; 199]. В зависимости от соотношения доминантных и рецессивных аллелей генов *Vrn* в трёх геномах гексаплоидной пшеницы можно выделить сорта с озимым (рецессивным) или яровым (доминантным) типом жизненного цикла, а генотипы с факультативным жизненным циклом (двуручки) имеют различные сочетания доминантных и рецессивных аллелей. В промоторной, экзонной и интронной областях гена *Vrn-A1* были обнаружены многочисленные полиморфизмы, в том числе дупликации и делеции. Основные типы аллелей ярово-озимого образа жизни связаны с различиями последовательностей, обнаруженными в области промотора, и с относительно большими вставками или делециями в области интрона 1, на основании которых были идентифицированы несколько гаплотипов [200; 201]. Таким образом, промоторная область аллеля *Vrn-A1a* дублируется, а аллель *Vrn-A1b* отличается от аллеля *vrn-A1* (рецессивного) делецией 20 п.н. в ТС-повторяющихся элементах 5'-нетранслируемой области. Аллели *Vrn-A1c* (делеция 7222 п.н. в области интрона 1), *Vrn-A1d* (делеция 32 п.н. в промоторной области) и *Vrn-A1e* (делеция 54 п.н. в промоторной области) описаны у тетраплоидной пшеницы [200; 201]. Гораздо меньшая степень полиморфизма была продемонстрирована у генов *Vrn-B1* и *Vrn-D1*, и для этих двух генов ярово-озимый тип в основном можно отнести к инсерции/делеции в области интрона-1 [201; 202]. Доминантный аллель *Vrn-A1a* оказывает наиболее выраженное генетическое влияние на формирование ярового образа жизни. Растения, несущие этот аллель, вообще не требуют холодного периода для перехода в фазу цветения. Напротив, доминантные гены *Vrn-B1* и *Vrn-D1* лишь частично устраняют необходимость в холодном периоде до начала генеративной фазы [203; 204].

Kiss с соавторами (2014) изучили разнообразие генов яровизации в коллекции пшеницы и провели анализ с помощью геноспецифических молекулярных маркеров [205]. Они выявили наличие доминантного (ярового) аллеля *Vrn-A1* у 6% генотипов коллекции пшеницы (38 образцов), доминантного (ярового) аллеля *Vrn-B1* у 7% (45 образцов) и доминантного (ярового) аллеля *Vrn-D1* в 6% (38 образцов). Из 38 генотипов, несущих доминантный аллель *Vrn-A1*, 33 несли аллель *Vrn-A1a*, а 5 других характеризовались аллелем *Vrn-A1b*. В коллекции не выявлено генотипов, содержащих доминантный аллель *Vrn-A1c*.

Географическое происхождение образцов пшеницы показало самую сильную связь с типом аллеля *Vrn-B1*, за которым следуют *Vrn-A1* и *Vrn-D1* в порядке убывания. Доминантные аллельные типы трёх генов *Vrn1* встречались реже всего (3%) в европейских образцах, в то время как все они присутствовали в количестве >9% на других континентах [206]. Если

исключить из анализа два континента, представленных малым числом образцов (Африку и Австралию), то доминантные аллели *Vrn-A1* и *Vrn-B1* чаще встречались у американских сортов, а наличие доминантного *Vrn-D1* аллеля было более характерно для азиатских генотипов.

Локусы генов *Vrn-A1*, *Vrn-B1* и *Vrn-D1* кодируют фактор транскрипции MADS-box, который контролирует переход апикальной меристемы вегетативного побега в репродуктивную фазу [206]. У злаков, нуждающихся в яровизации, *Vrn1* экспрессируется на низком уровне и индуцированный яровизацией уровень экспрессии зависит от длительности воздействия холода. Естественная вариация в промоторной области *Vrn1* или в первом интроне привела к доминирующему характеру ярового образа жизни, связанного со снижением или устранением потребности в яровизации и с относительно быстрой активацией *Vrn1* [200; 201]. Доминантные аллели в локусе *Vrn-A1*, связанные со вставками в промоторе, делециями в промоторе и делециями в интроне 1 обозначаются как *Vrn-A1a*, *Vrn-A1b* и *Vrn-A1c* соответственно [67; 200]. Доминантные аллели *Vrn-B1* и *Vrn-D1*, которые связаны с большими делециями внутри интрона 1, также приводят к яровому образу жизни и обозначаются как *Vrn-B1a* и *Vrn-D1a* [201; 207]. Аллель *Vrn-B1c* отличается от *Vrn-B1a* делецией 0,8 т.п.н. и дупликацией 0,4 т.п.н. в интроне 1 [202; 208]. Кроме того, у сортов гексаплоидной пшеницы идентифицировали от одной до четырёх копий гена *Vrn-A1* [209].

Нужно отметить, что генотипы яровой пшеницы, имеющие яровой аллель *Vrn-B1* в сочетании с яровым аллелем *Vrn-A1*, проявляют нечувствительность к яровизации из-за эпистатической природы *Vrn-A1*. Это объясняет тот факт, что генотипы с одним доминантным аллелем *Vrn-A1a* и двумя доминантными аллелями *Vrn-A1a* и *Vrn-B1a* имеют одинаковую среднюю дату колошения [210]. Гаплотип *Vrn-A1a/Vrn-B1c* имеет несколько более ранний срок колошения (через 69 дней после посева). Аллель *Vrn-B1c*, вызывает колошение на 10–14 дней раньше по сравнению с *Vrn-B1a* [208; 211].

Ген *Vrn-B3* является ортологом пшеницы от арабидопсиса FT (локус T цветения) и, будучи типичным флоригеном, вызывает цветение [201; 212]. Этот ген кодирует белок, подобный ингибитору киназы RAF. Доминантный аллель *Vrn-B3a* содержит вставку ретротранспозона длиной 5,3 т.п.н. в промоторной области, на расстоянии 591 п.н. от сайта инициации транскрипции, что приводит к сверхэкспрессии *TaFT* и раннему цветению [200]. [200]. В работе Berezhnaya (2021), с соавторами обнаружили два новых аллеля гена *Vrn-B3* у пшеницы, которые были обозначены как *Vrn-B3e* и *Vrn-B3d* и приводили к задержке цветения. Обнаруженные аллели характеризовались вставкой размером 160 п.н. в промоторной области, а селекционная линия 'Velut' содержала вставку 1617 п.н. [213]. Аллель *Vrn-B3c* также является доминантным и отличается от *Vrn-B3a* делециями 20 и 4 п.н. в последовательности ретротранспозона. При этом данные делеции не влияют на уровень транскрипции *Vrn-B3* и

время цветения у образцов с *Vrn-B3c* по сравнению с *Vrn-B3a* [212]. Доминантные аллели *Vrn-B3* встречаются очень редко. Кроме того, аллельная изменчивость гена *Vrn-B3* ранее изучалась только у гексаплоидных сортов мягкой пшеницы и почти не исследовалась у видов тетраплоидной пшеницы и, в частности, для сортов твёрдой пшеницы.

В ходе исследования Muterko с соавторами (2016) сорта твёрдой пшеницы были проанализированы с использованием диагностических ДНК-маркеров для промоторных областей *Vrn-A1*, *Vrn-B1* и *Vrn-B3* и аллелей интрона-1 *Vrn1*, а затем сгруппированы в соответствии с их предполагаемой скороспелостью путём последовательной кластеризации в порядке, отражающем влияние генов *Vrn* на время цветения: *Vrn-A1* > *Vrn-B1* > *Vrn-B3* [214]. Все сорта яровой твёрдой пшеницы несли доминантный аллель *Vrn-A1*, при этом сорта с аллелем *Vrn-A1c*, содержащие крупную делецию в первом интроне, значительно преобладают над образцами, несущими мутации в промоторной области этого гена. Это не типично для других тетраплоидных видов пшеницы, таких как *T. dicoccoides*, *T. dicoccum*, *T. turgidum* или *T. carthlicum*, хотя это согласуется с выводами для *T. polonicum* [214]. Было идентифицировано пять аллельных вариантов *Vrn-A1*, несущих мутации в промоторной области. Среди них наиболее часто встречались доминантные аллели *Vrn-A1b.1* и *Vrn-A1b.6*, широко распространённые у тетраплоидных видов пшеницы, а аллели *Vrn-A1i* и рецессивные аллели *vrn-A1b.3*, часто встречающиеся у *T. turgidum* в исследовании Muterko с соавторами (2016) были выявлены только у трёх и одной разновидности у *T. durum* соответственно [214].

При сравнении образцов, несущих аллель *Vrn-A1a* или *Vrn-A1v*, где также были зафиксированы гены *Ppd-B1*, *Ppd-D1*, *Vrn-B1* и *Vrn-D1*, было выявлено, что аллель *Vrn-A1v* значительно задерживал цветение 1,9–6,3 суток. Наибольшее влияние на дату колошения было показано при сочетании аллеля *Vrn-A1v* с *Vrn-B1* и *Vrn-D1*: колошение задерживалось на 3,8 дня [215].

1.14 Гены яровизации *Vrn* у тритикале

Тритикале — это гибрид пшеницы и ржи. Следовательно, её геном содержит ряд локусов *Vrn* пшеницы и *Sp1* (*Vrn-R1*) ржи. Тип развития растений ржи контролируется геном *Vrn-R1*, расположенным в длинном плече хромосомы 5R [216]. Однако информация о генах, контролирующих потребность в яровизации у тритикале, крайне ограничена [17; 217]. Тритикале имеет более длительный, чем у родительских форм, вегетационный период. Известно, что вегетационный период полиплоидов увеличивается с повышением ploидности

[218]. Более того, вследствие гибридного происхождения многие биологические процессы у тритикале протекают медленнее, чем у пшеницы [219]. Период от колошения до цветения у этой культуры на несколько суток длиннее, чем у пшеницы [218]. Созревают тритикале на 3–20 суток позже пшеницы [219; 220]. По длительности периода от начала онтогенеза до фазы колошения гексаплоидная тритикале занимает промежуточное положение между мягкой пшеницей и октоплоидной тритикале [221; 222], а гибриды F_1 между пшеницей и рожью, наоборот, характеризуются ускоренным по сравнению с пшеницей развитием [218].

В Институте генетики и цитологии Беларуси созданы линии октоплоидных и гексаплоидных тритикале с доминантными генами *Vrn* [222]. В качестве материнских форм при этом были использованы изогенные линии мягкой пшеницы с доминантными аллелями *Vrn-A1*, *Vrn-B1* и *Vrn-D1*, полученные на основе сортов Triple Dirk, Мироновская 808 и Безостая 1, а в качестве опылителя — сорт озимой диплоидной ржи Восход и яровая аллоплазматическая рожь [222]. При изучении этих линий обнаружено ингибирующее действие генетической среды тритикале на проявление доминантных генов *Vrn*: растения тритикале выколашивались позднее, чем у соответствующих линий пшеницы. При этом доминантный ген *Vrn-A1*, определяющий раннее выколашивание, подавлялся в большей степени, чем *Vrn-B1* и *Vrn-D1* [17; 222]. Позднее в Сибирском НИИ растениеводства и селекции СО РАСХН были созданы октоплоидные линии тритикале с доминантными генами *Vrn* посредством скрещивания изогенных по генам *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1* и *Vrn-D4* линий мягкой пшеницы Triple Dirk с озимой диплоидной рожью сорта Короткостебельная 69. Доминантные гены *Vrn* в этих линиях тритикале по степени влияния на время колошения располагались в такой же последовательности, как и у линий пшеницы с этими генами [221].

У октоплоидных линий тритикале, созданных на основе почти изогенных по доминантным генам линий *Vrn1* мягкой пшеницы Triple Dirk, растения с генами *Vrn-A1a* и *Vrn-D1a* формировали колосья раньше, чем с геном *Vrn-B1a* [217]. В работе Stepochkin (2021) производили оценку гексаплоидных и октоплоидных растений тритикале, полученных от скрещивания яровых и озимых родительских форм, на наличие аллелей генов яровизации и их влияния на признаки растений [223]. Оценка продолжительности периода «всходы-колошение» показала, что у тритикале $8xVrn-A1$ самый короткий период «всходы-колошение» (52,9 сут) среди всех октоплоидов, а у $8xVrn-B1$ — самый продолжительный (72,5 сут). Таким образом, действие доминантных аллелей *Vrn-A1a* и *Vrn-D1a* приводит к более короткому межфазному периоду по сравнению с действием аллеля *Vrn-B1a*.

Количество зёрен в колосе гексаплоидных ($2n = 6x = 42$) форм варьировало от 25,8 зёрен у гибридов $8xVrn-B1 \times 6xSears 57$ до 36,4 зёрен у гибридов $8xVrn-A1 \times 6x Sears 57$, а у октоплоидных линий — от 9,1 зёрен в колосе $8xVrn-D1$ до 16,4 зёрен в колосе у $8xVrn-A1$.

Масса зёрен с колоса варьировала у гексаплоидных форм от $0,76 \pm 0,10$ до $1,28 \pm 0,21$ г, а у октоплоидных форм — от $0,24 \pm 0,03$ до $0,50 \pm 0,13$ г [223].

Доминантные гены *Vrn* могут влиять на продолжительность вегетационного периода в сочетании друг с другом. Сорты с двумя генами *Vrn* вступают в фазу колошения раньше, чем сорта с одним доминантным геном, а сорта с тремя генами *Vrn* более ранние и наиболее скороспелые, но самые низкие по продуктивности [224; 225]. Сорты тритикале с более ранним колошением показывают более высокую фертильность колоса и массу 1000 зёрен [226].

Многие исследователи наблюдали спонтанное появление яровых растений среди озимой пшеницы, ржи и тритикале при весеннем посеве [227; 228]. Генетический контроль типа развития спонтанных весенних мутантов в настоящее время неизвестен, но предполагается, что причиной их возникновения являются мутации либо в промоторной области, либо в первом интроне генов *Vrn* [200; 201], либо эпигенетическое изменение в состоянии хроматина в этих участках, что не влияет на последовательность ДНК [229; 230].

Самые ранние спонтанные яровые мутанты озимой тритикале колосились в конце июля–начале августа, но большинство мутантов были позднеспелыми и колосились в сентябре [228]. Кроме того, все спонтанные яровые мутанты пшеницы, ржи и тритикале, высеянные осенью, в разной степени переносят зиму. Поэтому можно предположить, что они относятся к двуручкам.

Яровые мутанты чаще встречаются при увеличении срока хранения семян, а также при повышении температуры в июне и количества осадков в июле. Предполагается, что эти стрессы активируют мобильные элементы, что приводит к мутациям в генах *Vrn* [228]. Данные других исследователей также подтверждают влияние физических и химических мутагенов на продолжительность вегетационного периода яровых растений [231].

1.15 Гены пшеницы чувствительности к фотопериоду *Ppd*

Фаза удлинения стебля, предшествующая цветению, имеет особое значение для урожайности [19; 20], поскольку в этой фазе определяется количество фертильных цветков при цветении. Это, в свою очередь, определяет конечное количество зёрен, которое является наиболее важным компонентом урожая пшеницы. Взаимосвязь между сухим весом колоса и числом фертильных цветков при цветении привела к предположению, что урожайность пшеницы ограничивается доступностью ассимилятов для роста колоса [232–235]. Поскольку дальнейшее увеличение распределения сухого вещества маловероятно [236], увеличение потенциальной урожайности может зависеть от улучшения накопления сухого вещества в

поздней репродуктивной фазе. Ключевым признаком повышения доступности ассимиляции для роста колоса и повышения урожайности пшеницы будет увеличение продолжительности поздней репродуктивной фазы без изменения даты цветения за счёт изменения чувствительности фотопериода отдельных фаз развития [237; 238]. Были получены эмпирические данные, подтверждающие эту идею: изменение продолжительности поздней репродуктивной фазы с помощью искусственных манипуляций с фотопериодом в контролируемых и полевых опытах приводило к параллельным изменениям количества фертильных цветков и зёрен на единицу площади, не затрагивая любые другие фазы [239–241]. Генетическое манипулирование чувствительностью к фотопериоду на поздней репродуктивной фазе может быть сильно ускорено путём изучения генетического контроля, лежащего в основе чувствительности к фотопериоду в отдельные фазы. Реакция на фотопериод у пшеницы в основном определяется рядом гомеологических локусов *Ppd-D1* (ранее *Ppd1*), *Ppd-B1* (*Ppd2*) и *Ppd-A1* (*Ppd3*), расположенных на хромосомах 2 группы: 2D, 2B и 2A соответственно [21; 22]. Доминантные аллели обуславливают нечувствительность к фотопериоду, и в большинстве случаев сила нечувствительности (измеряемая в днях до цветения) выглядит следующим образом: *Ppd-D1* > *Ppd-B1* [242–244]. Аллельные варианты *Ppd-A1* оказывают наиболее сильное влияние на чувствительность к фотопериоду у твёрдых сортов пшеницы. Несмотря на множество исследований, которые были проведены для понимания различий между этими генами, физиологический эффект *Ppd-D1* и *Ppd-B1* на развитие и урожайность пшеницы всё ещё плохо изучен [245]. Многие исследования были сосредоточены на влиянии *Ppd-D1* и *Ppd-B1* на некоторые числовые компоненты урожая и на вероятность окончания жизненного цикла при благоприятных условиях окружающей среды. Есть небольшой объём исследований, в которых сообщается о фактическом влиянии *Ppd-D1* и *Ppd-B1* на время цветения или колошения, и ещё меньше таких исследований проводилось в полевых условиях [239; 241].

1.16 Гены регуляторы факторов роста (*GRF*)

Транскрипционные факторы семейства *GRF* (Growth Regulating Factors) впервые были охарактеризованы у риса. Ген *OsGRF1* был выделен в связи с тем, что экспрессия его быстро возрастает в интеркалярной меристеме риса в ответ на гиббереллин либо затопление растений, что стимулирует рост стебля в длину [23].

В последствии у риса было выявлено 12 представителей этого семейства транскрипционных факторов [27]. Также были найдены гомологи этих генов у *Arabidopsis*

thaliana [24]. Белки GRF имеют функциональный домен ядерной локализации. В их аминокислотной последовательности, ближе к N-концу, содержится мотив QLQ, участвующий в межбелковых взаимодействиях, и домен WRC, участвующий во взаимодействии с ДНК [23]. Также у транскрипционных факторов *OsGRF1–OsGRF5* ближе к C-концу присутствует домен TQL. Регион белка, необходимый для трансактивационной активности GRF1 находится между 221 и 396 аминокислотами. Филогенетический анализ показывает, что транскрипционные факторы *GRF* разделяются на 3 подсемейства: А — *OsGRF1–OsGRF5*, В — *OsGRF6–OsGRF9*, С — *OsGRF10–OsGRF12* [27].

Транскрипционные факторы *GRF* экспрессируются преимущественно в молодых растущих тканях — апикальной и интеркалярной меристемах, листовых примордиях и молодых листьях в процессе их роста, примордиях адвентивных корней и, вероятно, играют регуляторную роль в формировании органов. Наиболее сильная экспрессия наблюдается у *OsGRF3*, особенно на стадии проростков. *OsGRF2* и *OsGRF10* преимущественно экспрессируются в растущих листьях взрослых растений, а прочие *GRF* наиболее сильно экспрессируются в апикальной меристеме. В корнях экспрессия этих генов детектируется реже или не отмечается вовсе [27].

Транскрипционные факторы *GRF* регулируют не только рост, но частично и развитие растений, в том числе влияя на экспрессию других транскрипционных факторов. К примеру, *OsGRF3* и *OsGRF10* снижают экспрессию *Oskn2* (KNOTTED-LIKE HOMEODOMAIN), играющего важную роль в развитии и функционировании апикальной меристемы стебля [30]. Многие из генов *GRF* у риса участвуют в регуляции ростовых процессов, стимулируемых гормонами гиббереллинами. У 7 из 12 генов *GRF* риса (*OsGRF1*, -2, -3, -7, -8, -10, и -12) экспрессия существенно повышается в ответ на гиббереллины, у *OsGRF9* она снижается, а у остальных экспрессия существенно не изменяется [27]. У *Arabidopsis*, что примечательно, ни один из факторов *GRF* не изменял экспрессию при обработке гибберелловой кислотой [24].

Сайты связывания факторов *GRF*, содержат в себе мотивы CAG либо CTG [30]. В частности, сайт связывания *GRF7* у *Arabidopsis* содержит последовательность TGTCAGG [246].

Влияние факторов *GRF* на фенотип растений в основном было изучено на трансгенных линиях риса. Трансгенные линии риса со сниженной экспрессией *OsGRF1* проявляли задержку роста и развития, имели мелкие листья и выметывали метелку позже контрольных растений [247]. Растения же с повышенной экспрессией *OsGRF3* и *OsGRF10* имели большую высоту растений, пониженную кустистость и повышенное образование придаточных корней и боковых побегов на надземных узлах растений [30].

Процесс усвоения азота представляет собой сложную систему физиологических путей, включающих множество биохимических реакций. У риса одним из главных факторов в

усвоении азота играет ген *OsGRF4*. *GRF* — это транскрипционный фактор множества генов азотного обмена у растений. Белок, синтезируемый в результате экспрессии *GRF*, обеспечивает ассимиляцию азота и углерода, а также гомеостатичную координацию азотного обмена в растениях. У риса был выявлен аллель *OsGRF4*, отличающийся от других аллелей нуклеотидными заменами в промоторе и устойчивостью к расщеплению со стороны miR396; продукт экспрессии этого аллеля во взаимодействии с другими транскрипционными факторами приводит к активации транскрипции генов азотного обмена, а также увеличению размеров зерновки [31; 248]. Было показано, что у карликовых растений риса активностью глутаматсинтазы и нитратредуктазы меньше, чем у высокорослых растений; после интрогрессии аллеля *GRF4ngr2* в геном карликовых растений уровень активности возвращался на уровень высокорослых растений. На уровне транскрипции генов азотного обмена *AMT1.1*, *GS1.2*, *GS2*, *NADH-GOGAT2* интрогрессия *GRF4ngr2* в геном карликовых растений приводила к тому, что у них экспрессия данных генов даже превышала таковую у высокорослых растений. Механизм активации экспрессии этих генов заключается в следующем. Благодаря взаимодействию фактора *GRF4* с белком GRF-interacting factor 1 (GIF1), первый более эффективно связывается с GCGG-содержащими промоторами генов *AMT1.1* и *GS1.2*, тем самым активируя их экспрессию. Короткостебельные растения пшеницы, несущие аллели генов короткостебельности *Rht*, отличаются более низким содержанием белка по сравнению растениями генотипа дикого типа [249–251]. Растения мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) с аллелем *Rht-B1b*, в геном которых посредством трансгеноза был перенесён аллель риса *GRF4ngr2*, продемонстрировали более высокую скорость поглощения нитрат-ионов, большую толщину стенок стебля и диаметр соломины (при сохранении короткостебельности), большую концентрацию азота в надземной части растения и зерне при большем числе зёрен в колосе по сравнению с исходной формой пшеницы [31]. У твёрдой пшеницы QTL, ассоциированный с массой 1000 зёрен, был локализован с геном-гомологом *OsGRF4* в хромосоме 6A. Был выявлен аллель *GRF4-Az*, присутствие которого ассоциировано с большей массой 1000 зёрен у твёрдой пшеницы по сравнению с другими аллелями данного гена [252]. Гаплотипы, повышающие усвоение азота, как у риса, так и у твёрдой пшеницы, крайне редко встречаются в генетических коллекциях этих культур.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1 Растительный материал

2.1.1 Коллекция мягкой пшеницы

Большинство образцов пшеницы, использованных для секвенирования *TaGRF3-2A*, генотипирования и фенотипирования, входили в состав коллекции мягкой пшеницы, хранящейся в Национальном центре зерна имени П.П. Лукьяненко в Краснодаре (Беспалова Людмила Андреевна) (Адель, Айвина, Алексеич, Алтиго, Анастасия, Антонина, Апаш, 240h2-6-5, 662h33-16-99, Астарта, Афина, Аби-Гариб-3, Аврора, Алексеич, Аль-Муруж, Аль-Рашид, Анка, Баграт, Базис, Балитус, Батерфляй, Безенчукская 380, Безостая 1, Безостая 100, Бет Б 8/14, Бис, Богемия, Бодрый, Боярыня, Бригада, БТ 2375 р 15, Былина Дона, Баш, Васса, Велена, Вершина, Веха, Вид, Видея, Виза, Вита, Волжская Елена, Волжская К., Вольный Дон, Вьюга, Lut.1234, Восторг, Гилея, Гордиан, 2041h1, Грация, Гром, Губернатор Дона, Гурт, 609sv25, Дагмар, Десамо, Дея, Дмитрий, Доля, Дон 93, Дон 95, Донмира, Донна, Донская Степь, Донская Лира, Донская полукарликовая, Донская Юбилейная, Донстар, ДСВ-11-13(Аспект), Дуплет, Дока, Еремеевна, Ермак, Есаул, Жаворонок, Жива, Зимница, Зимтра, Зина, Золото колоса, Инея, Иридиум, Иришка, Исцар (Липецкая звезда), Ибаа-95, Ибаа-99, Ирак, Кавказ, Калым, Капхорн, Караван, Касатка, Кларион, Княгиня Ольга, Коллега, Комета, Краса Дона, Краснодарская 6, Краснодарская 99, Краснообская оз., Lut.3164h16-23-14, Княжна, Коротышка, Красота, Крошка, Курень, Курс, Л.2168к4-3, Л.2293к, Л.2612к2-1, Л.2877к58, Л.3124к4, Л.3244к29-1, Л.3451к, Л.3947к2-4, Л.4648к12, Лауреат, Лебедь, Лига 1, Льговская 4, Маркиз, Менестрель, Мироновская 808, 4687h3-12-7, Морозко, Москвич, Московская 40, Московская 82, Немчиновская 17, Немчиновская 24, Немчиновская 57, Немчиновская 85, Новосибирская 32, Новосибирская 67, Нота, Одесская 200, Ольхон, 3695h34, Память, 8234h1-45-8, Платин, Прасковья, Проза, Протон, Паллада, Первица, Победа 50, Половчанка, 1718h26-1-1, 6623h19, Сила, Симонида, Синева, Смуглянка, Снегурка, Содружество, Соловей, Стан, Станичная, Степь, Саратовская 29, Скифянка, L.2877к58, Старшина, Табор, Тайфун 7, Танаис, Таня, Творец, Травица, Трио, Туранус, Турния, L.2168к4-3, Тамуз-3, Ультра 11, Ультра 9, Уляша, Уруп, Утриш, Фатих, Фишт, Фаворитка, 642h34-53, Фламенко, Фонтанка, Фортуна, Чегет, Чернява, Шам-6, L.3244к29-1, 284h5-19-10, Эвклид, Экспромт, Этнос, Юбилейная 100, Юбиллей Дона, Юка, Юлия, Юмпа, Юнона, 06380AR83, 4023W5, 5577h56G10, 609sv25, 7675h34-23, 7675h34-34, АСПГ 154, Barok, Crimson, Nadm 25612-02, KWS Barrel, 209h34-04-47,

KWS Zyatt, LITERA, Karillon, Lut.3164h16-23-14, Lut.4498h138G7, LYRIK, MIRELA, Musik, Mv Nador, Mv Nemere, Mv Vekni, Nakhodka, НЕКОТА, НИС 11 11637 D, Nikifor, НУСКОР, Tandem, Xiao Yan 107, Zhong Pin 1629, Andry, Роми).

Образцы яровой пшеницы из Ирака предоставил Семёнов Олег Григорьевич (кафедра техносферной безопасности Аграрно-технологического института РУДН, Москва). Другие образцы яровой пшеницы, использованные для выделения ДНК, ПЦР и секвенирования, были частью мини-коллекции, поддерживаемой авторами в Москве (Россия, Краснодар: Алексеич, Дока, Фишт, Гром, Л.2877к58, Новосибирская 67, Протон, Саратовская 29, Сила, Стан, Старшина, Васса, Велена, Вид; Ирак: Аль-Муруж, Ирак, Тамуз 3; Испания: Рому; Франция: Алтиго). 20 селекционных линий мягкой озимой пшеницы: 3h, 4h, 5h, 6h, 20h, 24h, 25h, 27h, 32h, 33h, 39h, 50h, 52h, 56h, 76h, 99h, 104h, 109h, 110h, 138h (Игонин Владимир Николаевич, Полевая опытная станция РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева).

2.1.2 Коллекция *Aegilops tauschii*

Коллекция *Aegilops tauschii* (37 шт) (образцы различного экологического и географического происхождения): Федеральный Научный центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР) (Чикида Надежда Николаевна, Гончаров Николай Петрович), Россия; Чешский институт растениеводства, Чехия; Киотский университет, Япония; Институт биологии Фонда Кихара, Япония (таблица 2).

Таблица 2. Образцы *Ae. tauschii* разного географического происхождения

№	Образец <i>Aegilops tauschii</i>	Происхождение
1	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> К-896	Афганистан
2	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> К-527	Армения
3	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>typica</i> К-3187	Армения
4	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> К-2271	Армения (Котайкская область)
5	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> КТ 120-13	Китай
6	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> КТ 120-10	Китай
7	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> К-1216	Грузия
8	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> К-1336	Казахстан

№	Образец <i>Aegilops tauschii</i>	Происхождение
9	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> C 21-5143	Пакистан
10	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> var. <i>typica</i> KU-2001	Пакистан
11	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> var. <i>anathera</i> KU-2003	Пакистан
12	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> K-1657	Палестина
13	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> K-1770	Россия (Дагестан)
14	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> var. <i>typica</i> K-428	Туркменистан
15	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> C 21-5144	Туркменистан
16	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> C 21-4030	Неизвестно
17	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> K-865	Неизвестно
18	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> K-396	Узбекистан
19	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> K-394	Узбекистан
20	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>strangulata</i> K-113	Азербайджан
21	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> K-1112	Азербайджан
22	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> K-1723	Азербайджан
23	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>strangulata</i> C 21-5129 (Praga-Ruzine)	Азербайджан
24	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>strangulata</i> C 21-5127	Азербайджан
25	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> C 21-5130	Азербайджан
26	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>strangulata</i> K-112	Азербайджан (Джалилабадский район)
27	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> K-1099	Азербайджан (Лерикский район)
28	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>strangulata</i> K-108	Азербайджан (Масаллинский район)
29	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> K-994	Афганистан
30	<i>Ae. tauschii</i> var. <i>meyeri</i> K-608	Грузия
31	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>strangulata</i> K-4056	Иран
32	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>strangulata</i> K-1662	Иран
33	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> K-4049	Иран
34	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>strangulata</i> C 21-5118	Иран
35	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>strangulata</i> KU-2074	Иран
36	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> K-4564	Сирия

№	Образец <i>Aegilops tauschii</i>	Происхождение
37	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> Ae-111040	Сирия

2.1.3 Рекомбинантные инбредные линии яровой мягкой пшеницы и яровой тритикале

Семена родительских сортов тритикале высевали в вегетационные горшки по 10 семян на горшок в теплице Центра молекулярной биотехнологии РГАУ-МСХА имени Тимирязева.

Для яровизации материнские растения при кущении помещали в яровизационную камеру на 60 дней, а затем возвращали в теплицу.

Пыльники с материнского колоса удаляли вручную с помощью тонких щипцов, колосья изолировали пакетами из бумаги. Материнские растения опыляли, помещая колос срезанного цветущего отцовского растения под бумажный пакет (метод подстановок). Срезанный стебель отцовского растения помещали в воду, чтобы он оставался живым как можно дольше.

Последующие гибридные популяции получались путём пересева популяций в поле с проверкой аллельного состояния молекулярными маркерами.

Ниже представлена схема скрещиваний с указанием аллельных вариантов генов для пшеницы и тритикале:

♀(озим.) линия пшеницы Chris Mutant (*Rht-B1p*, *vrn-B1*, *Ppd-D1a*, *TaGRF3-2Aa(339)*) x ♂(яр.) пшеница Новосибирская 67 (*Rht-B1a*, *Vrn-B1a*, *Ppd-D1b*, *TaGRF3-2Ad(330)*), — семена родительских линий предоставлены профессором Нобуёси Ватанабэ (Университет Сельского хозяйства, Ибараки, Япония), каталожные номера C1tr17241 и 48601, соответственно.

♀(озим.) тритикале Хонгор (*Ddw1*, *Vrn-A1b*, *TaGRF3-2A(262)*) x ♂(яр.) тритикале Дублет (*ddw1*, *Vrn-A1a*, *TaGRF3-2A(274)*);

♀(озим.) тритикале Мудрец (*Ddw1*, *Rht-B1a*, *vrn-A1*) x ♂(яр.) тритикале Дублет (*ddw1*, *Rht-B1b*, *Vrn-A1a*);

♀ (озим.) тритикале Валентин 90 (*Ddw1*, *Rht-B1a*, *Vrn-A1b*) x ♂(яр.) тритикале Дублет (*ddw1*, *Rht-B1b*, *Vrn-A1a*) — семена родительских сортов тритикале предоставлены из НЦЗ имени П.П. Лукьяненко, Краснодар.

2.2 Полевой опыт

Полевой опыт по выращиванию рекомбинантных инбредных линий пшеницы (F_{3:4}; F_{4:5}) и тритикале (F_{4:5}; F_{5:6}) производился в 2018 и 2019 годах на опытном участке РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева (Москва) (таблица 3). Посев в оба года производили кассетной селекционной сеялкой СКС-6-10 при следующих параметрах: длина делянки 1 м, в 4 ряда с расстоянием между рядами 30 см, расстояние между делянками 50 см. Даты посева выпали на начало мая в оба года. Сорняки выпалывали вручную. Каждый рядок убирали вручную отдельно, по достижению фазы полной спелости; завершение уборки пришлось на 19 августа в 2018 году и 23 августа в 2019 году [253].

Таблица 3. Климатические условия в Москве в момент проведения полевых испытаний

Месяц	Сумма осадков, мм		Норма, мм	Средняя температура, °С		Норма, °С
	2018	2019	10 лет	2018	2019	10 лет
Май	44	58	61	16,1	16,2	13,6
Июнь	54	55	78	17,2	19,6	17,3
Июль	85	64	84	20,3	16,7	19,7
Август	20	48	78	19,8	16,4	17,6

Москва — Центральный район Нечерноземья, умеренно континентальный климат — отличается большим количеством осадков, умеренными температурами и дерново-подзолистыми почвами.

Анализируя представленные в таблице 3 данные, можно отметить, что в 2018 году в конце вегетации складывались неблагоприятные условия, которые выразились в крайне малом количестве осадков в августе (25,6% от нормы), при этом 2019 год имел более выравненные метеорологические значения, по которым он приближался к климатической норме, действующей на тот момент времени.

2.3 Выделение ДНК

Геномную ДНК выделяли из высушенных в лиофильной сушке листьев и из 4-х дневных проростков СТАВ методом [254].

Генотипирование растений проводилось в фазу колошения. Для этого геномная ДНК была выделена у 3 отдельных растений из семьи. Выделение проводили массовым методом в титер-трубках, по 96 штук в штативе.

Фрагмент листа длиной около 2,5 см помещался в отдельную пробирку. Сухие листья измельчались в гомогенизаторе (TissueLyser II) с помощью стальных шариков диаметром 2 мм. К измельченным листьям добавлялось 540 мкл предварительно прогретого до 60°C лизирующего буферного раствора на основе поверхностно-активного вещества СТАВ ($\times 1$), и содержимое пробирок активно перемешивалось. Пробирки с полученной суспензией помещались в водяную баню с температурой 65°C на 1 час. Периодически, 2–3 раза, пробирки необходимо было встряхивать вручную. По истечении времени пробирки вынимались и охлаждались до комнатной температуры. Затем к содержимому пробирок добавлялось по 360 мкл хлороформ-изоамила в пропорции 24:1. Содержимое пробирок перемешивалось путём медленного переворачивания пробирок вручную в течение 15 минут. После перемешивания производилось центрифугирование планшетов в течение 30 минут при скорости 2000 оборотов в минуту на центрифуге BioSan LMC-4200R при комнатной температуре. Полученная надосадочная жидкость многоканальной пипеткой переносилась в новые пробирки, к ней добавлялось 360 мкл изопропилового спирта, охлаждённого в морозильной камере при -20°C. Затем планшеты перемешивались переворачиванием вручную несколько раз и помещались в морозильную камеру при -20°C на 20 минут. После этого производилось центрифугирование в течение 50 минут при скорости 2000 оборотов в минуту на центрифуге BioSan LMC-4200R при температуре +4°C. Надосадочная жидкость аккуратно сливалась, верх титер-трубок промакивался фильтровальной бумагой. К полученному осадку добавлялось 150 мкл 70% этилового спирта, пробирки центрифугировались в течение 10 минут при скорости 2000 оборотов в минуту на центрифуге BioSan LMC-4200R при комнатной температуре. Спирт аккуратно сливали, верх пробирок промакивали фильтровальной бумагой. После очистки ДНК штативы помещались в вакуумный концентратор (Eppendorf Concentrator) на 15 минут при температуре 45°C. К выделенной ДНК добавлялось 150 мкл стерильной воды и штативы помещались на хранение в холодильник (+4°C).

2.4 Отбор растительного материала для секвенирования. SSR-анализ

Чтобы отобрать для секвенирования наиболее различающиеся сорта пшеницы по генам *TaGRF3*, мы не только собрали коллекцию различного географического происхождения из нескольких селекционных центров, но и провели дополнительный отбор на разнообразие с использованием микросателлитных маркеров на 2D хромосому. D-геном был выбран в связи с тем, что вследствие эффекта «бутылочного горлышка» при аллополиплоидизации мягкой пшеницы он отличается наименьшим разнообразием. Для последующего секвенирования были отобраны сорта пшеницы, различающиеся по маркерам CFD233 и Xgwm261, расположенные рядом с геном *TaGRF3-2D*, чтобы с большей вероятностью захватить разные полиморфизмы для трёх генов *TaGRF3*.

Микросателлитные маркеры были выбраны на основе аннотации сборки генома пшеницы IWGSC RefSeq v1.0 с использованием геномного браузера. Маркеры, о которых сообщалось, что они имеют несколько локусов в геноме пшеницы, были отброшены. Микросателлитный локус CFD233 (рисунок 3) (F 5'-GAATTTTTGGTGGCCTGTGT-3'; R 5'-ATCACTGCACCGACTTTTGG-3') был выбран как ближайший к *TraesCS2D01G435200* на 2D-хромосоме с расстоянием 14949152 п.н. Кроме того, использовали микросателлитный маркер Xgwm261 (рисунок 4), сцепленный с геном *Rht8* (F 5'-CTCCCTGTACGCCTAAGGC-3'; R 5'-CTCGCGCTACTAGCCATTG-3') [255].

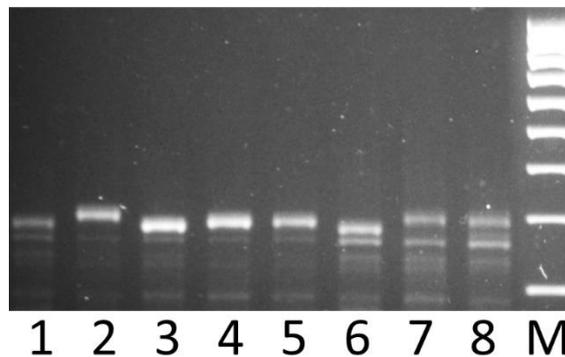


Рисунок 3. Электрофорез в агарозном геле демонстрирует полиморфизм в амплификации SSR-маркера CFD233. Дорожки: 1 — Саратовская 29, 2 — Новосибирская 67, 3 — Абигариб-3, 4 — Ибаа-95, 5 — Andry, 6 — Алтиго, 7 — Паллада, 8 — Фишт. М — маркер молекулярного веса GeneRuler 100 п.н. [255]

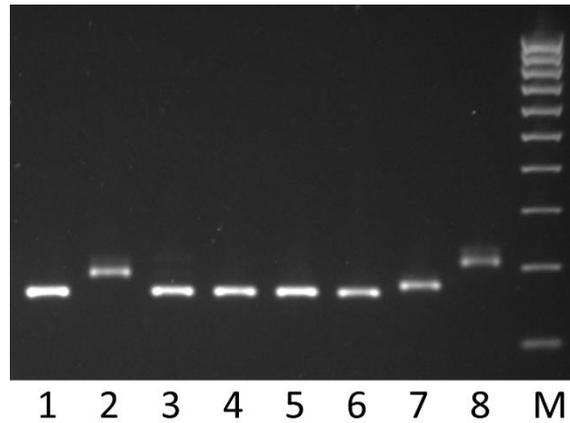


Рисунок 4. Электрофорез в агарозном геле демонстрирует полиморфизм в амплификации Xgwm261. Дорожки: 1 — Ибаа-99 (165 п.н.), 2 — Томуз-3 (192 п.н.), 3 — Абигариб-3 (165 п.н.), 4 — Ирак (165 п.н.), 5 — Ибаа-95 (165 п.н.), 6 — Andry (165 п.н.), 7 — Роми (174 п.н.), 8 — Сила (211 п.н.). М — маркер молекулярного веса GeneRuler 100 п.н. [255]

ПЦР проводили в реакционной смеси объёмом 25 мкл, содержащей 70 мМ Tris-HCl-буфера (pH 8,6), 16,6 мМ $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, 2,5 мМ MgCl_2 , 0,2 мМ каждого dNTP, 10% об./об. диметилсульфоксида, 0,3 мМ прямой и обратный праймеры (ООО «Синтол», Москва, Россия), 1,0 ед/мкл окрашенной Taq-полимеразы (ООО «Силекс», Москва, Россия) и 100 нг матричной ДНК. Условия ПЦР были следующими: 1 — 95°C 5 мин, 2 — 35 циклов 95°C 30 с, 60°C 30 с, 72°C 60 с; и (3) заключительный этап элонгации при 72°C в течение 10 мин. Продукты ПЦР разделяли в 1,5% агарозном геле в буфере TBE с использованием GeneRuler 100 bp DNA Ladder (Thermo Fisher Scientific, Waltham, Massachusetts, USA) в качестве маркера молекулярной массы и окрашивали бромистым этидием для последующей визуализации в Gel Doc XR+ (Bio-Rad Laboratories, Inc., Геркулес, Калифорния, США).

2.5 Генотипирование

Генотипирование проводилось методом ПЦР по трём растениям для каждой семьи (линии) пшеницы, выращенной в полевом опыте в 2018–2019 гг. Определение аллелей *Rht17* у линий яровой мягкой пшеницы (Chris Mutant x Новосибирская 67) проводили с использованием праймеров разработанных ранее (Rht-B1p-WF, Rht-B1p-F) [256]. Аллельное состояние по *Ddw1* определяли с помощью праймеров на микросателлитную последовательность REMS1218 (F: 5'-CGCACAAACA AAAACACGAC-3', R: 5'-CAAACA AACCCATTGACACG-3') [257] и

последующего фрагментного анализа. Условия амплификации: начальная денатурация при 94°C в течение 5 мин; 35 циклов: 94°C в течение 30 с, 60°C в течение 30 с и 72°C в течение 1 мин, и заключительный этап элонгации 5 мин при 72°C. Определение аллелей микросателлита REMS1218 проводили с помощью фрагментного анализа с использованием ДНК-анализатора ABI 3130xl (Applied Biosystems, Life Technologies, Калифорния, США).

Аллельные варианты генов *Vrn-A1* и *Vrn-B1* определяли с использованием праймеров VRN1AF, VRN1-INTR1R, VRN1R и Intr/B/F, Intr1/B/R4, Intr1/B/R3, соответственно [200], а также KASP маркеров по рекомендуемым производителем условиям (LGC, Великобритания).

Аллельные варианты гена *Ppd-D1* определяли с использованием праймеров Ppd-D1_F: 5'-ACGCCTCCCACTACACTG-3', Ppd-D1_R2: 5'-CACTGGTGGTAGCTGAGATT-3', Ppd-D1_R1: 5'-GTTGGTTCAAACAGAGAGC-3' [258].

Разработанные нами маркеры. При использовании CAPS маркера на ген *Ddw1* продукты ПЦР-амплификации REMS1218 расщепляли эндонуклеазами рестрикции *Mnl* I (New England Biolabs, MA, USA) и *Bso*31 I, *Rsa* I (ООО «СибЭнзим», Москва, Российская Федерация), в соответствии с инструкциями производителя ферментов. Продукты ПЦР разделяли в 2% агарозном геле в трис-боратном (ТБЕ) буферном растворе при напряжённости электрического поля 150V. В качестве маркера размеров использовали «100 п.н. Ladder» («Синтол», Москва). Гели визуализировали в ультрафиолетовом свете с использованием системы Gel Doc XR+ (BioRad).

Для детекции 9-нуклеотидной делеции во втором экзоне гена *TaGRF-2A* в коллекции пшеницы и у растений рекомбинантных инбредных линий яровой мягкой пшеницы (Chris Mutant x Новосибирская 67), мы использовали разработанные нами субгеном-специфичные фланкирующие праймеры: GRF-2A-Q41-F: 5'-СТТСТАТСТГТАГСТCGAGGTGT-3' и GRF-2A-Q41-R: 5'-GTGGTAGGAGGAGGAGGAATCTA-3'.

Мы использовали разработанные нами праймеры GRF-2A-SSR-F: 5'-GTAGGAGTAAAAGGCAAAAGCACG-3' и GRF-2A-SSR-R: 5'-ACAGGGAGGCAAAGGGCATC-3' для детекции полиморфизма длины микросателлитного участка в 5'-нетранслируемой области гена *TaGRF-2A* у растений из гибридной комбинации яровой тритикале Хонгор x Дублет.

Для детекции в коллекции пшеницы однонуклеотидного полиморфизма G495T в 3-м экзоне гена *TaGRF3-2A*, приводящего к аминокислотной замене GRF-2A-Q165H, были подобраны фланкирующие праймеры: GRF-2A-Q165-F:

5'-GGGTTTTCTTAATTTGCTTGCAGT-3' и GRF-2A-Q165-R: 5'-CAGAAGATAAAAACGGCAGGTGA-3' и эндонуклеаза рестрикции *Sfa*N I, имеющая сайт узнавания GCATC(N)5[^].

Для проведения мультиплексной ПЦР на полиморфизм генов *TaGRF-2A*, *TaGRF-2B*, *TaGRF-2D* у мягкой озимой пшеницы из коллекции нами были разработаны и использованы праймеры: GRF-2AD-SSR-F: 5'-TCTCACCCAGGCAGCAGATCG-3'; GRF-2AD-GRF-2B-SSR-F: 5'-GTCTTGTCCAGAGTGGCTCTAAGA-3' и общий SSR-R: (FAM) 5'-ACAGGGAGGCAAAGGGCATC-3'.

Для детекции делеции в промоторе гена *TaGRF3-2B*, характерной для сортов Вид, Стан и Роми нами были использованы фланкирующие субгеном-специфичные праймеры GRF-2B-Pro-F: 5'-CCCCACGCCGATTTTTAGC-3', GRF-2B-Pro-R: 5'-CAGGGTTCCATCTTAGAGCCA-3'.

ПЦР проводилась в смеси объёмом 25 мкл содержащей 70 мМ Tris-HCl буфер (pH 9,3), 16,6 мМ (NH₄)₂SO₄, 2,5 мМ MgCl₂, 0,2 мМ каждого dNTP, 30 мМ прямого и обратного праймеров (ООО «Синтол», Москва, Россия), 0,05 ед/мкл окрашенной Taq-полимеразы (ООО «Силекс», Москва, Россия), 4 нг/мкл ДНК-матрицы. Условия ПЦР (для GRF-2AD-SSR-F/F/R; GRF-2A-SSR-F/R; GRF-2A-Q41) были следующими: 1 — 95°C для 10 мин, 2 — 36 циклов для 95°C 30 с, 60°C 30 с, 72°C 1 мин; и 3 — конечная элонгация 72°C 10 мин, для праймеров GRF-2AD-SSR-F/F/R использовалась бесцветная Taq-полимераза 0,03 ед/мкл (ООО «Силекс», Москва, Россия) и конечная элонгация была 72°C 20 мин. Амплификацию проводили на приборе Bio-Rad T100 (США). Продукты ПЦР разделяли в камерах для горизонтального электрофореза Bio-Rad Sub-Cell совместно с источником питания PowerPac Basic, Bio-Rad (США) в 2% агарозном геле с буфером TBE (Tris, boric acid, EDTA) в присутствии маркера молекулярного веса M-100 (ООО «Синтол», Москва, Россия), окрашивали бромистым этидием и визуализировали с помощью системы Gel Doc XR+ (Bio-Rad Laboratories, США).

Результаты генотипирования коллекции пшеницы НЦЗ имени П.П. Лукьяненко представлены в таблице (Приложение А).

Рекомбинантные инбредные линии пшеницы. Родительские образцы Новосибирская 67 и Chris Mutant имеют различные аллели для генов *TaGRF3-2A* и *Rht-B1*. Это было показано при помощи разработанного нами маркера GRF-2A-Q41, и при помощи разработанных ранее *Rht-B1p-WF*, *Rht-B1-R1*, *Rht-B1p-F*, соответственно [256]. Также ранее мы определили (с использованием маркеров *Intr/B/F*, *Intr1/B/R4*, *Intr1/B/R3*) что эти два образца различаются и по аллелям гена яровизации *Vrn-B1*: Chris Mutant — *vrn-B1*, Новосибирская 67 — *Vrn-B1a*. Также

родительские формы различаются и по аллелям гена чувствительности к фотопериоду *Ppd-D1* (*Ppd-D1a* и *Ppd-D1b*, соответственно).

Было проведено генотипирование растений рекомбинантных инбредных линий пшеницы (Chris Mutant x Новосибирская 67), используя вышеуказанные маркеры (рисунки 5, 6, 7, 8, 9) (количество проанализированных образцов ДНК: 190).

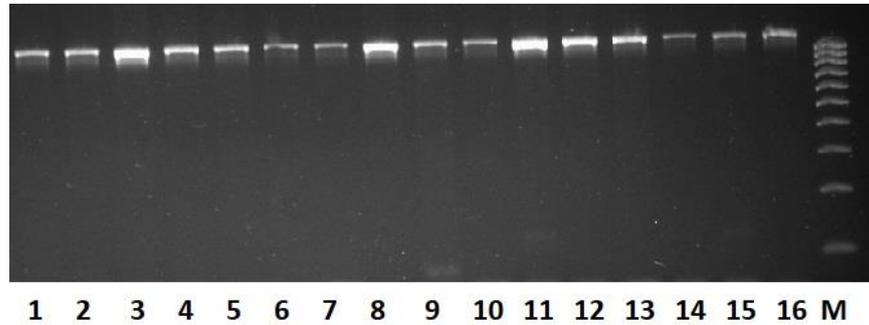


Рисунок 5. Пример анализа линий мягкой пшеницы при помощи праймеров Intr/B/F, Intr1/B/R4 (Дорожки 1-16 — 1149 п.н., *vrn-B1* (*Vrn-B1* не амплифицируется). М — маркер молекулярного веса «Синтол-100 п.н.»

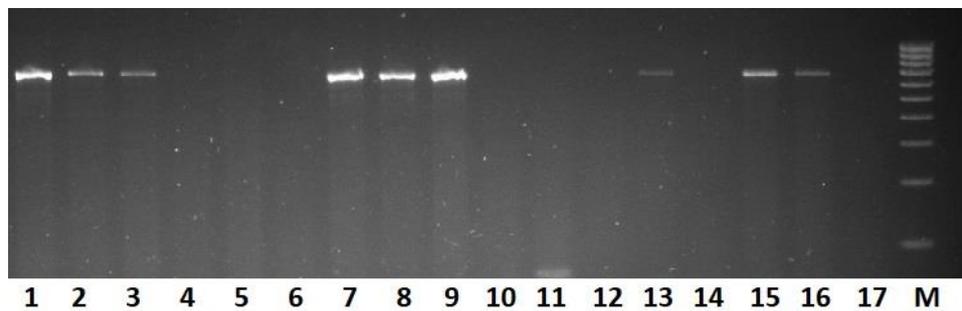


Рисунок 6. Пример анализа линий мягкой пшеницы при помощи праймеров Intr/B/F, Intr1/B/R3 (Дорожки 1, 2, 3, 7, 8, 9, 13, 15, 16 — 709 п.н., *Vrn-B1*; *vrn-B1* не амплифицируется — дорожки 4, 5, 6, 10, 11, 12, 14, 17). М — маркер молекулярного веса «Синтол-100 п.н.»

В результате анализа растений по аллельным вариантам гена яровизации *Vrn-B1* было определено следующее аллельное распределение среди рекомбинантных инбредных линий пшеницы: *Vrn-B1*(*spring*) — 278 шт, *vrn-B1*(*winter*) — 106 шт, гетерозиготы — 637 шт из 1021 шт для 2018 года. *Vrn-B1*(*spring*) — 277 шт, *vrn-B1*(*winter*) — 280 шт из 557 шт для 2019 года.

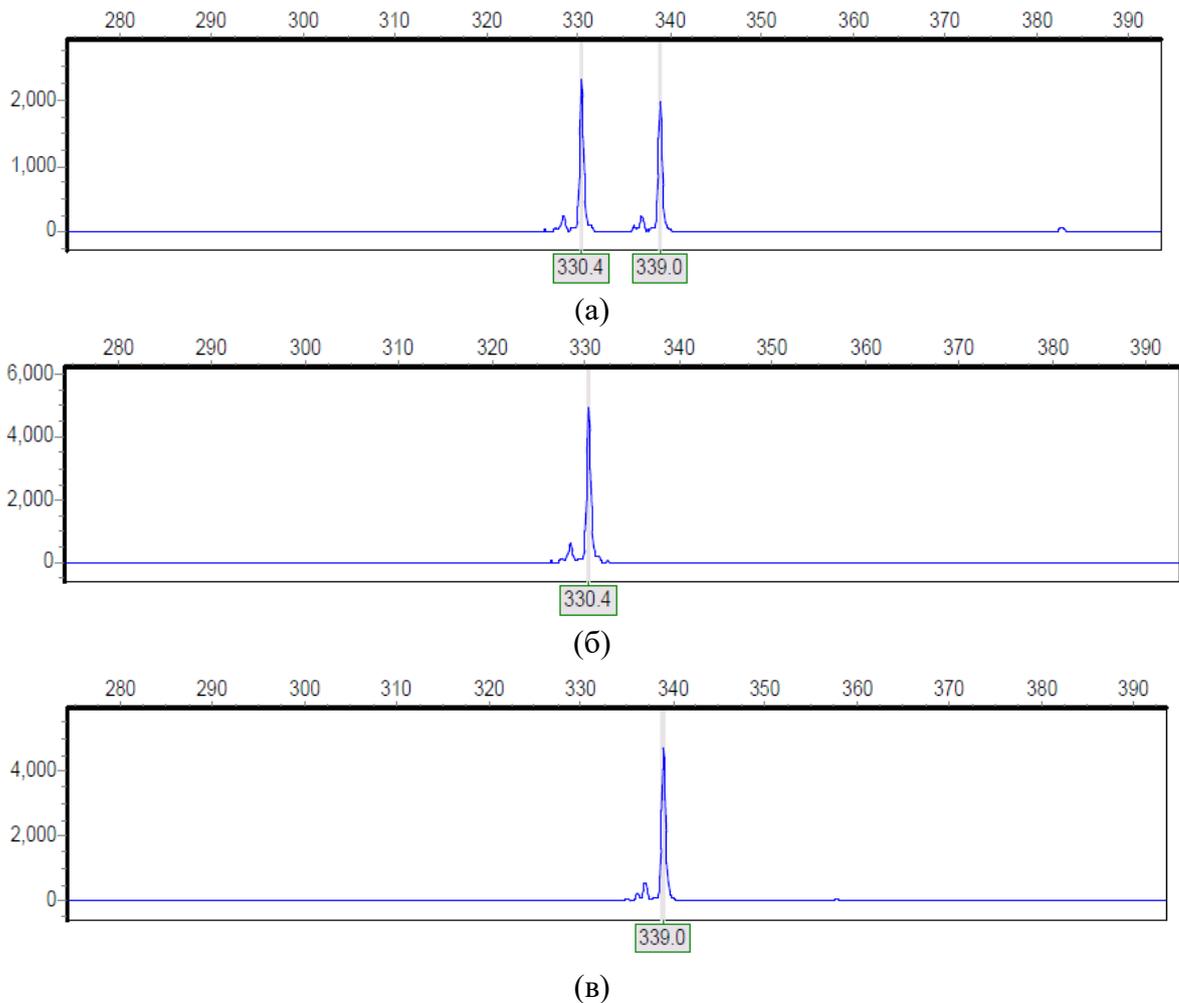


Рисунок 7. Пример анализа линий мягкой пшеницы при помощи праймеров GRF-2A-Q41 и последующего фрагментного анализа: а — гетерозигота; б — и в — гомозиготные аллельные варианты *TaGRF3-2A*

В результате анализа растений по аллельным вариантам гена *TaGRF3-2A* было определено следующее аллельное распределение среди рекомбинантных инбредных линий пшеницы: *TaGRF3-2Ad*(330) — 187 шт, *TaGRF3-2Aa*(339) — 280 шт, гетерозиготы — 161 шт из 628 шт для 2018 года. *TaGRF3-2Ad*(330) — 184 шт, *TaGRF3-2Aa*(339) — 292 шт, гетерозиготы — 81 шт из 557 шт для 2019 года.

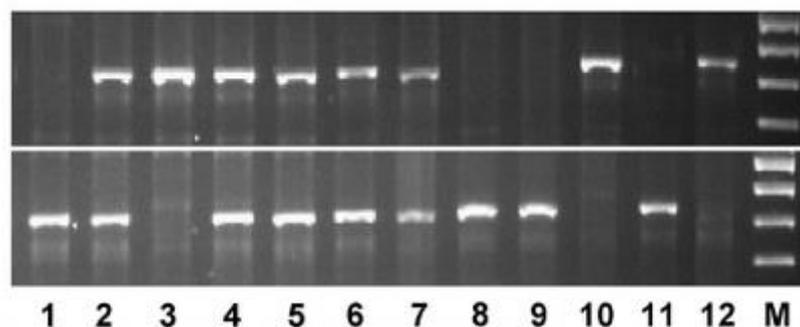


Рисунок 8. Пример анализа линий мягкой пшеницы при помощи праймеров Rht-B1p-F+Rht-B1-R1(верх) и Rht-B1p-WF+Rht-B1-R1 (низ) размер 425 п.н. Дорожки 1, 8, 9, 11 — гомозиготы *Rht-B1a*, дорожки 2, 4, 5, 6, 7 — гетерозиготы, дорожки 3, 10, 12 — гомозиготы *Rht-B1p*. М — маркер молекулярного веса «Синтол-100 п.н.» [256]

В результате анализа растений по аллельным вариантам гена *Rht-B1* было определено следующее аллельное распределение среди рекомбинантных инбредных линий пшеницы: *Rht-B1a (tall)* — 595 шт, *Rht-B1p (dwarf)* — 426 шт из 1021 шт для 2018 года. *Rht-B1a (tall)* — 293 шт, *Rht-B1p (dwarf)* — 264 шт из 557 шт для 2019 года.

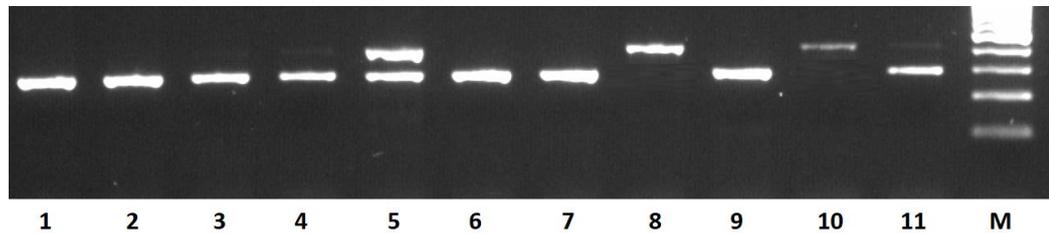


Рисунок 9. Пример анализа линий мягкой пшеницы при помощи праймеров Ppd-D1_F, Ppd-D1_R1, Ppd-D1_R2. Дорожки 8,10 — 414 п.н. (гомозиготы *Ppd-D1b*), дорожки 1, 2, 3, 4, 6, 7, 9, 11 — 288 п.н (гомозиготы *Ppd-D1a*), дорожка 5 гетерозигота. М — маркер молекулярного веса «Синтол-100 п.н.»

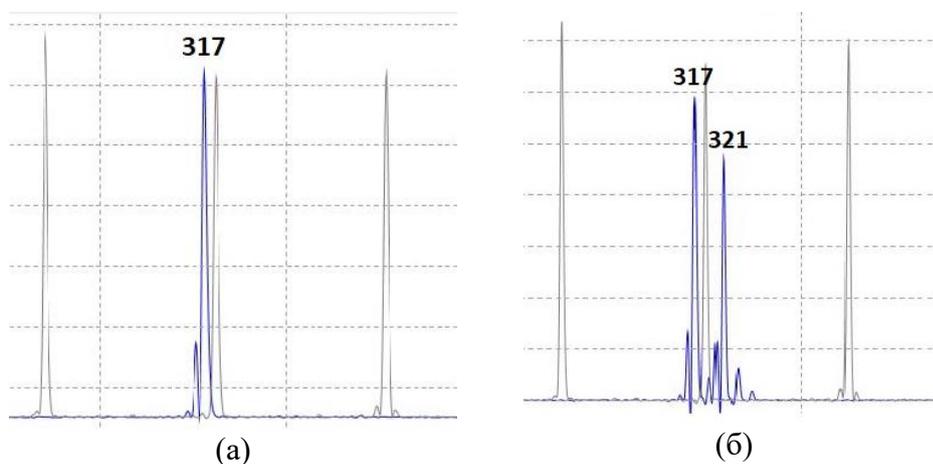
В результате анализа растений по аллельным вариантам гена чувствительности к фотопериоду *Ppd-D1* было определено следующее аллельное распределение среди растений рекомбинантных инбредных линий пшеницы: *Ppd-D1a* — 288 шт, *Ppd-D1b* — 318 шт, гетерозиготы — 415 шт из 1021 шт для 2018 года. *Ppd-D1a* — 217 шт, *Ppd-D1b* — 279 шт, гетерозиготы — 61 шт из 557 для 2019 года.

Результаты генотипирования далее накладывались на данные полевого фенотипирования. Анализ хозяйственно-ценных признаков (описанных в разделе полевое фенотипирование) проводился для индивидуальных растений, выращенных в условиях полевого опыта в Москве. Для 2018 года (1021 шт) и для 2019 года (557 шт.) (таблица 4). Следующим шагом была статистическая обработка данных, гетерозиготные образцы не учитывались при обсчётах.

Таблица 4. Количество растений для аллельных вариантов четырёх генов *Vrn-B1*, *TaGRF3-2A*, *Rht-B1*, *Ppd-D1* (шт.) в 2018 и 2019 году

Генотип	<i>Vrn-B1/Vrn-B1</i>	<i>Vrn-B1/vrn-B1</i>	<i>vrn-B1/vrn-B1</i>
2018 год	278	637	106
2019 год	277	0	280
Генотип	<i>TaGRF3-2Ad(330)/TaGRF3-2Ad(330)</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)/TaGRF3-2Aa(339)</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)/TaGRF3-2Aa(339)</i>
2018 год	187	161	280
2019 год	184	81	292
Генотип	<i>Rht-B1a/Rht-B1a</i>	<i>Rht-B1a/Rht-B1p</i>	<i>Rht-B1p/Rht-B1p</i>
2018 год	595	0	426
2019 год	293	0	264
Генотип	<i>Ppd-D1a/Ppd-D1a</i>	<i>Ppd-D1a/Ppd-D1b</i>	<i>Ppd-D1b/Ppd-D1b</i>
2018 год	288	415	318
2019 год	217	61	279

Рекомбинантные инбредные линии тритикале. Родительские сорта тритикале Дублет и Хонгор имеют различные аллели генов *TaGRF3-2A* и *Ddw1* (рисунок 10). Это было показано при помощи разработанных нами праймеров GRF3-2AD-SSR-F: 5'-TCTCACCAGGCAGCAGATCG-3' и GRF3-2AD-SSR-R: 5'-ACAGGGAGGCAAAGGGCATC-3', и при помощи известного маркера REMS1218, соответственно, на фрагментном анализе, а также при помощи разработанного нами нового CAPS маркера, описанного в предыдущем разделе. Также ранее мы определили (с использованием маркеров VRN1AF, VRN1R, VRN1-INTR1R), что эти два сорта различаются и по аллелям гена яровизации *Vrn-A1*: *Vrn-A1b* у Хонгора и *Vrn-A1a* у Дублета.



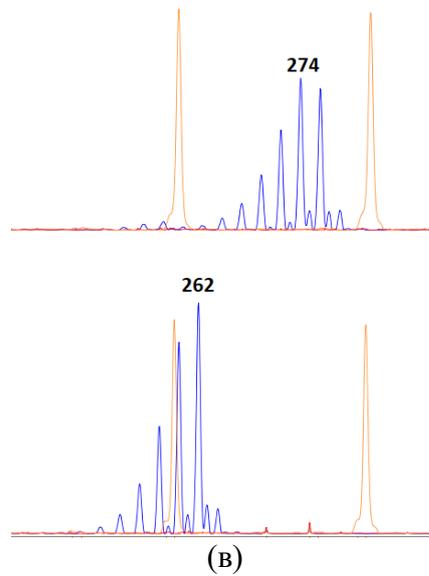
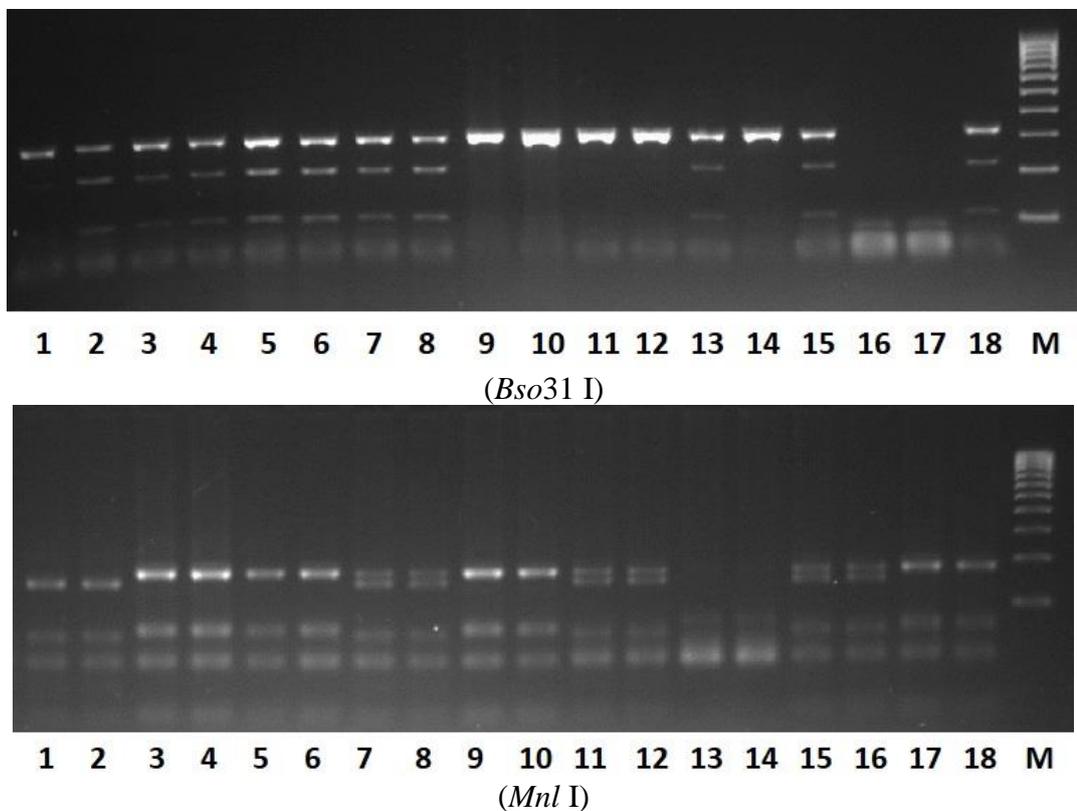


Рисунок 10. Фрагментный анализ родительских сортов Хонгор и Дублет. (а) маркер REMS1218 аллель *ddw1* — Дублет; (б) маркер REMS1218 аллель *Ddw1* — Хонгор; (в) маркер GRF-2A-SSR: 274 п.н. — Дублет, 262 п.н. — Хонгор

Далее было проведено генотипирование растений рекомбинантных инбредных линий Хонгор x Дублет (рисунки 11, 12, 13, 14) (количество проанализированных образцов ДНК: 390).



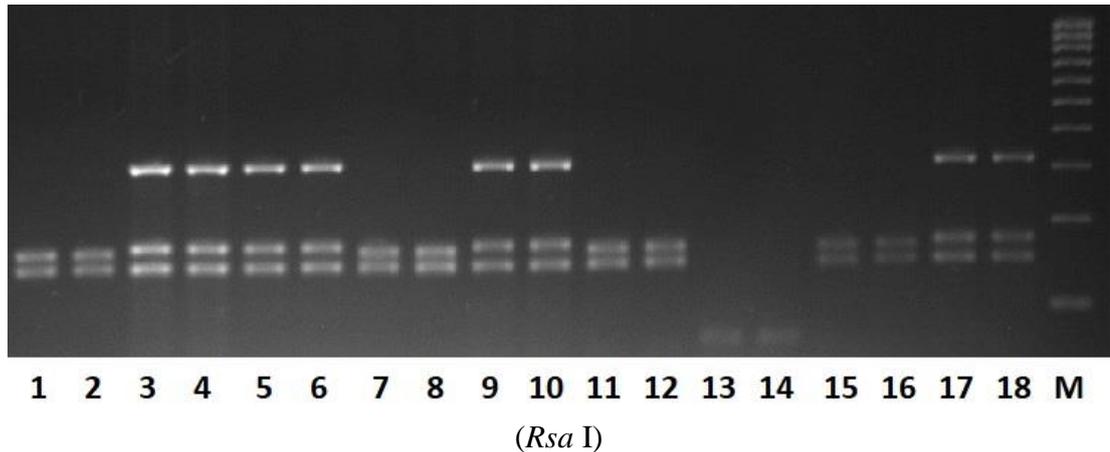


Рисунок 11. Пример анализа линий тритикале на аллельные варианты гена *Ddw1* (CAPS маркер). при помощи комбинации эндонуклеаз рестрикции *Bso31* I дорожки 1, 9, 10, 11, 12, 14 — гомозиготы *ddw1*, дорожки 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 13, 15, 18 — гомозиготы *Ddw1* или гетерозиготы, дорожки 16, 17 нет амплификации; *Mnl* I дорожки 1, 2 — гомозиготы *ddw1*, дорожки 3, 4, 5, 6, 9, 10, 17, 18 — гомозиготы *Ddw1*, дорожки 7, 8, 11, 12, 15, 16 — гетерозиготы, дорожки 13, 14 нет амплификации; *Rsa* I дорожки 3, 4, 5, 6, 9, 10, 17, 18 — гомозиготы *ddw1* или гетерозиготы, дорожки 1, 2, 7, 8, 11, 12, 15, 16 — гомозиготы *Ddw1*, дорожки 13, 14 нет амплификации. М — маркер молекулярного веса «Синтол-100 п.н.»

В результате анализа растений по аллельному состоянию гена *Ddw1* было определено следующее аллельное распределение среди растений тритикале: *Ddw1* — 161 шт, *ddw1* — 590 шт из 751 шт для 2018 года. *Ddw1* — 552 шт, *ddw1* — 814 шт из 1366 шт для 2019 года.

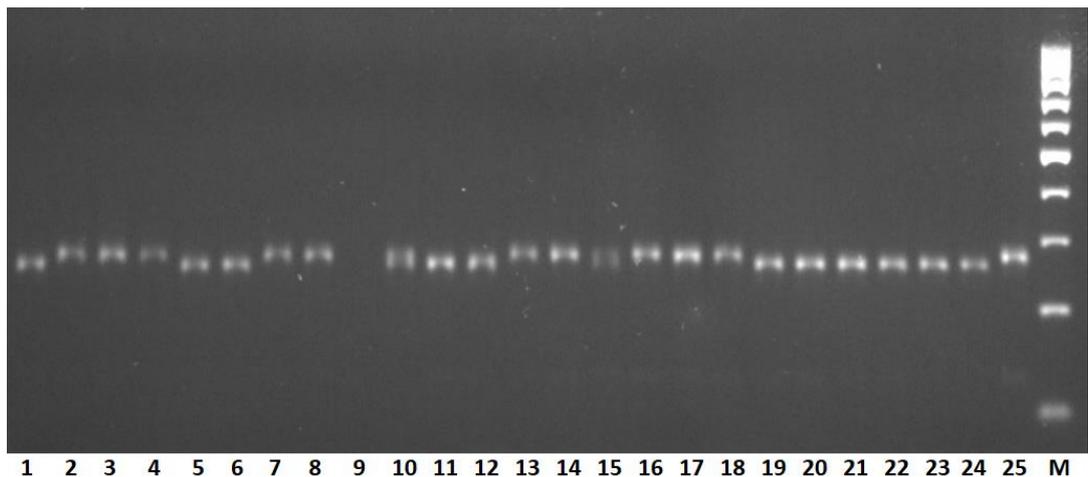


Рисунок 12. Пример анализа линий тритикале при помощи праймеров GRF-2AD-SSRF/R (Дорожки 1, 5, 6, 11, 12, 19, 20, 21, 22, 23, 24 — гомозиготы *TaGRF3-2A(262)*, дорожки 2, 3, 4, 7, 8, 13, 14, 16, 17, 18, 25 — гомозиготы *TaGRF3-2A(274)*, дорожки 10, 15 гетерозиготы, дорожка 9 нет амплификации). М — маркер молекулярного веса «Синтол-100 п.н.»

В результате анализа растений по аллельным вариантам гена *TaGRF3-2A* было определено следующее аллельное распределение среди растений тритикале: *TaGRF3-2A(262)* — 471 шт, *TaGRF3-2A(274)* — 280 шт из 751 шт для 2018 года. *TaGRF3-2A(262)* — 763 шт, *TaGRF3-2A(274)* — 603 шт из 1366 шт. для 2019 года.

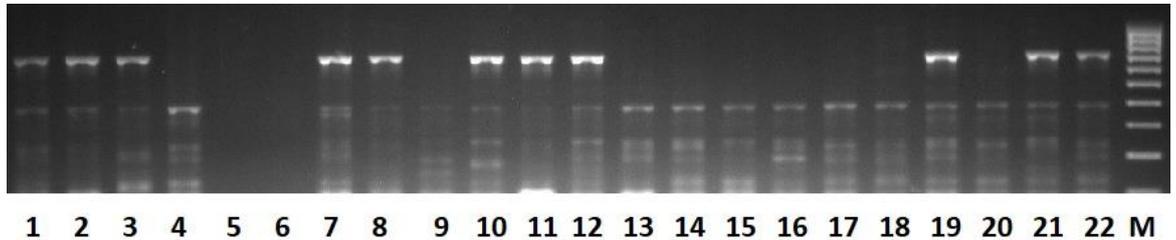


Рисунок 13. Пример анализа линий тритикале при помощи праймеров VRN1AF, VRN1-INTR1R (Дорожки 1, 2, 3, 7, 8, 10, 11, 12, 19, 21, 22 — *Vrn-A1b*, 714 п.н. Дорожки 4, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 20 — *Vrn-A1a*, дорожки 5, 6 нет амплификации). М — маркер молекулярного веса «Синтол-100 п.н.»

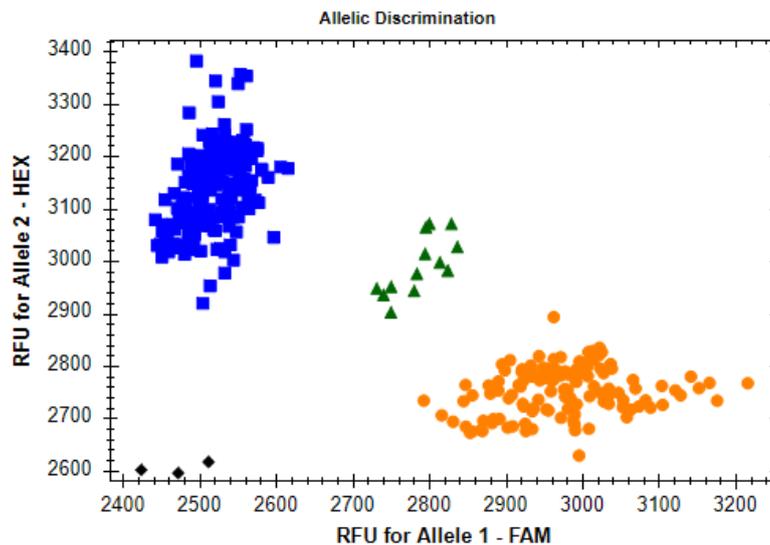


Рисунок 14. Пример анализа линий тритикале при помощи KASP маркера *VrnA19000K*. По оси FAM — образцы с типом амплификации родителя Хонгор, по оси HEX — образцы с типом амплификации родителя Дублет. По центру — гетерозиготы, чёрные точки — отрицательный контроль

В результате анализа растений по аллельным вариантам гена яровизации *Vrn-A1* было определено следующее аллельное распределение среди растений тритикале: *Vrn-A1b* — 231 шт,

Vrn-A1a — 520 шт из 751 шт для 2018 года. *Vrn-A1b* — 531 шт, *Vrn-A1a* — 835 шт из 1366 шт для 2019 года.

Результаты генотипирования далее накладывались на данные полевого фенотипирования. Анализ хозяйственно-ценных признаков, описанных в разделе полевое фенотипирование, проводился для индивидуальных растений, выращенных в условиях полевого опыта в Москве. Для 2018 года (751 шт) и для 2019 года (1366 шт) (таблица 5). Следующим шагом была статистическая обработка данных, гетерозиготы не учитывались.

Таблица 5. Количество растений (шт) для аллельных вариантов трёх генов *Ddw1*, *Vrn-A1*, *TaGRF3-2A* в 2018 и 2019 году

Генотип	<i>Ddw1/Ddw1</i>	<i>ddw1/ddw1</i>
2018 год	161	590
2019 год	552	814
Генотип	<i>Vrn-A1a/Vrn-A1a</i>	<i>Vrn-A1b/Vrn-A1b</i>
2018 год	520	231
2019 год	835	531
Генотип	<i>TaGRF3-2A(262)/TaGRF3-2A(262)</i>	<i>TaGRF3-2A(274)/TaGRF3-2A(274)</i>
2018 год	471	280
2019 год	763	603

2.6 Секвенирование генов *TaGRF3-2A*, *TaGRF3-2B*, *TaGRF3-2D*

Последовательности генов *TaGRF3* (TraesCS2A01G435100, TraesCS2B01G458400 и TraesCS2D01G435200) были получены из сборки генома пшеницы IWGSC RefSeq v1.0 с помощью геномного браузера. Эти последовательности были использованы для подбора геном-специфичных праймеров для амплификации частично перекрывающихся участков каждого гена размером от 611 до 1342 п.н. ПЦР-продукты полностью покрывали собой последовательности изучаемых генов, а также 1000 нуклеотидов ближайшей к гену области промотора. Подбор праймеров осуществлялся с помощью PrimerBLAST NCBI. Проверка субгеномной специфичности праймеров осуществлялась на основе выравнивания последовательностей трёх генов-гомеологов, относящихся к субгеномам А, В или D (рисунок 15).

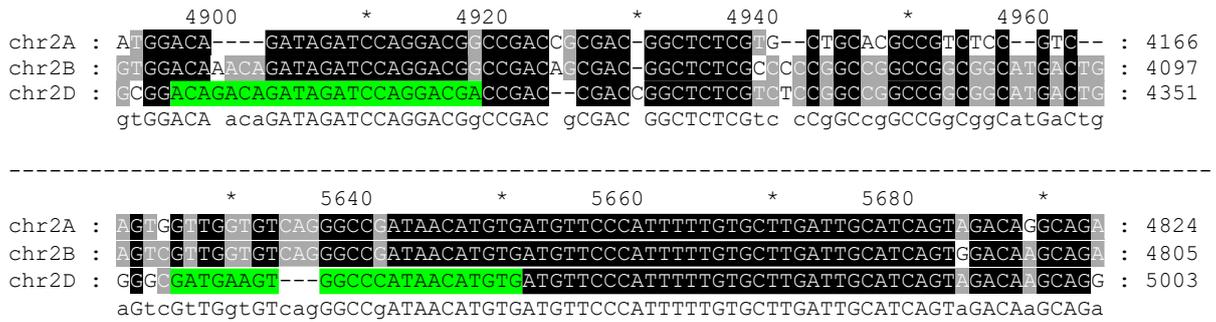


Рисунок 15. Пример подбора субгеном-специфичных праймеров для амплификации участка гена *TaGRF3-2D*. Зелёным цветом выделены праймеры GRF-2D-4.1F и GRF-2D-4.1R

Для праймеров, предназначенных для амплификации фрагментов гена *TaGRF3-2A*, использовалась ПЦР-смесь, в состав которой входили следующие компоненты (даны концентрации компонентов в конечной смеси): 1x LR буфер (pH 9,3), 1,5 мМ MgCl₂, 0,2 мМ каждого dNTP, 2 мМ каждого праймера, 0,04 ед./мкл LR Plus полимеразы, 0,02 ед./мкл Taq-полимеразы, 4 нг/мкл матричной ДНК. Объем ПЦР-смеси составлял 25 мкл.

Для праймеров, предназначенных для амплификации фрагментов гена *TaGRF3-2B* (кроме пар праймеров GRF-2B-1F/GRF-2B-1R и GRF-2B-3F/GRF-2B-3R) использовалась смесь идентичная описанной выше. Для пар праймеров GRF-2B-1F/GRF-2B-1R и GRF-2B-3F/GRF-2B-3R в смесь дополнительно было включено 6% по объёму диметилсульфоксида (DMSO).

Для праймеров, подобранных на последовательность гена *TaGRF3-2D* (кроме пар праймеров GRF-2D-1F/GRF-2D-1R, GRF-2D-4.1F/GRF-2D-4.1R, GRF-2D-4.2F/GRF-2D-4.2R, GRF-2D-6F/GRF-2D-6R, GRF-2D-7F/GRF-2D-7R) использовалась та же смесь, что была приведена выше (без DMSO). Для пары праймеров GRF-2D-1F/GRF-2D-1R использовалась смесь аналогичная смеси, но с концентрацией хлорида магния 2,5 мМ. Для пары праймеров GRF-2D-7F/GRF-2D-7R в смесь добавлялось 4% по объёму DMSO. Для пар праймеров GRF-2D-4.1F/GRF-2D-4.1R, GRF-2D-6F/GRF-2D-6R в смесь добавлялось 10% по объёму DMSO.

Температурные условия реакции для всех пар праймеров для генов *TaGRF3-2A*, *TaGRF3-2B* и *TaGRF3-2D* были следующими: 95°C — 10 мин; 45 циклов: 95°C — 30 с, 60°C — 30 с, 72°C — 4 мин, конечная элонгация 72°C — 10 мин, хранение при 4°C.

Полученные ПЦР-продукты анализировались путём электрофореза в 1,5% агарозном геле с буфером TBE с добавлением бромистого этидия. Визуализация электрофореграмм проводилась в ультрафиолетовом свете с использованием системы гель-документирования.

ПЦР-продукты, относящиеся к одному и тому же гену и полученные с использованием ДНК одного образца, после проверки их качества на электрофорезе, смешивались друг с другом в равных объёмах и передавались для секвенирования в одной пробирке. Секвенирование по

технологии Illumina было заказано в ООО «Геномед». ДНК-библиотеки были подготовлены с помощью набора реактивов Swift 2S™ Turbo DNA Library Kits. В процессе подготовки ДНК-библиотеки, содержимое каждой пробирки метилось индивидуальным баркодом (последовательностью нуклеотидов). Секвенирование проводилось на приборе MiSeq. После разделения прочтений по баркодам, результаты секвенирования были получены по каждой пробирке в отдельности в виде двух файлов коротких парных прочтений формата fastq.

Качество результатов секвенирования было оценено с использованием программы FastQC. В целом, качество полученных прочтений оказалось достаточным для проведения дальнейших анализов, за исключением наличия большой доли дублицированных последовательностей и распределения содержания GC, отличающегося от нормального, почти во всех случаях (рисунок 16).

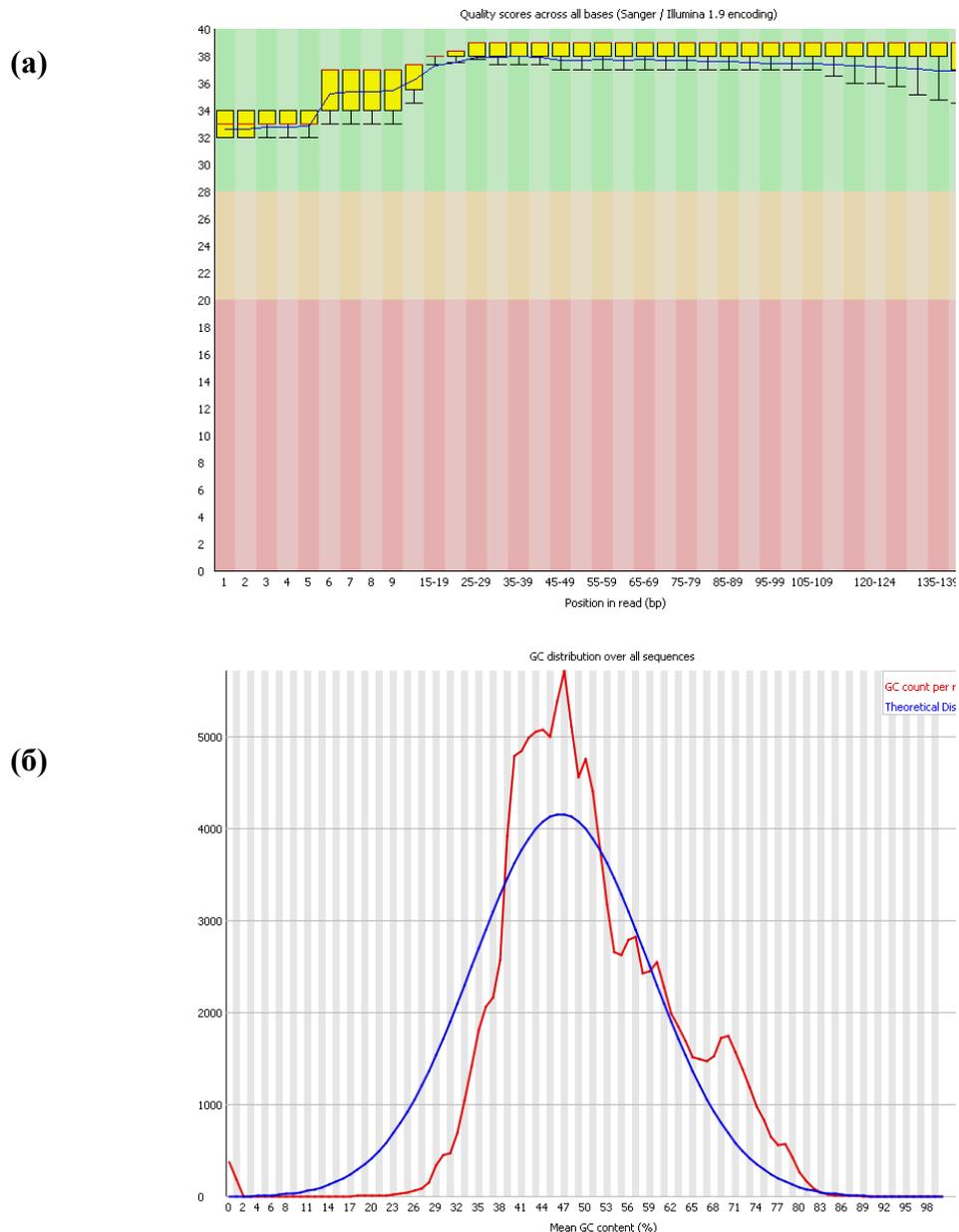


Рисунок 16. Пример анализа качества прочтения нуклеотидов (а) и распределения содержания GC в прочтениях (б) в программе FastQC

Такие результаты, вероятно, связаны с тем, что объектом секвенирования выступали ПЦР-продукты, содержащие последовательности конкретных генов, а не геномная ДНК. Чрезмерно представленные последовательности в отчёте программы FastQC были в основном последовательностями секвенируемых генов, либо не идентифицировались.

Дальнейший анализ данных секвенирования проводился двумя способами.

Первый способ заключался в определении наличия полиморфизмов путём картирования коротких прочтений на референсные последовательности секвенируемых генов с помощью программы SNAP [259], удаления дублицированных и некартированных последовательностей с помощью пакета программ samtools (<https://github.com/samtools/samtools>), определения наличия полиморфизмов с помощью программы freebayes [260] и внесения обнаруженных полиморфизмов в референсную последовательность с помощью bcftools (<https://github.com/samtools/bcftools>).

Достаточно высокое покрытие (глубина секвенирования) изучаемых генов (от 100 до 500 ридов) давала возможность воспользоваться *вторым способом* — сборкой последовательностей *de-novo* (рисунок 17). Контиги были собраны из парных прочтений с помощью пакета программ SPAdes 3.13.0 [261]. Прочтения были картированы на получившиеся контиги с помощью программы SNAP. Для детекции однонуклеотидных полиморфизмов и небольших инсерций и делеций, которые могли присутствовать в гетерозиготном состоянии, была использована программа freebayes [260]. Выявленные полиморфизмы были внесены в последовательности контигов с помощью bcftools (<https://github.com/samtools/bcftools>). Контиги были собраны в скэффолды на основе референсных последовательностей генов с помощью ABACAS2 (<https://github.com/sanger-pathogens/ABACAS2>). Окончательная сборка скэффолдов проводилась вручную путём выравнивания полученных последовательностей против референсной последовательности гена в программе GeneDoc v2.7. Такой алгоритм, включающий сборку *de-novo*, на наш взгляд, позволяет более точно определить последовательность секвенируемых генов, так как контиги изначально собираются без опоры на референсную последовательность, а прочтения, относящиеся к неспецифическим продуктам ПЦР картируются на соответствующие им контиги.

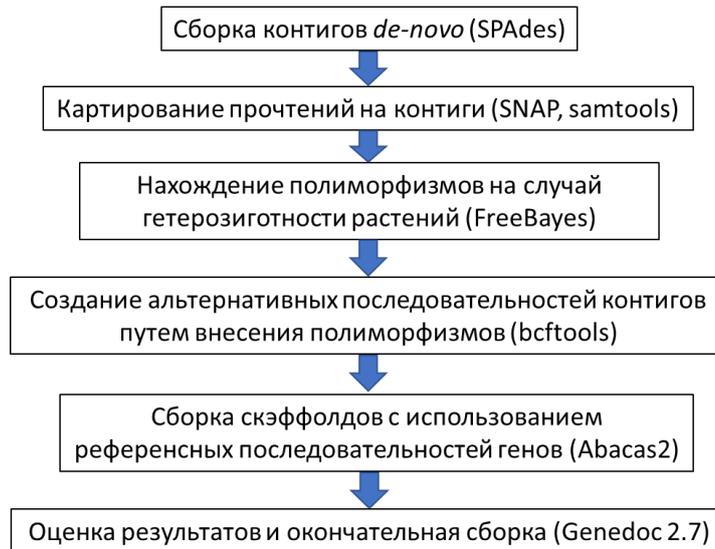


Рисунок 17. Схема алгоритма сборки последовательностей генов на основе данных секвенирования ПЦР-продуктов по технологии Illumina. В скобках указаны используемые пакеты программ

В нашем случае метод прямого картирования прочтений на референсную последовательность и метод, включающий сборку контигов, давали весьма сходные результаты, за тем исключением, что второй способ показал большую вариабельность длин микросателлитных фрагментов, содержащихся в последовательностях изучаемых генов.

2.7 Полевое фенотипирование

Для оценки влияния аллелей изучаемых генов на хозяйственно-ценные признаки яровой мягкой пшеницы и яровой тритикале несколько растений из каждой рекомбинантной инбредной линии пшеницы и тритикале были генотипированы по генам: *TaGRF3-2A*, *Rht-B1*, *Vrn-B1*, *Ppd-D1* и *Ddw1*, *TaGRF3-2A*, *Vrn-A1*, соответственно. Оценка хозяйственно-ценных признаков проводилась у 10 индивидуальных растений пшеницы и у 15 индивидуальных растений тритикале. Высота измерялась до верхушки колоса без учёта длины остей. Измерялась длина каждого междоузлия, главного колоса, проводился подсчёт количества междоузлий, количества колосьев (продуктивная кустистость), общее количество колосков в главном колосе и количество озернённых колосков, количество зёрен с главного колоса и с растения, определялась масса зерна с колоса и с растения, вычислялась масса 1000 зёрен. Плотность колоса определялась как отношение общего числа колосков к длине колоса.

Также рассчитывали плотность колоса, массу 1000 зёрен и уборочный индекс по формулам соответственно:

$$\text{Плотность колоса} = \frac{\text{ЧК}}{\text{ДК}} \times 10,$$

где ЧК – число колосков на главном колосе;

ДК – длина главного колоса

$$\text{Масса 1000 зёрен} = \frac{\text{МЗ}}{\text{ЧЗ}} \times 1000,$$

где МЗ – масса зёрен с главного колоса;

ЧЗ – число зёрен с главного колоса.

$$\text{Уборочный индекс} = \frac{\text{МЗ}}{\text{МГК} + \text{МСГК}},$$

где МЗ – масса зёрен с главного колоса;

МГК – масса главного колоса;

МСГК – масса соломы главного колоса.

Для коллекции мягкой озимой пшеницы, полученной из НЦЗ имени П.П. Лукьяненко использовали следующие методики: урожайность и фенотипирование проводили по «Методике конкурсного сортоиспытания» в 2018–2020 годах в Краснодаре [262]. Опыты закладывали в рандомизированной полноблочной схеме на полевых делянках площадью 25 м² в 4-кратной повторности. Массу 1000 зёрен определяли с помощью прибора SEED COUNTER S-25 (DATA Detection Technologies Ltd., Израиль) и электронных весов. Пробный вес, влажность зерна и содержание белка в зерне измеряли на образцах весом 700 г с использованием анализатора зерна Infratec 1241 (FOSS, Hilleroed, Дания). Урожайность зерна определяли как массу зерна при влажности 14%, с делянки, без учёта площади повреждённых участков. Дата колошения фиксировалась, когда 75% растений демонстрировали не менее 50% выхода колосьев из влагалищ флагового листа. Средние значения измерений в каждом году использовались для статистики относительно молекулярных маркеров.

2.8 Статистическая обработка данных

Однофакторный и двухфакторный дисперсионный анализ был выполнен с помощью программы Statistical2, проверку нулевой гипотезы проводили при помощи критерия Фишера. Парные сравнения были выполнены с помощью критерия Тьюки и доверительного интервала. Анализ проводился на 95% уровне доверительной вероятности.

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

3.1 Молекулярно-генетический анализ гена *TaGRF3-2A*

3.1.1 Секвенирование гена *TaGRF3-2A*

Мы секвенировали ген *TaGRF3-2A* с помощью предварительной амплификации с последующим секвенированием и обработкой полученных последовательностей (таблица 6). В результате секвенирования у 19 сортов пшеницы мягкой (*Triticum aestivum* L.) (Гром, Алтиго, Алексеич, Дока, L.2877k58, Аль-Муруж, Фишт, Ирак, Новосибирская 67, Протон, Роми, Саратовская 29, Сила, Стан, Томуз 3, Васса, Велена, Вид) нами был обнаружен 21 гаплотип гена *TaGRF3-2A* (TraesCS2A01G435100) и его окружения (область 5'-некодирующей области и промотора до -1075 нуклеотидов от старт-кодона, и 1389 нуклеотидов после стоп-кодона, включая 3'-нетранслируемую область и терминатор). Также у пшеницы спельты PI428198 (*Triticum spelta* L.), дикой полбы *Zavitan* (*Triticum dicoccoides* (Koern. ex Aschers. Et Graebn.) Schweinf.) и пшеницы Урарту (*Triticum urartu* Thum. ex Gandil.), включённых в исследование для сравнения, было обнаружено ещё по одному гаплотипу. При этом гаплотип *T. urartu* отличался от аллелей пшеницы мягкой по множеству уникальных однонуклеотидных вариантов, гаплотип дикой полбы имел меньшее количество отличий, а гаплотип спельты не имел уникальных точковых мутаций и отличался по совокупности высоко вариабельного SNP и длины микросателлита в 5'-UTR.

Таблица 6. Праймеры для амплификации фрагментов гена *TaGRF3-2A*

Ген	Праймеры, 5'→3'	T _m , °C	Размер продукта, п.н.
<i>TaGRF3-2A</i>	<i>GRF-2A-1F</i> : AAATTGAAGGCTAGACAATCGGC <i>GRF-2A-1R</i> : CCTTTTACTCCTACTTGCCTGGT	60	1179
	<i>GRF-2A-2F</i> : CAAACGAACTTGACGGTACAGAT <i>GRF-2A-2R</i> : CACATGAGGATGAGGCTTCTTGA	60	1188
	<i>GRF-2A-3F</i> : AGATTTTCAGGTGTA CT CGACCTC <i>GRF-2A-3R</i> : AGCATGCAGAAGATAAAAACGGC	60	1185
	<i>GRF-2A-4F</i> : GCTCAGCTGCACATGGATAATG <i>GRF-2A-4R</i> : CGAGTCAGATTTGCAGCATAGTG	60	1119
	<i>GRF-2A-5F</i> : TGCAGCAACAATTGCTCGTATAG <i>GRF-2A-5R</i> : CACCCCCACCCCTAAGATAGATA	60	1250

3.1.2 Полиморфизмы гена *TaGRF3-2A*

В промоторе гена нами был обнаружен часто встречающийся полиморфизм chr2A:g.687048627G>C (рисунок 18). У большинства сортов пшеницы мягкой, а также у её диких сородичей, включённых в наше исследование, присутствует вариант «С», в то время как у сортов и образцов Chinese Spring, Jagger, Lancer, CDC Stanley, Norin 61 и Новосибирская 67 присутствует вариант «G». Вариант «Т» полиморфизма chr2A:g.687048382C>Т присутствует у краснодарских сортов Гром и Алтиго. Вариант «Т» полиморфизма chr2A:g.687048137G>Т присутствует у сортов Велена и Парагон. Вариант «G» полиморфизма chr2A:g.687048328A>G наличествует в нашем исследовании только у диких видов — *T. urartu* (PI428198) и *T. dicoccoides* (Zavitan). В рассматриваемой области промотора (chr2A:g.687047878_687048697) в гаплотипе *T. urartu* нами было обнаружено 15 уникальных однонуклеотидных вариантов.

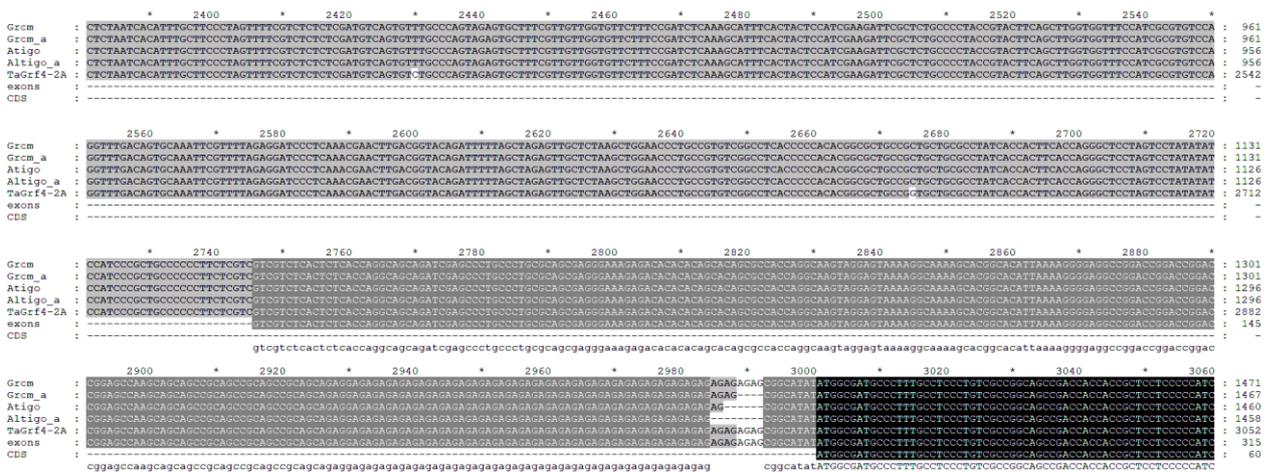


Рисунок 18. Часть промотора, 5'-нетранслируемая область и начало белок-кодирующей последовательности гена *TaGRF3-2A* у сортов Гром и Алтиго. Последовательности с добавленной буквой «_a» получены после внесения полиморфизмов, обнаруженных программой freebayes в континги, собранные программой SPAdes. Также дана референсная последовательность хромосомы 2A, экзонов гена (exons) и белок-кодирующей части гена (CSD)

В 5'-нетранслируемой области (5'-UTR) гена *TaGRF3-2A* присутствует микросателлитный повтор (AG)_n, где число повторов *n* варьирует от 11 до 37 (рисунок 19). Некоторые варианты микросателлита отличаются потерей одного нуклеотида «А», давая в результате длину повтора не кратную двум — 55 и 61 нуклеотид. У дикой полбы Zavitan на небольшом расстоянии перед микросателлитом имеется делеция 12 нуклеотидов с.-102_91del. Также у Zavitan в 5'-UTR имеется однонуклеотидная замена с.-140A>G.

В 3'-нетранслируемой области (3'-UTR) у *T. urartu* PI428198 присутствуют две однонуклеотидные замены с.*285A>G и с.*312A>T, а у пшеницы мягкой CDC Landmark присутствует однонуклеотидная замена с.*8C>T.

	*	20	*	40	*	60	*	
a.14;c.1	:	AGAGAGAG	GAGAG	GAGAGAG	-----	-----	-----	: 22
a.15;a.17	:	AGAGAGAG	GAGAG	GAGAGAGAGAGAG	-----	-----	-----	: 28
a.16	:	AGAGAGAG	GAGAG	GAGAGAGAGAGAGAGAGAGAGAGAGAGAG	-----	-----	-----	: 40
a.7	:	AGAGAGAG	GAGAG	GAGAGAGAGAGAGAGAGAGAGAGAGAGAGAG	-----	-----	-----	: 42
a.2	:	AGAGAGAG	GAGAG	GAGAGAGAGAGAGAGAGAGAGAGAGAGAGAG	-----	-----	-----	: 44
a.12;b.1	:	AGAGAGAG	GAGAG	GAGAGAGAGAGAGAGAGAGAGAGAGAGAGAGAG	-----	-----	-----	: 46
a.3;b.2	:	AGAGAGAG	GAGAG	GAGAGAGAGAGAGAGAGAGAGAGAGAGAGAGAGAGAG	-----	-----	-----	: 48
a.8	:	AGAGAGAG	GAGAG	GAGAGAGAGAGAGAGAGAGAGAGAGAGAGAGAGAGAGAG	-----	-----	-----	: 50
a.13	:	AGAGAGAG	GAGAG	GAG	-----	-----	-----	: 54
b.4	:	AGAGAGAG	GAGAG	GAG	-----	-----	-----	: 55
a.4;a.6	:	AGAGAGAG	GAGAG	GAG	-----	-----	-----	: 56
d.1	:	AGAGAGAG	GAGAG	GAG	-----	-----	-----	: 58
b.5	:	AGAGAGAG	GAGAG	GAG	-----	-----	-----	: 61
a.1;b.3	:	AGAGAGAG	GAGAG	GAG	-----	-----	-----	: 62
a.5	:	AGAGAGAG	GAGAG	GAG	-----	-----	-----	: 64
a.9	:	AGAGAGAG	GAGAG	GAG	-----	-----	-----	: 66
a.10	:	AGAGAGAG	GAGAG	GAG	-----	-----	-----	: 68
a.11	:	AGAGAGAG	GAGAG	GAG	-----	-----	-----	: 74

Рисунок 19. Изменения длины микросателлита в 5'-UTR гена *TaGRF3-2A*, обнаруженные с помощью секвенирования. Гаплотипы *TaGRF3-2A* указаны в начале каждой строки

В окружении гена с 3'-конца в непосредственной близости от точки окончания транскрипции у *T. urartu* PI428198 присутствует однонуклеотидная замена chr2:g.687052487C>T, а у дикой полбы *Zavitan* в этом же локусе имеется делеция двух нуклеотидов chr2:g.687052487_687052488del. У *T. urartu* также в рассматриваемом участке хромосомы имеется делеция одного нуклеотида chr2:g.687052671del.

В интронах гена отличия от референсной последовательности Chinese Spring IWGSCv1.0 присутствовали только у *T. urartu*. Во втором интроне у образца PI428198 присутствовала инсерция трёх нуклеотидов c.325+32_+33insTCC, а также 3 однонуклеотидных замены c.325+169G>C, c.326-39A>G, c.326-174A>G. В третьем интроне у этого же образца пшеницы присутствовали однонуклеотидные замены c.689+136A>G и c.689+241T>C.

В кодирующей части гена, во втором экзоне у сорта пшеницы мягкой Новосибирская 67 была обнаружена делеция 9 нуклеотидов c.126_134del, приводящая к выпадению трёх остатков глутамина в молекуле белка в полиглутаминовом регионе p.(Gln42_Gln44del). В третьем экзоне нами был найден весьма распространённый среди краснодарских сортов пшеницы полиморфизм c.495G>T, приводящий к замене аминокислотного остатка глутамина на гистидин p.(Gln165His). У *T. urartu* в том же экзоне присутствуют две соседствующие однонуклеотидные замены относительно референсного генома пшеницы — c.528G>C и c.530C>G, которые приводят к замене двух последовательно идущих аминокислот в белке p.(Gln176_Ala177delinsHisGly). В 4-ом экзоне, также у *T. urartu* присутствует замена c.729C>G, приводящая к изменению белка p.(Asp243Glu).

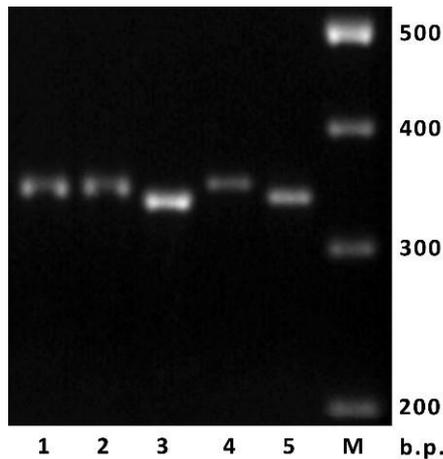


Рисунок 21. Пример амплификации маркера *GRF-2A-Q41*. Расшифровка 1 — Вид, 2 — Стан, 4 — Алтиго, 3 — и 5 — Новосибирская 67, М — маркер молекулярного веса «Синтол-100 п.н.» [263]

Для детекции однонуклеотидного полиморфизма G495T в 3-м экзоне гена *TaGRF3-2A*, приводящего к аминокислотной замене GRF-2A-Q165H, были подобраны фланкирующие праймеры: GRF-2A-Q165-F: 5'-GGGTTTTCTTAATTTGCTTGCAGT-3' и GRF-2A-Q165-R: 5'-CAGAAGATAAAAACGGCAGGTGA-3', и эндонуклеаза рестрикции *SfaN I*, имеющая сайт узнавания GCATC(N)5[^] (рисунок 22).

```

      *      20      *      40      *      60      *      80      *
Grom_a : GGGTTTTCTTAATTTGCTTGCAGT TGGGTACGGGTCTACTTCGGGAAGAAGCTGGATCCGGAGCCGGGGCGGTGCCGGCGGACGGACGGC : 91
Fisht_a : GGGTTTTCTTAATTTGCTTGCAGT TGGGTACGGGTCTACTTCGGGAAGAAGCTGGATCCGGAGCCGGGGCGGTGCCGGCGGACGGACGGC : 91
CDS    : -----T TGGGTACGGGTCTACTTCGGGAAGAAGCTGGATCCGGAGCCGGGGCGGTGCCGGCGGACGGACGGC : 68
          ggggttttcttaatttgcttgcagT TGGGTACGGGTCTACTTCGGGAAGAAGCTGGATCCGGAGCCGGGGCGGTGCCGGCGGACGGACGGC

      100     *      120     *      140     *      160     *      180
Grom_a : AAGAAGTGGCGGTGCTCCAAGGAGGCCGCCAGGACTCCAAGTACTGCGAGCGCCACATGCACCGCGGCCGCAACCGTTCAAGAAAGCCTG : 182
Fisht_a : AAGAAGTGGCGGTGCTCCAAGGAGGCCGCCAGGACTCCAAGTACTGCGAGCGCCACATGCACCGCGGCCGCAACCGTTCAAGAAAGCCTG : 182
CDS    : AAGAAGTGGCGGTGCTCCAAGGAGGCCGCCAGGACTCCAAGTACTGCGAGCGCCACATGCACCGCGGCCGCAACCGTTCAAGAAAGCCTG : 159
          AAGAAGTGGCGGTGCTCCAAGGAGGCCGCCAGGACTCCAAGTACTGCGAGCGCCACATGCACCGCGGCCGCAACCGTTCAAGAAAGCCTG

      *      200     *      220     *      240     *      260     *
Grom_a : TGGAAACGCA CTCTCTCCCACTCCAGCAGCTGCAGCAGCAGGCCGCCCGCCGCGTTCACGGCCACTGCGCGTACCCGGCGATCGC : 273
Fisht_a : TGGAAACGCA TCGTCTCCCACTCCAGCAGCTGCAGCAGCAGGCCGCCCGCCGCGTTCACGGCCACTGCGCGTACCCGGCGATCGC : 273
CDS    : TGGAAACGCA CTCTCTCCCACTCCAGCAGCTGCAGCAGCAGGCCGCCCGCCGCGTTCACGGCCACTGCGCGTACCCGGCGATCGC : 250
          TGGAAACGCAgCTCTCTCCCACTCCAGCAGCTGCAGCAGCAGGCCGCCCGCCGCGTTCACGGCCACTGCGCGTACCCGGCGATCGC

      280     *      300     *      320     *      340     *      360
Grom_a : CACTGGCGCCGGCGCGCCGGTCTCTCGCCCTGGGGTCTACTGCTCAGCTGCACATGGATAATGCTGCTGCGCCTACGGGACCCGCTGGC : 364
Fisht_a : CACTGGCGCCGGCGCGCCGGTCTCTCGCCCTGGGGTCTACTGCTCAGCTGCACATGGATAATGCTGCTGCGCCTACGGGACCCGCTGGC : 364
CDS    : CACTGGCGCCGGCGCGCCGGTCTCTCGCCCTGGGGTCTACTGCTCAGCTGCACATGGATAATGCTGCTGCGCCTACGGGACCCGCTGGC : 341
          CACTGGCGCCGGCGCGCCGGTCTCTCGCCCTGGGGTCTACTGCTCAGCTGCACATGGATAATGCTGCTGCGCCTACGGGACCCGCTGGC

      *      380     *      400     *      420     *      440     *
Grom_a : GCCGCCGGGAACAAGATTTTCAGGT CATCTCCATTAACTTCTCTGCATGCTCTGCCGTCGTGCTGA TCACTTGGCGTTTTTATCTTCTG : 454
Fisht_a : GCCGCCGGGAACAAGATTTTCAGGT CATCTCCATTAACTTCTCTGCATGCTCTGCCGTCGTGCTGA TCACTTGGCGTTTTTATCTTCTG : 454
CDS    : GCCGCCGGGAACAAGATTTTCAGGT -----T----- : 366
          GCCGCCGGGAACAAGATTTTCAGGTgatctccattaacctctctctgcatgctctgcccgtgctgatcacctgcccgtttttatctctctg

```

Рисунок 22. Праймеры, используемые для CAPS-маркера GRF-2A-Q165 однонуклеотидного полиморфизма G495T гена *TaGRF3-2A* и сайт узнавания рестриктазы *SfaN I*

В случае варианта «Т» полиморфизма G495T, рестриктаза *SfaN I* разрезает ПЦР-продукт на фрагменты размером примерно 201 и 253 п.н. В случае варианта «G» разрезание не

происходит и ПЦР-продукт длиной 454 п.н. остаётся целым. Рестрикцию проводили в соответствии с рекомендуемыми производителем условиями (рисунок 23).

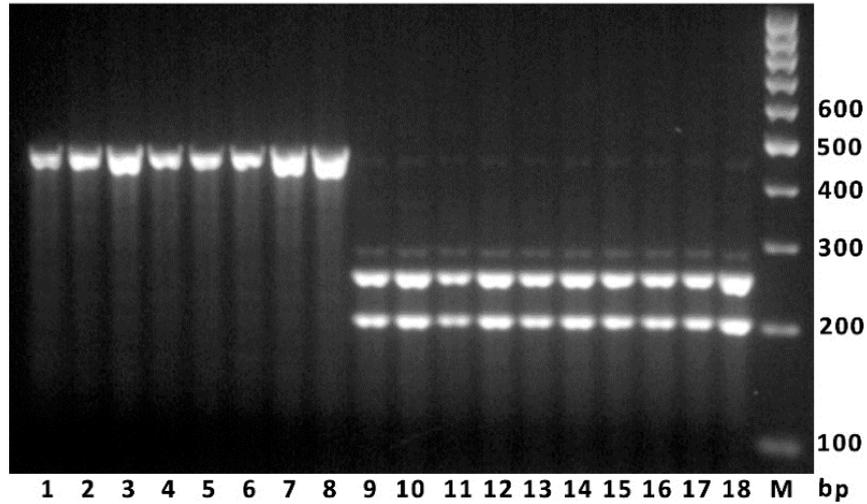


Рисунок 23. Пример электрофореза ПЦР-продукта маркера GRF-2A-Q165 после обработки эндонуклеазой рестрикции *Sfa*NI. Дорожки 1–8 образцы с аллелем *TaGRF3-2Aa* (две дорожки для каждого): Гром, Алтиго, Велена, Сила; дорожки 9–18 образцы с аллелем *TaGRF3-2Ab* (две дорожки для каждого): Васса, Протон, Алексеич, Вид, Стан. М — маркер молекулярного веса «Синтол-100 п.н.» [263]

3.1.4 Эффекты аллелей гена *TaGRF3-2A* на хозяйственно-ценные признаки в коллекции пшеницы

Субгеном-специфичные праймеры GRF-2A-Q41 были разработаны для обнаружения 9-нуклеотидной делеции во втором экзоне гена *TaGRF3-2A*, обнаруженной у Новосибирской 67. ПЦР с ДНК Новосибирской 67 дала фрагмент ожидаемого размера — 330 п.н.. Скрининг 199 образцов мягкой пшеницы из коллекции НЦЗ имени П.П. Лукьяненко (Приложение А) показал, что среди них был только вариант длиной 339 п.н. Это свидетельствует о том, что сорт Новосибирская 67 несёт редкую мутацию гена *TaGRF3-2A*.

Сорт яровой мягкой пшеницы Новосибирская 67 имеет, ранее не описанную для этого гена, редкую мутацию — делецию девяти нуклеотидов во втором экзоне, приводящую к делеции трёх остатков глутамина из белковой молекулы. Мы обозначили эту мутацию как *TaGRF3-2Ad*, соответствующую изоформе белка D. Прогноз PROVEAN, основанный на изменении показателя выравнивания аминокислотной последовательности с самой собой и с другими родственными последовательностями в базе данных, показал, что биологическая

функция этой мутации не должна существенно изменять белок GRF3-2A. Новосибирская 67 была одним из наиболее широко выращиваемых сортов яровой пшеницы в Сибири с 1974 года до конца XX века. Выведен из популяции мутантов, полученных от сорта Новосибирская 7 после облучения [264]. Мы не обнаружили аллель *TaGRF3-2Ad* ни в одном другом сорте пшеницы, поэтому мы предполагаем, что эта мутация возникла в результате искусственного мутагенеза и может придать некоторые адаптивные признаки сорту Новосибирская 67.

При анализе пула из 199 образцов мягкой пшеницы с использованием маркера GRF-2A-Q165, разработанного для обнаружения мутации с.495G>T, приводящей к аминокислотной замене, мы обнаружили, что вариант «Т» полиморфизма с.495G>T, присущий аллелю *TaGRF3-2Ab*, присутствует почти у 39% образцов (Приложение А). *TaGRF3-2Ab*, обнаруженный у Безостая 1 и Краснодарская 6, был у 46% современных российских сортов, а также был обнаружен у некоторых болгарских, китайских, польских, румынских, украинских, американских и югославских сортов, большинство из которых, но не все имеют в родословных Безостую 1. Исследуемые сорта из Австрии, Чехии, Франции, Германии, Венгрии и Великобритании не имели *TaGRF3-2Ab*. Из-за небольшого количества образцов из других стран, кроме России, мы не можем утверждать о статистически значимых различиях частот аллелей между разными географическими точками. Статистический анализ фенотипических данных 199 образцов озимой мягкой пшеницы, собранных за три года (2018–2020 гг.) в Краснодаре, показал, что аллель *TaGRF3-2Ab* (вариант «Т» при полиморфизме с.495G>T) в каждый из трёх лет достоверно ассоциировался с более ранним колошением ($p=0,02$, F-критерий Фишера) и более высокой массой зерна ($p=0,01$) по сравнению с аллелем *TaGRF3-2Aa* (рисунок 24).

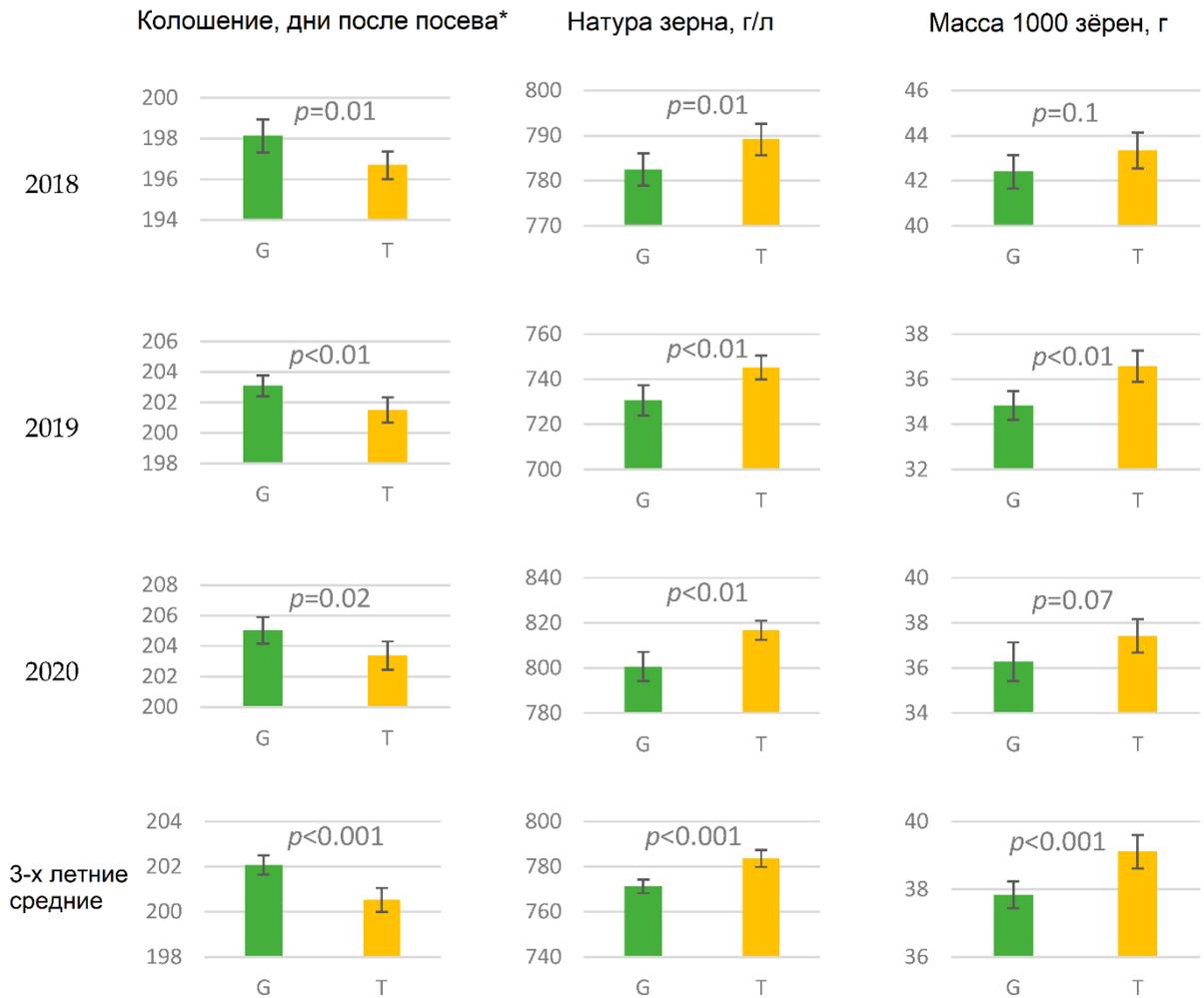


Рисунок 24. Сроки колошения, масса 1000 зёрен и натура зерна образцов озимой пшеницы, отличающихся мутацией с.495G>Т в *TaGRF3-2A*, испытанных в 2018–2020 гг. в Краснодаре. Столбцы указывают 95% доверительные интервалы. Значения p рассчитывались для F-критерия Фишера [263]

Через год выявлена положительная ассоциация аллеля *TaGRF3-2Ab* с массой 1000 зёрен (2019 год, $p<0,01$) и высоким содержанием белка в зерне (2018 год, $p=0,01$). Однако в 2018 году урожайность зерна была значительно ниже у образцов озимой пшеницы с аллелем *TaGRF3-2Ab*, что предположительно было связано с более низким числом зёрен в колосе или побегов растения. Однако выход белка на гектар незначительно снизился у образцов, несущих *TaGRF3-2Ab* в 2018 году (рисунок 25).

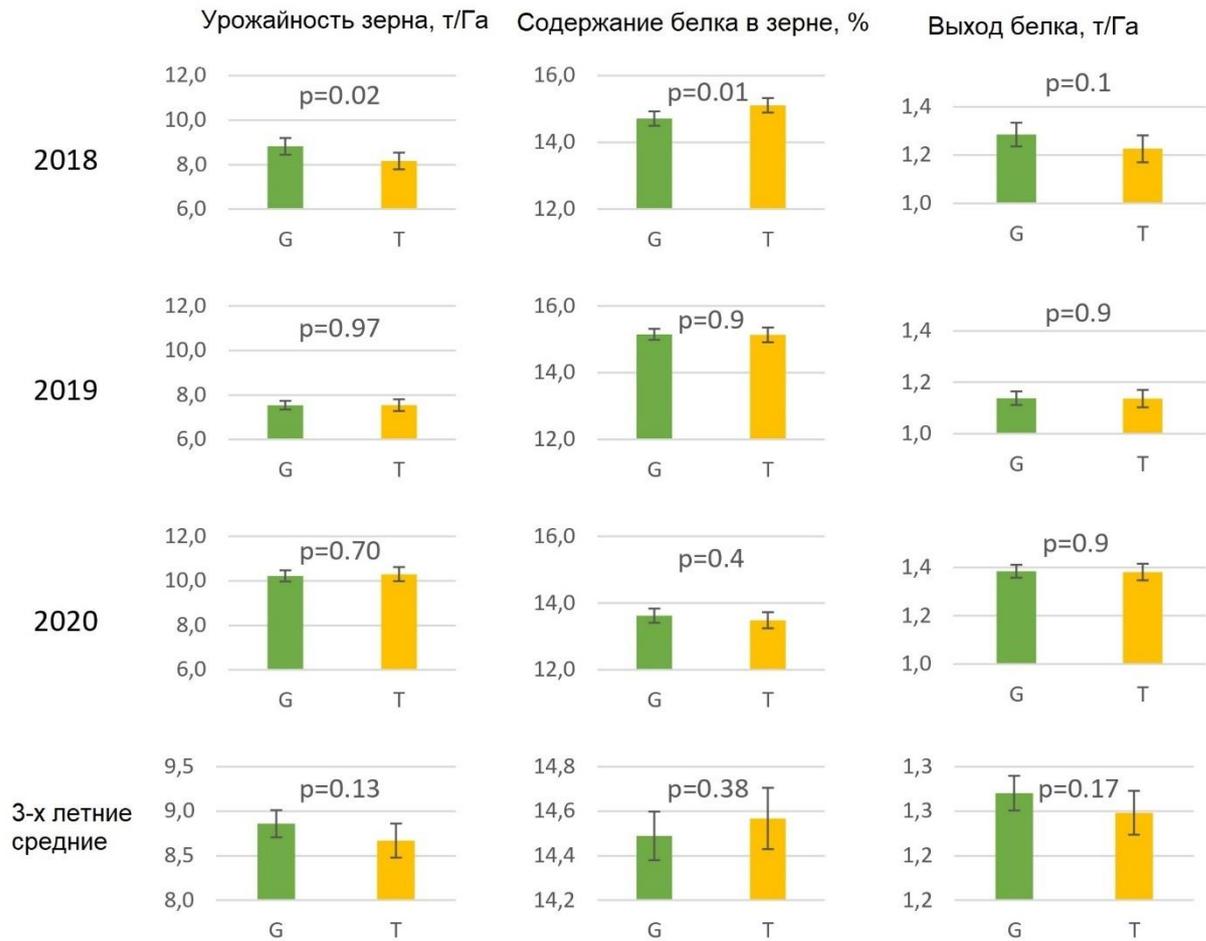


Рисунок 25. Урожайность зерна, содержание белка и выход белка у образцов пшеницы, различающихся по мутации с.495G>Т в гене *TaGRF3-2A* тестировалась в течение 2018–2020 годов. в Краснодаре. Столбцы указывают 95% доверительные интервалы. Значения p рассчитываются для F-критерия Фишера. Проценты были преобразованы с использованием $\arcsin(\sqrt{x/100})$ перед ANOVA. Показаны обратно преобразованные средние значения и границы доверительных интервалов [263]

Сравнение микросателлита 5'-UTR среди секвенированных гаплотипов *TaGRF3-2A* и гаплотипов, полученных из секвенированных геномов пшеницы, дало 18 различных длин tandemного повтора (рисунок 26).

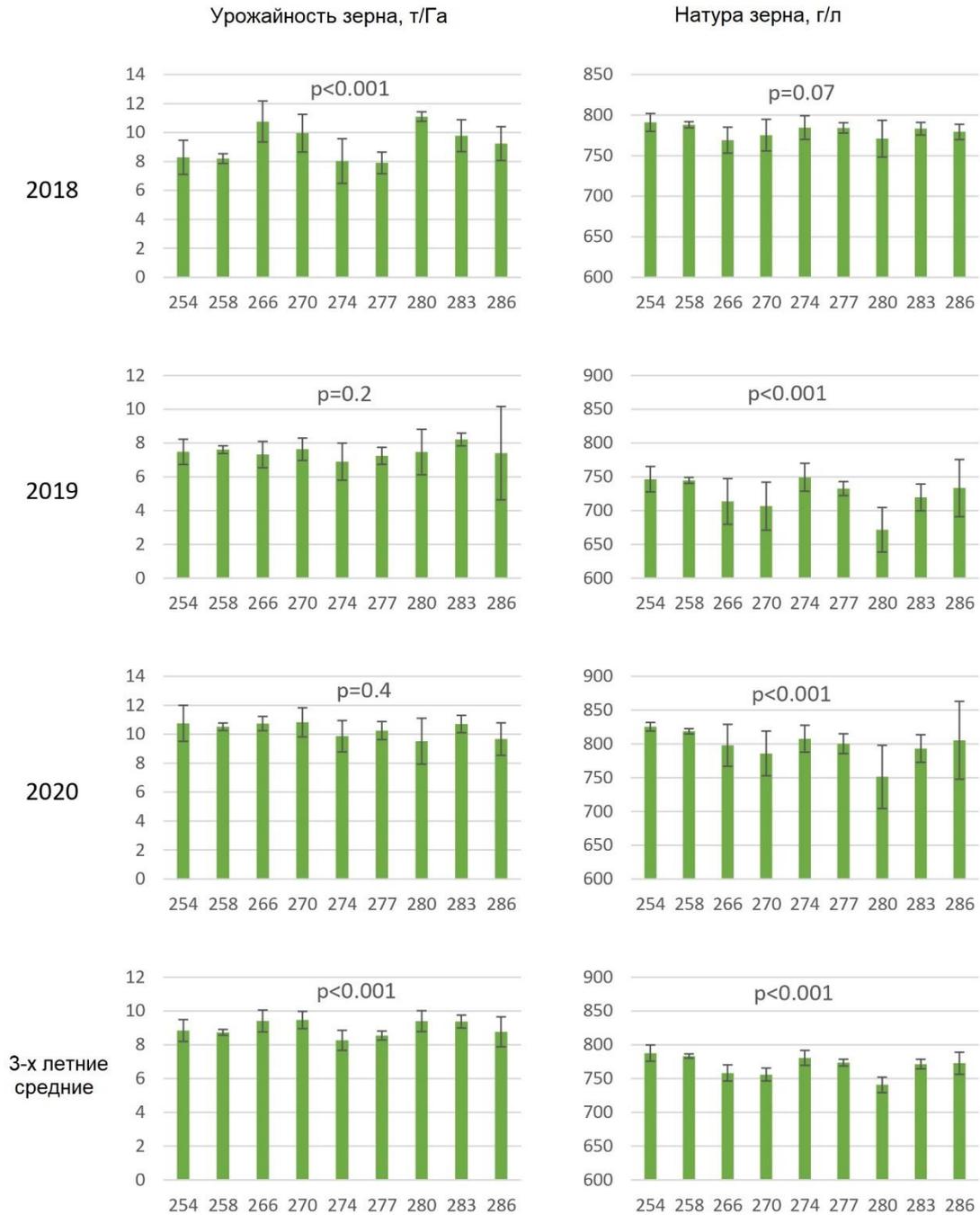


Рисунок 27. Урожайность и натура зерна образцов пшеницы, различающихся размером микросателлита в 5'-UTR гена *TaGRF3-2A* в течение трёх лет (2018–2020 года) в Краснодаре. Размеры микросателлитного маркера GRF3-2AD-SSR, обнаруженные при анализе фрагментов, указаны на оси x. Столбцы указывают 95% доверительные интервалы. Значения p рассчитывались с помощью однофакторного дисперсионного анализа. (ANOVA) и F-теста Фишера [263]

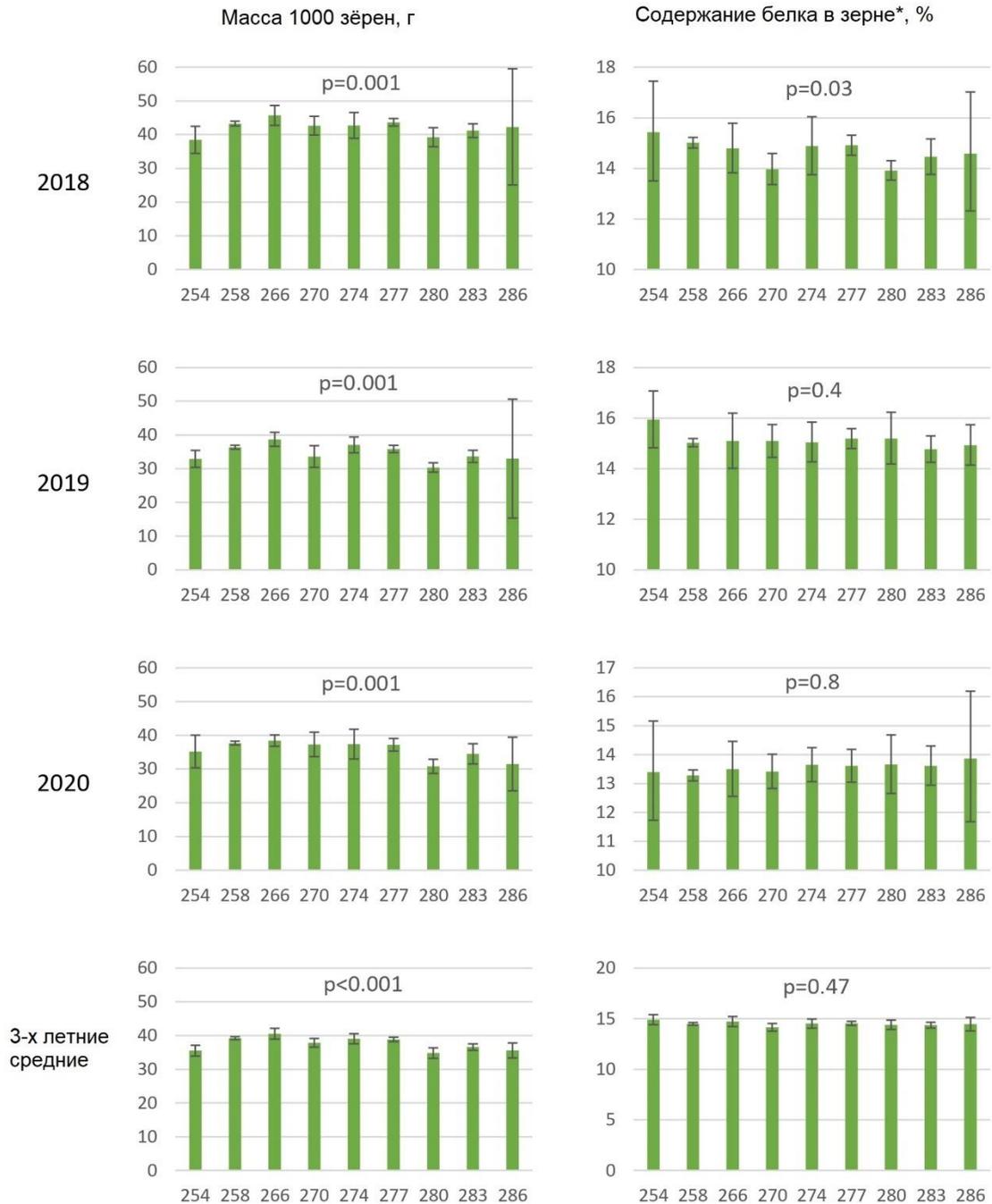


Рисунок 28 Масса 1000 зёрен и содержание белка в зерне для образцов пшеницы, различающихся размером микросателлита в 5'-UTR гена *TaGRF3-2A* в течение трёх лет (2018–2020 года) Краснодар. Размеры микросателлитного маркера GRF3-2AD-SSR, обнаруженные при анализе фрагментов, указаны на оси x. Столбцы указывают 95% доверительные интервалы. P-значения рассчитывались однофакторным дисперсионным анализом (ANOVA) и F-критерием Фишера. Значения содержания белка в зерне были преобразованы с использованием $\arcsin(\sqrt{x/100})$ перед дисперсионным анализом. Обратно преобразованные числа и границы доверительных интервалов показаны на гистограмме [263]

Средние значения хозяйственно-ценных признаков среди образцов пшеницы, имеющих разные аллели микросателлита, представлены в таблице 7. Однако одинаковый размер микросателлитов наблюдался для разных аллелей генов.

Таблица 7. Хозяйственно-ценные признаки образцов мягкой пшеницы при учёте размера микросателлитного маркера в 5'-UTR гена *TaGRF3-2A*. Приведены средние значения и доверительные интервалы 95% [263]

GRF-2A-SSR	Год			
	2018	2019	2020	Среднее
Размеры, п.н.	Урожайность зерна, т/га			
254	8,3±1,2	7,5±0,7	10,8±1,2	8,8±0,6
258	8,2±0,3	7,6±0,2	10,5±0,3	8,7±0,2
266	10,8±1,4	7,3±0,8	10,7±0,5	9,4±0,6
270	10±1,3	7,6±0,7	10,8±1	9,5±0,5
274	8±1,5	6,9±1,1	9,9±1,1	8,3±0,6
277	7,9±0,7	7,2±0,5	10,3±0,6	8,5±0,3
280	11,1±0,3	7,5±1,3	9,5±1,6	9,4±0,6
283	9,8±1,1	8,2±0,4	10,7±0,6	9,4±0,4
286	9,2±1,2	7,4±2,8	9,7±1,1	8,8±0,9
	Натура зерна, г/л			
254	791±11	747±19	825±7	825±7
258	788±4	745±4	819±4	819±4
266	769±16	714±34	798±31	798±31
270	775±20	707±35	786±33	786±33
274	785±15	749±21	808±20	808±20
277	784±6	733±10	800±15	800±15
280	771±23	672±33	751±47	751±47
283	783±8	719±20	793±21	793±21
286	779±9	733±42	805±58	805±58
	Масса 1000 зёрен, г			
254	38,5±4	32,9±2,5	35,2±4,8	35,5±1,6
258	43,3±0,7	36,4±0,6	37,7±0,6	39,2±0,4
266	45,7±3	38,7±2,1	38,4±1,7	40,6±1,6
270	42,7±2,8	33,6±3,2	37,3±3,6	37,9±1,3
274	42,7±3,8	37,1±2,3	37,4±4,4	39,1±1,5
277	43,7±1,1	35,8±1,1	37,2±1,9	38,9±0,7
280	39,3±2,8	30,4±1,4	30,8±2,1	34,8±1,5
283	41,2±2	33,6±1,8	34,5±3	36,6±0,9
286	42,3±17,2	33±17,6	31,5±7,9	35,6±2,2
	Содержание белка в зерне, %			
254	15,4±2	15,9±1,1	13,4±1,8	14,9±0,5
258	15±0,2	15±0,2	13,3±0,2	14,5±0,1
266	14,8±1	15,1±1,1	13,5±1	14,7±0,5

270	14±0,6	15,1±0,7	13,4±0,6	14,2±0,4
274	14,9±1,2	15±0,8	13,6±0,6	14,5±0,5
277	14,9±0,4	15,2±0,4	13,6±0,6	14,5±0,2
280	13,9±0,4	15,2±1	13,7±1	14,4±0,5
283	14,5±0,7	14,8±0,5	13,6±0,7	14,4±0,3
286	14,6±2,4	14,9±0,8	13,9±2,3	14,5±0,7

Как и ожидалось для функционального гена, подверженного естественному отбору, большинство полиморфизмов в *TaGRF3-2A* было обнаружено в некодирующих областях и фланкирующих последовательностях, в то время как кодирующие последовательности были более консервативными. Хотя наблюдаемые полиморфизмы в промоторе, 5'- и 3'-UTR не изменяют последовательность белка, они могут изменять уровень транскриптов РНК и транслируемого белка. Мутации в промоторе могут изменять количество и состав cis-действующих элементов, распознаваемых факторами транскрипции [265], а мутации последовательности ДНК в области сигнала полиаденилирования могут влиять на длину мРНК и наличие мишеней для микроРНК и других факторов посттранскрипционной регуляции [266]. Длина микросателлита 5'UTR также может влиять на уровень экспрессии генов [267–269].

Обнаруженная в нашем исследовании миссенс-мутация с.495G>Т присутствовала у многих российских сортов озимой пшеницы. Аллель, несущий эту мутацию, мы обозначили как *TaGRF3-2Ab*. Он присутствует почти в половине современных сортов, созданных в Национальном центре зерна в Краснодаре, и присутствует в старых сортах Безостая 1 и Краснодарская 6.

Ранее эта мутация была отмечена в результатах проекта «1000 геномов» пшеницы и картирована на эталонный геном пшеницы (IWGSC RefSeq v1.0) по координате chr2A:687050412 [270]. Среди 811 образцов пшеницы, испытанных в этом проекте, миссенс-мутация с.495G>Т обнаружена только у 3% генотипов, включая сорта из бывшего СССР, Болгарии, Аргентины, Мексики и некоторых других стран. Статистический анализ тестируемых агрономических признаков у 199 образцов пшеницы, выращенных в Краснодаре в течение трёх лет, показал, что аллель *TaGRF3-2Ab* ассоциирован с более ранним колошением, лучшей натурой зерна и массой 1000 зёрен. Однако в отдельные годы *TaGRF3-2Ab* ассоциировался с более низкой урожайностью зерна с гектара. В отдельные годы, как и в 2018 году, средняя урожайность сортов и линий, несущих *TaGRF3-2Ab*, была даже ниже, чем у несущих *TaGRF3-2Aa*. Скорее всего, *TaGRF3-2Ab* действует через ограничение дополнительного кущения на поздних стадиях развития растения, что высвобождает ресурсы ассимилятов для образования зерна. Это предположение ещё не было проверено напрямую, но оно может объяснить

наблюдения. Для озимой пшеницы, которая может подвергаться суровым зимним условиям или даже весенней засухе, которая может стать более частой из-за глобального потепления, дополнительное кущение может быть благоприятным для восстановления урожая. Хотя *TaGRF3-2Ab* может хорошо поддерживать высокие мукомольные качества зерна, мы считаем, что его следует использовать с осторожностью в селекции сортов озимой пшеницы с точки зрения изменения климата.

Безостая 1 присутствует в родословных большинства современных российских сортов озимой пшеницы и, таким образом, является вероятным источником аллеля *TaGRF3-2Ab* в них. Безостая 1, вероятно, получила этот аллель от старого сорта Украинка [270] или от Крымки (крымский местный сорт), оба из которых находятся в родословной Безостой 1 и других сортов, несущих *TaGRF3-2Ab*, но не имеющих Безостую 1 или Украинка в родословной. Присутствие *TaGRF3-2Ab* в Крымке может объяснить его присутствие в некоторых американских (США) сортах [33]. Можно предположить, что *TaGRF3-2Ab* присутствовал во многих местных сортах, произраставших в причерноморских землях до начала научной селекции.

3.1.5 Эффекты аллелей гена *TaGRF3-2A* в присутствии *Rht-B1p* на хозяйственно-ценные признаки рекомбинантных инбредных линиях пшеницы (полученные в результате скрещивания образцов Chris Mutant x Новосибирская 67)

3.1.5.1 Однофакторный дисперсионный анализ

3.1.5.1.1 Элементы продуктивности

Такие признаки как длина колоса, число колосков в колосе, масса зерна и число зёрен с колоса, масса 1000 зёрен, плотность колоса являются главными показателями продуктивности растения, по которым косвенно можно судить о возможном теоретическом увеличении урожайности определённого генотипа.

Гены короткостебельности (*Rht1*, *Rht2*, *Rht8*, *Rht11*) не смотря на существенное снижение высоты растений пшеницы обладают рядом негативных эффектов на признаки продуктивности (снижение массы зерна с колоса, массы 1000 зёрен), что происходит из-за ухудшения усвоения азота вследствие угнетения работы генов азотного обмена [271]. Эти недостатки компенсируются интенсивным земледелием при помощи таких методов как увеличение нормы высева на 1м², повышенное азотное питание растений и дополнительное орошение. Однако,

ведение такого типа земледелия является весьма неэкологичным. В связи с этим сейчас учёными ведутся поиски генов азотного обмена, которые продолжают экспрессироваться даже в короткостебельных растениях, такими, например, являются гены семейства *GRF*. Какая полезная доля растения будет использована в сельском хозяйстве зависит от соотношения целевой массы той части растения, которая пойдёт на производство к той части растения, которая останется побочным продуктом. В случае зерновых, а именно пшеницы, полезная часть растения — это колос, в котором находится зерно, а побочная часть растения — это солома. При формировании растения ассимиляты могут распределяться по частям растения как равномерно, так и не равномерно, в пользу колоса или остальной вегетативной массы. Гены короткостебельности *Rht* по результатам исследований показали свою способность участвовать в перераспределении ассимилятов в растении в пользу колоса [272], увеличивая при этом уборочный индекс (Кхоз).

Rht-B1

В 2018 году наблюдалось уменьшение длины колоса у растений пшеницы на 3% при наличии аллеля *Rht-B1p* ($p \leq 0,05$), что в последствии привело к увеличению плотности колоса. В 2019 году не было отмечено влияния этого аллеля на длину колоса пшеницы. Сокращение числа колосков в главном колосе на 2% было характерно как для 2018 года, так и для 2019 г. ($p \leq 0,05$) (Приложение Б).

Негативное влияние аллеля *Rht-B1p* привело к снижению массы зерна с главного колоса у растений пшеницы в 2018 году на 0,3 г (22%) ($p \leq 0,05$), для 2019 года наблюдалась схожая тенденция по этому признаку. Также в первый год полевого опыта отмечено сокращение числа зёрен с главного колоса пшеницы на 2,5 шт. (7%) ($p \leq 0,05$), во второй год негативный эффект аллеля *Rht-B1p* на число зёрен с главного колоса у пшеницы не прослеживался (Приложение Б).

Масса 1000 зёрен в оба года полевых испытаний у растений пшеницы с аллелем *Rht-B1p* была достоверно ниже по сравнению с аллелем дикого типа. Снижение этого признака для короткостебельных растений составило 5,5 г (17%) в 2018 году и 1,6 г (4%) в 2019 году ($p \leq 0,05$) (Приложение Б). Полученные нами данные согласуются с результатами других исследований [141; 256; 271]. Прочие гены короткостебельности *Rht*, в сравнении с *Rht-B1p*: *Rht-B1b* снижает массу зерна с главного колоса на 0,4 г, число зёрен с колоса на 6 шт, массу 1000 зёрен на 2,3 г; *Rht-D1b* снижает массу зерна с главного колоса на 0,3 г, число зёрен с колоса на 8 шт; *Rht-B1c* снижает массу зерна с главного колоса на 0,4 г, число зёрен с колоса на 9 шт [271].

Для двух лет полевых испытаний отмечено уменьшение массы зерновки в колосе с 16% до 4% ($p \leq 0,05$) в 2018 и 2019 годах при наличии у растений аллеля *Rht-B1p*, что впоследствии привело к общему уменьшению показателя массы зерна с главного колоса (Приложение Б).

В нашем исследовании в оба года полевых испытаний у растений пшеницы с наличием аллеля *Rht-B1p* уборочный индекс (Кхоз.) увеличивался на 5% и 10% для 2018 г. и 2019 г., соответственно ($p \leq 0,05$) (Приложение Б).

TaGRF3-2A

В работах других учёных было показано, что аллели генов *GRF* способны влиять на размер плода (зерновки у риса, кукурузы) и способствуют увеличению листовой поверхности [26; 31; 248].

Для двух лет полевых испытаний не было отмечено влияния аллелей гена *TaGRF3-2A* на длину колоса пшеницы, массу зерна и число зёрен с главного колоса. При наличии аллеля *TaGRF3-2Aa(339)* у растений пшеницы в 2019 году увеличилось число колосков в колосе на 4% ($p \leq 0,05$). Для 2018 года было отмечено увеличение массы 1000 зёрен при наличии у растений пшеницы аллеля *TaGRF3-2Aa(339)* на 1,6 г (5%) ($p \leq 0,05$), это происходило за счёт увеличения в этот год массы зерновки на 5% у растений с этим аллелем ($p \leq 0,05$) (Приложение Б).

3.1.5.1.2 Сроки развития

В ряде работ показано, что гены короткостебельности *Rht* приводят к увеличению сроков вегетации растений [145; 159; 273], что в свою очередь может привести к проблемам с уборкой урожая (растянутые сроки созревания приводят к неравномерной уборке, с возможным ухудшением погодных условий). Сокращение сроков вегетации при наличии аллелей короткостебельности возможно путём использования различных аллелей генов яровизации *Vrn* и чувствительности к фотопериоду *Ppd*. В нашей работе аллели гена *TaGRF3-2A* способствовали сокращению сроков вегетации [263].

Rht-B1

У короткостебельных растений пшеницы (*Rht-B1p*) в 2018 году было отмечено увеличение числа дней от посева до колошения и от посева до цветения на 2 дня в каждом случае, для 2019 года задержка этих сроков составила 2 и 3 дня, соответственно ($p \leq 0,05$) (Приложение Б). Полученные нами данные согласуются с результатами наших предыдущих

исследований и других учёных [159; 256]. Другие распространённые среди сортов гены короткостебельности: *Rht1*, *Rht2*, *Rht11*, *Rht8c* — увеличивают сроки вегетации от 2 до 4 дней, наибольшее влияние из них оказывает *Rht8c* [76; 141; 159].

TaGRF3-2A

Аллель *TaGRF3-2Aa(339)* способствовал небольшому сокращению числа дней от посева до колошения и от посева до цветения (разница с аллелем *TaGRF3-2Ad(330)* 1 день) в 2018 году ($p \leq 0,05$) (Приложение Б).

3.1.5.1.3 Габитус растений

Высота растений — это один из основных хозяйственно-ценных признаков растений, который влияет не только на возможности применения различных агротехнических приёмов в поле (быстрота и равномерность уборки урожая, минимизация потерь от полегания посевов), но и обеспечивает благоприятные условия для развития здорового и полноценного зерна. Соломина, характеризующаяся оптимальной высотой, способна выдерживать неблагоприятные погодные условия, более устойчива к полеганию и, как следствие, менее подвержена болезням, развивающимся на растениях, склонных к полеганию. Снижение высоты растений может происходить как за счёт сокращения числа междоузлий, так и за счёт уменьшения их длины без сокращения числа [274; 275].

Rht-B1

В оба года полевых испытаний аллель *Rht-B1p* приводил к снижению высоты растений пшеницы на 21,3 см (29%) и на 25,6 см (30%) для 2018 и 2019 года, соответственно ($p \leq 0,05$) (Приложение Б). Влияние *Rht-B1p* на высоту оказалось значимым и согласуется с другими работами [159; 256]. Другие гены короткостебельности *Rht* по литературным данным снижают высоту на 10–25% (*Rht-B1b*) [7; 143; 276], до 30% (*Rht-B1e*) [277–279], до 50% (*Rht-B1c*) [185; 280]. Снижение высоты у растений при наличии аллеля *Rht-B1p* происходило за счёт уменьшения длины каждого междоузлия в оба года полевых испытаний. Однако наибольшее сокращение наблюдалось у верхнего подколосового междоузлия: уменьшение размера на 10,7 см (32%) для 2018 года и 12,9 см (34%) для 2019 года ($p \leq 0,05$) (Приложение Б). Также было отмечено, что у короткостебельных растений пшеницы (*Rht-B1p*) наблюдается не существенная склонность к сокращению числа междоузлий. Похожие данные были получены и в других работах по изучению генов *Rht* у пшеницы [256; 274; 275; 281].

TaGRF3-2A

Гены группы *GRF* показали свою способность в улучшении признаков продуктивности растений. Для риса было отмечено увеличение массы зерновки при сохранении карликового фенотипа [30; 247].

В 2018 году у растений пшеницы не было выявлено эффекта аллелей гена *TaGRF3-2A* на высоту растений (Приложение Б). Аллель *TaGRF3-2Ad(330)* в 2019 году снизил высоту растений пшеницы на 4,8 см (6%) ($p \leq 0.05$) (Приложение Б), что может служить дополнительным вкладом в снижение высоты растений как для карликового фенотипа, так и для высокорослых растений (*Rht-B1a*). В частности аллель *TaGRF3-2Ad(330)* способствовал снижению высоты растений пшеницы в 2019 году за счёт уменьшения подколосового и следующего за ним междоузлия на 3 см (9%) и 1 см (5%) соответственно ($p \leq 0,05$).

3.1.5.2 Двухфакторный дисперсионный анализ

3.1.5.2.1 Элементы продуктивности

Rht-B1/TaGRF3-2A

В 2018 году достоверно отличались по числу зёрен с главного колоса группы растений с разным генотипом по *Rht-B1*, а группы с разными аллельными вариантами *TaGRF3-2A* при одном аллельном варианте гена короткостебельности не имели существенных различий. В 2019 году эффект аллелей генов не прослеживался. У растений с генотипом *Rht-B1p/TaGRF3-2Aa(339)* было меньше зёрен с колоса на 4 шт (8%) в 2018 году по сравнению с *Rht-B1a/TaGRF3-2Aa(339)* и *Rht-B1a/TaGRF3-2Ad(330)* ($p \leq 0,05$). В 2018 году наименьшее число зёрен с колоса (33 шт) было у растений с генотипом *Rht-B1p/TaGRF3-2Aa(339)*, а в 2019 году у растений с *Rht-B1a/TaGRF3-2Ad(330)* (39 шт). В целом в 2019 году у всех генотипов было больше зёрен в главном колосе, чем в 2018 году (Приложение В) (рисунок 29).

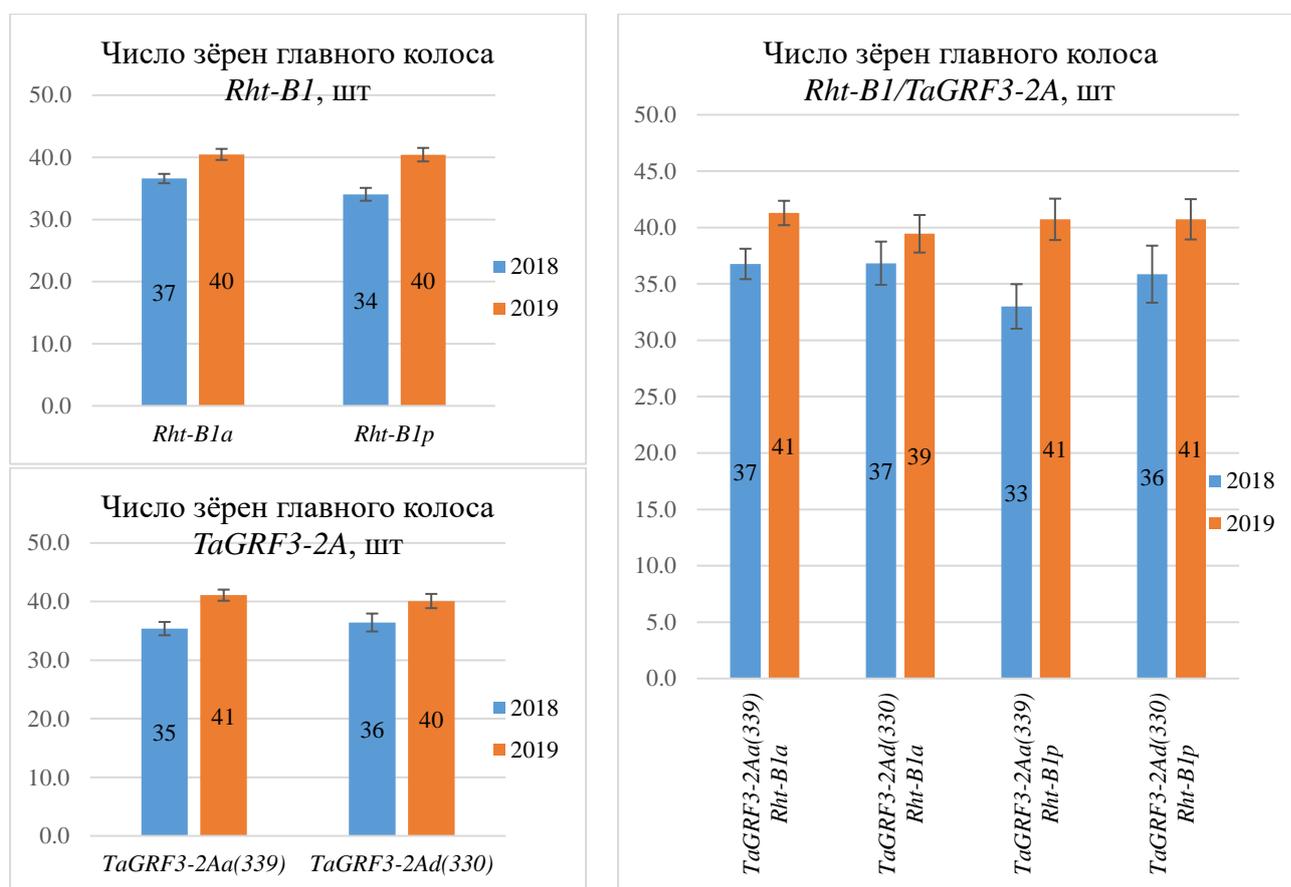


Рисунок 29. Результаты однофакторного и двухфакторного анализов для аллелей генов *Rht-B1* и *TaGRF3-2A* по признаку «число зёрен главного колоса» пшеницы в 2018–2019 годах полевого опыта. Указаны средние значения признака и 95% доверительные интервалы

Масса зерна с главного колоса также достоверно менялась при аллельной вариации генов в 2018 году, но не в 2019. Растения с самой низкой массой зерна главного колоса принадлежали генотипу *Rht-B1p/TaGRF3-2Aa(339)* в 2018 году — 0,94 г (рисунок 30). Отличия между растениями с разным генотипом в основном зависели от аллельного состояния *Rht-B1*. Во второй год полевых испытаний у растений пшеницы сформировалось более крупное зерно, что, естественно, сказалось на увеличении массы зерна с колоса (Приложение В). Разница между одинаковыми генотипами составила 0,4–0,6 г в пользу 2019 года ($p \leq 0,05$), что может объясняться более благоприятными погодными условиями по сравнению с первым годом испытаний. .

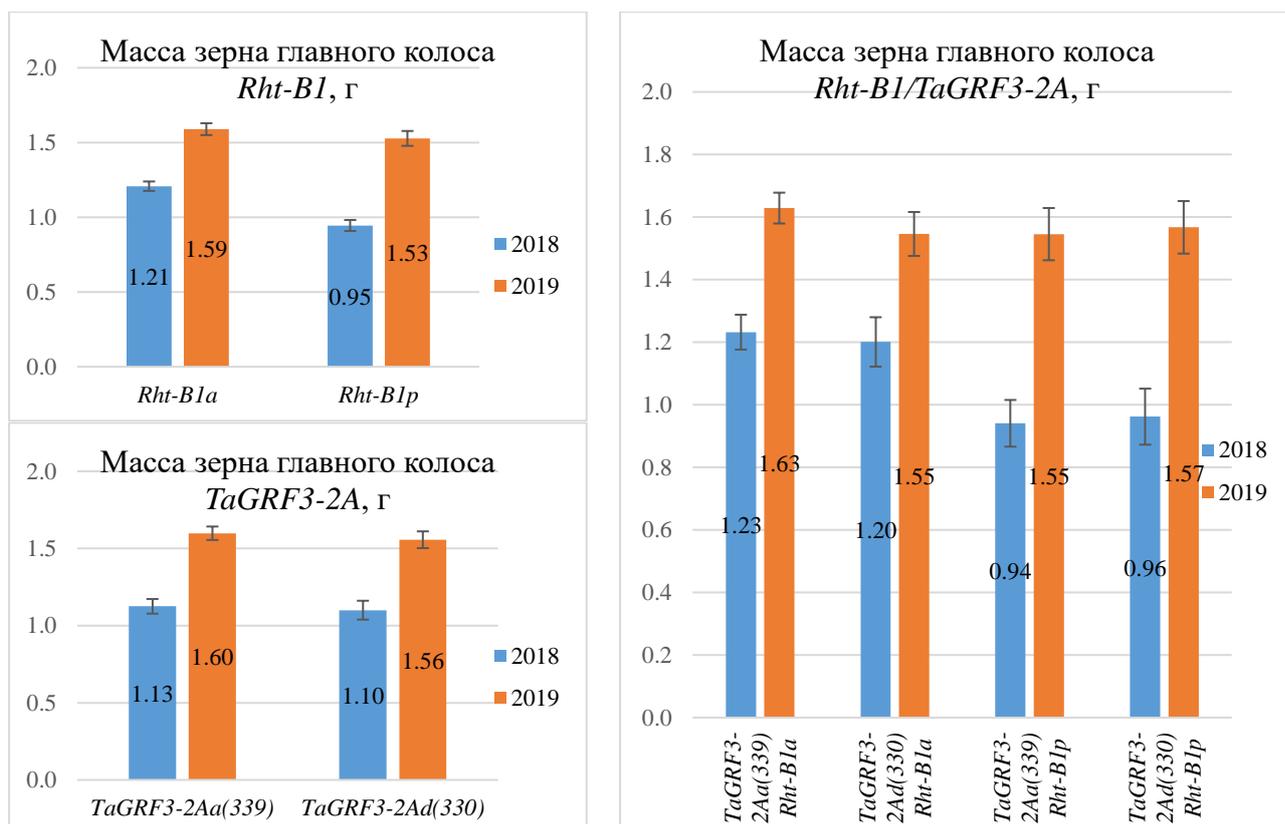


Рисунок 30. Результаты однофакторного и двухфакторного анализов для аллелей генов *Rht-B1* и *TaGRF3-2A*, масса зерна главного колоса пшеницы в 2018–2019 годах полевого опыта. Указаны средние значения признака и 95% доверительные интервалы

Наименьшая масса 1000 зёрен в оба года исследований была отмечена у растений с аллелем *Rht-B1p*: в 2018 году у растений с генотипом *Rht-B1p/TaGRF3-2Ad(330)* масса 1000 зёрен составила 26,1 г, а в 2019 году у растений с генотипом *Rht-B1p/TaGRF3-2Aa(339)* — 37,7 г (рисунок 31). В 2018 году наблюдалась достоверная разница у короткостебельных растений в зависимости от аллеля гена *TaGRF3-2A*: масса 1000 зёрен у растений с генотипом *Rht-B1p/TaGRF3-2Aa(339)* была больше, чем с *Rht-B1p/TaGRF3-2Ad(330)* на 1,7 г (6%) ($p \leq 0,05$). В 2019 году разница наблюдалась только между разными аллельными вариантами по *Rht-B1* (Приложение В).

Для двух лет полевых испытаний наибольший уборочный индекс (Кхоз) был у растений при сочетании аллелей *Rht-B1p* и *TaGRF3-2Ad(330)*, по сравнению с другими группами генотипов. При наличии *Rht-B1a* у растений Кхоз был выше в сочетании с аллелем – *TaGRF3-2Aa(339)*: в 2019 году разница у высокорослых растений, отличающихся аллелями *TaGRF3-2A* составила 3% в пользу *TaGRF3-2Aa(339)* ($p \leq 0,05$) (Приложение В). Следует отметить, что для высокорослых и низкорослых растений дополнительный положительный эффект оказали разные аллели *TaGRF3-2A*.

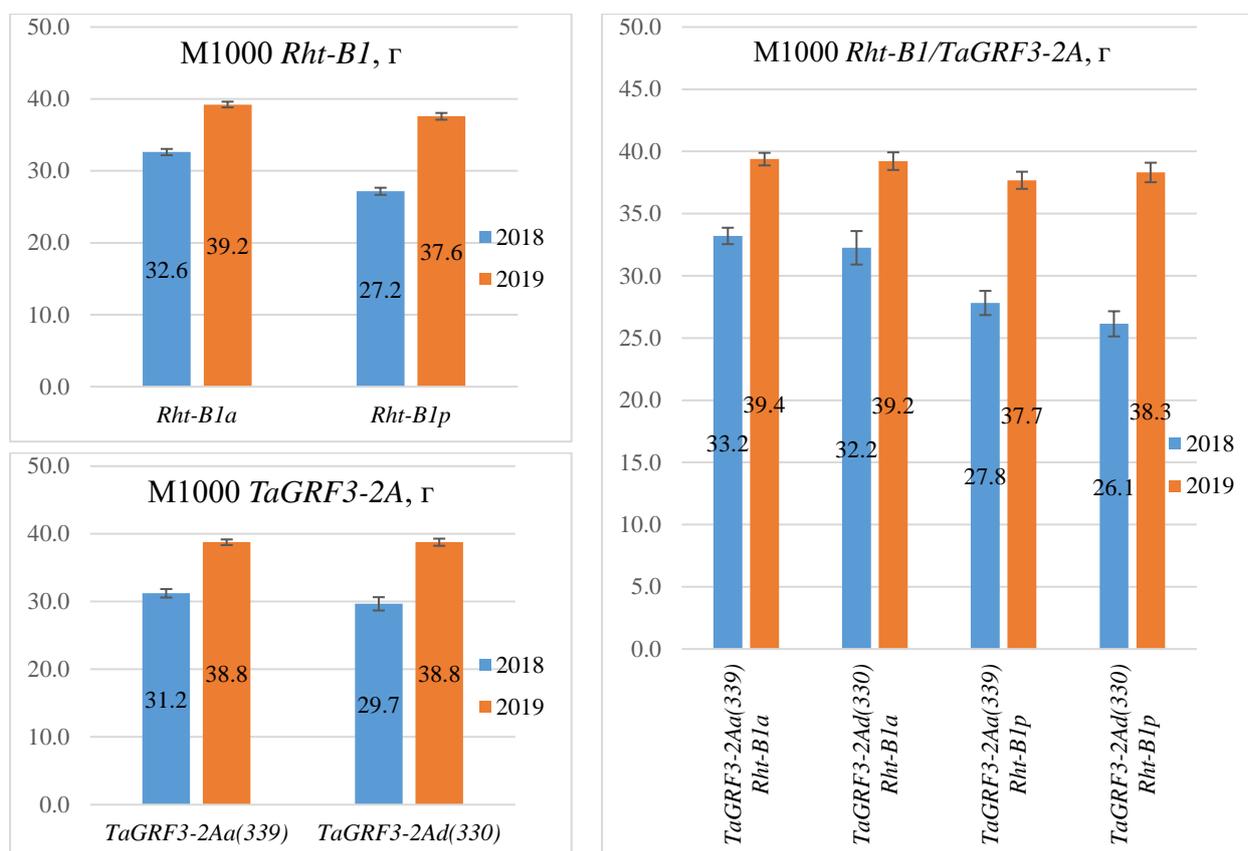


Рисунок 31. Результаты однофакторного и двухфакторного анализов для аллелей генов *Rht-B1* и *TaGRF3-2A*, признак масса 1000 зёрен пшеницы в 2018–2019 годах полевого опыта. Указаны средние значения признака и 95% доверительные интервалы

3.1.5.2.2 Сроки развития

Rht-B1/TaGRF3-2A

Разница между короткостебельными растениями с аллелями *TaGRF3-2Ad(330)* и *TaGRF3-2Aa(339)* составила 1 день в числе дней от посева до колошения в сторону увеличения этого признака для первого аллеля в 2018 году ($p \leq 0,05$), а в 2019 году было увеличение в сторону второго аллеля. Наибольшая разница была между высокорослыми *Rht-B1a/TaGRF3-2Aa(339)* и низкорослыми *Rht-B1p/TaGRF3-2Ad(330)* растениями: 2 дня в 2018 году ($p \leq 0,05$) до наступления фазы колошения. Отмечено сокращение числа дней от посева до наступления фазы цветения на 3 дня ($p \leq 0,05$) в 2019 году у растений с генотипом *Rht-B1p/TaGRF3-2Ad(330)* по сравнению с *Rht-B1p/TaGRF3-2Aa(339)* (Приложение В). Можно отметить, что в 2018 году в среднем все генотипы выколашивались и цвели позднее, чем таковые в 2019 году.

3.1.5.2.3 Габитус растений

Rht-B1/TaGRF3-2A

Аллель *Rht-B1p* снизил высоту растений пшеницы на 21,3 см (29%) и на 25,6 см (30%) в 2018 и 2019 году соответственно ($p \leq 0,05$), а аллели *TaGRF3-2A* лишь незначительно влияют на этот признак, что было показано по результатам однофакторного анализа (рисунок 32).

Дополнительный эффект к снижению высоты при наличии аллеля *TaGRF3-2Aa(339)* происходит у растений в присутствии аллеля *Rht-B1p*, а у высокорослых растений наоборот – *TaGRF3-2Ad(330)* приводит к небольшому снижению высоты. В оба года полевых испытаний растения, показавшие наименьшую высоту, относились к генотипу *Rht-B1p/TaGRF3-2Aa(339)*: их высота составила 50,3 см и 57,3 см для 2018 и 2019 года, соответственно. Разница между короткостебельными: *Rht-B1p/TaGRF3-2Aa(339)* и *Rht-B1p/TaGRF3-2Ad(330)* составила 3,2 см (6%) в 2018 году ($p \leq 0,05$), а для 2019 высота таких растений была почти одинаковой. Разница между высокорослыми: *Rht-B1a/TaGRF3-2Aa(339)* и *Rht-B1a/TaGRF3-2Ad(330)* составила 2,9 см (4%) ($p \leq 0,05$) в 2019 году, а для 2018 — 1,8 см, но не значимо (Приложение В). Аллель *TaGRF3-2Aa(339)* не мешает формированию карликового фенотипа у короткостебельных растений пшеницы, а *TaGRF3-2Ad(330)* может влиять на высоту у растений с аллельным вариантом *Rht-B1a*. В двухфакторном анализе наибольший вклад в уменьшение длины междоузлий наблюдался у растений с генотипом *Rht-B1p/TaGRF3-2Aa(339)*, отмечено равномерное уменьшение каждого междоузлия в стебле.

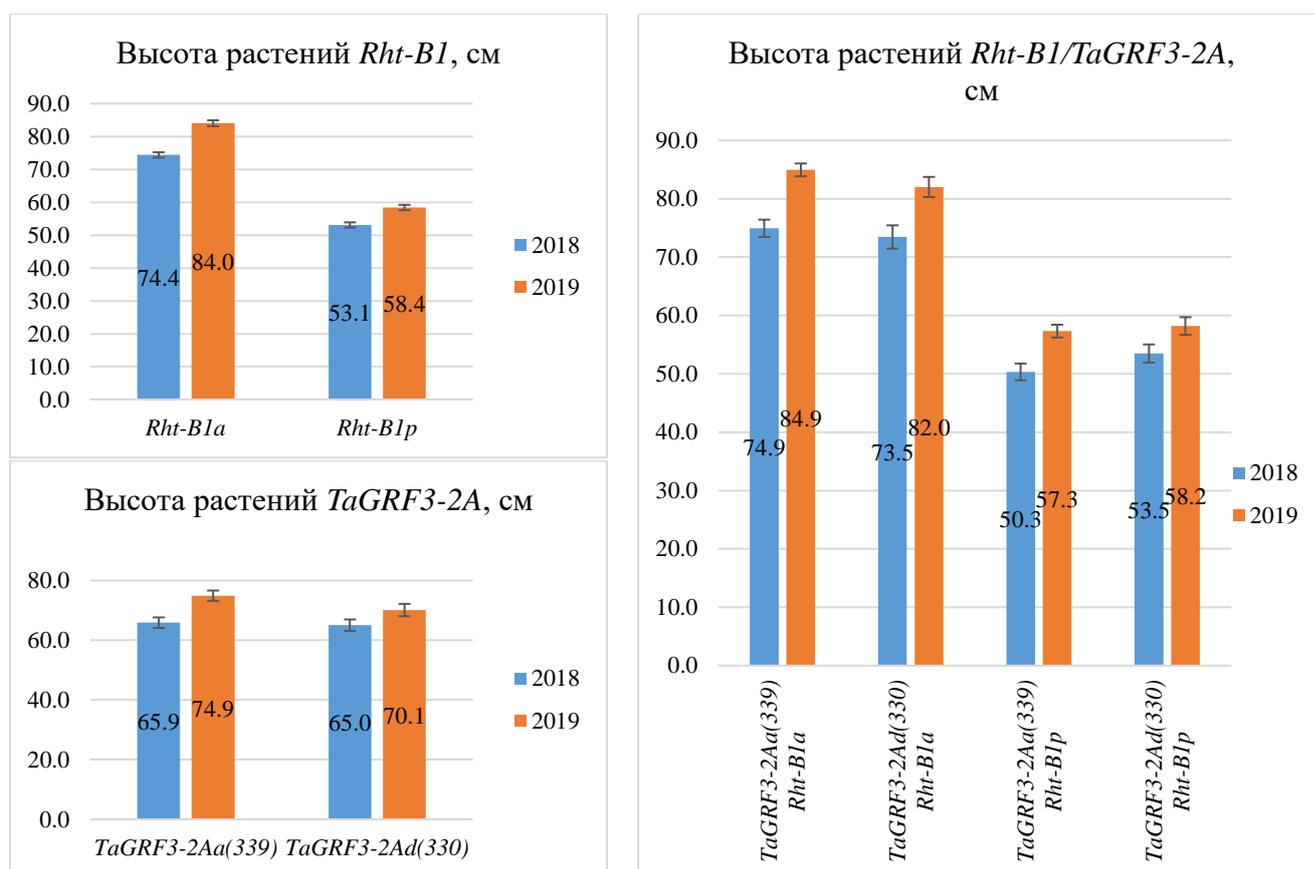


Рисунок 32. Результаты однофакторного и двухфакторного анализов для аллелей генов *Rht-B1* и *TaGRF3-2A*, признак высота растений пшеницы в 2018–2019 годах полевого опыта. Указаны средние значения признака и 95% доверительные интервалы

3.2 Создание нового молекулярного CAPS маркера на аллельные варианты гена *Ddw1*

Уменьшение высоты растений повышает устойчивость к полеганию и позволяет получать высокие урожаи зерна в различных экологических условиях. На сегодняшний день введение и поддержание аллеля карликовости гена *Ddw1* является наиболее эффективным генетическим подходом к снижению высоты в программах селекции ржи и тритикале. Однако доминирование карликового аллеля *Ddw1* затрудняет отбор гетерозиготных линий для дальнейшей селекции на основе фенотипа растения. Чтобы помочь селекционерам в определении аллельного статуса гена *Ddw1*, мы разработали маркер расщеплённой амплифицированной полиморфной последовательности CAPS (Cleaved amplified polymorphic sequence), который требует базового оборудования и может быть легко применён.

Первоначально было обнаружено, что ПЦР-амплификация REMS1218 даёт два паттерна продуктов (ампликонов) в зависимости от их размера: комбинацию продуктов длиной 317 п.н. и 321 п.н., связанных с карликовым аллелем *Ddw1*, и продукт длиной 317 п.н., ассоциированный с нейтральным аллелем *ddw1* [257]. Ампликон 317 п.н. в растениях *ddw1/ddw1* показан в виде одиночного пика при анализе с помощью капиллярного электрофореза. Фактически ампликон длиной 317 п.н. состоит из двух одинаковых по размеру, но полиморфных по нуклеотидной последовательности продуктов. В нашем предыдущем исследовании с использованием коллекции из 86 образцов тритикале у растений, гомозиготных по нейтральному аллелю *ddw1*, мы наблюдали несколько ПЦР-продуктов REMS1218 различной длины, но во всех случаях они продуцировались вместе с продуктом длиной 317 п.н. [281]. Таким образом, все обнаруженные к настоящему времени аллели гена *Ddw1* продуцируют консервативный продукт длиной 317 п.н., что делает невозможным определение гетерозиготных и доминантных гомозиготных растений по *Ddw1* с помощью только капиллярного электрофореза.

В предыдущих исследованиях было обнаружено, что REMS1218 даёт несколько типов паттернов продуктов ПЦР, которые мы классифицировали на три типа: тип 1: 317 п.н. + 317 п.н. (*ddw1/ddw1*); Тип 2: 317 п.н. + 321 п.н. (*Ddw1/Ddw1*) и тип 3: 317 п.н. + 323 п.н., 317 п.н. + 325 п.н., 317 п.н. + 327 п.н. (*ddw1/ddw1*) [257; 281]. Для клонирования и секвенирования продуктов амплификации REMS1218 мы выбрали сорта тритикале, представляющие каждый тип амплификации REMS1218, на основании наших предыдущих исследований и данных родословной, которые отражают происхождение *Ddw1* (рисунок 33). В результате капиллярного электрофореза тип 1 (*ddw1/ddw1*) наблюдали у сортов Дублет и Соловей Харьковский, тип 2 (*Ddw1/Ddw1*) — в сортах Хонгор, Авангард, Валентин 90, АД Зелёный и тип 3 (*ddw1/ddw1*) — у сорта Дозор.

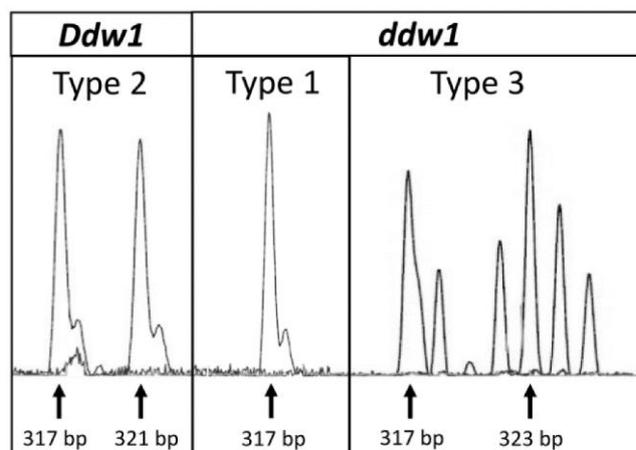


Рисунок 33. Профили капиллярного электрофореза продуктов амплификации ПЦР для маркера REMS1218 [282]

Для ПЦР-амплификации использовали ДНК гомозиготных сортов тритикале с *Ddw1* и *ddw1*. Амплификация растений *Ddw1/Ddw1* приводит к образованию продуктов ПЦР типа 2: 317 п.н. + 321 п.н. Амплификация растений *ddw1/ddw1* приводит к образованию продуктов ПЦР 1 и 3 типов: 317 п.н. + 317 п.н. и 317 п.н. + 323 п.н. соответственно.

3.2.1 Подбор эндонуклеаз рестрикции для CAPS-анализа аллелей *Ddw1*

Секвенирование продуктов ПЦР REMS1218 позволило предложить набор эндонуклеаз рестрикции для CAPS-анализа. Согласно последовательностям, расщепление тремя рестриктазами, *Mnl* I, *Rsa* I и *Bso*31 I, можно использовать для идентификации генотипа *Ddw1* (рисунок 34). Чтобы проверить это предположение, мы провели ПЦР с использованием ДНК сортов, которые мы проанализировали методом капиллярного электрофореза и затем секвенировали. Для имитации гетерозиготных растений мы смешали ДНК двух растений, гомозиготных по альтернативным аллелям *Ddw1*. Дополнительно для верификации разработанного CAPS-маркера использовали гетерозиготные растения F2, полученные от скрещивания Хонгор (*Ddw1/Ddw1*; тип 2) × Дублет (*ddw1/ddw1*; тип 1). Аллели этих растений определяли методом капиллярного электрофореза: тип 1 для *ddw1/ddw1*, тип 2 для *Ddw1/Ddw1* и тип 2 + тип 1 для гетерозигот по *Ddw1*. Аликвоты продуктов ПЦР расщепляли рестриктазами и анализировали с помощью электрофореза в 2% агарозном геле.

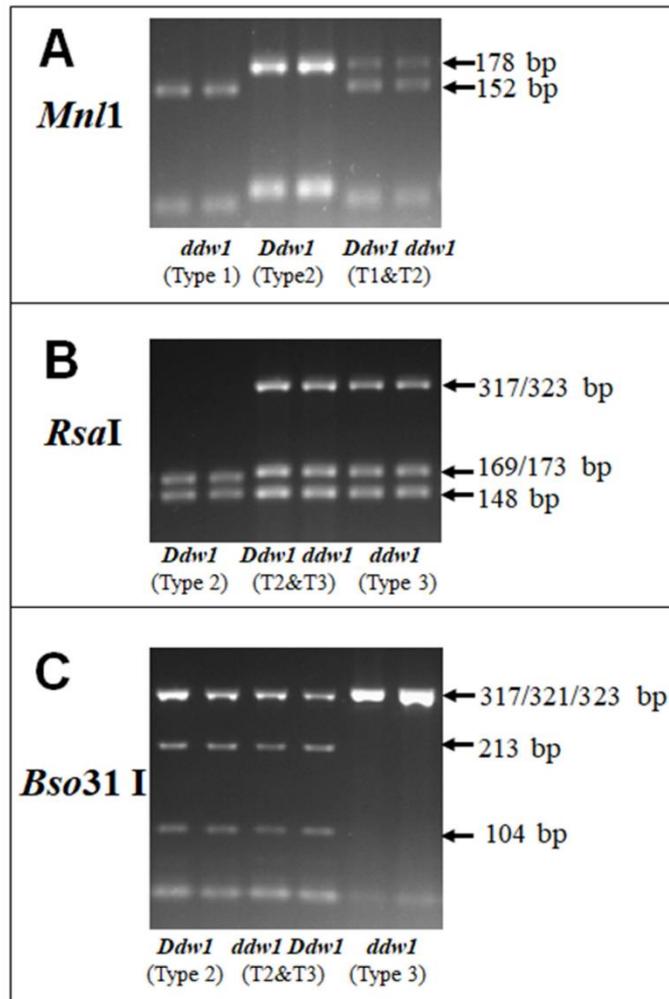


Рисунок 34. Исследование эндонуклеаз рестрикции *Mnl I*, *Rsa I* и *Bso31 I* на маркер CAPS: электрофорез в 2% агарозном геле продуктов ПЦР REMS1218 разных генотипов после расщепления [282]

Типы продуктов ПЦР REMS1218 определяли методом капиллярного электрофореза. Размер рестрикционных фрагментов указан на основе наших последовательностей продуктов ПЦР REMS1218. На рисунке 34 показано: (A) расщепление гомозиготных продуктов типа 1 (T1) и 2 (T2) и гетерозиготных продуктов REMS1218 T1&T2 с помощью *Mnl I* (*Mnl I* не расщепляет типы 3 и 2, поэтому эти результаты не показаны); (B) расщепление гомозиготных типов 2 и 3 и гетерозиготных T2&T3 с помощью *Rsa I* (*Rsa I* не расщепляет тип 1 и Тип 2, и эти результаты не показаны); (C) Расщепление гомозиготных типов 2 и 3 и гетерозиготных T2&T3 с помощью *Bso31 I* (тип 1 расщепляется *Bso31 I* и даёт только продукты размером 213 п.н. и 104 п.н.; данные не показаны).

3.2.2 Валидация CAPS-маркера на рекомбинантных инбредных линиях тритикале (полученные в результате скрещивания сортов Хонгор x Дублет)

Чтобы проверить CAPS маркер, мы проанализировали большое количество образцов ДНК на соответствие между результатами нашего CAPS-анализа и результатами, полученными при анализе фрагментов. Для этого методом капиллярного электрофореза был проанализирован 91 образец ДНК гибридов от скрещивания сортов Хонгор (*Ddw1/Ddw1*; тип 2 ПЦР-продукта REMS1218) и Дублет (*ddw1/ddw1*; тип 1 ПЦР-продукта REMS1218) для определения типа ПЦР-продукта REMS1218. Расщепления *Mnl* I достаточно для CAPS-анализа этих продуктов: единственный фрагмент из 152 п.н. указывает на гомозиготный тип 1 (*ddw1*), единственный фрагмент из 178 п.н. указывает на тип 2 (*Ddw1*), и оба фрагмента указывают на гетерозиготный тип 1 + тип 2 (*Ddw1/ddw1*). Аликвоты продуктов ПЦР REMS1218 расщепляли рестриктазой *Mnl* I, а рестрикционные фрагменты разделяли с помощью электрофореза в 2% агарозе. Результаты генотипирования с помощью CAPS-анализа были идентичны фрагментному анализу.

Мы предполагаем, что новый CAPS маркер для определения аллельного состояния гена *Ddw1* может быть использован в качестве инструмента в MAS-селекции тритикале и ржи. Чтобы проверить, действительно ли маркер выявляет связь генотипа *Ddw1* и высоты растения, мы измерили высоту растений тритикале, имеющих различные аллели гена *Ddw1*.

На популяции растений тритикале, полученной от скрещивания Хонгор (*Ddw1/Ddw1*) × Дублет (*ddw1/ddw1*), мы выявили связь *Ddw1* с высотой растений, и она была достоверной: $p=0,00006$ ($F=10,81$, степень свободы = 2) (таблица 8). Апостериорный анализ Бонферрони выявил статистически значимые различия между группами *Ddw1/Ddw1* и *ddw1/ddw1* ($p=0,00004$), а также между группами *Ddw1/ddw1* и *ddw1/ddw1* ($p=0,0014$).

Таблица 8. Высота растений и её связь с генотипом *Ddw1*. Высота представлена как среднее значение ± стандартное отклонение (** $p<0,005$, *** $p<0,0001$) [282]

Генотип	Высота, см
<i>Хонгор x Дублет</i>	
<i>ddw1/ddw1</i> (13 растений)	101,9±4,6
<i>Ddw1/ddw1</i> (57 растений)	83,4±2,2**
<i>Ddw1/Ddw1</i> (21 растение)	74,9±3,6***

Мы разработали CAPS-маркер, который позволяет определять аллельное состояние гена *Ddw1* с помощью обычных и дешёвых лабораторных методов: ПЦР и расщепления рестрикционными эндонуклеазами с последующим электрофорезом в 2% агарозном геле. Такой подход преодолевает основной недостаток микросателлитного маркера REMS1218, а именно его доминирующие свойства, и позволяет надёжно идентифицировать карликовые гомозиготы *Ddw1* даже на ранних стадиях роста растений. Мы предлагаем использовать этот CAPS-маркер в программах MAS-селекции растений с геном *Ddw1*. Мы использовали этот разработанный маркер для генотипирования тритикале.

3.3 Эффекты аллелей гена TaGRF3-2A в присутствии *Ddw1* на хозяйственно-ценные признаки рекомбинантных инбредных линий тритикале (полученные в результате скрещивания сортов Хонгор х Дублет)

3.3.1 Однофакторный дисперсионный анализ

3.3.1.1 Элементы продуктивности

В формировании урожайности участвует каждый колосок растения, поэтому важно рассматривать влияния генов на уровне продуктивности колоса, для лучшего понимания процессов. Ген короткостебельности *Ddw1* имеет ряд негативных эффектов на такие признаки продуктивности как масса зерна с колоса и масса 1000 зёрен [253; 257; 283].

Ddw1

Длина главного колоса и число колосков немного уменьшились у короткостебельных растений тритикале (аллель *Ddw1*) на 3% в 2019 году ($p \leq 0,05$). Масса зерна с главного колоса уменьшилась в оба года: на 0,4 г (19%) в 2018 году, на 0,2 г (10%) в 2019 году ($p \leq 0,05$). Число зёрен с колоса лишь немного сократилось в 2018 году. Сильнее всего аллель *Ddw1* повлиял на массу 1000 зёрен. В 2018 году у короткостебельных тритикале (*Ddw1*) масса 1000 зёрен снизилась на 6,9 г (17%) в 2018 году, на 5,4 г (10%) в 2019 году ($p \leq 0,05$) (Приложение Г). В наших предыдущих исследованиях были получены аналогичные результаты: в популяции тритикале, выращенной в условии вегетационного опыта, аллель *Ddw1* снизил массу 1000 зёрен на 9,9 г (21,5%) и снижал массу зерна в колосе [283]. В полевом опыте аллель *Ddw1* вызывал снижение массы зерна с колоса во всех трёх поколениях ($F_{2:3}$, $F_{3:4}$ и $F_{4:5}$): на 0,7 г (35%) в $F_{2:3}$, на 0,7 г (18,8%) в $F_{3:4}$ и на 0,3 г (14,3%) в $F_{4:5}$. Кроме того, *Ddw1* вызывал снижение массы 1000

зёрен во всех трёх поколениях: на 11,8 г (30,1 %) в F_{2:3}, на 12,3 г (21,8 %) в F_{3:4} и на 6,3 г (14,7 %) в F_{4:5} [253].

В 2019 году для короткостебельных растений тритикале (*Ddw1*) было отмечено увеличение показателя Кхоз на 9% ($p \leq 0,05$), в 2018 году была такая же тенденция, однако разница с высокорослыми растениями была не достоверной (Приложение Г). Возможно, из-за менее благоприятных погодных условий в 2018 году эффект оказался не явным. В нашем предыдущем исследовании в полевом опыте у поколения F_{4:5} растений тритикале с аллелем *Ddw1* уборочный индекс был на 5,4 % выше, чем у растений с *ddw1* [253].

TaGRF3-2A

В 2019 году у растений тритикале с аллелем *TaGRF3-2A(274)* отмечено небольшое увеличение длины колоса на 5% и числа колосков в колосе на 2% ($p \leq 0,05$) (Приложение Г).

Аллель *TaGRF3-2A(262)* способствовал увеличению Кхоз на 3% ($p \leq 0,05$) в 2018 году у растений тритикале при однофакторном анализе (Приложение Г). В 2019 году эффект этого аллеля на величину Кхоз был не достоверным, но тенденция сохранялась.

3.3.1.2 Сроки развития

Ещё одной проблемой *Ddw1* является увеличение сроков вегетации растений, что может приводить к их позднеспелости, а это нежелательно в зонах рискованного земледелия. В наших предыдущих работах показано, что *Ddw1* не оказал существенного влияния на время цветения и колошения в вегетационном опыте у поколения F_{2:3}. Однако в полевых экспериментах *Ddw1* вызвал задержку колошения на 9 и 3 дня в случае поколений F_{3:4} и F_{4:5} соответственно. Цветение задерживалось в среднем на 4 дня в F_{3:4} и F_{4:5}, что подтверждается в работах других учёных [253; 257; 283; 284].

Ddw1

В двухлетнем полевом опыте у растений тритикале при наличии аллеля *Ddw1* произошло увеличение количества дней от посева до колошения и цветения на 5 дней в 2018 ($p \leq 0,05$) году и на 3 дня в 2019 году ($p \leq 0,05$) по сравнению с растениями с *ddw1* (Приложение Г).

TaGRF3-2A

Аллель *TaGRF3-2A(274)* в однофакторном анализе способствовал сокращению сроков от посева до колошения и цветения на 2 дня в 2018 году ($p \leq 0,05$) и на 3 дня в 2019 году ($p \leq 0,05$) у растений тритикале, в сравнении с аллелем *TaGRF3-2A(262)* (Приложение Г).

3.3.1.3 Габитус растений

Для всех генов не было отмечено влияния на число междоузлий в 2018 и 2019 году. Количество междоузлий могло достигать 5 штук вне зависимости от аллельного варианта гена *Ddw1*. Однако в 2018 только 23,5% растений имели пятое междоузлие; в 2019 году 41,3% растений имели пять междоузлий.

Ddw1

Эффект гена *Ddw1* на хозяйственно-ценные признаки яровой тритикале в нашем эксперименте имел те же тенденции, что и в работах других авторов, а также в наших ранее проведённых исследованиях [253; 283–285]. В среднем за оба года испытания аллель *Ddw1* снизил высоту растений яровой тритикале на 28,2 см (33%) ($p \leq 0,05$) (Приложение Г). У озимой тритикале наблюдалось снижение высоты в среднем около 20 см (20–25%) [15; 286], а у диплоидной ржи — около 40% [13]. Аллель *Ddw1* приводил к уменьшению длины всех междоузлий у тритикале, для 1-го верхнего междоузлия уменьшение было наибольшим и составило 10,9 см (37%) ($p \leq 0,05$) для двух лет полевых испытаний (Приложение Г).

TaGRF3-2A

В 2018 году для аллеля *TaGRF3-2A(262)* было отмечено снижение высоты растений тритикале на 3,7 см (5%) не зависимо от аллельного состояния *Ddw1* ($p \leq 0,05$), в 2019 году эффект был меньше — 1,3 см (2%) ($p \geq 0,05$) (Приложение Г). Аллель *TaGRF3-2A(262)* способствовал небольшому снижению высоты растений тритикале. Интересно отметить, что этот эффект пришёлся на все междоузлия кроме верхнего подколосового междоузлия (1-е междоузлие). В 2019 году небольшое уменьшение затронуло 2-е и 3-е междоузлия (Приложение Г).

3.3.2 Двухфакторный дисперсионный анализ

3.3.2.1 Элементы продуктивности

Ddw1/TaGRF3-2A

В 2018 и 2019 годах для генотипа *Ddw1/TaGRF3-2A(262)* был характерен самый короткий колос, что в последствии влияло на увеличение плотности колоса у таких растений тритикале. *TaGRF3-2A(274)* имел противоположное влияние. Наибольшее число колосков в колосе образовывалось у высокорослых растений *ddw1/TaGRF3-2A(262)* и *ddw1/TaGRF3-2A(274)* — 23 шт в 2019 году, а в 2018 году число колосков было выше для генотипа *Ddw1/TaGRF3-2A(274)* (Приложение Д).

У растений тритикале с генотипом *Ddw1/TaGRF3-2A(274)* было достоверно больше число зёрен, чем у *Ddw1/TaGRF3-2A(262)* — на 7 шт (14%) в 2018 году ($p \leq 0,05$), на 3 шт (6%) в 2019 году ($p \leq 0,05$), что было почти сравнимо с числом зёрен у растений с аллелем *ddw1*. Вследствие чего можно предположить о наличии компенсаторного эффекта аллеля *TaGRF3-2A(274)* (рисунок 35).

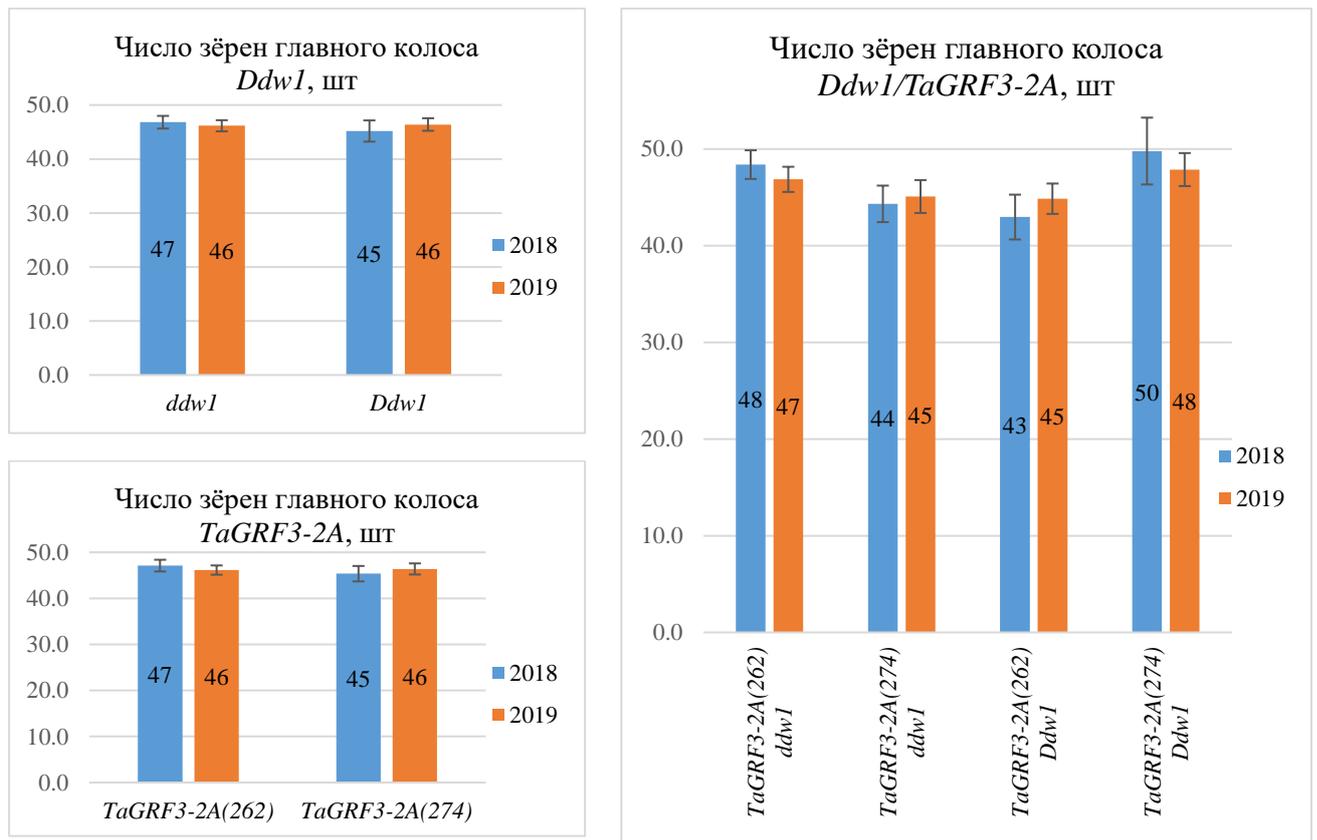


Рисунок 35. Результаты однофакторного и двухфакторного анализов для аллелей генов *Ddw1* и *TaGRF3-2A*, признак число зёрен главного колоса тритикале в 2018–2019 годах полевого опыта. Указаны средние значения признака и 95% доверительные интервалы

Масса зерна с главного колоса также была выше у генотипа *Ddw1/TaGRF3-2A(274)*, чем у *Ddw1/TaGRF3-2A(262)* на 0,4 г (26%) в 2018 году и на 0,3 г (13%) в 2019 году ($p \leq 0,05$) и была близка к массе зерна с колоса у растений с аллелем *ddw1* (Приложение Д) (рисунок 36).

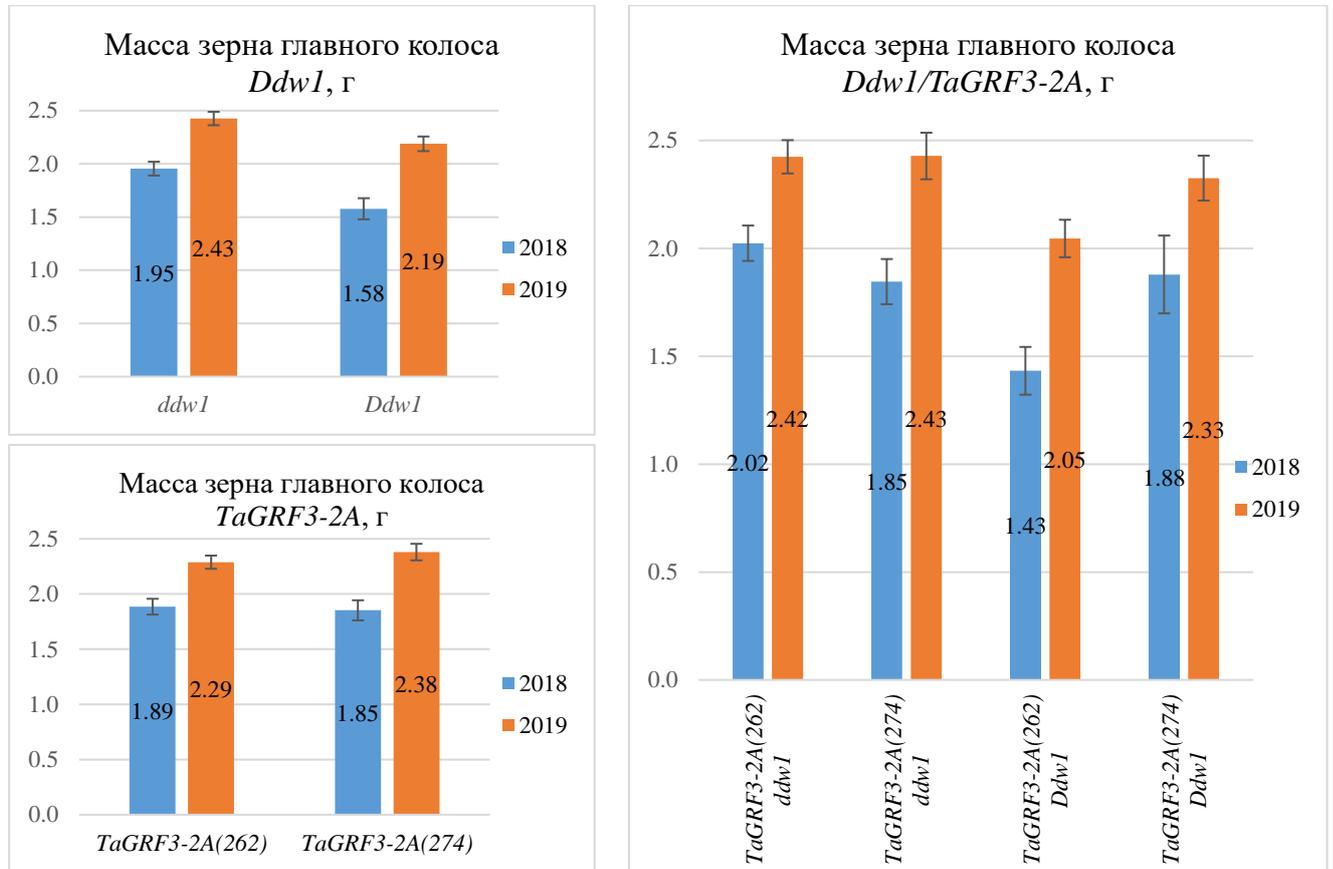


Рисунок 36. Результаты однофакторного и двухфакторного анализов для аллелей генов *Ddw1* и *TaGRF3-2A*, признак масса зерна главного колоса тритикале в 2018–2019 годах полевого опыта. Указаны средние значения признака и 95% доверительные интервалы

Разница между короткостебельными растениями (*Ddw1*) с разными аллельными вариантами по *TaGRF3-2A* была достоверной и составила 4,2 г (13%) ($p \leq 0,05$) в 2018 году, 3,2 г (7%) ($p \leq 0,05$) в 2019 году в пользу аллеля *TaGRF3-2A(274)*. У высокорослых растений с аллелем *TaGRF3-2A(274)* масса 1000 зёрен увеличилась на 2,1 г (4%) ($p \leq 0,05$) в 2019 году (Приложение Д) (рисунок 37).

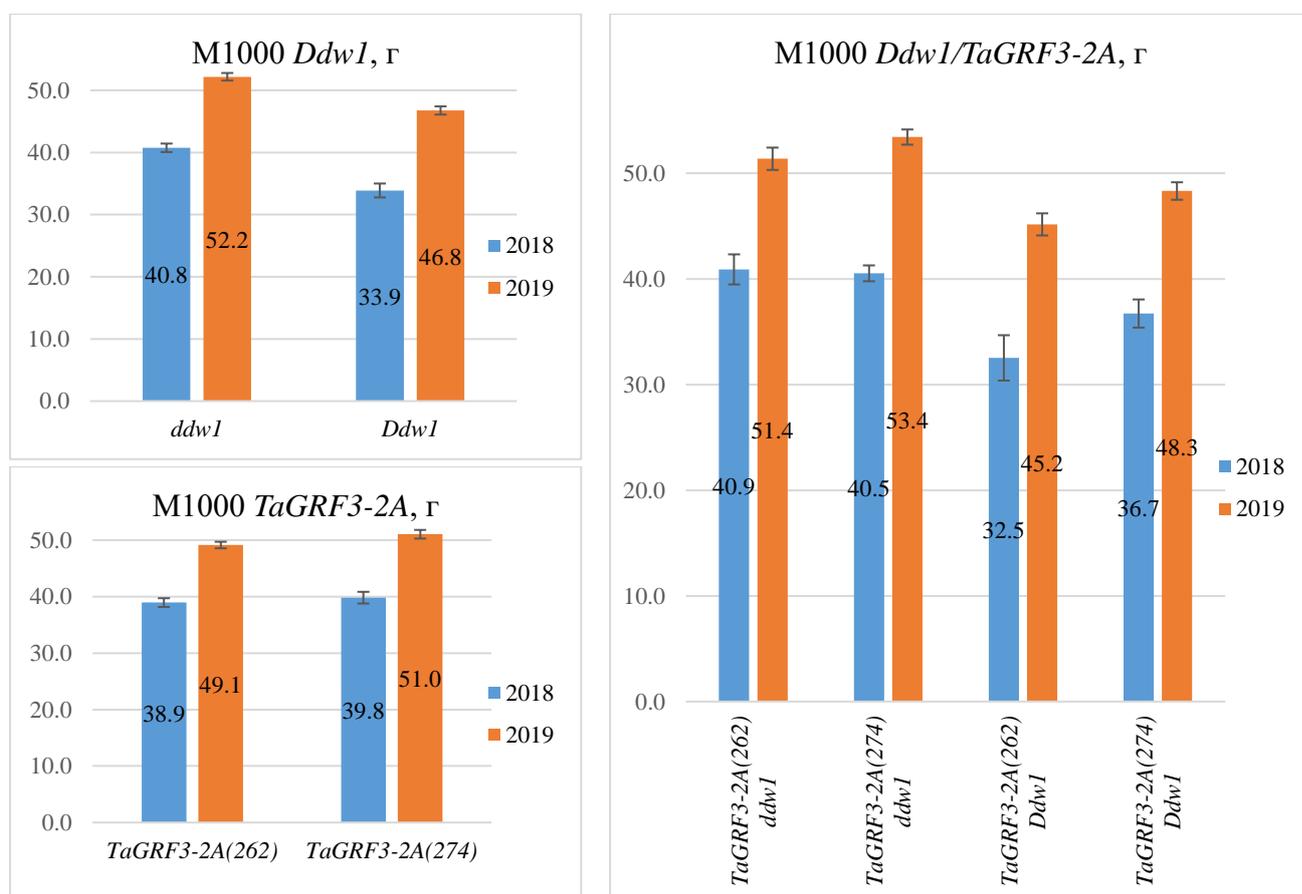


Рисунок 37. Результаты однофакторного и двухфакторного анализов для аллелей генов *Ddw1* и *TaGRF3-2A*, признак масса 1000 зёрен тритикале в 2018–2019 годах полевого опыта. Указаны средние значения признака и 95% доверительные интервалы

Разные аллели *TaGRF3-2A* дали дополнительную прибавку к увеличению Кхоз. Для высокорослых растений в оба года это был аллель *TaGRF3-2A(262)*, а для короткостебельных — *TaGRF3-2A(274)*. Наивысший показатель Кхоз в 2018 и 2019 годах был у растений тритикале с генотипом *Ddw1/TaGRF3-2A(274)*. В 2018 году разница между *Ddw1/TaGRF3-2A(274)* и *Ddw1/TaGRF3-2A(262)* составила 7% ($p \leq 0,05$) в пользу генотипа с *TaGRF3-2A(274)*, а в 2019 году менее 1% ($p \geq 0,05$) (Приложение Д).

3.3.2.2 Сроки развития

По литературным данным известно, что наличие *Ddw1* приводит к увеличению сроков развития [253; 257; 283; 284; 287].

Ddw1/TaGRF3-2A

В двухфакторном анализе было выявлено: для короткостебельных растений (*Ddw1*) при аллельном варианте *TaGRF3-2A(274)* колошение наступало на 5 дней ($p \leq 0,05$) и 7 дней ($p \leq 0,05$) раньше в 2018 и 2019 году, соответственно, в сравнении с аллелем *TaGRF3-2A(262)*. У высокорослых растений не было разницы в сроках наступления фазы колошения при разных аллельных вариантах гена *TaGRF3-2A*: колошение наступало на 55 день после посева в 2018 году и на 56–57 день в 2019 году. Схожая тенденция отмечена и для сроков наступления фазы цветения. У высокорослых растений разницы не было, а среди короткостебельных (*Ddw1*) при разных аллельных вариантах *TaGRF3-2A* раньше цвели те, у которых был аллель *TaGRF3-2A(274)* — на 5 и 7 дней в 2018 и 2019 годах соответственно (Приложение Д). Растения с генотипом *Ddw1/TaGRF3-2A(274)* колосились и зацветали одновременно с высокорослыми растениями, то есть аллель *TaGRF3-2A(274)* хорошо компенсирует негативный эффект гена *Ddw1*.

3.3.2.3 Габитус растений

Ddw1/TaGRF3-2A

В среднем в 2019 году высота растений тритикале была выше на 4–6 см, чем в 2018 году. У растений тритикале с генотипом *Ddw1/TaGRF3-2A(262)* высота была ниже на 6,7 см (12%) по сравнению с *Ddw1/TaGRF3-2A(274)* в оба года полевых испытаний ($p \leq 0,05$). У высокорослых растений (*ddw1*) при разном аллельном варианте гена *TaGRF3-2A* высота менялась меньше: в 2018 году разница между *ddw1/TaGRF3-2A(274)* и *ddw1/TaGRF3-2A(262)* была 1,7 см (2%) ($p \geq 0,05$), в 2019 году — 3,2 см (3%) ($p \leq 0,05$), уменьшение высоты в сторону второй группы генотипа. Наименьшей высотой в оба года испытаний характеризовались растения тритикале с генотипом *Ddw1/TaGRF3-2A(262)*: 52,5 см в 2018 году и 54,3 см в 2019 году (Приложение Д) (рисунок 38). Можно сказать, что аллель *TaGRF3-2A(262)* способен давать дополнительное снижение высоты растениям, даже для растений с *ddw1*.

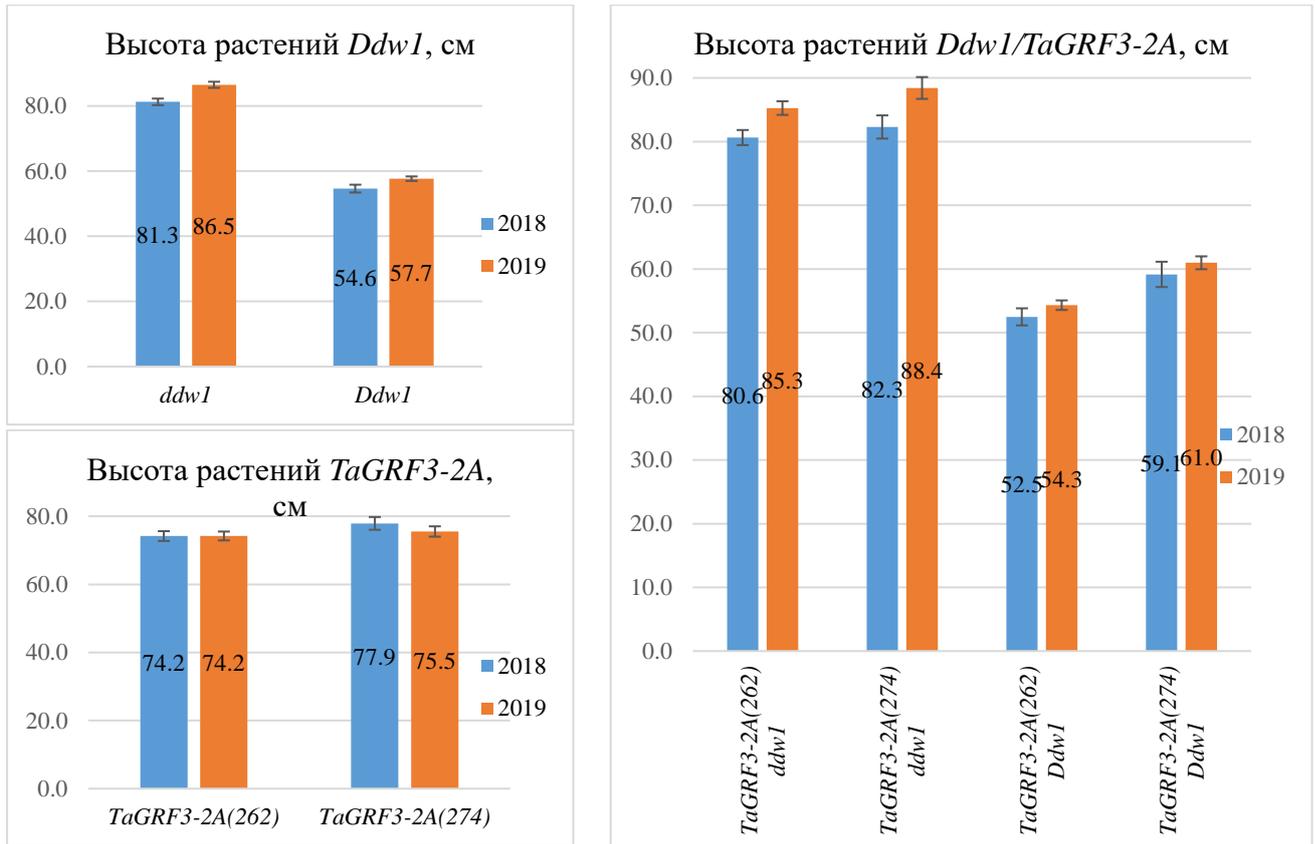


Рисунок 38. Результаты однофакторного и двухфакторного анализов для аллелей генов *Ddw1* и *TaGRF3-2A*, признак высота растений тритикале в 2018–2019 годах полевого опыта. Указаны средние значения признака и 95% доверительные интервалы

Анализируя совокупное влияние аллелей генов *Ddw1* и *TaGRF3-2A* на изменение длины междоузлий, следует отметить, что основной вклад остаётся за *Ddw1*, так как его влияние на высоту было намного сильнее. У короткостебельных растений тритикале (*Ddw1*) было отмечено уменьшение длины каждого междоузлия. Всегда для растений с генотипом *Ddw1/TaGRF3-2A(262)* междоузлия были короче, чем у растений с *Ddw1/TaGRF3-2A(274)* в оба года. Интересно отметить, что при сравнении растений с генотипами *Ddw1/TaGRF3-2A(262)* и *Ddw1/TaGRF3-2A(274)*, наибольшему сокращению длины в 2018 году подверглось 1-ое верхнее подколосовое междоузлие — на 3,1 см (15%) ($p \leq 0,05$), а в 2019 году — 2-ое верхнее междоузлие — на 1,7 см (13%) ($p \leq 0,05$), в сторону уменьшения для генотипов с *TaGRF3-2A(262)* (Приложение Д).

3.4 Молекулярно-генетический анализ гена *TaGRF3-2B*

3.4.1 Секвенирование гена *TaGRF3-2B*

Мы подобрали субгеном-специфичные праймеры (таблица 9), провели амплификацию и секвенирование у 11 сортов мягкой пшеницы: Гром, Алтиго, Протон, Дока, Сила, Стан, Фишт, также частично ген был секвенирован у сортов пшеницы Роми, Старшина, Ирак и Аль-Муруж.

Таблица 9. Праймеры для амплификации фрагментов гена *TaGRF3-2B*

Ген	Праймеры, 5'->3'	Tm, °C	Размер продукта, п.н.
<i>TaGRF3-2B</i>	<i>GRF-2B-1F</i> : CAATGGATGCCCAGGAGGTTC <i>GRF-2B-1R</i> : CCGTGTCTTTTGCCTTTTACTACT	60	1150
	<i>GRF-2B-2F</i> : GTCTTGTCCAGAGTGGCTCTAAG <i>GRF-2B-2R</i> : ACTACTCCACTTTTTAGCCTGGG	60	1152
	<i>GRF-2B-3F</i> : CCGGTCATTTGTTAATCGTCTCC <i>GRF-2B-3R</i> : AAAACAGCAAGTGATCAGCAGGA	60	1155
	<i>GRF-2B-4F</i> : CGTTC AAGAAAGCCTGTGGAAA <i>GRF-2B-4R</i> : ACAAAAACAAAAGGGACATGGCAA	60	1181
	<i>GRF-2B-5F</i> : TTTACCGAAGCTCCGTCTTTGTA <i>GRF-2B-5R</i> : CTTCGGCAAAAATCAGCAGAGAT	60	880
	<i>GRF-2B-6F</i> : GAGGGAGCCTCTGTCCTTCTTC <i>GRF-2B-6R</i> : TATTTCAACAGTAATTGCGCGGG	60	611

3.4.2 Полиморфизмы гена *TaGRF3-2B*

У секвенированных образцов пшеницы нами было обнаружено 5 вариантов промотора гена (таблица 10). Первый вариант (I) — у сортов пшеницы Гром, Протон, Дока, Сила, Аль-Муруж, Фишт и Старшина — не отличался от референсной последовательности у сорта Chinese Spring. Второй вариант (II) — у сорта Алтиго — обнаружена 4-нуклеотидная делеция на расстоянии 176...179 оснований по референсной последовательности до старт-кодона и однонуклеотидный полиморфизм G729C. Третий вариант (III) — у сорта Ирак — отличался по 9 однонуклеотидным полиморфизмам на расстоянии 522...1120 нуклеотидов до старт-кодона, а также полиморфизмом C55T в 5'-нетранслируемой области. Четвёртый вариант (IV) — у сортов Вид, Стан и Роми — наиболее существенно отличался от остальных. В нём наблюдалось более 37 однонуклеотидных полиморфизмов, делеция около 50 нуклеотидов с заменой их на новые 26 нуклеотидов на расстоянии примерно 320...376 перед старт-кодоном, инсерция 27 нуклеотидов между основаниями 1001 и 1002 перед старт-кодоном по референсной последовательности. Пятый вариант (V) промотора был схож с четвёртым и отличался от него по двум SNP — T276C и T293C — и был обнаружен у сорта Стан у одного из растений в гетерозиготном состоянии.

Таблица 10. Количество общих сайтов связывания транскрипционных факторов между вариантами промотора гена *TaGRF3-2B* по прогнозу PlantPAN 3.0

		Вариант промотора*				
		I	II	III	IV	V
Вариант промотора	I	173	173	166	134	134
	II		173	166	134	134
	III			169	129	129
	IV				143	142
	V					142

* — пояснения в тексте

Четвёртый и пятый варианты промотора по прогнозу PlantPAN 3.0 отличаются от остальных по большому числу сайтов связывания транскрипционных факторов. Эти отличия должны существенно влиять на экспрессию гена. Для определения сайтов связывания транскрипционных факторов использовались данные по всем видам злаков, присутствующим в базе PlantPAN 3.0 (*Brachypodium distachyon*, *Oryza sativa*, *Zea mays*, *Sorghum bicolor*).

В кодирующей последовательности гена *TaGRF3-2B* наиболее значимо отличался аллель у сорта Ирак. При этом полиморфизм G237T во втором экзоне приводит к аминокислотной замене Q39H. По прогнозу PROVEAN данная аминокислотная замена не имеет функциональной значимости (score=-0,278). У сортов Вид и Роми, в обоих случаях в гетерозотном состоянии была обнаружена делеция триплета нуклеотидов, приводящая к потере аминокислоты F307 в первичной структуре белка. По прогнозу PROVEAN данная потеря аминокислоты, скорее всего, не влияет значимо на функцию белка (score=-2,353).

В некодирующей части гена были обнаружены несколько полиморфизмов. Однонуклеотидные отличия чаще встречались в последовательности интронов у сорта Ирак. Во втором интроне был обнаружен часто варьирующий полиморфизм G602C: вариант «С» — Старшина; вариант «G» — Вид, Стан, Аль-Муруж, Ирак; оба варианта «G» и «С» — Гром, Алтиго, Протон, Дока, Фишт. В третьем интроне были обнаружены две делеции размером 10 (2551...2560) и 20 (2619...2638) пар оснований, а также полиморфизм T2654C — все вместе встречающиеся у сортов Вид и Роми.

3.4.3 Маркер на аллельные варианты гена *TaGRF3-2B*

Для детекции делеции в промоторе, характерной для сортов Вид, Стан и Роми, нами были подобраны фланкирующие субгеном-специфичные праймеры GRF-2B-Pro-F: 5'-CCCCACGCCGATTTTTAGC-3', GRF-2B-Pro-R: 5'-CAGGGTTCCATCTTAGAGCCA-3' (рисунок 7). У сортов Вид, Стан и Роми ПЦР-продукт, получаемый с этими праймерами, имеет размер 161 пар оснований, у остальных сортов — 188 п.н. Результаты ПЦР могут быть детектированы путем электрофореза в агарозном геле.

При экспериментальной апробации маркера GRF-2B-Pro нами были амплифицированы фрагменты ожидаемого размера — 188 и 161 п.н. (Приложение Е) (рисунок 38).

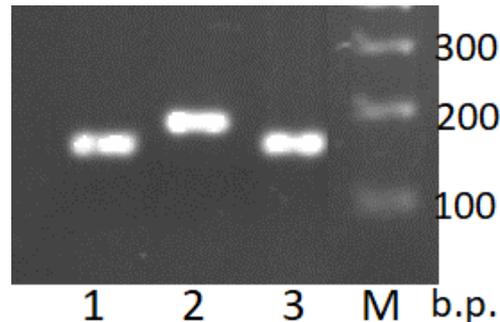


Рисунок 38. Пример амплификации маркера GRF-2B-Pro. Дорожки: 1 — Вид, 2 — Гром, 3 — Стан. М — маркер молекулярного веса «Синтол-100 п.н.»

Не было выявлено связи аллельных вариантов гена *TaGRF3-2B* с фенотипическими признаками пшеницы.

3.5 Молекулярно-генетический анализ гена *TaGRF3-2D*

3.5.1 Секвенирование гена *TaGRF3-2D*

Последовательность гена была секвенирована у 18 сортов пшеницы, включающих в себя сорта Гром, Алтиго, Алексеич, Дока, L.2877k58, Аль-Муруж, Фишт, Ирак, Новосибирская 67, Протон, Роми, Саратовская 29, Сила, Стан, Томуз 3, Васса, Велена и Вид. Также в исследование был включен один образец *Aegilops tauschii* ssp. *tauschii* (К-896). Амплификацию проводили с помощью подобранных нами субгеном-специфичных праймеров (таблица 11).

Таблица 11. Праймеры для амплификации фрагментов гена *TaGRF3-2D*

Ген	Праймеры, 5'→3'	Tm, °C	Размер продукта, п.н.
<i>TaGRF-2D</i>	GRF-2D-1F: CCCGTCATCAAGTGACAACCTCAG GRF-2D-1R: GCCGTGCTTTTGCCTTTTATTAGT	61	1223
	GRF-2D-2F: CTCCGGTGGTGAACCTTTGTTTTA GRF-2D-2R: TACACCTGAATCTCTCGATCCCA	60	1009
	GRF-2D-3F: GGCGCTCATCTACAAGTACCTC GRF-2D-3R: CGACGGGTACAAATCAAATCAGG	60	903
	GRF-2D-4.1F: ACAGACAGATAGATCCAGGACGA GRF-2D-4.1R: CACATGTTATGGGCCACTTCATC	60	676
	GRF-2D-4.2F: CGGAAACAAGGATTTTCAGGTGAT GRF-2D-4.2R: AGTGA CTCTCGTACGGAGCAAATA	60	643
	GRF-2D-5F: TCTGCCTGCAAGAGATGAAACT GRF-2D-5R: AGACAAAACAAAAGGGACATAGCC	60	697
	GRF-2D-6F: TGCCAATCATGCTTGCTTAGATG GRF-2D-6R: CTCTCAACTCTACCCGGCCAT	60	1172
	GRF-2D-7F: CCTGTCATTGTAGTAGGGTTGCT GRF-2D-7R: CCATCATCAAAGGAGGATGCTG	60	1342

3.5.2 Полиморфизмы гена *TaGRF3-2D*

Последовательность гена *TaGRF3-2D* оказалась высоко консервативной среди данных образцов пшеницы. Полиморфизм в изучаемой группе сортов был обнаружен только в виде делеции 12 нуклеотидов (двух повторов GCAGCC) в микросателлите в 5'-нетранслируемой области гена (рисунок 39). Остальная часть гена и его промотор были идентичны у всех 18 сортов пшеницы. Делеция двух повторов GCAGCC была обнаружена у сортов Алексеич, Алтиго, Дока и L.2877k58.

```

*           1280           *           1300           *           1320           *           1340           *
Alekseich   : GCAGCAGCCGCAGCC-----GCAGCAGAGGAGAGAGAGAGAGCGGCATATATGGCGATGCCCTTTGCCTCCCTGTGCGCGGCA : 1338
Altigo      : GCAGCAGCCGCAGCC-----GCAGCAGAGGAGAGAGAGAGAGCGGCATATATGGCGATGCCCTTTGCCTCCCTGTGCGCGGCA : 1338
Doka       : GCAGCAGCCGCAGCC-----GCAGCAGAGGAGAGAGAGAGAGCGGCATATATGGCGATGCCCTTTGCCTCCCTGTGCGCGGCA : 1338
Soberbash  : GCAGCAGCCGCAGCC-----GCAGCAGAGGAGAGAGAGAGAGCGGCATATATGGCGATGCCCTTTGCCTCCCTGTGCGCGGCA : 1338
Al_Murooj  : GCAGCAGCCGCAGCCGCAGCCGCAGCCGCAGCCGCAGCAGAGGAGAGAGAGAGAGCGGCATATATGGCGATGCCCTTTGCCTCCCTGTGCGCGGCA : 1350
Fisht      : GCAGCAGCCGCAGCCGCAGCCGCAGCCGCAGCAGAGGAGAGAGAGAGAGCGGCATATATGGCGATGCCCTTTGCCTCCCTGTGCGCGGCA : 1350
Grcm       : GCAGCAGCCGCAGCCGCAGCCGCAGCCGCAGCAGAGGAGAGAGAGAGAGCGGCATATATGGCGATGCCCTTTGCCTCCCTGTGCGCGGCA : 1350
Irak       : GCAGCAGCCGCAGCCGCAGCCGCAGCCGCAGCAGAGGAGAGAGAGAGAGCGGCATATATGGCGATGCCCTTTGCCTCCCTGTGCGCGGCA : 1350
Novosibirskaya67 : GCAGCAGCCGCAGCCGCAGCCGCAGCCGCAGCAGAGGAGAGAGAGAGAGCGGCATATATGGCGATGCCCTTTGCCTCCCTGTGCGCGGCA : 1350
Proton     : GCAGCAGCCGCAGCCGCAGCCGCAGCCGCAGCAGAGGAGAGAGAGAGAGCGGCATATATGGCGATGCCCTTTGCCTCCCTGTGCGCGGCA : 1350
Rcmym      : GCAGCAGCCGCAGCCGCAGCCGCAGCCGCAGCAGAGGAGAGAGAGAGAGCGGCATATATGGCGATGCCCTTTGCCTCCCTGTGCGCGGCA : 1350
Saratovskaya29 : GCAGCAGCCGCAGCCGCAGCCGCAGCCGCAGCAGAGGAGAGAGAGAGAGCGGCATATATGGCGATGCCCTTTGCCTCCCTGTGCGCGGCA : 1350
Sila       : GCAGCAGCCGCAGCCGCAGCCGCAGCCGCAGCAGAGGAGAGAGAGAGAGCGGCATATATGGCGATGCCCTTTGCCTCCCTGTGCGCGGCA : 1350
Stan       : GCAGCAGCCGCAGCCGCAGCCGCAGCCGCAGCAGAGGAGAGAGAGAGAGCGGCATATATGGCGATGCCCTTTGCCTCCCTGTGCGCGGCA : 1350
Tcmuz3     : GCAGCAGCCGCAGCCGCAGCCGCAGCCGCAGCAGAGGAGAGAGAGAGAGCGGCATATATGGCGATGCCCTTTGCCTCCCTGTGCGCGGCA : 1350
Vassa      : GCAGCAGCCGCAGCCGCAGCCGCAGCCGCAGCAGAGGAGAGAGAGAGAGCGGCATATATGGCGATGCCCTTTGCCTCCCTGTGCGCGGCA : 1350
Velena     : GCAGCAGCCGCAGCCGCAGCCGCAGCCGCAGCAGAGGAGAGAGAGAGAGCGGCATATATGGCGATGCCCTTTGCCTCCCTGTGCGCGGCA : 1350
Vid        : GCAGCAGCCGCAGCCGCAGCCGCAGCCGCAGCAGAGGAGAGAGAGAGAGCGGCATATATGGCGATGCCCTTTGCCTCCCTGTGCGCGGCA : 1350
CS_TaGrf3_2D : GCAGCAGCCGCAGCCGCAGCCGCAGCCGCAGCAGAGGAGAGAGAGAGAGCGGCATATATGGCGATGCCCTTTGCCTCCCTGTGCGCGGCA : 1350
exons      : GCAGCAGCCGCAGCCGCAGCCGCAGCCGCAGCAGAGGAGAGAGAGAGAGCGGCATATATGGCGATGCCCTTTGCCTCCCTGTGCGCGGCA : 233
CDS        : -----ATGGCGATGCCCTTTGCCTCCCTGTGCGCGGCA : 33

```


выбрав праймеры, которые обнаруживают выявленную вставку/делецию в гене *TaGRF3-2D*. В результате проверки полученного маркера GRF-2D-SSR на 18 сортах пшеницы мы показали, что у сортов Алексеич, Алтиго, Дока и L.2877k58 амплифицируется фрагмент 238 п.н., у остальных сортов — фрагмент 250 п.н., что соответствует данным секвенирования. Среди коллекции пшеницы также выявлено только два типа фрагментов: 238 п.н. у 26 сортов и 250 п.н. у 53 сортов (Приложение Е).

3.5.4 Эффекты аллелей гена *TaGRF3-2D* на хозяйственно-ценные признаки пшеницы

Мы оценили связь между аллельным состоянием гена *TaGRF3-2D* и массой зерна, а также его размером в наборе из 20 селекционных линий мягкой озимой пшеницы (Полевая опытная станция академии имени К.А.Тимирязева) (таблица 12). Установлено, что линии с 5'-UTR-238 имеют более высокие значения массы 1000 зёрен ($p=0,029$) и длины зерна ($p=0,022$) по сравнению с линиями с 5'-UTR-250.

Таблица 12. Параметры зерна при различных аллельных состояниях гена *TaGRF3-2D*, идентифицированных с помощью маркера *GRF-2D-SSR*, и аллелях генов *Rht-B1* и *Ppd-D1*

№	Линия	<i>TaGRF3-2D</i>	<i>Rht-B1</i>	<i>Ppd-D1</i>	Длина зерна, см	Ширина зерна, см	Масса 1000 зёрен, г
1.	3h	250	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	4,7	2,1	33,7
2.	4h	250	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	4,9	2,1	35,9
3.	5h	250	<i>Rht-B1b</i>	<i>Ppd-D1b</i>	4,5	2,1	32,4
4.	6h	238	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	5,0	2,1	35,3
5.	20h	250	<i>Rht-B1b</i>	<i>Ppd-D1b</i>	4,9	2,1	32,5
6.	24h	250	<i>Rht-B1b</i>	<i>Ppd-D1b</i>	4,3	2,2	33,8
7.	25h	238	<i>Rht-B1b</i>	<i>Ppd-D1a</i>	5,1	2,4	31,7
8.	27h	238	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	5,0	2,2	38,5
9.	32h	250	<i>Rht-B1e</i>	<i>Ppd-D1b</i>	5,4	2,4	34,2
10.	33h	250	<i>Rht-B1b</i>	<i>Ppd-D1a</i>	4,7	2,1	34,4
11.	39h	238	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	4,9	2,2	38,0
12.	50h	238	<i>Rht-B1b</i>	<i>Ppd-D1a</i>	5,4	2,4	32,5
13.	52h	250	<i>Rht-B1b</i>	<i>Ppd-D1a</i>	5,0	2,4	31,7
14.	56h	238	<i>Rht-B1b</i>	<i>Ppd-D1b</i>	4,9	2,2	35,7
15.	76h	238	<i>Rht-B1b</i>	<i>Ppd-D1a</i>	5,5	2,3	32,5
16.	99h	238	<i>Rht-B1b</i>	<i>Ppd-D1a</i>	4,9	2,1	36,2
17.	104h	238	<i>Rht-B1b</i>	<i>Ppd-D1b</i>	5,3	2,6	38,9
18.	109h	238	<i>Rht-B1b</i>	<i>Ppd-D1a</i>	5,5	2,5	38,0
19.	110h	250	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	5,2	2,4	34,0

№	Линия	<i>TaGRF3-2D</i>	<i>Rht-B1</i>	<i>Ppd-D1</i>	Длина зерна, см	Ширина зерна, см	Масса 1000 зёрен, г
20.	138h	238	<i>Rht-B1b</i>	<i>Ppd-D1a</i>	5,8	2,5	37,4

Можно предположить, что в современных сортах и линиях пшеницы произошло отсеивание некоторых аллельных вариантов гена *TaGRF3-2D* в процессе селекционного отбора, что привело к сокращению генетического разнообразия и слабому эффекту аллельных вариантов на фенотипическое проявление

3.5.5 Изучение коллекции *Aegilops tauschii* на аллельное состояние гена *TaGRF3-2D*

Разработанный нами маркер GRF-2D-SSR был использован для скрининга коллекции *Ae. tauschii*. В результате было выявлено два типа фрагментов Идентифицированные аллельные варианты 5'-UTR были обозначены как 5'-UTR-244 и 5'-UTR-250 (таблица 13). Среди коллекции *Ae. tauschii* не было выявлено аллельного варианта 5'-UTR-238, обнаруженного у пшеницы.

Таблица 13. Образцы *Ae. tauschii* и их аллельные варианты гена *GRF-2D*, идентифицированные с помощью маркера GRF-2D-SSR

	Образец <i>Aegilops tauschii</i>	Происхождение	Аллельное состояние гена <i>TaGRF-2D</i>
1.	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> К-896	Афганистан	5'-UTR-244
2.	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> К-527	Армения	5'-UTR-244
3.	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>typica</i> К-3187	Армения	5'-UTR-250
4.	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> К-2271	Армения (Котайкская область)	5'-UTR-250
5.	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> КТ 120-13	Китай	5'-UTR-244
6.	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> КТ 120-10	Китай	5'-UTR-250
7.	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> К-1216	Грузия	5'-UTR-244
8.	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> К-1336	Казахстан	5'-UTR-244
9.	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> С 21-5143	Пакистан	5'-UTR-244
10.	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> var. <i>typica</i> KU-2001	Пакистан	5'-UTR-244

	Образец <i>Aegilops tauschii</i>	Происхождение	Аллельное состояние гена <i>TaGRF-2D</i>
11.	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> var. <i>anathera</i> KU-2003	Пакистан	5'-UTR-244
12.	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> K-1657	Палестина	5'-UTR-244
13.	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> K-1770	Россия (Дагестан)	5'-UTR-244
14.	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> var. <i>typica</i> K-428	Туркменистан	5'-UTR-244
15.	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> C 21-5144	Туркменистан	5'-UTR-244
16.	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> C 21-4030	Неизвестно	5'-UTR-244
17.	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> K-865	Неизвестно	5'-UTR-244
18.	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> K-396	Узбекистан	5'-UTR-244
19.	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> K-394	Узбекистан	5'-UTR-244
20.	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>strangulata</i> K-113	Азербайджан	5'-UTR-244
21.	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> K-1112	Азербайджан	5'-UTR-244
22.	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> K-1723	Азербайджан	5'-UTR-244
23.	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>strangulata</i> C 21-5129 (Praga-Ruzine)	Азербайджан	5'-UTR-244
24.	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>strangulata</i> C 21-5127	Азербайджан	5'-UTR-244
25.	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> C 21-5130	Азербайджан	5'-UTR-244
26.	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>strangulata</i> K-112	Азербайджан (Джалилабадский район)	5'-UTR-250
27.	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> K-1099	Азербайджан (Лерикский район)	5'-UTR-250
28.	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>strangulata</i> K-108	Азербайджан (Масаллинский район)	5'-UTR-250
29.	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> K-994	Афганистан	5'-UTR-244
30.	<i>Ae. tauschii</i> var. <i>meyeri</i> K-608	Грузия	5'-UTR-244
31.	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>strangulata</i> K-4056	Иран	5' UTR-250
32.	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>strangulata</i> K-1662	Иран	5'-UTR-250
33.	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> K-4049	Иран	5'-UTR-244
34.	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>strangulata</i> C 21-5118	Иран	5'-UTR-250

	Образец <i>Aegilops tauschii</i>	Происхождение	Аллельное состояние гена <i>TaGRF-2D</i>
35.	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>strangulata</i> KU-2074	Иран	5'-UTR-250
36.	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> K-4564	Сирия	5'-UTR-244
37.	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>tauschii</i> Ae - 111040	Сирия	5'-UTR-244

3.5.6 Создание SSR маркера для мультиплексной ПЦР на полиморфизм генов *TaGRF3-2A*, *TaGRF3-2B*, *TaGRF3-2D* у мягкой пшеницы

Аmplификацию проводили в двух комбинациях маркеров, одна из которых давала амплификацию фрагментов для А и D геномов (GRF-2AD-SSR-F + GRF-2AD-SSR-R FAM), вторая для В генома (GRF-2AD-SSR-R FAM + GRF-2B-SSR-F). ПЦР проводилась в объёме смеси 25 мкл, содержащей 70 мМ Tris-HCl буфер (pH 9,3), 16,6 мМ (NH₄)₂SO₄, 2,5 мМ MgCl₂, 0,2 мМ каждого dNTP, 30 пкМ прямого и обратного праймеров (Синтол, Москва, Россия), 0,05 ед/мкл окрашенной Taq-полимеразы (ООО «Силекс», Москва, Россия), 4 нг/мкл ДНК матрицы. Условия ПЦР были следующими: 1 — 95°C 10 мин, 2 — 36 циклов 95°C 30 с, 60°C 30 с, 72°C 1 мин; и 3 — конечная элонгация 72°C 20 мин, амплификацию проводили на приборе Bio-Rad T100 (США). Качество и количество ПЦР продуктов определяли в камерах для горизонтального электрофореза Bio-Rad Sub-Cell совместно с источником питания PowerPac Basic, Bio-Rad (США) в 2% агарозном геле с буфером TBE (Tris, boric acid, EDTA) в присутствии маркера молекулярного веса М-100 (ООО «Синтол», Москва, Россия), окрашивали бромистым этидием и визуализировали с помощью системы Gel Doc XR+ (Bio-Rad Laboratories, США). Фрагментный анализ для точного определения размеров проводили в генетическом анализаторе «Нанофор 05» («Синтол», Москва, Россия).

При включении в реакционную смесь одновременно трёх маркеров, для получения фрагментов для А, В и D геномов, фрагмент для В отличался низким качеством (рисунок 41) и нами было принято решение провести оптимизацию.

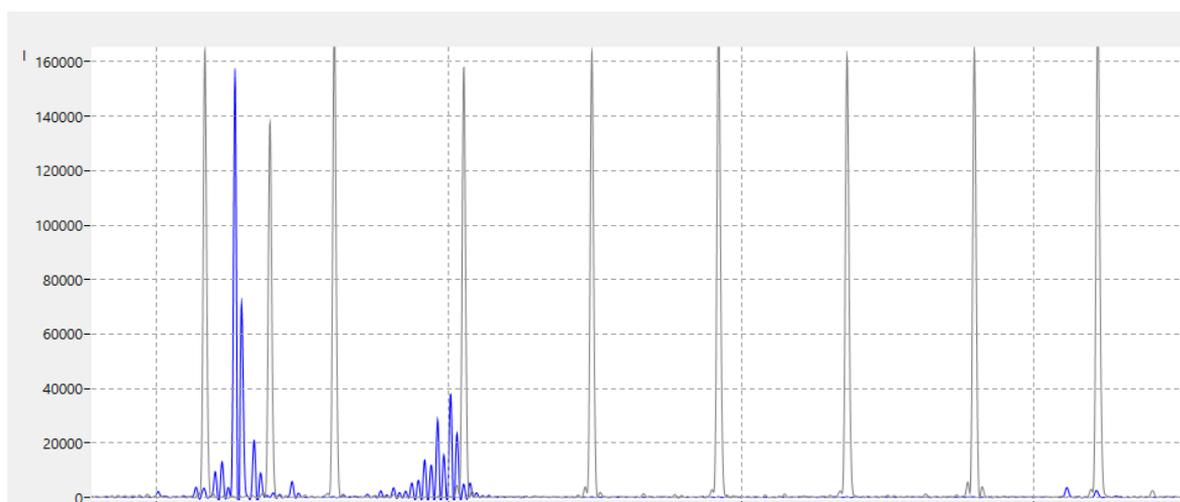


Рисунок 41. Пример фрагментного анализа с использованием маркеров GRF-2B-SSR-F + GRF-2AD-SSR-R FAM + GRF-2AD-SSR-F до оптимизации

Для фрагмента В генома (355/353 п.н.), качество которого было неудовлетворительным, при совместной постановке, было решено брать объём маркера равный 2 объёмам маркера для А и D геномов (225/213/262/260/266/258/274/254/283/270/277 п.н.). В результате качество фрагментов 355/353 В генома стало достаточным для точной детекции (рисунок 42).

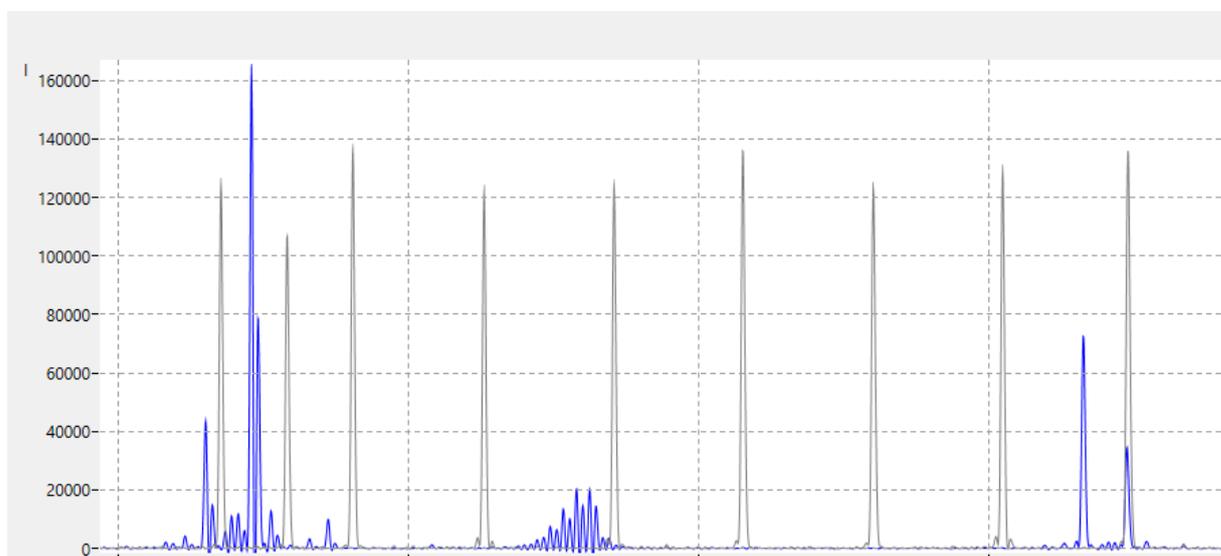


Рисунок 42. Пример фрагментного анализа с использованием маркеров GRF-2B-SSR-F + GRF-2AD-SSR-R FAM + GRF-2AD-SSR-F после оптимизации

Последовательности праймеров:

GRF-2AD-SSR-F: 5'-TCTCACCAGGCAGCAGATCG-3';

GRF-2AD-SSR-R: (FAM) 5'-ACAGGGAGGCAAAGGGCATC-3';

GRF-2B-SSR-F: 5'-GTCTTGTCCAGAGTGGCTCTAAGA-3';

3.6 Анализ взаимодействия аллелей генов короткостебельности и генов-регуляторов роста и развития

3.6.1 Взаимодействие аллелей генов *Rht-B1* и *Ddw1* у тритикале (рекомбинантные инбредные линии полученные в результате скрещивания между сортами Мудрец × Дублет и полученные в результате скрещивания между сортами Валентин 90 × Дублет)

Элементы продуктивности. Влияние генов короткостебельности на число зёрен в главном колосе в обеих популяциях показало сходные тенденции: в группе растений с генотипом *ddw1/Rht-B1b* число зёрен в колосе было несколько выше, а в группе растений с генотипом *Ddw1/Rht-B1a* оно было немного ниже, чем у *ddw1/Rht-B1a*. Также было продемонстрировано, что *Rht-B1b* значительно увеличивал количество зёрен в колосе в популяции Мудрец × Дублет на 0,29 шт. (18,96%). Масса 1000 зёрен уменьшилась в обеих популяциях при наличии аллеля *Ddw1*. В популяции Мудрец × Дублет аллель *Ddw1* снижал массу 1000 зёрен на 9,9 г (21,5%) и вместе с *Rht-B1b* на 8,4 г (18,2%) [283].

Сроки развития. Растения с аллелями *Ddw1/Rht-B1a* колосились на 5 дней позже, чем растения с *ddw1/Rht-B1a* в популяции Мудрец × Дублет [283].

Габитус растений. В популяции Валентин 90 × Дублет действие *Rht-B1b* оказало значительное влияние и уменьшило высоту растений на 11,2 см (9,4%). В то же время *Ddw1* достоверно уменьшал рост на 38,9 см (37,2%) в популяции Мудрец × Дублет и на 35,8 см (30,2%) в популяции Валентин 90 × Дублет. Для растений с генотипом *Ddw1/Rht-B1b*, никакого дополнительного влияния на уменьшение высоты обнаружено не было [283].

3.6.2 Взаимодействие аллелей генов *Vrn-B1*, *Ppd-D1* в присутствии *Rht-B1p* у пшеницы (рекомбинантные инбредные линии мягкой пшеницы полученные в результате скрещивания между образцами *Chris Mutant* x Новосибирская 67)

3.6.2.1 Однофакторный дисперсионный анализ

3.6.2.1.1 Элементы продуктивности

Ppd-D1

В нашем исследовании было отмечено для растений пшеницы с аллелем *Ppd-D1b* увеличение массы зерна с главного колоса на 11–12% и числа зёрен с главного колоса на 4 шт (12%) в 2018 году и на 5 шт (13%) — в 2019 году по сравнению с аллелем *Ppd-D1a* ($p \leq 0,05$) (Приложение Ж). Растения с аллелем *Ppd-D1b* формировали больше колосков в главном колосе в оба года полевых испытаний по сравнению с диким аллелем. Сравнивая *Ppd-D1b* и *Ppd-D1a* аллели у пшеницы, можно отметить небольшое увеличение уборочного индекса (Кхоз) у растений в 2019 году при наличии аллеля *Ppd-D1b* (Приложение Ж).

Vrn-B1

В 2018 году аллель *vrn-B1* увеличил число колосков в главном колосе на 3% ($p \leq 0,05$). Наличие аллеля *Vrn-B1a* у растений пшеницы привело к увеличению числа зёрен в главном колосе на 2 шт (5%) и массы зерна с главного колоса на 0,1 г (7%) ($p \leq 0,05$) по сравнению с аллелем *vrn-B1* в 2019 году, также увеличилась и масса зерновки на 2% ($p \leq 0,05$), что в последствии привело к увеличению и массы 1000 зёрен в этот год у растений с *Vrn-B1a* (Приложение Ж). В 2019 году в полевых условиях у пшеницы увеличивался уборочный индекс (Кхоз) на 2% ($p \leq 0,05$) у растений с генотипом *Vrn-B1a*, по сравнению с озимым аллелем *vrn-B1*, который больше способствовал развитию зелёной массы растения, чем увеличению зерновой продуктивности, что и приводило к снижению Кхоз. (Приложение Ж).

3.6.2.1.2 Сроки развития

Ppd-D1

Для 2018 года разница между аллелями *Ppd-D1b* и *Ppd-D1a* составила 1 день, в то время как в 2019 году у растений с аллелем *Ppd-D1a* была разница в числе дней от посева до

колошения и от посева до цветения в 4 дня для обоих случаев ($p \leq 0,05$) по сравнению с аллелем *Ppd-D1b* (Приложение Ж): аллель *Ppd-D1a* формировал более раннеспелые фенотипы у пшеницы.

3.6.2.1.3 Габитус растений

Ppd-D1

В нашем исследовании принимали участие растения пшеницы, полученные от скрещивания родительских образцов с разными аллельными вариантами гена *Ppd-D1*, соответственно мы смогли проверить реакцию аллелей *Ppd-D1a* и *Ppd-D1b* у растений, выращенных в двухлетнем полевом опыте. В 2019 году не было обнаружено влияния аллелей гена *Ppd-D1* на высоту растений — растения имели одинаковую высоту. В 2018 году мы отметили, что у растений с аллелем *Ppd-D1b* произошло увеличение высоты на 4,3 см (7%) ($p \leq 0,05$) (Приложение Ж). В среднем в 2018 году растения были ниже, чем в 2019 году на 3–7 см в зависимости от генотипа. Четыре верхних междоузлия и нижнее прикорневое увеличивались пропорционально, без преимущественного увеличения какого-либо одного или нескольких из них на 1–1,5 см ($p \leq 0,05$) (Приложение Ж).

3.6.2.2 Двухфакторный дисперсионный анализ

3.6.2.2.1 Элементы продуктивности

Rht-B1/Ppd-D1

В сочетании с аллелем *Ppd-D1b* у короткостебельных растений формировалось большее количество колосков в колосе: в 2018 году на 1 шт (6%), в 2019 на 1,2 шт (7.5%) больше, в сравнении с *Ppd-D1a* ($p \leq 0,05$). Самый плотный колос наблюдался у растений с генотипом *Rht-B1p/Ppd-D1b* как в 2018, так и в 2019 году.

Число зёрен у короткостебельных растений было сравнимо с растениями с диким аллелем *Rht-B1a* при наличии аллеля *Ppd-D1b*: в 2018 году у растений с генотипом *Rht-B1p/Ppd-D1b* сформировалось 38 зёрен, с *Rht-B1a/Ppd-D1b* — 38 зёрен, а с генотипом *Rht-B1a/Ppd-D1a* — 35 шт. В 2019 году у этих же генотипов сформировалось 44 шт, 42 шт и 39 шт

соответственно. В этом же году самое большое число зёрен с главного колоса было у растений с генотипом *Rht-B1p/Ppd-D1b*. Увеличилась масса зерна с главного колоса на 0,2 г (12%) в 2019 году ($p \leq 0,05$) у растений с генотипом *Rht-B1p/Ppd-D1b* (Приложение 3). Масса 1000 зёрен была больше у растений при аллеле *Rht-B1a* для двух лет полевых испытаний. В 2018 году наибольшая масса 1000 зёрен была у растений с генотипом *Rht-B1a/Ppd-D1a* — 32,9 г, а в 2019 году у растений с *Rht-B1a/Ppd-D1b* — 39,7 г. Достоверно отличались между собой генотипы при *Rht-B1p* и разным аллельном варианте гена *Ppd-D1*: в сочетании с аллелем *Ppd-D1a* масса 1000 зёрен была выше на 2 г (7%) в 2018 году ($p \leq 0,05$), а в 2019 году на 1,1 г (3%) ($p \leq 0,05$) больше, чем у растений с генотипом *Rht-B1p/Ppd-D1b* (Приложение 3). Для короткостебельных растений с разными аллелями *Ppd-D1* Кхоз был достоверно больше у растений с *Ppd-D1b* на 2,5% ($p \leq 0,05$), в сравнении с *Ppd-D1a* в 2019 году. В 2018 году наблюдалась обратная ситуация для аллелей *Ppd-D1* при наличии *Rht-B1p* (Приложение 3).

Rht-B1/Vrn-B1

Число колосков у растений было больше при аллеле *Rht-B1a* для двух лет полевых испытаний. В сочетании с аллелем *vrn-B1* у высокорослых растений было 14,8 шт колосков в 2018 году, а в 2019 году наибольшее число колосков было у растений с аллелем *Vrn-B1a* — 16 шт. Плотность колоса была выше в 2018 году у растений с генотипом *Rht-B1p/vrn-B1*, чем у всех остальных вариантов, самая низкая плотность колоса наблюдалась у растений с *Rht-B1a/Vrn-B1a*. (Приложение И). Масса зерна с главного колоса в 2018 году у короткостебельных растений была почти сравнима с высокорослыми, в сочетании с аллелем *Vrn-B1a*, в 2019 году растения с генотипом *Rht-B1p/Vrn-B1a* имели достоверно большую массу зерна с колоса, чем растения с *Rht-B1p/vrn-B1* (Приложение И). Масса 1000 зёрен достоверно отличалась у высокорослых растений и была больше при аллельном варианте *Vrn-B1a* на 1,8 г (5%), по сравнению с *vrn-B1* в 2019 году ($p \leq 0,05$). Наибольшее отличие имели растения с генотипами *Rht-B1a/Vrn-B1a* и *Rht-B1p/Vrn-B1a*, отличие составляло 2,7 г (7%) в пользу первого генотипа в 2019 году ($p \leq 0,05$) (Приложение И). Уборочный индекс был выше у растений с генотипом *Rht-B1p/Vrn-B1a* на 8% в 2018 году и на 3% в 2019 году по сравнению с *Rht-B1p/vrn-B1* ($p \leq 0,05$) (Приложение И).

3.6.2.2.2 Сроки развития

Rht-B1/Ppd-D1

Растения с аллелем *Ppd-D1a* раньше колосились на 4 дня, по сравнению с растениями с противоположным аллелем ($p \leq 0,05$). Растения с генотипом *Rht-B1p/Ppd-D1a* раньше выколашивались, чем *Rht-B1p/Ppd-D1b*: на 3 дня в 2018 году и на 4 дня в 2019 году ($p \leq 0,05$). В 2019 году цветение наступало на 5 дней раньше у растений с *Rht-B1p/Ppd-D1a*, по сравнению с *Rht-B1p/Ppd-D1b*, а в 2018 году разница была 3 дня в ту же сторону ($p \leq 0,05$) (Приложение 3).

Rht-B1/Vrn-B1

Растения с генотипом *Rht-B1p/vrn-B1* и *Rht-B1a/Vrn-B1a* отличались в наступлении фазы цветения в 3 и 4 дня в 2018 и 2019 годах соответственно, в сторону увеличения этого периода для первой группы ($p \leq 0,05$) (Приложение И).

3.6.2.2.3 Габитус растений

Rht-B1/Ppd-D1

Разница между высокорослыми растениями с генотипами *Rht-B1a/Ppd-D1a* и *Rht-B1a/Ppd-D1b* составила 6,3 см (7%) ($p \leq 0,05$) в 2019 году, а в 2018 году высота растений с этими генотипами была почти одинаковой. Разница между короткостебельными растениями с генотипами *Rht-B1p/Ppd-D1a* и *Rht-B1p/Ppd-D1b* составила 3,2 см (6%) в 2018 году и 2 см (3%) в 2019 году ($p \leq 0,05$). Самые низкорослые растения — с высотой 52,3 см в 2018 году и 59,7 см в 2019 году — обладали генотипом *Rht-B1p/Ppd-D1a* (Приложение 3). В 2018 году формирование коротких междоузлий было характерно для растений, несущих аллель *Rht-B1p* совместно с *Ppd-D1a*, а в 2019 году — для растений с *Rht-B1p/Ppd-D1b* (Приложение 3).

Rht-B1/Vrn-B1

Самые низкорослые растения были с генотипом *Rht-B1p* в 2018 году в сочетании с *vrn-B1*, а в 2019 году в сочетании с аллелем *Vrn-B1a*: высота растений составила 51,4 и 58,0 см соответственно (Приложение И).

3.6.3 Взаимодействие аллелей генов *Ddw1* и *Vrn-A1* у тритикале (рекомбинантные инбредные линии полученные в результате скрещивания между сортами Хонгор x Дублет)

3.6.3.1 Однофакторный дисперсионный анализ

3.6.3.1.1 Элементы продуктивности

Vrn-A1

У растений тритикале с аллелем *Vrn-A1a* в 2019 году увеличилась длина колоса на 5% и число колосков на 2% ($p \leq 0,05$). Для этого года также было отмечено увеличение числа зёрен с колоса на 4 шт (10%), массы 1000 зёрен на 2 г (3%) ($p \leq 0,05$). В 2018 году аллели *Vrn-A1* не оказали ни положительного, ни отрицательного влияния на эти признаки (Приложение К). Увеличение Кхоз на 9% ($p \leq 0,05$) произошло у растений тритикале с аллелем *Vrn-A1a*, но только в 2018 году (Приложение К).

3.6.3.1.2 Сроки развития

Vrn-A1

В нашем исследовании растения тритикале при аллельном варианте *Vrn-A1a* достоверно раньше выколашивались и цвели в 2018 году на 3 и 4 дня ($p \leq 0,05$) соответственно, а в 2019 году разница составила 2 дня ($p \leq 0,05$), в сравнении с аллелем *Vrn-A1b* (Приложение К).

3.6.3.1.3 Габитус растений

Vrn-A1

В 2019 году в условиях полевого опыта было отмечено, что у растений тритикале с аллелем *Vrn-A1b* высота была меньше на 8,3 см (11%), чем у растений с *Vrn-A1a* ($p \leq 0,05$), в 2018 растения тритикале с разными аллельными вариантами *Vrn-A1* были почти одинаковой высоты (75–76 см) (Приложение К). В 2019 году аллель *Vrn-A1b* достоверно уменьшил длину всех междоузлий кроме 1-го нижнего (прикорневого) междоузлия. Сильнее всех уменьшилось подколосовое междоузлие — на 4,5 см (19%) ($p \leq 0,05$) (Приложение К).

3.6.3.2 Двухфакторный дисперсионный анализ

3.6.3.2.1 Элементы продуктивности

Ddw1/Vrn-A1

При наличии аллеля *Ddw1* масса зерна с главного колоса была выше в совокупности с *Vrn-A1a* в 2018 году, а в 2019 году — с *Vrn-A1b*, также как и число зёрен, и масса 1000 зёрен ($p \geq 0,05$) (Приложение Л). Основные отличия были между группами генотипов *ddw1* и *Ddw1*. Наивысшие показатели всегда были у растений с аллелем *ddw1*. Разница между *ddw1/Vrn-A1b* и *Ddw1/Vrn-A1b* составила 6,4 г (19%) ($p \leq 0,05$) в 2018 году и 7,7 г (16%) ($p \leq 0,05$) в 2019 году; разница между *ddw1/Vrn-A1b* и *Ddw1/Vrn-A1a* была 5,8 г (17%) в 2018 году и 8,5 г (18%) в 2019 году ($p \leq 0,05$).

У растений с аллелем *Vrn-A1a* показатель Кхоз был выше, чем с аллелем *Vrn-A1b*, как для высокорослых, так и для низкорослых растений. Самый высокий Кхоз был у растений с генотипом *Ddw1/Vrn-A1a* в оба года. Разница между высокорослыми растениями тритикале *ddw1/Vrn-A1b* и *ddw1/Vrn-A1a* составила 6% в 2018 году и 4% в 2019 году ($p \leq 0,05$), в пользу генотипа с аллелем *Vrn-A1a*. Для короткостебельных растений с генотипами *Ddw1/Vrn-A1b* и *Ddw1/Vrn-A1a* разница составила 3% ($p \geq 0,05$) в 2018 году и 4% ($p \leq 0,05$) в 2019 году, также в пользу генотипа с аллелем *Vrn-A1a* (Приложение Л).

3.6.3.2.2 Сроки развития

Ddw1/Vrn-A1

У короткостебельных растений (*Ddw1*) при наличии *Vrn-A1a* колошение наступало на 7 дней раньше в 2018 году ($p \leq 0,05$) и на 3 дня раньше в 2019 году ($p \leq 0,05$). Для высокорослых растений различные аллельные варианты гена *Vrn-A1* приводили к сокращению сроков от посева до колошения на 2 и 1 день в 2018 и 2019 годах ($p \leq 0,05$), соответственно (Приложение Л). Цветение у короткостебельных форм (*Ddw1*) при наличии *Vrn-A1a* наступало на 8 дней раньше в 2018 году ($p \leq 0,05$) и на 3 дня раньше в 2019 году ($p \leq 0,05$). Растения тритикале с генотипом *Ddw1/Vrn-Aa* имели почти такие же сроки вегетации, что и *ddw1/Vrn-A1a*, это показывает положительный компенсаторный эффект аллеля *Vrn-A1a* по отношению к *Ddw1*.

3.6.3.2.3 Габитус растений

Ddw1/Vrn-A1

В 2018 году высота у растений тритикале имеющих *ddw1* или *Ddw1* не изменялась от аллельного состояния гена *Vrn-A1* (Приложение Л). В 2019 году как у высокорослых (*ddw1*), так и у низкорослых (*Ddw1*) растений тритикале при наличии аллеля *Vrn-A1b* высота была ниже. Разница между генотипами *ddw1/Vrn-A1b* и *ddw1/Vrn-A1a* составила 7,1 см (8%) ($p \leq 0,05$) в 2019 году, а между генотипами *Ddw1/Vrn-A1b* и *Ddw1/Vrn-A1a* составила 1,5 см (2%) ($p \geq 0,05$) в 2019 году, в сторону уменьшения высоты для генотипов с *Vrn-A1b*. В 2018 году у короткостебельных растений (*Ddw1*) при разном аллельном варианте *Vrn-A1* достоверно менялась длина только 1-го верхнего (подколосового) междоузлия: на 2,6 см (14%) ($p \leq 0,05$) меньше для аллеля *Vrn-A1b*. В 2019 году для подколосового междоузлия и для 2-го нижнего междоузлия был достоверный эффект у растений с генотипом *Ddw1/Vrn-A1b*: уменьшение длины на 2,3 см (11%) ($p \leq 0,05$) и увеличение длины на 0,3 см (6%) ($p \leq 0,05$), соответственно (Приложение Л).

3.7 ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Нами были получены уникальные нуклеотидные последовательности генов *TaGRF3* для набора сортов мягкой пшеницы, а также *Ae. tauschii* (только для *TaGRF3-2D*). На базе полученных у 19 сортов мягкой пшеницы нуклеотидных последовательностей гена *TaGRF3-2A*, а также у пшеницы спельты PI428198 (*Triticum spelta* L.), дикой полбы *Zavitan* (*Triticum dicoccoides* (Koern. ex Aschers. Et Graebn.) Schweinf.) и пшеницы Урарту (*Triticum urartu* Thum. ex Gandil.) нами были разработаны молекулярные маркеры на выявленные полиморфизмы. Для детекции 9-нуклеотидной делеции во втором экзоне гена *TaGRF3-2A*, приводящей к потере трёх аминокислотных остатков GRF-2A-Q41-Q43 и свойственной только сорту пшеницы Новосибирская 67, были подобраны субгеном-специфичные фланкирующие праймеры — GRF-2A-Q41. Для детекции однонуклеотидного полиморфизма G495T в 3-м экзоне гена *TaGRF3-2A*, приводящего к аминокислотной замене GRF-2A-Q165H, были подобраны фланкирующие праймеры — GRF-2A-Q165.

Показано, что аллельные варианты гена *TaGRF3-2A* у пшеницы и тритикале имеют влияние на хозяйственно-ценные признаки. В коллекции мягкой пшеницы аллель *TaGRF3-2Ab* присутствовал почти у 39% образцов и был ассоциирован с более ранним колошением, высокой массой зерна и высоким содержанием белка в зерне. Выявлена значимая связь между микросателлитным маркером для *TaGRF3-2A* и агрономическими признаками пшеницы. Аллель *TaGRF3-2Aa(339)* на рекомбинантных инбредных линиях пшеницы показал положительную связь с элементами продуктивности растений: число колосков в колосе, масса 1000 зёрен, а аллель *TaGRF3-2Aa(330)* был ассоциирован со снижением высоты и увеличением уборочного индекса. У тритикале на рекомбинантных инбредных линиях показано, что аллель *TaGRF3-2A(274)* имел положительную связь с элементами продуктивности: число колосков в колосе, уборочный индекс, а также сокращал сроки от посева до колошения и цветения, а аллель *TaGRF3-2A(262)* способствовал снижению высоты растений тритикале.

В нашей работе показано, что у сорта Новосибирская 67 есть редкая мутация гена *TaGRF3-2A* — делеция девяти нуклеотидов во втором экзоне — не обнаруженная нами ни у одного другого изучаемого сорта, приводящая к делеции трёх остатков глутамина из белковой молекулы, обозначенная как аллель *TaGRF3-2Ad*. Мы предполагаем, что эта мутация возникла в результате искусственного мутагенеза и могла придать некоторые адаптивные признаки сорту Новосибирская 67.

На выявленные полиморфизмы гена *TaGRF3-2B*, полученные при секвенировании 11 сортов мягкой пшеницы, мы выбрали фланкирующие субгеном-специфичные праймеры GRF-

2B-Pro, которые позволяют детектировать делецию в промоторе, характерную для сортов Вид, Стан и Роми. Не было выявлено связи аллельных вариантов гена *TaGRF3-2B* с фенотипическими признаками пшеницы и тритикале.

Единственной полиморфной областью *TaGRF3-2D* среди 18 проанализированных нами сортов пшеницы была 5'-нетранслируемая область (5'-UTR). Мы разработали маркер GRF-2D-SSR, выбрав праймеры, которые обнаруживают выявленную вставку/делецию в гене *TaGRF3-2D*. В коллекции пшеницы было выявлено два варианта амплификации маркера: 238 п.н. и 250 п.н., в то время как на коллекции *Ae. tauschii* — 244 п.н. и 250 п.н. Установлено, что линии пшеницы с 5'-UTR-238 имеют более высокие значения массы тысячи зёрен и длины зерна по сравнению с линиями с 5'-UTR-250. Таким образом, аллель 5'-UTR-238 мог возникнуть в ходе эволюционных процессов внутри генома гексаплоидной пшеницы. Также нами создан маркер для мультиплексной ПЦР на полиморфизм генов *TaGRF3-2A*, *TaGRF3-2B*, *TaGRF3-2D*.

Создан новый кодоминантный маркер CAPS для определения аллельного состояния гена *Ddw1* с использованием эндонуклеаз рестрикции *Mnl* I, *Rsa* I, *Bso*31 I. Применение этого маркера возможно в любой лаборатории, где освоен метод ПЦР, без дополнительного дорогостоящего оборудования и проведения фрагментного анализа.

Аллель *Rht-B1p* в двухлетнем полевом опыте снижал высоту яровой пшеницы до 30%, снижал массу 1000 зёрен до 17%, уменьшал число зёрен с главного колоса до 7%, уменьшал массу зерна с главного колоса до 22%, увеличивал уборочный индекс до 10%, увеличивал количество дней от посева до цветения и колошения в среднем на 2 дня. Алели *Ppd-D1b*, *Vrn-B1a*, *TaGRF3-2Aa(339)* в полевом опыте у яровой пшеницы показали компенсаторный эффект на признаки продуктивности для аллеля *Rht-B1p*: имели положительное влияние на массу зерна с колоса, число зёрен с колоса и массу 1000 зёрен.

Аллель *Ddw1* в двухлетнем полевом опыте снижал высоту яровой тритикале на 33%, снижал массу 1000 зёрен до 17%, уменьшал массу зерна с главного колоса до 19%, увеличивал уборочный индекс на 9%, увеличивал количество дней от посева до цветения и колошения на 3–5 дней. Аллели *TaGRF3-2A(274)* и *Vrn-A1a* в полевом опыте у яровой тритикале показали компенсаторный эффект на признаки продуктивности для аллеля *Ddw1*: имели положительное влияние на массу зерна с колоса, число зёрен с колоса и массу 1000 зёрен, уборочный индекс, сокращали сроки развития.

ВЫВОДЫ

1. Секвенированы нуклеотидные последовательности функциональных генов *TaGRF3-2A*, *TaGRF3-2B* и *TaGRF3-2D*, включая 5'- и 3'-нетранслируемые и промоторные области, у набора фенотипически различающихся образцов пшеницы. Наиболее полиморфными оказались 5'-нетранслируемая и промоторная области изучаемых генов.
2. На основании выявленных полиморфизмов был создан набор молекулярных маркеров, позволяющий идентифицировать аллельные варианты генов *TaGRF3-2A*, *TaGRF3-2B* (у пшеницы и тритикале) и *TaGRF3-2D* (только у пшеницы), в том числе мультиплексный маркер для идентификации аллельных вариантов всех трёх изучаемых генов одновременно. Созданные маркеры могут быть использованы в селекции пшеницы и тритикале.
3. В коллекции 37 образцов *Ae. tauschii* ssp. *tauschii*, *Ae. tauschii* ssp. *tauschii* var. *meyeri*, *Ae. tauschii* ssp. *tauschii* var. *typica* и *Ae. tauschii* ssp. *strangulata* были выявлены аллельные варианты гена *TaGRF3-2D* 5'-UTR-244 и 5'-UTR-250, в то время как у мягкой пшеницы – варианты 5'-UTR-238 и 5'-UTR-250. Таким образом, аллель 5'-UTR-238 мог возникнуть в ходе эволюционных процессов внутри генома гексаплоидной пшеницы, а 5'-UTR-250 был перенесён в пшеницу из *Ae. tauschii*.
4. Аллельное состояние генов *TaGRF3-2A* и *TaGRF3-2D* у пшеницы влияет на признаки продуктивности. Аллель *TaGRF3-2Ab* увеличивает урожайность зерна, сокращает сроки колошения, улучшает натуру зерна, увеличивает массу 1000 зёрен и содержание белка в зерне, по сравнению с *TaGRF3-2Aa*. Аллель 5'-UTR-238 гена *TaGRF3-2D* увеличивает массу и длину зерновки, в сравнении с 5'-UTR-250. Аллельные варианты гена *TaGRF3-2B* не влияют на признаки растений.
5. В полевых опытах в условиях Московской области (Центральный регион Нечернозёмной зоны) на рекомбинантных инбредных линиях гексаплоидной тритикале было показано статистически значимое влияние аллельного состояния гена *TaGRF3-2A* в присутствии гена короткостебельности *Ddw1* на признаки растений. Аллель *TaGRF3-2A(274)* увеличивает массу зерна с главного колоса, массу 1000 зёрен, сокращает время цветения и колошения.
6. Негативные эффекты как гиббереллин-чувствительных, так и гиббереллин-нечувствительных генов короткостебельности могут быть компенсированы правильным подбором аллельных вариантов генов-компенсаторов *TaGRF3-2A*, *Vrn-A1*, *Rht-B1* и *Ppd-D1* у пшеницы и гексаплоидной тритикале.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

Ddw1 (*dominant dwarf, доминантная карликовость*) — группа ржаных генов короткостебельности

GRF (*growth-regulating factor*) — гены регуляторы факторов роста

Rht (*Reduced height*) — группа пшеничных генов короткостебельности

Ppd (*photoperiod*) — гены чувствительности к фотопериоду

Vrn (*vernalization*) — гены яровизации

ГК (GA) — гиббереллиновая кислота

CAPS (Cleaved Amplified Polymorphic Sequences) — полиморфизм рестрикционных фрагментов амплифицированной ДНК

KASP (Kompetitive allele specific PCR) — конкурентная аллель специфичная ПЦР)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Sarwar H. The importance of cereals (Poaceae: Gramineae) nutrition in human health: A review / H. Sarwar // *Journal of Cereals and Oilseeds*. – 2013. – Т. 4. – № 3. – С. 32-35.
2. Peña R. J. Wheat for Bread and Other Foods. – URL: <http://www.fao.org/3/y4011e/y4011e0w.htm> (дата обращения: 28.03.2019). – Текст: электронный.
3. Niekerk H. Van. The world wheat book: The history of wheat breeding / H. Van Niekerk; ред. A. P. Bonjean, W. J. Angus. – 2001. – 923-936 с.
4. Igrejas G. The Importance of Wheat / G. Igrejas, G. Branlard // *Wheat Quality For Improving Processing And Human Health*. – Cham : Springer International Publishing, 2020. – С. 1-7.
5. Food and Agriculture Organization Corporate Statistical Database URL:<https://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL/visualize>.
6. Identification, distribution and effects on agronomic traits of the semi-dwarfing Rht alleles in Bulgarian common wheat cultivars / G. Ganeva, V. Korzun, S. Landjeva [и др.] // *Euphytica*. – 2005. – Т. 145. – № 3. – С. 305-315.
7. Dwarfing genes Rht4 and Rht-B1b affect plant height and key agronomic traits in common wheat under two water regimes / Y. Liu, J. Zhang, Y.-G. Hu, J. Chen // *Field Crops Research*. – 2017. – Т. 204. – С. 242-248.
8. Yan J. Effects of dwarfing genes on water use efficiency of bread wheat / J. Yan, S. Zhang // *Frontiers of Agricultural Science and Engineering*. – 2017. – Т. 4. – № 2. – С. 126.
9. Susceptibility to Fusarium head blight is associated with the Rht-D1b semi-dwarfing allele in wheat / Srinivasachary, N. Gosman, A. Steed [и др.] // *Theoretical and Applied Genetics*. – 2008. – Т. 116. – № 8. – С. 1145-1153.
10. Detection of donor effects in a rye introgression population with genome-wide prediction / G. S. Mahone, M. Frisch, E. Bauer [и др.] // *Plant Breeding*. – 2015. – Т. 134. – № 4. – С. 406-415.
11. Multiple-line cross QTL mapping for biomass yield and plant height in triticale (\times Triticosecale Wittmack) / K. V. Alheit, L. Busemeyer, W. Liu [и др.] // *Theoretical and Applied Genetics*. – 2014. – Т. 127. – № 1. – С. 251-260.
12. Identification and mapping of a new recessive dwarfing gene dw9 on the 6RL rye chromosome and its phenotypic effects / A. Grądzielewska, P. Milczarski, K. Molik, E. Pawłowska // *Plos One*. – 2020. – Т. 15. – № 3. – С. e0229564.
13. Kobylansky V. D. K. The role of the Vavilov institute of plant industry in the initiation and development of new trends in winter rye breeding in Russia / V. D. K. Kobylansky, O. V. S. Solodukhina // *Proceedings on applied botany, genetics and breeding*. – 2014. – Т. 176. – № 1. – С. 5-19.
14. Stojałowski S. Phenotypic effect and chromosomal localization of Ddw3, the dominant dwarfing gene in rye (*Secale cereale* L.) / S. Stojałowski, B. Myśków, M. Hanek // *Euphytica*. – 2015. – Т. 201. – № 1. – С. 43-52.

15. Effect of a rye dwarfing gene on plant height, heading stage, and Fusarium head blight in triticale (\times Triticosecale Wittmack) / R. Kalih, H. P. Maurer, B. Hackauf, T. Miedaner // *Theoretical and Applied Genetics*. – 2014. – Т. 127. – № 7. – С. 1527-1536.
16. The influence of photoperiod genes on the adaptability of European winter wheats / A. J. Worland, A. Börner, V. Korzun [и др.]. – 1997. – С. 517-526.
17. Molecular analysis of the triticale lines with different Vrn gene systems using microsatellite markers and hybridization in situ / I. N. Leonova, O. B. Dobrovol'skaia, L. N. Kminskaia [и др.] // *Genetika*. – 2005. – Т. 41. – № 9. – С. 1236-43.
18. Emtseva M. V. The use of Vrn genes for creation of triticale forms with different length of vegetation period / M. V. Emtseva // *Sel'skokhozyaistvennaya Biologiya*. – 2020. – Т. 55. – № 1. – С. 3-14.
19. Fischer R. A. Yield Potential in a Dwarf Spring Wheat and the Effect of Shading 1 / R. A. Fischer // *Crop Science*. – 1975. – Т. 15. – № 5. – С. 607-613.
20. Fischer R. A. Number of kernels in wheat crops and the influence of solar radiation and temperature / R. A. Fischer // *The Journal of Agricultural Science*. – 1985. – Т. 105. – № 2. – С. 447-461.
21. Law C. N. A Genetic study of day-length response in wheat / C. N. Law, J. Sutka, A. J. Worland // *Heredity*. – 1978. – Т. 41. – № 2. – С. 185-191.
22. Scarth R. The location of the photoperiod gene, Ppd2 and an additional genetic factor for ear-emergence time on chromosome 2B of wheat / R. Scarth, C. N. Law // *Heredity*. – 1983. – Т. 51. – № 3. – С. 607-619.
23. Knaap E. van der. A Novel Gibberellin-Induced Gene from Rice and Its Potential Regulatory Role in Stem Growth / E. van der Knaap, J. H. Kim, H. Kende // *Plant Physiology*. – 2000. – Т. 122. – № 3. – С. 695-704.
24. Kim J. H. The AtGRF family of putative transcription factors is involved in leaf and cotyledon growth in Arabidopsis / J. H. Kim, D. Choi, H. Kende // *The Plant Journal*. – 2003. – Т. 36. – № 1. – С. 94-104.
25. Systematic Assessment of the Positive Role of Arabidopsis thaliana GROWTH-REGULATING FACTORS in Regulation of Cell Proliferation During Leaf Growth / G.-H. Lee, B. H. Lee, J.-H. Jung [и др.] // *Journal of Plant Biology*. – 2022. – Т. 65. – № 5. – С. 413-422.
26. Isolation and characterization of genes encoding GRF transcription factors and GIF transcriptional coactivators in Maize (*Zea mays* L.) / D. F. Zhang, B. Li, J. Q. Jia [и др.] // *Plant Science*. – 2008. – Т. 175. – № 6. – С. 809-817.
27. Choi D. Whole Genome Analysis of the OsGRF Gene Family Encoding Plant-Specific Putative Transcription Activators in Rice (*Oryza sativa* L.) / D. Choi, J. H. Kim, H. Kende // *Plant and Cell Physiology*. – 2004. – Т. 45. – № 7. – С. 897-904.
28. Post-transcriptional control of GRF transcription factors by microRNA miR396 and GIF co-activator affects leaf size and longevity / J. M. Debernardi, M. A. Mecchia, L. Vercruyssen [и др.] // *The Plant Journal*. – 2014. – Т. 79. – № 3. – С. 413-426.
29. Horiguchi G. The transcription factor AtGRF5 and the transcription coactivator AN3 regulate cell proliferation in leaf primordia of Arabidopsis thaliana / G. Horiguchi, G.-T. Kim, H. Tsukaya // *The Plant Journal*. – 2005. – Т. 43. – № 1. – С. 68-78.
30. Interaction between the GROWTH-REGULATING FACTOR and KNOTTED1-

LIKE HOMEBOX Families of Transcription Factors / S. J. H. Kuijt, R. Greco, A. Agalou [и др.] // *Plant Physiology*. – 2014. – Т. 164. – № 4. – С. 1952-1966.

31. Control of grain size and rice yield by GL2-mediated brassinosteroid responses / R. Che, H. Tong, B. Shi [и др.] // *Nature Plants*. – 2015. – Т. 2. – № 1. – С. 15195.

32. Regulation of OsGRF4 by OsmiR396 controls grain size and yield in rice / P. Duan, S. Ni, J. Wang [и др.] // *Nature Plants*. – 2015. – Т. 2. – № 1. – С. 15203.

33. The OsmiR396c-OsGRF4-OsGIF1 regulatory module determines grain size and yield in rice / S. Li, F. Gao, K. Xie [и др.] // *Plant Biotechnology Journal*. – 2016. – Т. 14. – № 11. – С. 2134-2146.

34. Dynamic Changes in ANGUSTIFOLIA3 Complex Composition Reveal a Growth Regulatory Mechanism in the Maize Leaf / H. Nelissen, D. Eeckhout, K. Demuynck [и др.] // *The Plant Cell*. – 2015. – Т. 27. – № 6. – С. 1605-1619.

35. Disruption of MIR396e and MIR396f improves rice yield under nitrogen-deficient conditions / J. Zhang, Z. Zhou, J. Bai [и др.] // *National Science Review*. – 2020. – Т. 7. – № 1. – С. 102-112.

36. Genome-wide analysis of growth-regulating factors (GRFs) in *Triticum aestivum* / W. Huang, Y. He, L. Yang [и др.] // *PeerJ*. – 2021. – Т. 9. – С. e10701.

37. Curtis B. C. Wheat in the World. – URL: <http://www.fao.org/3/y4011e/y4011e04.htm> (дата обращения: 28.03.2019). – Текст: электронный.

38. Nhemachena C. R. historical assessment of sources and uses of wheat varietal innovations in South Africa / C. R. Nhemachena, J. Kirsten // *South African Journal of Science*. – 2017. – Т. 113. – № 3/4. – С. 8.

39. Genetic Gains for Grain Yield in CIMMYT Spring Bread Wheat across International Environments / R. C. Sharma, J. Crossa, G. Velu [и др.] // *Crop Science*. – 2012. – Т. 52. – № 4. – С. 1522-1533.

40. Genetic Gains for Grain Yield in CIMMYT's Semi-Arid Wheat Yield Trials Grown in Suboptimal Environments / L. A. Crespo-Herrera, J. Crossa, J. Huerta-Espino [и др.] // *Crop Science*. – 2018. – Т. 58. – № 5. – С. 1890-1898.

41. Raising yield potential of wheat. II. Increasing photosynthetic capacity and efficiency / M. A. J. Parry, M. Reynolds, M. E. Salvucci [и др.] // *Journal of Experimental Botany*. – 2011. – Т. 62. – № 2. – С. 453-467.

42. Rosegrant M. W. Global food demand, supply, and price prospects to 2010 / M. W. Rosegrant, M. Agcaoili. – Washington, DC : International food policy research Institute, .

43. Regions of Chromosome 2A of Bread Wheat (*Triticum aestivum* L.) Associated with Variation in Physiological and Agronomical Traits under Contrasting Water Regimes / T. A. Pshenichnikova, S. V. Osipova, O. G. Smirnova [и др.] // *Plants*. – 2021. – Т. 10. – № 5. – С. 1023.

44. Dissection of novel candidate genes for grain texture in Russian wheat varieties / A. A. Kiseleva, I. N. Leonova, T. A. Pshenichnikova, E. A. Salina // *Plant Molecular Biology*. – 2020. – Т. 104. – № 3. – С. 219-233.

45. Leonova I. N. Genome-wide association study of leaf rust resistance in Russian spring wheat varieties / I. N. Leonova, E. S. Skolotneva, E. A. Salina // *BMC Plant Biology*. –

2020. – Т. 20. – № S1. – С. 135.

46. Detection of Genomic Regions Associated with Resistance to Stem Rust in Russian Spring Wheat Varieties and Breeding Germplasm / I. N. Leonova, E. S. Skolotneva, E. A. Orlova [и др.] // *International Journal of Molecular Sciences*. – 2020. – Т. 21. – № 13. – С. 4706.

47. Леонова И. Н. Идентификация генетических локусов, ассоциированных с устойчивостью яровой мягкой пшеницы (*T. aestivum* L.) к мучнистой росе / И. Н. Леонова // *Генетика*. – 2019. – Т. 55. – № 11. – С. 1312-1326.

48. Evaluation of 14 morphological, yield-related and physiological traits as indicators of drought tolerance in Chinese winter bread wheat revealed by analysis of the membership function value of drought tolerance (MFVD) / X. Chen, D. Min, T. A. Yasir, Y.-G. Hu // *Field Crops Research*. – 2012. – Т. 137. – С. 195-201.

49. Genetic Yield Gains and Changes in Associated Traits of CIMMYT Spring Bread Wheat in a “Historic” Set Representing 30 Years of Breeding / M. S. Lopes, M. P. Reynolds, Y. Manes [и др.] // *Crop Science*. – 2012. – Т. 52. – № 3. – С. 1123-1131.

50. Morphological, physiological and yield responses of durum wheat to pre-anthesis water-deficit stress are genotype-dependent / H. Liu, I. R. Searle, D. E. Mather [и др.] // *Crop and Pasture Science*. – 2015. – Т. 66. – № 10. – С. 1024.

51. Identifying physiological traits associated with improved drought resistance in winter wheat / M. J. Foulkes, R. Sylvester-Bradley, R. Weightman, J. W. Snape // *Field Crops Research*. – 2007. – Т. 103. – № 1. – С. 11-24.

52. Genetic gain in yield and changes associated with physiological traits in Brazilian wheat during the 20th century / E. Beche, G. Benin, C. L. da Silva [и др.] // *European Journal of Agronomy*. – 2014. – Т. 61. – С. 49-59.

53. Chen X. Low contribution of photosynthesis and water-use efficiency to improvement of grain yield in Chinese wheat / X. Chen, M. D. Hao // *Photosynthetica*. – 2015. – Т. 53. – № 4. – С. 519-526.

54. Progress in genetic improvement of grain yield and related physiological traits of Chinese wheat in Henan Province / Y. Zhang, W. Xu, H. Wang [и др.] // *Field Crops Research*. – 2016. – Т. 199. – С. 117-128.

55. Genetic Progress in Grain Yield and Physiological Traits in Chinese Wheat Cultivars of Southern Yellow and Huai Valley since 1950 / F. Gao, D. Ma, G. Yin [и др.] // *Crop Science*. – 2017. – Т. 57. – № 2. – С. 760-773.

56. Reynolds M. Translational research impacting on crop productivity in drought-prone environments / M. Reynolds, R. Tuberosa // *Current Opinion in Plant Biology*. – 2008. – Т. 11. – № 2. – С. 171-179.

57. Combining high grain number and weight through a DH-population to improve grain yield potential of wheat in high-yielding environments / D. V. Bustos, A. K. Hasan, M. P. Reynolds, D. F. Calderini // *Field Crops Research*. – 2013. – Т. 145. – С. 106-115.

58. Strategic crossing of biomass and harvest index—source and sink—achieves genetic gains in wheat / M. P. Reynolds, A. J. D. Pask, W. J. E. Hoppitt [и др.] // *Euphytica*. – 2017. – Т. 213. – № 11. – С. 257.

59. Graybosch R. A. Genetic Improvement in Winter Wheat Yields in the Great Plains of North America, 1959-2008 / R. A. Graybosch, C. J. Peterson // *Crop Science*. – 2010. –

Т. 50. – № 5. – С. 1882-1890.

60. Breeding progress in morpho-physiological, agronomical and qualitative traits of durum wheat cultivars released in Italy during the 20th century / P. De Vita, O. L. D. Nicosia, F. Nigro [и др.] // *European Journal of Agronomy*. – 2007. – Т. 26. – № 1. – С. 39-53.

61. Genetic Yield Gains of the CIMMYT International Semi-Arid Wheat Yield Trials from 1994 to 2010 / Y. Manès, H. F. Gomez, L. Puhl [и др.] // *Crop Science*. – 2012. – Т. 52. – № 4. – С. 1543-1552.

62. The Physiological Basis of the Genetic Progress in Yield Potential of CIMMYT Spring Wheat Cultivars from 1966 to 2009 / K. A. B. Aisawi, M. P. Reynolds, R. P. Singh, M. J. Foulkes // *Crop Science*. – 2015. – Т. 55. – № 4. – С. 1749-1764.

63. Bush M. G. Growth and development in tall and dwarf isogenic lines of spring wheat / M. G. Bush, L. T. Evans // *Field Crops Research*. – 1988. – Т. 18. – № 4. – С. 243-270.

64. Идентичность генов короткостебельности Rht-11 и Rht-B1e / М. Г. Дивашук, А. В. Васильев, Л. А. Беспалова, Г. И. Карлов // *Генетика*. – 2012. – Т. 48. – № 7. – С. 897.

65. Ageeva E. V. Lodging in wheat: genetic and environmental factors and ways of overcoming / E. V. Ageeva, I. N. Leonova, I. E. Likhenko // *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. – 2020. – Т. 24. – № 4. – С. 356-362.

66. Leonova I. N. Localization of the quantitative trait loci related to lodging resistance in spring bread wheat (*Triticum aestivum* L.) / I. N. Leonova, E. V. Ageeva // *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. – 2022. – Т. 26. – № 7. – С. 765-683.

67. McIntosh, R.A. Catalogue of gene symbols for wheat [Электронный ресурс]/McIntosh, R.A. [и др.]. - 2006.- Режим доступа: <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2006.pd>.

68. Разнообразие и фенотипический эффект аллельных вариантов генов короткостебельности Rht у пшениц / И. С. Сухих, В. Ю. Вавилова, А. Г. Блинов, Н. П. Гончаров // *Генетика*. – 2021. – Т. 57. – № 2. – С. 127-139.

69. Коршунова А. Д. Влияние генов короткостебельности на хозяйственно-полезные признаки яровой тритикале / А. Д. Коршунова. – 2015. – 149 с.

70. Алиев Э. Б. Цитогенетическое изучение фотопериодической реакции у мягкой пшеницы / Э. Б. Алиев. – 1982. – 139 с.

71. Мережко А. Ф. Генетический контроль высоты растения у пшеницы / А. Ф. Мережко, Л. А. Писарева, Л. В. Прилюк // *Генетика*. – 1986. – Т. 22. – № 5.

72. Тимоха С. И. Аллельные взаимодействия у индуцированных короткостебельных мутантов озимой пшеницы Мироновская 808 / С. И. Тимоха, Л. А. Писарева // *Бюл. ВИР*. – 1982. – Т. 122. – С. 23.

73. Gale M. D. Dwarfing genes in wheat / M. D. Gale, S. Youssefian, G. E. Russell // *Progress in plant breeding*. – 1985. – Т. 1. – С. 1-35.

74. Molecular mapping of gibberellin-responsive dwarfing genes in bread wheat / M. H. Ellis, G. J. Rebetzke, F. Azanza [и др.] // *Theoretical and Applied Genetics*. – 2005. – Т. 111. – № 3. – С. 423-430.

75. Breeding long coleoptile, reduced height wheats / G. J. Rebetzke, R. A. Richards, V. M. Fischer, B. J. Mickelson // *Euphytica*. – 1999. – Т. 106. – № 2. – С. 159-168.

76. Influence of the Gibberellin-sensitive Rht8 Dwarfing Gene on Leaf Epidermal Cell Dimensions and Early Vigour in Wheat (*Triticum aestivum* L.) / T. L. Botwright, G. J. Rebetzke, A. G. Condon, R. A. Richards // *Annals of Botany*. – 2005. – Т. 95. – № 4. – С. 631-639.
77. Genetic and physiological analysis of Rht8 in bread wheat: an alternative source of semi-dwarfism with a reduced sensitivity to brassinosteroids / D. Gasperini, A. Greenland, P. Hedden [и др.] // *Journal of Experimental Botany*. – 2014. – Т. 65. – № 22. – С. 6760-6760.
78. Genetic analysis of the dwarfing gene Rht8 in wheat. Part II. The distribution and adaptive significance of allelic variants at the Rht8 locus of wheat as revealed by microsatellite screening / A. J. Worland, V. Korzun, M. S. Röder [и др.] // *Theoretical and Applied Genetics*. – 1998. – Т. 96. – № 8. – С. 1110-1120.
79. GA-Responsive Dwarfing Gene Rht12 Affects the Developmental and Agronomic Traits in Common Bread Wheat / L. Chen, A. L. Phillips, A. G. Condon [и др.] // *Plos One*. – 2013. – Т. 8. – № 4. – С. e62285.
80. Mapping of dwarfing gene Rht14 in durum wheat and its effect on seedling vigor, internode length and plant height / P. Vikhe, S. Venkatesan, A. Chavan [и др.] // *The Crop Journal*. – 2019. – Т. 7. – № 2. – С. 187-197.
81. Molecular Mapping of Reduced Plant Height Gene Rht24 in Bread Wheat / X. Tian, W. Wen, L. Xie [и др.] // *Frontiers in Plant Science*. – 2017. – Т. 8.
82. O'mara J. G. The cytogenetics of Triticale / J. G. O'mara // *The Botanical Review*. – 1953. – Т. 19. – № 10. – С. 587-605.
83. Паремуд Л. Х. Новые формы пшенично-ржаных гибридов / Л. Х. Паремуд // *Селекция и семеноводство*. – 1940. – Т. 4. – С. 4-5.
84. Jenkins B. C. History of the development of some presently promising hexaploid triticales / B. C. Jenkins // *Wheat Information Service*. – 1969. – Т. 78. – С. 18-20.
85. Рубец В. С. Отдалённая гибридизация в селекции тритикале / В. С. Рубец, В. В. Пыльнев // *Труды Кубанского государственного аграрного университета*. – 2015. – Т. 54. – С. 268-272.
86. Сокол Н. В. Тритикале–культура хлебная: монография / Н. В. Сокол. – Саарбрюккен : Palmarium Academic Publishing, 2014. – 145 с.
87. Wilson S. II. Wheat and Rye Hybrids / S. Wilson // *Transactions of the Botanical Society of Edinburgh*. – 1873. – Т. 12. – № 1-4. – С. 286-288.
88. Carman E. S. Rural topics / E. S. Carman // *Rural New Yorker*. – 1884. – С. 30.
89. Rimpau W. A. Kreuzugsprodukte landwirtschaftlicher kulturpflanzen / W. A. Rimpau // *Landwirtschaftl. Jakrb.* – 1891. – Т. 20. – С. 335-371.
90. Müntzing A. Studies on the properties and the ways of production of rye-wheat amphidiploids / A. Müntzing // *Hereditas*. – 2010. – Т. 25. – № 4. – С. 387-430.
91. Левитский Г. А. Тезисы Доклада Всесоюзного Съезда по генетике и селекции, семеноводству и племенному животноводству / Г. А. Левитский, Г. К. Бенецкая. – 1929. – 12-13 с.
92. Писарев В. Е. Доклады ВАСХНИЛ / В. Е. Писарев. – 1947. – Т. 12. – С. 48-51.

93. Державин А. И. Результаты работ по выведению многолетних сортов пшеницы и ржи / А. И. Державин // Известия академии наук СССР. Серия биологическая. – 1938. – Т. 3. – С. 663-665.
94. Amaya A. Current status of hexaploid triticale quality / A. Amaya, B. Skovmand // Genetics and breeding of triticale. Proc.3rd EUCARPIA Meeting Ser. Sec. Triticale / ред. M. Bernard, S. Bernard. – Clermont-Ferrand, 1985. – С. 86-88.
95. Zillinsky F. J. Progress in developing triticale as an economic crop / F. J. Zillinsky, N. E. Borlaug // Int Center Impr Maize Wheat Res Bull. – 1971. – С. 27.
96. Горбань Е. С. Новый сорт озимого тритикале Амфидиплоид 3/5 / Е. С. Горбань, В. М. Костромин // Тритикале России: сб. материалов заседаний секции тритикале РАСН/Дон. Зон. НИИ. – Ростов-на-Дону, 2000. – С. 132.
97. Ковтуненко В. Я. Селекция озимого тритикале в Краснодарском НИИСХ им. П.П. Лукьяненко / В. Я. Ковтуненко, В. Б. Тимофеев, Л. Ф. Дудка // Наукове забезпечення виробництва зерна тритикале і продуктів його переробки: Тези доповідей науково-практичної конференції. – Харків, 2005. – С. 18-19.
98. Рубец В. С. Селекция озимой тритикале в РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева: история, особенности, достижения / В. С. Рубец, В. Н. Игонин, В. В. Пыльнев // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – 2014. – Т. 1. – С. 115-124.
99. Единая межведомственная информационно – статистическая система (ЕМИСС) (Дата обращения: 02.05.2022) [Электронный ресурс] Режим доступа: <https://www.fedstat.ru/>.
100. Шевченко В. Е. Современное состояние и перспективы международного сотрудничества по тритикале / В. Е. Шевченко // Биологические основы и методы селекции и семеноводства сельскохозяйственных культур. – Воронеж, 2006. – С. 84-89.
101. Медведев А. М. О недостатках и преимуществах тритикале в сравнении с другими зерновыми растениями / А. М. Медведев, Л. М. Медведева // Культурные растения для устойчивого сельского хозяйства в XXI веке. – 2008. – С. 305-312.
102. Руководство по использованию тритикале озимой в кормлении высокопродуктивных молочных коров / В. Н. Мазуров, З. С. Санова, Н. Е. Джумаева, В. И. Еремеев. – Калуга, 2014. – 29 с.
103. Myer R. O. Triticale grain in young pig diets / R. O. Myer // Proceedings of the 5th International Triticale Symposium. – Radzików, 2002. – С. 271-276.
104. Boros D. Physico-chemical quality indicators suitable in selection of triticale for high nutritive value / D. Boros // Proceedings of the 5th International Triticale Symposium. – Radzików, 2002. – С. 239-244.
105. Triticale crop improvement: the CIMMYT programme / M. Mergoum, W. H. Pfeiffe, R. G. Pena [и др.] // Triticale improvement and production. FAO Plant production and protection paper. – 2004. – Т. 179. – С. 11-26.
106. Skovmand B. Triticale in commercial agriculture: progress and promise / B. Skovmand, P. N. Fox, R. L. Villareal // Advances in Agronomy. – 1984. – Т. 37. – С. 1-45.
107. Effect of grain texture on various milling and end use parameters of newly bred advanced triticale (wheat× rye) lines / A. K. Saxena, A. K. Bakhshi, K. L. Sehgal, G. S. Sandha // Journal of food science and technology. – 1992. – Т. 29. – № 1. – С. 14-16.

108. Шаболкина Е. Н. Селекция озимого тритикале для целей хлебопечения / Е. Н. Шаболкина, Т. А. Горянина // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2014. – Т. 16. – № 5-3. – С. 1181-1183.
109. Электронный фонд правовой и нормативно технической документации (Дата обращения: 15.05.2022) [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://docs.cntd.ru/document/471872533>.
110. Иванова А. К. Использование тритикале, выращенной в РСО-Алания, в спиртовой промышленности / А. К. Иванова, И. А. Шабанова, Л. А. Кияшкина // Достижения науки-сельскому хозяйству. – 2017. – С. 221-225.
111. Качество сухого корма из вторичных продуктов переработки зерна тритикале на крахмал / Н. Р. Андреев, Л. П. Носовская, Л. В. Адикаева [и др.] // Достижения науки и техники АПК. – 2016. – Т. 30. – № 11. – С. 73-75.
112. Баязитова М. М. Использование пивоваренных свойств зерна тритикале, районированных в Республике Казахстан / М. М. Баязитова // Современные исследования основных направлений гуманитарных и естественных наук. – Казань, 2017. – С. 45-50.
113. Triticale: A “New” Crop with Old Challenges / M. Mergoum, P. K. Singh, R. J. Peña [и др.] // Cereals. – New York, NY : Springer US, 2009. – С. 267-287.
114. Utkina E. I. Winter hardiness in winter rye: problems and solutions / E. I. Utkina, L. I. Kedrova // Agricultural science Euro-North-East. – 2018. – Т. 62. – № 1. – С. 11-18.
115. Кобылянский В. Д. Новые селекционные признаки озимой ржи / В. Д. Кобылянский // Материалы II Вавиловской международной конференции «Генетические ресурсы культурных растений в XXI веке. Состояние, проблемы, перспективы. – 2007.
116. Banaszak Z. Breeding of triticale in DANKO / Z. Banaszak // Bericht über die. – 2011. – Т. 61. – С. 65-68.
117. Пинкаль А. В. Зимостойкость и устойчивость к полеганию гибридов озимой тритикале / А. В. Пинкаль // Омский научный вестник. – 2012. – Т. 2. – № 114. – С. 167-172.
118. Поиск источников короткостебельности в целях создания устойчивых к полеганию сортов озимой тритикале для Центрального Нечерноземья / А. М. Медведев, Н. Г. Пома, В. В. Осипов [и др.] // Зерновое хозяйство России. – 2017. – Т. 3. – С. 43-46.
119. Боровик А. Н. Сорт Гирей–новый шаг в селекции тритикале сферококкум / А. Н. Боровик, Л. А. Беспалова, Т. Ю. Мирошниченко // Triticale. – 2018. – С. 22-26.
120. Ross J. J. Recent advances in the study of gibberellin mutants / J. J. Ross // Plant Growth Regulation. – 1994. – Т. 15. – № 3. – С. 193-206.
121. Кулаева О. Н. Карликовые мутанты и их роль в «Реленой революции» / О. Н. Кулаева // Соросовский образовательный журнал. – 2000. – Т. 6. – № 8. – С. 18-23.
122. Gale M. D. A rapid method for early generation selection of dwarf genotypes in wheat / M. D. Gale, R. S. Gregory // Euphytica. – 1977. – Т. 26. – № 3. – С. 733-738.
123. Richards R. The effect of dwarfing genes in spring wheat in dry environments. I. Agronomic characteristics / R. Richards // Australian Journal of Agricultural Research. – 1992. – Т. 43. – № 3. – С. 517.
124. Thomas S. G. Della Proteins: Master Regulators of Gibberellin-Responsive Growth and Development / S. G. Thomas, M. A. Blázquez, D. Alabadí // Annual Plant Reviews,

Volume 49. – Chichester, UK : John Wiley & Sons, Ltd, 2016. – C. 189-228.

125. The Cold-Inducible CBF1 Factor-Dependent Signaling Pathway Modulates the Accumulation of the Growth-Repressing DELLA Proteins via Its Effect on Gibberellin Metabolism / P. Achard, F. Gong, S. Cheminant [и др.] // *The Plant Cell*. – 2008. – Т. 20. – № 8. – С. 2117-2129.

126. Integration of Plant Responses to Environmentally Activated Phytohormonal Signals / P. Achard, H. Cheng, L. De Grauwe [и др.] // *Science*. – 2006. – Т. 311. – № 5757. – С. 91-94.

127. Coordinated regulation of *Arabidopsis thaliana* development by light and gibberellins / S. Feng, C. Martinez, G. Gusmaroli [и др.] // *Nature*. – 2008. – Т. 451. – № 7177. – С. 475-479.

128. Annunziata M. G. The Long and the Short of It: GA 2-oxidase A9 Regulates Plant Height in Wheat / M. G. Annunziata // *Plant Physiology*. – 2018. – Т. 177. – № 1. – С. 3-4.

129. Bilova T. E. Molecular basis of the dwarfism character in cultivated plants. Growth distortions due to mutations of gibberellin metabolism and signaling / T. E. Bilova, D. N. Ryabova, I. N. Anisimova // *Sel'skokhozyaistvennaya Biologiya*. – 2016. – Т. 51. – № 1. – С. 3-16.

130. Sun T. Gibberellin-GID1-DELLA: A Pivotal Regulatory Module for Plant Growth and Development / T. Sun // *Plant Physiology*. – 2010. – Т. 154. – № 2. – С. 567-570.

131. Vera-Sirera F. DELLA Proteins, a Group of GRAS Transcription Regulators that Mediate Gibberellin Signaling / F. Vera-Sirera, M. D. Gomez, M. A. Perez-Amador // *Plant Transcription Factors*. – Elsevier, 2016. – С. 313-328.

132. Gibberellin-induced DELLA recognition by the gibberellin receptor GID1 / K. Murase, Y. Hirano, T. Sun, T. Hakoshima // *Nature*. – 2008. – Т. 456. – № 7221. – С. 459-463.

133. F-box proteins everywhere / E. Lechner, P. Achard, A. Vansiri [и др.] // *Current Opinion in Plant Biology*. – 2006. – Т. 9. – № 6. – С. 631-638.

134. Mo Y. Phenotypic and transcriptomic characterization of a wheat tall mutant carrying an induced mutation in the C-terminal PFYRE motif of RHT-B1b / Y. Mo, S. Pearce, J. Dubcovsky // *BMC Plant Biology*. – 2018. – Т. 18. – № 1. – С. 253.

135. Molecular Characterization of Rht-1 Dwarfing Genes in Hexaploid Wheat / S. Pearce, R. Saville, S. P. Vaughan [и др.] // *Plant Physiology*. – 2011. – Т. 157. – № 4. – С. 1820-1831.

136. 'Green revolution' genes encode mutant gibberellin response modulators / J. Peng, D. E. Richards, N. M. Hartley [и др.] // *Nature*. – 1999. – Т. 400. – № 6741. – С. 256-261.

137. Gale M. D. The chromosomal location of Gai 1 and Rht 1, genes for Gibberellin insensitivity and semi-dwarfism, in a derivative of Norin 10 wheat / M. D. Gale, G. A. Marshall // *Heredity*. – 1976. – Т. 37. – № 2. – С. 283-289.

138. «Perfect» markers for the Rht-B1b and Rht-D1b dwarfing genes in wheat / M. Ellis, W. Spielmeier, K. Gale [и др.] // *Theoretical and Applied Genetics*. – 2002. – Т. 105. – № 6. – С. 1038-1042.

139. Effect of Gibberellin Responsive Reduced Height Allele Rht13 on Agronomic Traits in Spring Bread Wheat in Field Experiment in Non-Black Soil Zone / M. G. Divashuk, P. Y. Kroupin, S. Y. Shirnin [и др.] // *Agronomy*. – 2020. – Т. 10. – № 7. – С. 927.

140. The dwarf gene Rht15 improved lodging resistance but differentially affected agronomic and quality traits in durum wheat / Z. Zhao, S. Duan, J. Hao [и др.] // *Field Crops Research*. – 2021. – Т. 263. – С. 108058.
141. Effects of allelic variation at Rht-B1 and Rht-D1 on grain yield and agronomic traits of southern US soft red winter wheat / H. Hayat, R. E. Mason, D. N. Lozada [и др.] // *Euphytica*. – 2019. – Т. 215. – № 10. – С. 172.
142. Comparing the effects of GA-responsive dwarfing genes Rht13 and Rht8 on plant height and some agronomic traits in common wheat / Y. Wang, Y. Du, Z. Yang [и др.] // *Field Crops Research*. – 2015. – Т. 179. – С. 35-43.
143. Height reduction and agronomic performance for selected gibberellin-responsive dwarfing genes in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) / G. J. Rebetzke, M. H. Ellis, D. G. Bonnett [и др.] // *Field Crops Research*. – 2012. – Т. 126. – С. 87-96.
144. The Impact of the Wheat Rht-B1b Semi-Dwarfing Allele on Photosynthesis and Seed Development Under Field Conditions / E. M. Jobson, R. E. Johnston, A. J. Oiestad [и др.] // *Frontiers in Plant Science*. – 2019. – Т. 10.
145. Phenology and Dwarfing Gene Interaction Effects on the Adaptation of Selected Wheat (*Triticum aestivum* L.) Advanced Lines across Diverse Water-Limited Environments of Western Australia / M. A. N. N. U. Dowla, S. Islam, K. Stefanova [и др.] // *Agriculture*. – 2020. – Т. 10. – № 10. – С. 470.
146. Ppd1, Vrn1, ALMT1 and Rht genes and their effects on grain yield in lower rainfall environments in southern Australia / H. A. Eagles, K. Cane, B. Trevaskis [и др.] // *Crop and Pasture Science*. – 2014. – Т. 65. – № 2. – С. 159.
147. Identification and characterization of Rht25, a locus on chromosome arm 6AS affecting wheat plant height, heading time, and spike development / Y. Mo, L. S. Vanzetti, I. Hale [и др.] // *Theoretical and Applied Genetics*. – 2018. – Т. 131. – № 10. – С. 2021-2035.
148. Key J. Mac. The wheat root. In: Sears ER, Sears LMS (eds) / J. Mac Key // *Proceedings of the 4th international wheat genetics symposium*. – Columbia, 1973. – С. 827–842.
149. Siddique K. H. M. Root:shoot ratios of old and modern, tall and semi-dwarf wheats in a mediterranean environment / K. H. M. Siddique, R. K. Belford, D. Tennant // *Plant and Soil*. – 1990. – Т. 121. – № 1. – С. 89-98.
150. Waines J. G. Domestication and Crop Physiology: Roots of Green-Revolution Wheat / J. G. Waines, B. Ehdaie // *Annals of Botany*. – 2007. – Т. 100. – № 5. – С. 991-998.
151. Root and shoot growth of semi-dwarf and taller winter wheats / F. G. H. LUPTON, R. H. OLIVER, F. B. ELLIS [и др.] // *Annals of Applied Biology*. – 1974. – Т. 77. – № 2. – С. 129-144.
152. The effects of dwarfing genes on seedling root growth of wheat / T. Wojciechowski, M. J. Gooding, L. Ramsay, P. J. Gregory // *Journal of Experimental Botany*. – 2009. – Т. 60. – № 9. – С. 2565-2573.
153. Changes in durum wheat root and aerial biomass caused by the introduction of the Rht-B1b dwarfing allele and their effects on yield formation / J. Subira, K. Ammar, F. Álvaro [и др.] // *Plant and Soil*. – 2016. – Т. 403. – № 1-2. – С. 291-304.
154. Borlaug N. E. Wheat breeding and its impact on world food supply / N. E. Borlaug. – 1968. – 36 с.

155. Rht8 gene as an alternate dwarfing gene in elite Indian spring wheat cultivars / G. Grover, A. Sharma, H. S. Gill [и др.] // *Plos One*. – 2018. – Т. 13. – № 6. – С. e0199330.
156. Genetic analysis of coleoptile length and diameter in wheat / G. J. Rebetzke, R. A. Richards, X. R. R. Sirault, A. D. Morrison // *Australian Journal of Agricultural Research*. – 2004. – Т. 55. – № 7. – С. 733.
157. The Rht13 dwarfing gene reduces peduncle length and plant height to increase grain number and yield of wheat / G. J. Rebetzke, M. H. Ellis, D. G. Bonnett [и др.] // *Field Crops Research*. – 2011. – Т. 124. – № 3. – С. 323-331.
158. Effects of the GA-responsive dwarfing gene Rht18 from tetraploid wheat on agronomic traits of common wheat / Z. Yang, J. Zheng, C. Liu [и др.] // *Field Crops Research*. – 2015. – Т. 183. – С. 92-101.
159. The effect of different height reducing genes on the early growth of wheat / M. H. Ellis, G. J. Rebetzke, P. Chandler [и др.] // *Functional Plant Biology*. – 2004. – Т. 31. – № 6. – С. 583.
160. Mapping gibberellin-sensitive dwarfing locus Rht18 in durum wheat and development of SSR and SNP markers for selection in breeding / P. Vikhe, R. Patil, A. Chavan [и др.] // *Molecular Breeding*. – 2017. – Т. 37. – № 3. – С. 28.
161. Zar Linn T. Effects of Gibberellic Acid Responsive Dwarfing Gene <i>Rht9</i> on Plant Height and Agronomic Traits in Common Wheat / T. Zar Linn // *American Journal of Agriculture and Forestry*. – 2017. – Т. 5. – № 4. – С. 102.
162. Ehdaie B. Differential Responses of Landrace and Improved Spring Wheat Genotypes to Stress Environments / B. Ehdaie, J. G. Waines, A. E. Hall // *Crop Science*. – 1988. – Т. 28. – № 5. – С. 838-842.
163. Reynolds M. Drought-adaptive traits derived from wheat wild relatives and landraces / M. Reynolds, F. Dreccer, R. Trethowan // *Journal of Experimental Botany*. – 2006. – Т. 58. – № 2. – С. 177-186.
164. Trethowan R. M. Novel Germplasm Resources for Improving Environmental Stress Tolerance of Hexaploid Wheat / R. M. Trethowan, A. Mujeeb-Kazi // *Crop Science*. – 2008. – Т. 48. – № 4. – С. 1255-1265.
165. Wheat dwarfing influences selection of the rhizosphere microbiome / V. N. Kavamura, R. J. Robinson, D. Hughes [и др.] // *Scientific Reports*. – 2020. – Т. 10. – № 1. – С. 1452.
166. Genetic effect of dwarfing gene Rht13 compared with Rht-D1b on plant height and some agronomic traits in common wheat (*Triticum aestivum* L.) / Y. Wang, L. Chen, Y. Du [и др.] // *Field Crops Research*. – 2014. – Т. 162. – С. 39-47.
167. How Gibberellin Regulates Plant Growth and Development: A Molecular Genetic Analysis of Gibberellin Signaling / D. E. Richards, K. E. King, T. Ait-ali, N. P. Harberd // *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. – 2001. – Т. 52. – № 1. – С. 67-88.
168. Elucidation of gibberellin biosynthesis in bacteria reveals convergent evolution / R. S. Nett, M. Montanares, A. Marcassa [и др.] // *Nature Chemical Biology*. – 2017. – Т. 13. – № 1. – С. 69-74.
169. Bacterial endophyte *Sphingomonas* sp. LK11 produces gibberellins and IAA and

promotes tomato plant growth / A. L. Khan, M. Waqas, S.-M. Kang [и др.] // *Journal of Microbiology*. – 2014. – Т. 52. – № 8. – С. 689-695.

170. Inorganic Nitrogen Application Affects Both Taxonomical and Predicted Functional Structure of Wheat Rhizosphere Bacterial Communities / V. N. Kavamura, R. Hayat, I. M. Clark [и др.] // *Frontiers in Microbiology*. – 2018. – Т. 9.

171. Identification of multi-trait PGPR isolates and evaluating their potential as inoculants for wheat / A. Rana, B. Saharan, M. Joshi [и др.] // *Annals of Microbiology*. – 2011. – Т. 61. – № 4. – С. 893-900.

172. Impacts of Repeated Glyphosate Use on Wheat-Associated Bacteria Are Small and Depend on Glyphosate Use History / D. C. Schlatter, C. Yin, S. Hulbert [и др.] // *Applied and Environmental Microbiology*. – 2017. – Т. 83. – № 22.

173. Kodama Y. *Rhizomicrobium electricum* sp. nov., a facultatively anaerobic, fermentative, prosthecate bacterium isolated from a cellulose-fed microbial fuel cell / Y. Kodama, K. Watanabe // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. – 2011. – Т. 61. – № 8. – С. 1781-1785.

174. Paradox of plant growth promotion potential of rhizobacteria and their actual promotion effect on growth of barley (*Hordeum vulgare* L.) under salt stress / M. Cardinale, S. Ratering, C. Suarez [и др.] // *Microbiological Research*. – 2015. – Т. 181. – С. 22-32.

175. Chimwamurombe P. M. Isolation and characterization of culturable seed-associated bacterial endophytes from gnotobiotically grown Marama bean seedlings / P. M. Chimwamurombe, J. L. Grönemeyer, B. Reinhold-Hurek // *FEMS Microbiology Ecology*. – 2016. – Т. 92. – № 6. – С. fiw083.

176. Hayatsu M. Various players in the nitrogen cycle: Diversity and functions of the microorganisms involved in nitrification and denitrification / M. Hayatsu, K. Tago, M. Saito // *Soil Science and Plant Nutrition*. – 2008. – Т. 54. – № 1. – С. 33-45.

177. Analysis of genes contributing to plant-beneficial functions in plant growth-promoting rhizobacteria and related Proteobacteria / M. Bruto, C. Prigent-Combaret, D. Muller, Y. Moëgne-Loccoz // *Scientific Reports*. – 2014. – Т. 4. – № 1. – С. 6261.

178. McMullen M. Scab of Wheat and Barley: A Re-emerging Disease of Devastating Impact / M. McMullen, R. Jones, D. Gallenberg // *Plant Disease*. – 1997. – Т. 81. – № 12. – С. 1340-1348.

179. Sutton J. C. Epidemiology of wheat head blight and maize ear rot caused by *Fusarium graminearum* / J. C. Sutton // *Canadian Journal of Plant Pathology*. – 1982. – Т. 4. – № 2. – С. 195-209.

180. Relationship between cultivar height and severity of *Fusarium* ear blight in wheat / Hilton, Jenkinson, Hollins, Parry // *Plant Pathology*. – 1999. – Т. 48. – № 2. – С. 202-208.

181. Effects of plant height on type I and type II resistance to *Fusarium* head blight in wheat / W. Yan, H. B. Li, S. B. Cai [и др.] // *Plant Pathology*. – 2011. – Т. 60. – № 3. – С. 506-512.

182. Buerstmayr H. QTL mapping and marker-assisted selection for *Fusarium* head blight resistance in wheat: a review / H. Buerstmayr, T. Ban, J. A. Anderson // *Plant Breeding*. – 2009. – Т. 128. – № 1. – С. 1-26.

183. Mesterhazy A. Types and components of resistance to *Fusarium* head blight of wheat / A. Mesterhazy // *Plant Breeding*. – 1995. – Т. 114. – № 5. – С. 377-386.

184. Confirmation of the relationship between plant height and Fusarium head blight resistance in wheat (*Triticum aestivum* L.) by QTL meta-analysis / S.-L. Mao, Y.-M. Wei, W. Cao [и др.] // *Euphytica*. – 2010. – Т. 174. – № 3. – С. 343-356.
185. Miedaner T. Effect of Dwarfing Rht Genes on Fusarium Head Blight Resistance in Two Sets of Near-Isogenic Lines of Wheat and Check Cultivars / T. Miedaner, H.-H. Voss // *Crop Science*. – 2008. – Т. 48. – № 6. – С. 2115-2122.
186. Buerstmayr M. The Semidwarfing Alleles Rht-D1b and Rht-B1b Show Marked Differences in Their Associations with Anther-Retention in Wheat Heads and with Fusarium Head Blight Susceptibility / M. Buerstmayr, H. Buerstmayr // *Phytopathology*. – 2016. – Т. 106. – № 12. – С. 1544-1552.
187. Rht24 reduces height in the winter wheat population ‘Solitär × Bussard’ without adverse effects on Fusarium head blight infection / C. P. Herter, E. Ebmeyer, S. Kollers [и др.] // *Theoretical and Applied Genetics*. – 2018. – Т. 131. – № 6. – С. 1263-1272.
188. The «Green Revolution» dwarfing genes play a role in disease resistance in *Triticum aestivum* and *Hordeum vulgare* / R. J. Saville, N. Gosman, C. J. Burt [и др.] // *Journal of Experimental Botany*. – 2012. – Т. 63. – № 3. – С. 1271-1283.
189. Identification of QTLs for resistance to Fusarium head blight, DON accumulation and associated traits in the winter wheat variety Arina / R. Draeger, N. Gosman, A. Steed [и др.] // *Theoretical and Applied Genetics*. – 2007. – Т. 115. – № 5. – С. 617-625.
190. Mapping of quantitative trait loci for field resistance to Fusarium head blight in an European winter wheat / L. Gervais, F. Dedryver, J.-Y. Morlais [и др.] // *Theoretical and Applied Genetics*. – 2003. – Т. 106. – № 6. – С. 961-970.
191. Anther extrusion and plant height are associated with Type I resistance to Fusarium head blight in bread wheat line ‘Shanghai-3/Catbird’ / Q. Lu, M. Lillemo, H. Skinnis [и др.] // *Theoretical and Applied Genetics*. – 2013. – Т. 126. – № 2. – С. 317-334.
192. Molecular mapping of Fusarium head blight resistance in the winter wheat population Dream/Lynx / M. Schmolke, G. Zimmermann, H. Buerstmayr [и др.] // *Theoretical and Applied Genetics*. – 2005. – Т. 111. – № 4. – С. 747-756.
193. QTL analysis of resistance to Fusarium head blight in Swiss winter wheat (*Triticum aestivum* L.) / S. Paillard, T. Schnurbusch, R. Tiwari [и др.] // *Theoretical and Applied Genetics*. – 2004. – Т. 109. – № 2. – С. 323-332.
194. Molecular mapping of resistance to Fusarium head blight in the spring wheat cultivar Frontana / B. Steiner, M. Lemmens, M. Griesser [и др.] // *Theoretical and Applied Genetics*. – 2004. – Т. 109. – № 1. – С. 215-224.
195. Inheritance of resistance to Fusarium head blight in three European winter wheat populations / J. Holzapfel, H.-H. Voss, T. Miedaner [и др.] // *Theoretical and Applied Genetics*. – 2008. – Т. 117. – № 7. – С. 1119-1128.
196. Association mapping for Fusarium head blight resistance in European soft winter wheat / T. Miedaner, T. Würschum, H. P. Maurer [и др.] // *Molecular Breeding*. – 2011. – Т. 28. – № 4. – С. 647-655.
197. Identification of a novel, dominant dwarfing gene (Ddw4) and its effect on morphological traits of rye / Z. Kantarek, P. Masojć, A. Bienias, P. Milczarski // *Plos One*. – 2018. – Т. 13. – № 6. – С. e0199335.
198. Barrett B. Identifying AFLP and microsatellite markers for vernalization response

gene *Vrn-B1* in hexaploid wheat using reciprocal mapping populations / B. Barrett, M. Bayram, K. Kidwell // *Plant Breeding*. – 2002. – Т. 121. – № 5. – С. 400-406.

199. Positional cloning of the wheat vernalization gene *VRN1* / L. Yan, A. Loukoianov, G. Tranquilli [и др.] // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2003. – Т. 100. – № 10. – С. 6263-6268.

200. Allelic variation at the *VRN-1* promoter region in polyploid wheat / L. Yan, M. Helguera, K. Kato [и др.] // *Theoretical and Applied Genetics*. – 2004. – Т. 109. – № 8. – С. 1677-1686.

201. Large deletions within the first intron in *VRN-1* are associated with spring growth habit in barley and wheat / D. Fu, P. Szűcs, L. Yan [и др.] // *Molecular Genetics and Genomics*. – 2005. – Т. 273. – № 1. – С. 54-65.

202. Distribution of different *Vrn-B1* alleles in hexaploid spring wheat germplasm / Z. Milec, T. Sumíková, L. Tomková, K. Pánková // *Euphytica*. – 2013. – Т. 192. – № 3. – С. 371-378.

203. The influence of a spring habit gene, *Vrn-D1*, on heading time in wheat / Kato, Taketa, Ban [и др.] // *Plant Breeding*. – 2001. – Т. 120. – № 2. – С. 115-120.

204. Regulation of *VRN-1* Vernalization Genes in Normal and Transgenic Polyploid Wheat / A. Loukoianov, L. Yan, A. Blechl [и др.] // *Plant Physiology*. – 2005. – Т. 138. – № 4. – С. 2364-2373.

205. Allele frequencies in the *VRN-A1*, *VRN-B1* and *VRN-D1* vernalization response and *PPD-B1* and *PPD-D1* photoperiod sensitivity genes, and their effects on heading in a diverse set of wheat cultivars (*Triticum aestivum* L.) / T. Kiss, K. Balla, O. Veisz [и др.] // *Molecular Breeding*. – 2014. – Т. 34. – № 2. – С. 297-310.

206. Distelfeld A. Regulation of flowering in temperate cereals / A. Distelfeld, C. Li, J. Dubcovsky // *Current Opinion in Plant Biology*. – 2009. – Т. 12. – № 2. – С. 178-184.

207. Catalogue of gene symbols for wheat.

208. Shcherban A. B. Identification of a new *Vrn-B1* allele using two near-isogenic wheat lines with difference in heading time / A. B. Shcherban, T. T. Efremova, E. A. Salina // *Molecular Breeding*. – 2012. – Т. 29. – № 3. – С. 675-685.

209. Multiply to conquer: Copy number variations at *Ppd-B1* and *Vrn-A1* facilitate global adaptation in wheat / T. Würschum, P. H. G. Boeven, S. M. Langer [и др.] // *BMC Genetics*. – 2015. – Т. 16. – № 1. – С. 96.

210. Shcherban A. B. Effect of *VRN-1* and *PPD-D1* genes on heading time in European bread wheat cultivars / A. B. Shcherban, A. Börner, E. A. Salina // *Plant Breeding*. – 2015. – Т. 134. – № 1. – С. 49-55.

211. The effect of two differentially expressed wheat *VRN-B1* alleles on the heading time is associated with structural variation in the first intron / A. B. Shcherban, E. K. Khlestkina, T. T. Efremova, E. A. Salina // *Genetica*. – 2013. – Т. 141. – № 4-6. – С. 133-141.

212. Molecular characterization of vernalization and response genes in bread wheat from the Yellow and Huai Valley of China / F. Chen, M. Gao, J. Zhang [и др.] // *BMC Plant Biology*. – 2013. – Т. 13. – № 1. – С. 199.

213. Allelic Variation Analysis at the Vernalization Response and Photoperiod Genes in Russian Wheat Varieties Identified Two Novel Alleles of *Vrn-B3* / A. Berezhnaya, A.

Kiseleva, I. Leonova, E. Salina // *Biomolecules*. – 2021. – Т. 11. – № 12. – С. 1897.

214. Muterko A. Allelic variation at the VERNALIZATION-A1, VRN-B1, VRN-B3, and PHOTOPERIOD-A1 genes in cultivars of *Triticum durum* Desf. / A. Muterko, R. Kalendar, E. Salina // *Planta*. – 2016. – Т. 244. – № 6. – С. 1253-1263.

215. Effect of VRN1 and PPD1 genes on anthesis date and wheat growth / F. A. J. Harris, H. A. Eagles, J. M. Virgona [и др.] // *Crop and Pasture Science*. – 2017. – Т. 68. – № 3. – С. 195.

216. RFLP mapping of genes affecting plant height and growth habit in rye / J. Plaschke, A. Börner, D. X. Xie [и др.] // *Theoretical and Applied Genetics*. – 1993. – Т. 85. – № 8. – С. 1049-1054.

217. Stepochkin P. I. Study of the interphase period “shoots–earing” of the initial parental forms and hybrids of triticale with different *Vrn* genes / P. I. Stepochkin, M. V. Emtseva // *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. – 2017. – Т. 21. – № 5. – С. 530-533.

218. Сечняк Л. . Тритикале / Л. . Сечняк, Ю. Г. Сулима. – М.: Колос, 1984. – 317 с.

219. Махалин М. А. Межродовая гибридизация зерновых колосовых культур / М. А. Махалин. – МА–М.: Наука, 1992. – 236 с.

220. Степочкин П. И. Формообразовательные процессы в популяциях тритикале / П. И. Степочкин. – Новосибирск : ИПФ Агрос, 2008. – 164 с.

221. Степочкин П. И. Создание и изучение серии по генам VRN форм тритикале / П. И. Степочкин // *Сибирский вестник сельскохозяйственной науки*. – 2009. – Т. 11. – № 203. – С. 26-32.

222. Создание линий тритикале, маркированных *Vrn*-генами, и их молекулярно-генетический анализ / Л. Н. Каминская, Л. В. Корень, И. Н. Леонова [и др.] // *Информационный вестник ВОГИС*. – 2005. – Т. 9. – № 4. – С. 481-489.

223. Stepochkin P. I. The interphase period “germination–heading” of 8x and 6x triticale with different dominant *Vrn* genes / P. I. Stepochkin, A. I. Stasyuk // *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. – 2021. – Т. 25. – № 6. – С. 631-637.

224. Stelmakh A. F. Genetic effects of *Vrn* genes on heading date and agronomic traits in bread wheat / A. F. Stelmakh // *Euphytica*. – 1992. – Т. 65. – № 1. – С. 53-60.

225. The Effect of Vernalization Genes on Earliness and Related Agronomic Traits of Spring Wheat in Northern Growing Regions / M. Iqbal, A. Navabi, R.-C. Yang [и др.] // *Crop Science*. – 2007. – Т. 47. – № 3. – С. 1031-1039.

226. Ukalska J. Phenotypical diversity of winter triticale genotypes collected in the Polish gene bank between 1982 and 2008 with regard to major quantitative traits / J. Ukalska, W. Kociuba // *Field Crops Research*. – 2013. – Т. 149. – С. 203-212.

227. Stepochkin P. I. Study and utilization of spontaneous spring mutations of wheat, rye and triticale in Siberia / P. I. Stepochkin // *Proc. 14th Intern. EWAC Conf.* – 2007. – С. 6-10.

228. Степочкин П. И. О факторах, влияющих на возникновение яровых растений в популяциях озимой пшеницы, ржи и тритикале / П. И. Степочкин, Г. В. Артёмова // *Информ. вестник ВОГИС*. – 2008. – Т. 12. – № 4. – С. 710-716.

229. Vernalization-induced flowering in cereals is associated with changes in histone methylation at the VERNALIZATION1 gene / S. N. Oliver, E. J. Finnegan, E. S. Dennis [и др.]

- // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2009. – T. 106. – № 20. – C. 8386-8391.
230. Li X. The conversion of spring wheat into winter wheat and vice versa: false claim or Lamarckian inheritance? / X. Li, Y. Liu // *Journal of Biosciences*. – 2010. – T. 35. – № 2. – C. 321-325.
231. Popolzukhina, N.A. Popolzukhin P. V. Vernalization / P. V. Popolzukhina, N.A. Popolzukhin, N. A. Yakunina, M. S. Suponin // *Biotechnology: current state and prospects*. – Moscow, 2017. – C. 97-100.
232. Fischer R. Kernel Number Per Spike in Wheat (*Triticum aestivum* L.): Responses to Preanthesis Shading / R. Fischer, Y. Stockman // *Functional Plant Biology*. – 1980. – T. 7. – № 2. – C. 169.
233. Brooking I. R. Interrelationships between stem and ear development in winter wheat: the effects of a Norin 10 dwarfing gene, *Gai/Rht 2* / I. R. Brooking, E. J. M. Kirby // *The Journal of Agricultural Science*. – 1981. – T. 97. – № 2. – C. 373-381.
234. Stockman Y. Assimilate Supply and Floret Development Within the Spike of Wheat (*Triticum aestivum* L.) / Y. Stockman, R. Fischer, E. Brittain // *Functional Plant Biology*. – 1983. – T. 10. – № 6. – C. 585.
235. Slafer G. A. Physiological attributes related to the generation of grain yield in bread wheat cultivars released at different eras / G. A. Slafer, F. H. Andrade // *Field Crops Research*. – 1993. – T. 31. – № 3-4. – C. 351-367.
236. Slafer G. A. Physiological traits that increase the yield potential of wheat / G. A. Slafer, J. L. Araus, R. A. Richards; ред. E. H. Satorre, G. A. Slafer. – Haworth Press Inc., 1999. – 379-415 c.
237. Slafer G. A. Yield components and compensation in wheat: opportunities for further increasing yield potential / G. A. Slafer, D. F. Calderini, D. J. Miralles // *Increasing yield potential in wheat: Breaking the Barriers*. – 1996. – C. 101-133.
238. Photoperiod Sensitivity during Stem Elongation as an Avenue to Raise Potential Yield in Wheat / G. A. Slafer, L. G. Abeledo, D. J. Miralles [и др.]. – 2001. – C. 487-496.
239. Miralles D. Responses of Leaf and Tiller Emergence and Primordium Initiation in Wheat and Barley to Interchanged Photoperiod / D. Miralles // *Annals of Botany*. – 2000. – T. 85. – № 5. – C. 655-663.
240. Whitechurch E. . Contrasting Ppd alleles in wheat: effects on sensitivity to photoperiod in different phases / E. . Whitechurch, G. . Slafer // *Field Crops Research*. – 2002. – T. 73. – № 2-3. – C. 95-105.
241. González F. G. Grain and floret number in response to photoperiod during stem elongation in fully and slightly vernalized wheats / F. G. González, G. A. Slafer, D. J. Miralles // *Field Crops Research*. – 2003. – T. 81. – № 1. – C. 17-27.
242. Scarth R. The control of the day-length response in wheat by the group 2 chromosomes / R. Scarth, C. N. Law // *Zeitschrift für Pflanzenzüchtung*. – 1984. – T. 92. – № 2. – C. 140-150.
243. Worland A. J. The influence of flowering time genes on environmental adaptability in European wheats / A. J. Worland // *Euphytica*. – 1996. – T. 89. – № 1. – C. 49-57.
244. Worland A. J. Genetic Analysis of Chromosome 2D of Wheat. II. The Importance of this Chromosome to Yugoslavian Varieties / A. J. Worland, S. Petrovic, C. N. Law // *Plant*

Breeding. – 1988. – Т. 100. – № 4. – С. 247-259.

245. Waiting for Fine Times: Genetics of Flowering Time in Wheat / J. Snape, K. Butterworth, E. Whitechurch, A. J. Worland. – 2001. – С. 67-74.

246. Arabidopsis GROWTH-REGULATING FACTOR7 Functions as a Transcriptional Repressor of Abscisic Acid- and Osmotic Stress-Responsive Genes, Including DREB2A / J.-S. Kim, J. Mizoi, S. Kidokoro [и др.] // *The Plant Cell*. – 2012. – Т. 24. – № 8. – С. 3393-3405.

247. Down-Regulation of OsGRF1 Gene in Rice rhd1 Mutant Results in Reduced Heading Date / A.-D. LUO, L. LIU, Z.-S. TANG [и др.] // *Journal of Integrative Plant Biology*. – 2005. – Т. 47. – № 6. – С. 745-752.

248. Modulating plant growth-metabolism coordination for sustainable agriculture / S. Li, Y. Tian, K. Wu [и др.] // *Nature*. – 2018. – Т. 560. – № 7720. – С. 595-600.

249. Effects of specific Rht and Ppd alleles on agronomic traits in winter wheat cultivars grown in middle Europe / V. Šíp, J. Chrpová, A. Žofajová [и др.] // *Euphytica*. – 2010. – Т. 172. – № 2. – С. 221-233.

250. Reduced Height (Rht) Alleles Affect Wheat Grain Quality / R. Casebow, C. Hadley, R. Uppal [и др.] // *Plos One*. – 2016. – Т. 11. – № 5. – С. e0156056.

251. The impact of the Rht-B1b , Rht-D1b , and Rht-8 wheat semi-dwarfing genes on flour milling, baking, and micronutrients / E. M. Jobson, J. M. Martin, T. M. Schneider, M. J. Giroux // *Cereal Chemistry*. – 2018. – Т. 95. – № 6. – С. 770-778.

252. Genome Based Meta-QTL Analysis of Grain Weight in Tetraploid Wheat Identifies Rare Alleles of GRF4 Associated with Larger Grains / R. Avni, L. Oren, G. Shabtay [и др.] // *Genes*. – 2018. – Т. 9. – № 12. – С. 636.

253. Effect of Dwarfing Gene Ddw1 on Height and Agronomic Traits in Spring Triticale in Greenhouse and Field Experiments in a Non-Black Earth Region of Russia / P. Kroupin, A. Chernook, G. Karlov [и др.] // *Plants*. – 2019. – Т. 8. – № 5. – С. 131.

254. Rogers S. O. Extraction of DNA from milligram amounts of fresh, herbarium and mummified plant tissues / S. O. Rogers, A. J. Bendich // *Plant Molecular Biology*. – 1985. – Т. 5. – № 2. – С. 69-76.

255. Allele mining of TaGRF-2D gene 5'-UTR in Triticum aestivum and Aegilops tauschii genotypes / P. Y. Kroupin, A. G. Chernook, M. S. Bazhenov [и др.] // *Plos One*. – 2020. – Т. 15. – № 4. – С. e0231704.

256. Isolation of the dwarfing Rht-B1p (Rht17) gene from wheat and the development of an allele-specific PCR marker / M. S. Bazhenov, M. G. Divashuk, Y. Amagai [и др.] // *Molecular Breeding*. – 2015. – Т. 35. – № 11. – С. 213.

257. Tenhola-Roininen T. Tagging the dwarfing gene Ddw1 in a rye population derived from doubled haploid parents / T. Tenhola-Roininen, P. Tanhuanpää // *Euphytica*. – 2010. – Т. 172. – № 3. – С. 303-312.

258. A Pseudo-Response Regulator is misexpressed in the photoperiod insensitive Ppd-D1a mutant of wheat (Triticum aestivum L.) / J. Beales, A. Turner, S. Griffiths [и др.] // *Theoretical and Applied Genetics*. – 2007. – Т. 115. – № 5. – С. 721-733.

259. Faster and More Accurate Sequence Alignment with SNAP. – URL: <https://arxiv.org/abs/1111.5572> (дата обращения: 19.12.2019). – Текст : электронный.

260. Garrison E. Haplotype-based variant detection from short-read sequencing. – URL: <https://arxiv.org/abs/1207.3907> (дата обращения: 19.12.2019). – Текст : электронный.
261. SPAdes: A New Genome Assembly Algorithm and Its Applications to Single-Cell Sequencing / A. Bankevich, S. Nurk, D. Antipov [и др.] // *Journal of Computational Biology*. – 2012. – Т. 19. – № 5. – С. 455-477.
262. Competitive Variety Testing Methodologies. – URL: https://gossortrf.ru/en/metodiki_ksi/ (дата обращения: 06.09.2021). – Текст : электронный.
263. Alleles of the GRF3-2A Gene in Wheat and Their Agronomic Value / M. Bazhenov, A. Chernook, L. Beshpalova [и др.] // *International Journal of Molecular Sciences*. – 2021. – Т. 22. – № 22. – С. 12376.
264. Artemova G. V. Historical aspects and main results of scientific research in SIBNIIRS—Branch of the Institute of Cytology and Genetics SO RAN / G. V. Artemova, I. E. Likhenko // *Lett. Vavilov J. Genet. Breed.* – 2016. – Т. 2. – № 3.
265. PlantPAN3.0: a new and updated resource for reconstructing transcriptional regulatory networks from ChIP-seq experiments in plants / C.-N. Chow, T.-Y. Lee, Y.-C. Hung [и др.] // *Nucleic Acids Research*. – 2019. – Т. 47. – № D1. – С. D1155-D1163.
266. Alternative polyadenylation is involved in auxin-based plant growth and development / L. Hong, C. Ye, J. Lin [и др.] // *The Plant Journal*. – 2018. – Т. 93. – № 2. – С. 246-258.
267. Kumar S. A polymorphic (GA/CT)_n-SSR influences promoter activity of Tryptophan decarboxylase gene in *Catharanthus roseus* L. Don / S. Kumar, S. Bhatia // *Scientific Reports*. – 2016. – Т. 6. – № 1. – С. 33280.
268. Motives analysis of *A. thaliana* 5'-UTR / K. V. Kabardaeva, A. A. Turin, O. A. Gra [и др.] // *Book of proceedings of the All-Russian Scientific Conference with International Participation and Schools of Young Scientists «Mechanisms of resistance of plants and microorganisms to unfavorable environmental» (parts I, II)*. – SIPPB SB RAS, 2018. – С. 1253-1254.
269. Регуляторные контексты в 5'-области мРНК растений *Arabidopsis thaliana* и их роль в эффективности трансляции / К. В. Кабардаева, А. А. Тюрин, Ф. Кучоро [и др.] // *Физиология растений*. – 2020. – Т. 67. – № 3. – С. 259-269.
270. Exome sequencing highlights the role of wild-relative introgression in shaping the adaptive landscape of the wheat genome / F. He, R. Pasam, F. Shi [и др.] // *Nature Genetics*. – 2019. – Т. 51. – № 5. – С. 896-904.
271. A study of the allelic composition of the RHT1, RHT2, RHT8 dwarfing genes in the collection of winter wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties and lines and their influence on agronomic traits / E. A. Fomina, S. V. Malyshev, S. N. Kulinkovich, O. Y. Urbanovich // *Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus, Biological Series*. – 2018. – Т. 63. – № 1. – С. 46-52.
272. Role of the gibberellin receptors *GID1* during fruit-set in *Arabidopsis* / C. Gallego-Giraldo, J. Hu, C. Urbez [и др.] // *The Plant Journal*. – 2014. – Т. 79. – № 6. – С. 1020-1032.
273. Плейотропные эффекты гиббереллинчувствительных и нечувствительных генов короткостебельности мягкой пшеницы в условиях Причерноморья / Г. А. Чеботарь, С. В. Чеботарь, И. И. Мощный, Ю. М. Сиволап // *Цитология и генетика*. – 2016. – Т. 50. –

№ 1. – С. 26.

274. Berry P. M. Lodging Resistance in Cereals / P. M. Berry // *Encyclopedia of Sustainability Science and Technology*. – New York, NY : Springer New York, 2012. – С. 6201-6216.

275. Berry P. M. Understanding the genetic control of lodging-associated plant characters in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) / P. M. Berry, S. T. Berry // *Euphytica*. – 2015. – Т. 205. – № 3. – С. 671-689.

276. Global Adaptation of Spring Bread and Durum Wheat Lines Near-Isogenic for Major Reduced Height Genes / K. L. Mathews, S. C. Chapman, R. Trethowan [и др.] // *Crop Science*. – 2006. – Т. 46. – № 2. – С. 603-613.

277. Reduced height genes and their importance in winter wheat cultivars grown in southern Russia / M. G. Divashuk, L. A. Beshpalova, A. V. Vasilyev [и др.] // *Euphytica*. – 2013. – Т. 190. – № 1. – С. 137-144.

278. Effects of dwarfing genes on the genetic background of wheat varieties in southern Ukraine / G. A. Chebotar, I. I. Motsnyy, S. V. Chebotar, Y. M. Sivolap // *Cytology and Genetics*. – 2012. – Т. 46. – № 6. – С. 366-372.

279. The use of molecular markers in wheat breeding at the Lukyanenko Agricultural Research Institute / L. A. Beshpalova, A. V. Vasilyev, I. B. Ablova [и др.] // *Russian Journal of Genetics: Applied Research*. – 2012. – Т. 2. – № 4. – С. 286-290.

280. Optimizing wheat grain yield: effects of Rht (gibberellin-insensitive) dwarfing genes / J. E. Flintham, A. Börner, A. J. Worland, M. D. Gale // *The Journal of Agricultural Science*. – 1997. – Т. 128. – № 1. – С. 11-25.

281. Analysis of wheat and rye semidwarfing gene distribution in spring hexaploid triticale (*Triticosecale* Wittm.) cultivars and breeding lines / A. D. Korshunova, M. G. Divashuk, A. A. Soloviev, G. I. Karlov // *Russian Journal of Genetics*. – 2015. – Т. 51. – № 3. – С. 272-277.

282. A Convenient Co-Dominant Marker for Height-Reducing Ddw1 Allele Useful for Marker-Assisted Selection / D. Y. Litvinov, A. G. Chernook, P. Y. Kroupin [и др.] // *Agriculture*. – 2020. – Т. 10. – № 4. – С. 110.

283. Effects of Rht-B1b and Ddw1 Dwarfing Genes in Two Connecting Populations of Spring Triticale under Greenhouse Experiment Conditions / A. Chernook, P. Kroupin, G. Karlov [и др.] // *Agriculture*. – 2019. – Т. 9. – № 6. – С. 119.

284. Braun E. M. Erstellung einer hochauflösenden Karte für das dominante Verzweigungsgen Ddw1 im Winterroggen (*Secale cereale* L.) / E. M. Braun. – 2021. – 151 с.

285. Изучение эффекта генов короткостебельности пшеницы (*Triticum aestivum* L.) и ржи (*Secale cereale* L.) на примере расщепляющейся популяции яровой тритикале в условиях вегетационного опыта / П. Ю. Крупин, А. Г. Черноок, Г. И. Карлов [и др.] // *Sel'skokhozyaistvennaya Biologiya*. – 2019. – Т. 54. – № 5. – С. 920-933.

286. Tikhnenko N. D. The Effect of Parental Genotypes of Rye Lines on the Development of Quantitative Traits in Primary Octoploid Triticale: Plant Height / N. D. Tikhnenko, N. V. Tsvetkova, A. V. Voylovkov // *Russian Journal of Genetics*. – 2003. – Т. 39. – С. 52-56.

287. Gene Expression Profiling and Fine Mapping Identifies a Gibberellin 2-Oxidase Gene Co-segregating With the Dominant Dwarfing Gene Ddw1 in Rye (*Secale cereale* L.) / E.-

M. Braun, N. Tsvetkova, B. Rotter [и др.] // *Frontiers in Plant Science*. – 2019. – Т. 10.

Приложение А. Генотипы коллекции 199 линий озимой мягкой пшеницы, выращенных в Краснодаре в 2018-2020 гг.

No	Название	GRF-2AD-SSR (субгеном А), пар нуклеотид	TaGRF3-2A с.495G>T	No	Название	GRF-2AD-SSR (субгеном А), пар нуклеотид	TaGRF3-2A с.495G>T	No	Название	GRF-2AD-SSR (субгеном А), пар нуклеотид	TaGRF3-2A с.495G>T	No	Название	GRF-2AD-SSR (субгеном А), пар нуклеотид	TaGRF3-2A с.495G>T
1	Адель	277	G	8	240h2-6-5	277	G	15	Батерфляй	266	G	22	Бодрый	258	T
2	Айвина	258	T	9	662h33- 16-99	258	G	16	Безенчукская 380	277	G	23	Боярыня	277	G
3	Алексеич	258	T	10	Астарта	254 266	G	17	Безостая 1	258	T	24	Бригада	258	G
4	Алтиго	266	G	11	Афина	258	G	18	Безостая 100	258	T	25	БТ 2375 р 15	274	T
5	Анастасия	274	T	12	Баграт	258	G	19	Бет В 8 14	258 274	T	26	БТ 2385 р 15	258 277	G
6	Антонина	258	T	13	Базис	258	T	20	Бис	277	G	27	Былина Дона	277	G
7	Апаш	283	G	14	Балитус	283	G	21	Богемия	286	G	28	Васса	258	T

Продолжение Приложения А

No	Название	GRF-2AD-SSR (субгеном А), пар нуклеотид	TaGRF3-2A с.495G>T	No	Название	GRF-2AD-SSR (субгеном А), пар нуклеотид	TaGRF3-2A с.495G>T	No	Название	GRF-2AD-SSR (субгеном А), пар нуклеотид	TaGRF3-2A с.495G>T	No	Название	GRF-2AD-SSR (субгеном А), пар нуклеотид	TaGRF3-2A с.495G>T
29	Велена	270	G	36	Волжская Елена	258	T	43	Грация	258	T	50	Дмитрий	258	G
30	Вершина	254	G	37	Волжская К.	277	G	44	Гром	270	G	51	Доля	254	G
31	Веха	258	T	38	Вольный Дон	258	T	45	Губернатор Дона	258	G	52	Дон 93	258	T
32	Вид	258	T	39	Вьюга	283	G	46	Гурт	274	G	53	Дон 95	258	T
33	Видея	258	T	40	Гилея	283	G	47	Дагмар	270 283	G	54	Донмира	270	G
34	Виза	258	T	41	Гордиан	283	G	48	Десамо	283	G	55	Донна	277	G
35	Вита	258	T	42	2041h1	258	T	49	Дея	258	T	56	Донская Степь	277	G

Продолжение Приложения А

No	Название	GRF-2AD-SSR (субгеном А), пар нуклеотид	TaGRF3-2A с.495G>T	No	Название	GRF-2AD-SSR (субгеном А), пар нуклеотид	TaGRF3-2A с.495G>T	No	Название	GRF-2AD-SSR (субгеном А), пар нуклеотид	TaGRF3-2A с.495G>T	No	Название	GRF-2AD-SSR (субгеном А), пар нуклеотид	TaGRF3-2A с.495G>T
57	Донская Лира	277	G	64	Ермак	258	G	71	Золото колоса	283	G	78	Капхорн	266 280	G
58	Донская полукарликовая	277	G	65	Есаул	258 277	T	72	Инея	258	T	79	Караван	277	G
59	Донская Юбилейная	266 277	G	66	Жаворонок	258	T	73	Иридиум	283	G	80	Касатка	277	G
60	Донстар	258	T	67	Жива	258	T	74	Иришка	258	T	81	Кларион	266 280	G
61	ДСВ-11-13 (Аспект)	283	G	68	Зимница	258	T	75	Исцар (Липецкая звезда)	286	G	82	Кариллон	266 283	G
62	Дуплет	258	G	69	Зимтра	258	G	76	Кавказ	258	T	83	Княгиня Ольга	258	G
63	Еремеевна	283	G	70	Зина	266	G	77	Калым	258	T	84	Коллега	277	G

Продолжение Приложения А

No	Название	GRF-2AD-SSR (субгеном А), пар нуклеотид		No	Название	GRF-2AD-SSR (субгеном А), пар нуклеотид		No	Название	GRF-2AD-SSR (субгеном А), пар нуклеотид		No	Название	GRF-2AD-SSR (субгеном А), пар нуклеотид	
		Ta	GRF3-2A с.495G>T			Ta	GRF3-2A с.495G>T			Ta	GRF3-2A с.495G>T			Ta	GRF3-2A с.495G>T
85	Комета	258	T	92	Л.2293к	258	T	99	Л.4648к12	258	T	106	Мироновская 808	277	G
86	Краса Дона	258	T	93	Л.2612к2- 1	270	G	100	Лауреат	258	T	107	4687h3-12-7	277	G
87	Краснодарская 6	258	T	94	Л.2877к5 8	258	T	101	Лебедь	277	G	108	Морозко	258	T
88	Краснодарская 99	258	T	95	Л.3124к4	270	G	102	Лига 1	258 283	G	109	Москвич	258	G
89	Краснообскаяз оз.	258	T	96	Л.3244к2 9-1	258	T	103	Льговская 4	258	T	110	Московская 40	277	G
90	Курс	258	G	97	Л.3451к	270	G	104	Маркиз	277	G	111	Московская 82	258	T
91	Л.2168к4-3	258	T	98	Л.3947к2- 4	280	G	105	Менестрель	280	G	112	Немчиновска я 17	258	T

Продолжение Приложения А

No	Название	GRF-2AD-SSR (субгеном А), пар нуклеотид	TaGRF3-2A с.495G>T	No	Название	GRF-2AD-SSR (субгеном А), пар нуклеотид	TaGRF3-2A с.495G>T	No	Название	GRF-2AD-SSR (субгеном А), пар нуклеотид	TaGRF3-2A с.495G>T	No	Название	GRF-2AD-SSR (субгеном А), пар нуклеотид	TaGRF3-2A с.495G>T
113	Немчиновская 24	258 277	T	120	3695h34	254	G	127	1718h26-1-1	258	T	134	Содружество	258	G
114	Немчиновская 57	258 277	T	121	Память	254	G	128	6623h19	258	T	135	Соловей	254	G
115	Немчиновская 85	283	G	122	8234h1-45-8	258	T	129	Сила	254	G	136	Стан	258	T
116	Новосибирская 32	258 266	G	123	Платин	280	G	130	Симонида	258	T	137	Станичная	258	T
117	Нога	258	T	124	Прасковья	258	T	131	Синева	283	G	138	Степь	258	T
118	Одесская 200	258	T	125	Проза	277	G	132	Смуглянка	277	G	139	Табор	258	G
119	Ольхон	277	G	126	Протон	258	T	133	Снегурка	258	T	140	Тайфун 7	258	T

Продолжение Приложения А

No	Название	GRF-2AD-SSR (субгеном А), пар нуклеотид	TaGRF3-2A с.495G>T	No	Название	GRF-2AD-SSR (субгеном А), пар нуклеотид	TaGRF3-2A с.495G>T	No	Название	GRF-2AD-SSR (субгеном А), пар нуклеотид	TaGRF3-2A с.495G>T	No	Название	GRF-2AD-SSR (субгеном А), пар нуклеотид	TaGRF3-2A с.495G>T
141	Танаис	277	G	148	Ультра 11	258	T	155	Фонтанка	258	T	162	Этнос	258	T
142	Таня	258	T	149	Уляша	277	G	156	Фортуна	258	G	163	Юбилейная 100	283	G
143	Творец	258 277	G	150	Уруп	258	G	157	Чегет	258	T	164	Юбиллей Дона	277	G
144	Травица	258	G	151	Утриш	274	G	158	Чернява	277	G	165	Юка	274	G
145	Трио	258	G	152	Фаворитка	266	G	159	284h5-19-10	277	G	166	Юлия	258	T
146	Туранус	258	G	153	642h34-53	280	G	160	Эвклид	277	G	167	Юмпа	277	G
147	Турния	280	G	154	Фламенко	277	G	161	Экспромт	283	G	168	Юнона	277 283	G

Продолжение Приложения А

No	Название	GRF-2AD-SSR (субгеном А), пар нуклеотид	TaGRF3-2A с.495G>T	No	Название	GRF-2AD-SSR (субгеном А), пар нуклеотид	TaGRF3-2A с.495G>T	No	Название	GRF-2AD-SSR (субгеном А), пар нуклеотид	TaGRF3-2A с.495G>T	No	Название	GRF-2AD-SSR (субгеном А), пар нуклеотид	TaGRF3-2A с.495G>T
169	06380AR83	258	T	177	Crimson	262	T	185	Lut.4498h138G7	277	G	193	NEKOTA	283	G
170	4023W5	258	T	178	Hadm 25612-02	274	G	186	LYRIK	283	G	194	NIC 11 11637 D	277	G
171	5577h56G10	258	T	179	KWS Barrel	270	G	187	MIRELA	274	G	195	Nikifor	258 274	T
172	609sv25	270	G	180	209h34-04-47	280	G	188	Musik	277	G	196	NYCKOR	283	G
173	7675h34-23	258	G	181	KWS Zyatt	270	G	189	Mv Nador	266	G	197	Tandem	283	G
174	7675h34-34	277	G	182	LITERA	258	T	190	Mv Nemere	266	G	198	Xiao Yan 107	286	G
175	ACPG 154	277	G	183	Lut.1234	258	T	191	Mv Vekni	277	G	199	Zhong Pin 1629	258	T
176	Barok	280	G	184	Lut.3164h16- 23-14	258	T	192	Nakhodka	277	G				

| – образцы с наличием нескольких типов амплификации;

Приложение Б. Результаты однофакторного дисперсионного анализа по аллелям генов *Rht-B1* и *TaGRF3-2A* и их влиянию на хозяйственно-ценные признаки рекомбинантных инбредных линий пшеницы (полученные в результате скрещивания образцов *Chris Mutant* x *Новосибирская67*)

	<i>Rht-B1</i> (2018)	Средн ее	Д,в,	Tukey HSD test	<i>Rht-B1</i> (2019)	Средн ее	Д,в,	Tukey HSD test	<i>TaGRF3-2A</i> (2018)	Средн ее	Д,в,	Tukey HSD test	<i>TaGRF3-2A</i> (2019)	Средн ее	Д,в,	Tukey HSD test
Высота, см	<i>Rht-B1a</i>	74,4	0,8	a	<i>Rht-B1a</i>	84,0	0,9	a	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	65,9	1,8	a	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	74,9	1,7	a
Высота, см	<i>Rht-B1p</i>	53,1	0,8	b	<i>Rht-B1p</i>	58,4	0,8	b	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	65,0	1,9	a	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	70,1	2,1	b
Длина 1-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1a</i>	33,4	0,6	a	<i>Rht-B1a</i>	37,8	0,6	a	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	29,3	1,1	a	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	33,4	1,0	a
Длина 1-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1p</i>	22,7	0,6	b	<i>Rht-B1p</i>	24,9	0,5	b	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	28,6	1,2	a	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	30,4	1,1	b
Длина 1-ого нижнего междоузлия, см	<i>Rht-B1a</i>	1,0	0,1	a	<i>Rht-B1a</i>	1,8	0,1	a	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	0,7	0,1	a	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	1,8	0,1	a
Длина 1-ого нижнего междоузлия, см	<i>Rht-B1p</i>	0,4	0,1	b	<i>Rht-B1p</i>	1,8	0,1	a	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	0,7	0,2	a	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	1,8	0,1	a

Продолжение Приложения Б

Длина 2-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht- B1a</i>	17,3	0,2	a	<i>Rht- B1a</i>	20,2	0,3	a	<i>TaGRF3- 2Aa(339)</i>	15,2	0,4	a	<i>TaGRF3- 2Aa(339)</i>	17,8	0,5	a
Длина 2-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht- B1p</i>	12,7	0,3	b	<i>Rht- B1p</i>	13,8	0,3	b	<i>TaGRF3- 2Ad(330)</i>	15,5	0,5	a	<i>TaGRF3- 2Ad(330)</i>	17,0	0,6	b
Длина 3-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht- B1a</i>	9,5	0,2	a	<i>Rht- B1a</i>	12,0	3,7	a	<i>TaGRF3- 2Aa(339)</i>	8,1	0,3	a	<i>TaGRF3- 2Aa(339)</i>	10,9	3,9	a
Длина 3-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht- B1p</i>	6,3	0,2	b	<i>Rht- B1p</i>	7,2	0,2	b	<i>TaGRF3- 2Ad(330)</i>	8,1	0,3	a	<i>TaGRF3- 2Ad(330)</i>	8,9	0,3	a
Длина 4-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht- B1a</i>	5,8	0,2	a	<i>Rht- B1a</i>	7,5	0,5	a	<i>TaGRF3- 2Aa(339)</i>	5,0	0,2	a	<i>TaGRF3- 2Aa(339)</i>	7,0	0,7	a
Длина 4-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht- B1p</i>	3,6	0,1	b	<i>Rht- B1p</i>	5,3	0,6	b	<i>TaGRF3- 2Ad(330)</i>	4,8	0,3	a	<i>TaGRF3- 2Ad(330)</i>	7,4	0,9	a
Длина главного колоса, см	<i>Rht- B1a</i>	7,6	0,1	a	<i>Rht- B1a</i>	8,1	0,1	a	<i>TaGRF3- 2Aa(339)</i>	7,5	0,1	a	<i>TaGRF3- 2Aa(339)</i>	8,1	0,1	a

Продолжение Приложения Б

Длина главного колоса, см	<i>Rht-B1p</i>	7,4	0,1	b	<i>Rht-B1p</i>	8,1	0,4	a	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	7,5	0,1	a	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	8,2	0,6	a
Количество междоузлий, шт	<i>Rht-B1a</i>	4,3	0,0	a	<i>Rht-B1a</i>	5,1	0,1	a	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	4,3	0,1	a	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	5,0	0,1	a
Количество междоузлий, шт	<i>Rht-B1p</i>	4,2	0,1	a	<i>Rht-B1p</i>	4,8	0,1	a	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	4,2	0,1	a	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	4,9	0,1	a
Кхоз	<i>Rht-B1a</i>	0,504	0,006	b	<i>Rht-B1a</i>	0,542	0,006	b	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	0,519	0,008	a	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	0,568	0,006	a
Кхоз	<i>Rht-B1p</i>	0,528	0,010	a	<i>Rht-B1p</i>	0,597	0,005	a	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	0,510	0,016	a	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	0,569	0,008	a
Масса 1000 зёрен, г	<i>Rht-B1a</i>	32,6	0,4	a	<i>Rht-B1a</i>	39,2	0,4	a	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	31,2	0,6	a	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	38,8	0,4	a
Масса 1000 зёрен, г	<i>Rht-B1p</i>	27,2	0,5	b	<i>Rht-B1p</i>	37,6	0,5	b	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	29,7	1,0	b	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	38,8	0,5	a
Масса главного колоса, г	<i>Rht-B1a</i>	1,61	0,04	a	<i>Rht-B1a</i>	2,03	0,05	a	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	1,51	0,06	a	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	2,03	0,05	a
Масса главного колоса, г	<i>Rht-B1p</i>	1,29	0,04	b	<i>Rht-B1p</i>	1,96	0,06	a	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	1,48	0,07	a	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	2,00	0,07	a
Масса зерна с главного колоса, г	<i>Rht-B1a</i>	1,21	0,03	a	<i>Rht-B1a</i>	1,59	0,04	a	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	1,13	0,05	a	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	1,60	0,04	a

Продолжение Приложения Б

Масса зерна с главного колоса, г	<i>Rht-B1p</i>	0,95	0,04	b	<i>Rht-B1p</i>	1,53	0,05	a	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	1,10	0,06	a	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	1,56	0,05	a
Масса зерна с подгонов, г	<i>Rht-B1a</i>	1,29	0,09	a	<i>Rht-B1a</i>	3,07	0,48	a	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	1,25	0,13	a	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	2,98	0,48	a
Масса зерна с подгонов, г	<i>Rht-B1p</i>	1,13	0,09	b	<i>Rht-B1p</i>	2,59	0,23	a	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	1,26	0,15	a	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	2,57	0,26	a
Масса одного зерна, г	<i>Rht-B1a</i>	0,032	0,001	a	<i>Rht-B1a</i>	0,039	0,000	a	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	0,031	0,001	a	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	0,039	0,000	a
Масса одного зерна, г	<i>Rht-B1p</i>	0,027	0,001	b	<i>Rht-B1p</i>	0,038	0,000	b	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	0,030	0,001	b	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	0,039	0,001	a
Масса соломы главного колоса, г	<i>Rht-B1a</i>	0,76	0,02	a	<i>Rht-B1a</i>	0,90	0,02	a	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	0,65	0,03	a	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	0,79	0,03	a
Масса соломы главного колоса, г	<i>Rht-B1p</i>	0,47	0,02	b	<i>Rht-B1p</i>	0,59	0,02	b	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	0,66	0,04	a	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	0,75	0,04	a
Озернённость колоска	<i>Rht-B1a</i>	2,50	0,05	a	<i>Rht-B1a</i>	1,96	0,02	a	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	2,42	0,07	a	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	1,99	0,02	a
Озернённость колоска	<i>Rht-B1p</i>	2,33	0,07	b	<i>Rht-B1p</i>	1,97	0,03	a	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	2,51	0,10	a	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	1,95	0,04	a

Продолжение Приложения Б

Плотность колоса	<i>Rht-B1a</i>	19,4	0,2	a	<i>Rht-B1a</i>	19,6	0,2	a	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	19,6	0,3	a	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	19,9	0,2	a
Плотность колоса	<i>Rht-B1p</i>	19,9	0,2	b	<i>Rht-B1p</i>	19,7	0,3	a	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	19,6	0,3	a	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	19,5	0,4	a
Число дней от посева до колошения, шт	<i>Rht-B1a</i>	53,2	0,1	b	<i>Rht-B1a</i>	51,5	0,3	b	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	53,6	0,2	b	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	52,5	0,3	a
Число дней от посева до колошения, шт	<i>Rht-B1p</i>	55,0	0,2	a	<i>Rht-B1p</i>	53,4	0,3	a	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	54,6	0,2	a	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	52,1	0,3	a
Число дней от посева до цветения, шт	<i>Rht-B1a</i>	55,4	0,1	b	<i>Rht-B1a</i>	52,2	0,3	b	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	55,9	0,2	b	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	54,0	0,4	a
Число дней от посева до цветения, шт	<i>Rht-B1p</i>	57,3	0,2	a	<i>Rht-B1p</i>	55,2	0,5	a	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	56,8	0,2	a	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	52,6	0,3	b
Число зёрен главного колоса, шт	<i>Rht-B1a</i>	36,6	0,8	a	<i>Rht-B1a</i>	40,5	0,9	a	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	35,4	1,1	a	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	41,1	1,0	a
Число зёрен главного колоса, шт	<i>Rht-B1p</i>	34,0	1,0	b	<i>Rht-B1p</i>	40,4	1,1	a	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	36,4	1,5	a	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	40,1	1,2	a

Продолжение Приложения Б

Число колосков в колосе, шт	<i>Rht-B1a</i>	14,7	0,2	a	<i>Rht-B1a</i>	15,9	0,2	a	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	14,5	0,2	a	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	16,0	0,2	a
Число колосков в колосе, шт	<i>Rht-B1p</i>	14,6	0,2	a	<i>Rht-B1p</i>	15,5	0,2	a	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	14,6	0,3	a	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	15,4	0,2	b

Указаны средние значения признака для полевого опыта в 2018 г. и 2019 г. (Полевая опытная станция РГАУ-МСХА имени К.А.Тимирязева), д.в.-95% доверительный интервал и результаты попарного сравнения по критерию Тьюки.

Приложение В. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа по аллелям генов *Rht-B1* и *TaGRF3-2A* и их влиянию на хозяйственно-ценные признаки рекомбинантных инбредных линий пшеницы (полученные в результате скрещивания образцов *Chris Mutant* x *Новосибирская67*)

	<i>Rht-B1</i> (2018)	<i>TaGRF3-2A</i> (2018)	Среднее	Д.в.	Tukey HSD test	<i>Rht-B1</i> (2019)	<i>TaGRF3-2A</i> (2019)	Среднее	Д.в.	Tukey HSD test
Высота, см	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	74,9	1,5	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	84,9	1,1	a
Высота, см	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	73,5	2,0	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	82,0	1,7	b
Высота, см	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	50,3	1,4	c	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	57,3	1,1	c
Высота, см	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	53,5	1,6	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	58,2	1,5	c
Длина 1-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	34,2	1,1	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	38,8	0,7	a
Длина 1-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	32,8	1,4	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	36,0	1,0	b
Длина 1-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	20,9	1,0	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	23,9	0,7	c
Длина 1-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	22,8	1,4	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	24,8	1,0	cd
Длина 1-ого нижнего междоузлия, см	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	0,8	0,2	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	1,9	0,2	a

Продолжение Приложения В

Длина 1-ого нижнего междоузлия, см	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	1,0	0,3	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	1,9	0,2	a
Длина 1-ого нижнего междоузлия, см	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	0,6	0,2	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	1,6	0,2	a
Длина 1-ого нижнего междоузлия, см	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	0,3	0,1	bc	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	1,7	0,2	a
Длина 2-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	17,1	0,4	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	20,3	0,4	a
Длина 2-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	17,4	0,6	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	19,9	0,7	a
Длина 2-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	11,9	0,4	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	13,4	0,4	b
Длина 2-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	12,8	0,6	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	14,0	0,5	bc
Длина 3-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	9,3	0,2	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	13,0	5,9	a
Длина 3-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	9,5	0,4	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	10,2	0,4	a
Длина 3-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	6,0	0,3	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	6,9	0,2	a
Длина 3-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	6,4	0,3	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	7,2	0,3	a
Длина 4-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	5,8	0,3	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	7,4	0,8	a

Продолжение Приложения В

Длина 4-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	5,8	0,4	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	7,6	1,0	a
Длина 4-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	3,7	0,2	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	5,3	0,7	b
Длина 4-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	3,6	0,3	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	5,8	1,4	ab
Длина главного колоса, см	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	7,6	0,2	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	8,2	0,1	a
Длина главного колоса, см	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	7,6	0,2	ab	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	8,0	0,2	a
Длина главного колоса, см	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	7,2	0,2	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	7,9	0,2	a
Длина главного колоса, см	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	7,4	0,2	ab	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	8,3	1,1	a
Количество междоузлий, шт	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	4,3	0,1	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	5,1	0,1	a
Количество междоузлий, шт	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	4,3	0,1	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	5,0	0,1	a
Количество междоузлий, шт	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	4,3	0,1	a	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	4,9	0,1	a
Количество междоузлий, шт	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	4,2	0,1	a	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	4,8	0,1	a
Кхоз	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	0,511	0,009	ab	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	0,550	0,007	a

Продолжение Приложения В

Кхоз	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	0,490	0,013	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	0,533	0,008	b
Кхоз	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	0,534	0,014	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	0,598	0,007	c
Кхоз	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	0,537	0,034	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	0,605	0,009	cd
Масса 1000 зёрен, г	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	33,2	0,7	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	39,4	0,5	a
Масса 1000 зёрен, г	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	32,2	1,3	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	39,2	0,7	a
Масса 1000 зёрен, г	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	27,8	1,0	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	37,7	0,7	b
Масса 1000 зёрен, г	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	26,1	1,0	bc	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	38,3	0,8	bc
Масса главного колоса, г	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	1,64	0,07	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	2,06	0,06	a
Масса главного колоса, г	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	1,62	0,10	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	2,00	0,09	a
Масса главного колоса, г	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	1,28	0,09	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	1,97	0,10	a
Масса главного колоса, г	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	1,30	0,11	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	1,99	0,10	a
Масса зерна с главного колоса, г	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	1,23	0,06	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	1,63	0,05	a

Продолжение Приложения В

Масса зерна с главного колоса, г	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	1,20	0,08	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	1,55	0,07	a
Масса зерна с главного колоса, г	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	0,94	0,07	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	1,55	0,08	a
Масса зерна с главного колоса, г	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	0,96	0,09	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	1,57	0,08	a
Масса зерна с подгонов, г	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	1,42	0,18	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	3,32	0,72	a
Масса зерна с подгонов, г	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	1,25	0,19	ab	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	2,64	0,35	a
Масса зерна с подгонов, г	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	0,96	0,18	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	2,37	0,31	a
Масса зерна с подгонов, г	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	1,28	0,25	ab	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	2,49	0,38	a
Масса одного зерна, г	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	0,033	0,001	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	0,039	0,001	a
Масса одного зерна, г	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	0,032	0,001	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	0,039	0,001	a
Масса одного зерна, г	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	0,028	0,001	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	0,038	0,001	b
Масса одного зерна, г	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	0,026	0,001	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	0,038	0,001	b
Масса соломы главного колоса, г	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	0,76	0,03	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	0,90	0,03	a

Продолжение Приложения В

Масса соломы главного колоса, г	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	0,80	0,05	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	0,90	0,05	a
Масса соломы главного колоса, г	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	0,45	0,03	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	0,60	0,03	b
Масса соломы главного колоса, г	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	0,47	0,03	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	0,59	0,03	ab
Озернённость колоска	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	2,5	0,1	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	2,0	0,0	a
Озернённость колоска	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	2,6	0,1	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	1,9	0,0	a
Озернённость колоска	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	2,3	0,1	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	2,0	0,0	a
Озернённость колоска	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	2,4	0,2	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	2,0	0,1	a
Плотность колоса	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	19,4	0,4	ab	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	20,0	0,3	a
Плотность колоса	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	19,2	0,4	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	19,2	0,4	b
Плотность колоса	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	19,9	0,4	ab	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	19,9	0,3	ab
Плотность колоса	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	20,1	0,5	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	19,9	0,7	ab
Число дней от посева до колошения, шт	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	53,0	0,2	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	51,7	0,4	a

Продолжение Приложения В

Число дней от посева до колошения, шт	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	54,0	0,3	b	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	51,3	0,4	a
Число дней от посева до колошения, шт	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	54,5	0,1	c	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	53,8	0,5	b
Число дней от посева до колошения, шт	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	55,5	0,4	d	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	53,0	0,4	b
Число дней от посева до цветения, шт	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	55,2	0,2	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	52,5	0,5	a
Число дней от посева до цветения, шт	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	56,1	0,3	b	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	51,8	0,3	a
Число дней от посева до цветения, шт	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	57,0	0,2	c	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	56,5	0,7	b
Число дней от посева до цветения, шт	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	57,8	0,4	d	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	53,5	0,6	c
Число зёрен главного колоса, шт	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	36,8	1,4	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	41,3	1,1	a
Число зёрен главного колоса, шт	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	36,8	1,9	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	39,4	1,7	a
Число зёрен главного колоса, шт	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	33,0	2,0	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	40,7	1,8	a
Число зёрен главного колоса, шт	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	35,9	2,5	ab	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	40,7	1,8	a
Число колосков в колосе, шт	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	14,7	0,3	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	16,2	0,2	a

Продолжение Приложения В

Число колосков в колосе, шт	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	14,4	0,4	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	15,3	0,3	b
Число колосков в колосе, шт	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	14,3	0,3	a	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Aa(339)</i>	15,6	0,4	bc
Число колосков в колосе, шт	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	14,8	0,4	a	<i>Rht-B1p</i>	<i>TaGRF3-2Ad(330)</i>	15,5	0,3	bd

Указаны средние значения признака для полевого опыта в 2018 г. и 2019 г. (Полевая опытная станция РГАУ-МСХА имени К.А.Тимирязева), д.в.-95% доверительный интервал и результаты попарного сравнения по критерию Тьюки.

Приложение Г. Результаты однофакторного дисперсионного анализа по аллелям генов *Ddw1* и *TaGRF3-2A* и их влиянию на хозяйственно-ценные признаки рекомбинантных инбредных линий тритикале (полученные в результате скрещивания сортов Хонгор x Дублет)

	<i>Ddw1</i> (2018)	Средн ее	Д.в.	Tu key HSD test	<i>Ddw1</i> (2019)	Средн ее	Д.в.	Tu key HSD test	<i>TaGRF3-2A</i> (2018)	Сред нее	Д.в.	Tu key HSD test	<i>TaGRF3-2A</i> (2019)	Средн ее	Д.в.	Tukey HSD test
Высота, см	<i>ddw1</i>	81,3	1,0	a	<i>ddw1</i>	86,5	0,9	a	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	74,2	1,4	b	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	74,2	1,3	a
Высота, см	<i>Ddw1</i>	54,6	1,2	b	<i>Ddw1</i>	57,7	0,7	b	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	77,9	1,9	a	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	75,5	1,5	a
Длина 1-ого верхнего междоузлия, см	<i>ddw1</i>	29,1	0,6	a	<i>ddw1</i>	30,6	0,5	a	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	26,7	0,8	a	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	26,3	0,6	a
Длина 1-ого верхнего междоузлия, см	<i>Ddw1</i>	18,2	0,6	b	<i>Ddw1</i>	19,7	0,3	b	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	27,0	1,0	a	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	25,9	0,7	a
Длина 1-ого нижнего междоузлия, см	<i>ddw1</i>	3,4	0,2	a	<i>ddw1</i>	4,0	0,1	a	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	3,1	0,2	b	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	3,5	0,1	a
Длина 1-ого нижнего междоузлия, см	<i>Ddw1</i>	2,6	0,2	b	<i>Ddw1</i>	2,7	0,1	b	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	3,5	0,2	a	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	3,5	0,1	a
Длина 2-ого верхнего междоузлия, см	<i>ddw1</i>	19,3	0,3	a	<i>ddw1</i>	18,9	0,3	a	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	17,3	0,4	b	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	15,7	0,3	b
Длина 2-ого верхнего междоузлия, см	<i>Ddw1</i>	12,8	0,4	b	<i>Ddw1</i>	12,0	0,2	b	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	19,0	0,5	a	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	16,5	0,4	a
Длина 2-ого нижнего междоузлия, см	<i>ddw1</i>	7,5	0,2	a	<i>ddw1</i>	7,8	0,1	a	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	6,8	0,2	b	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	6,6	0,2	a
Длина 2-ого нижнего междоузлия, см	<i>Ddw1</i>	4,8	0,2	b	<i>Ddw1</i>	5,0	0,1	b	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	7,2	0,3	a	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	6,8	0,2	a
Длина 3-ого верхнего междоузлия, см	<i>ddw1</i>	11,5	0,2	a	<i>ddw1</i>	12,9	0,2	a	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	10,4	0,2	b	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	10,7	0,2	b
Длина 3-ого верхнего междоузлия, см	<i>Ddw1</i>	7,5	0,2	b	<i>Ddw1</i>	8,0	0,1	b	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	11,0	0,3	a	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	11,3	0,3	a

Продолжение Приложения Г

Длина 4-ого верхнего междоузлия, см	<i>ddw1</i>	8,9	0,3	a	<i>ddw1</i>	9,8	0,2	a	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	8,2	0,3	b	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	8,4	0,2	a
Длина 4-ого верхнего междоузлия, см	<i>Ddw1</i>	6,1	0,5	b	<i>Ddw1</i>	6,3	0,2	b	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	9,0	0,6	a	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	8,7	0,3	a
Длина главного колоса, см	<i>ddw1</i>	8,7	0,1	a	<i>ddw1</i>	8,5	0,1	a	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	8,6	0,1	a	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	8,2	0,1	b
Длина главного колоса, см	<i>Ddw1</i>	8,5	0,2	a	<i>Ddw1</i>	8,2	0,1	b	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	8,7	0,2	a	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	8,6	0,1	a
Количество междоузлий, шт	<i>ddw1</i>	5,2	0,0	a	<i>ddw1</i>	5,4	0,0	a	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	5,2	0,1	a	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	5,4	0,0	a
Количество междоузлий, шт	<i>Ddw1</i>	5,0	0,1	a	<i>Ddw1</i>	5,4	0,0	a	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	5,1	0,1	a	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	5,4	0,0	a
Кустистость общая	<i>ddw1</i>	2,2	0,1	a	<i>ddw1</i>	3,5	0,1	a	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	2,2	0,1	a	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	3,6	0,1	a
Кустистость общая	<i>Ddw1</i>	2,3	0,2	a	<i>Ddw1</i>	3,3	0,2	a	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	2,3	0,1	a	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	3,1	0,1	b
Кхоз	<i>ddw1</i>	0,541	0,008	a	<i>ddw1</i>	0,574	0,007	b	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	0,550	0,008	a	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	0,596	0,007	a
Кхоз	<i>Ddw1</i>	0,558	0,014	a	<i>Ddw1</i>	0,624	0,008	a	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	0,535	0,012	b	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	0,593	0,009	a
Масса 1000 зёрен, г	<i>ddw1</i>	40,8	0,7	a	<i>ddw1</i>	52,2	0,6	a	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	38,9	0,8	a	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	49,1	0,6	b
Масса 1000 зёрен, г	<i>Ddw1</i>	33,9	1,1	b	<i>Ddw1</i>	46,8	0,7	b	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	39,8	1,0	a	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	51,0	0,8	a
Масса главного колоса, г	<i>ddw1</i>	2,54	0,07	a	<i>ddw1</i>	3,09	0,07	a	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	2,47	0,08	a	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	2,92	0,07	b
Масса главного колоса, г	<i>Ddw1</i>	2,17	0,12	b	<i>Ddw1</i>	2,82	0,08	b	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	2,44	0,11	a	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	3,06	0,09	a
Масса зерна с главного колоса, г	<i>ddw1</i>	1,95	0,06	a	<i>ddw1</i>	2,43	0,06	a	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	1,89	0,07	a	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	2,29	0,06	a
Масса зерна с главного колоса, г	<i>Ddw1</i>	1,58	0,10	b	<i>Ddw1</i>	2,19	0,07	b	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	1,85	0,09	b	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	2,38	0,08	a

Продолжение Приложения Г

Масса зерна с подгонов, г	<i>ddw1</i>	2,11	0,15	a	<i>ddw1</i>	2,42	0,15	a	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	2,50	0,87	a	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	2,46	0,22	a
Масса зерна с подгонов, г	<i>Ddw1</i>	3,41	2,52	a	<i>Ddw1</i>	2,22	0,29	a	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	2,22	0,24	a	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	2,16	0,18	a
Масса соломы главного колоса, г	<i>ddw1</i>	0,98	0,03	a	<i>ddw1</i>	1,08	0,03	a	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	0,87	0,03	b	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	0,89	0,03	a
Масса соломы главного колоса, г	<i>Ddw1</i>	0,59	0,03	b	<i>Ddw1</i>	0,65	0,02	b	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	0,93	0,04	a	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	0,92	0,03	a
Озернённость колоска	<i>ddw1</i>	2,06	0,04	a	<i>ddw1</i>	1,99	0,04	a	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	2,08	0,05	a	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	2,05	0,05	a
Озернённость колоска	<i>Ddw1</i>	2,02	0,07	a	<i>Ddw1</i>	2,09	0,06	a	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	2,02	0,06	a	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	1,99	0,05	a
Плотность колоса	<i>ddw1</i>	26,2	0,2	a	<i>ddw1</i>	27,7	0,2	a	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	26,4	0,3	a	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	27,9	0,2	a
Плотность колоса	<i>Ddw1</i>	26,4	0,4	a	<i>Ddw1</i>	27,4	0,2	a	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	26,0	0,3	a	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	27,1	0,2	b
Число дней от посева до колошения, шт	<i>ddw1</i>	54,7	0,3	b	<i>ddw1</i>	56,5	0,3	b	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	56,3	0,5	a	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	58,9	0,4	a
Число дней от посева до колошения, шт	<i>Ddw1</i>	59,4	0,9	a	<i>Ddw1</i>	59,3	0,4	a	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	54,8	0,2	b	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	56,0	0,2	b
Число дней от посева до цветения, шт	<i>ddw1</i>	57,4	0,3	b	<i>ddw1</i>	59,5	0,2	b	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	59,3	0,5	a	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	61,8	0,4	a
Число дней от посева до цветения, шт	<i>Ddw1</i>	62,9	1,0	a	<i>Ddw1</i>	62,2	0,5	a	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	57,5	0,2	b	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	59,0	0,2	b
Число зёрен главного колоса, шт	<i>ddw1</i>	46,8	1,2	a	<i>ddw1</i>	46,2	1,0	a	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	47,1	1,3	a	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	46,1	1,0	a
Число зёрен главного колоса, шт	<i>Ddw1</i>	45,2	2,0	a	<i>Ddw1</i>	46,4	1,2	a	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	45,4	1,7	a	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	46,4	1,2	a
Число зёрен с подгонов, шт	<i>ddw1</i>	51,0	3,6	b	<i>ddw1</i>	39,2	2,7	a	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	51,8	4,1	a	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	45,4	5,9	a
Число зёрен с подгонов, шт	<i>Ddw1</i>	61,4	7,9	a	<i>Ddw1</i>	41,3	7,8	a	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	55,5	5,6	a	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	33,3	3,0	b

Продолжение Приложения Г

Число колосков в колосе, шт	<i>ddw1</i>	22,5	0,3	a	<i>ddw1</i>	23,2	0,2	a	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	22,5	0,3	a	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	22,6	0,2	b
Число колосков в колосе, шт	<i>Ddw1</i>	22,2	0,5	a	<i>Ddw1</i>	22,4	0,2	b	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	22,4	0,4	a	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	23,2	0,2	a

Указаны средние значения признака для полевого опыта в 2018 г. и 2019 г. (Полевая опытная станция РГАУ-МСХА имени К.А.Тимирязева), д.в.-95% доверительный интервал и результаты попарного сравнения по критерию Тьюки.

Приложение Д. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа по аллелям генов *Ddw1* и *TaGRF3-2A* и их влиянию на хозяйственно-ценные признаки рекомбинантных инбредных линий тритикале (полученные в результате скрещивания сортов Хонгор x Дублет)

	<i>Ddw1</i> (2018)	<i>TaGRF3-2A</i> (2018)	Среднее	Д.в.	Tukey HSD test	<i>Ddw1</i> (2019)	<i>TaGRF3-2A</i> (2019)	Среднее	Д.в.	Tukey HSD test
Высота, см	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	80,6	1,2	a	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	85,3	1,1	b
Высота, см	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	82,3	1,8	a	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	88,4	1,7	a
Высота, см	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	52,5	1,3	c	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	54,3	0,8	d
Высота, см	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	59,1	2,0	d	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	61,0	1,0	c
Длина 1-ого верхнего междоузлия, см	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	29,5	0,7	a	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	30,4	0,6	a
Длина 1-ого верхнего междоузлия, см	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	28,5	1,1	a	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	30,8	0,9	a
Длина 1-ого верхнего междоузлия, см	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	17,2	0,7	b	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	18,9	0,4	c
Длина 1-ого верхнего междоузлия, см	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	20,3	1,2	c	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	20,5	0,5	b
Длина 1-ого нижнего междоузлия, см	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	3,4	0,2	a	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	3,9	0,2	a
Длина 1-ого нижнего междоузлия, см	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	3,5	0,2	a	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	4,1	0,2	a
Длина 1-ого нижнего междоузлия, см	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	2,3	0,2	b	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	2,7	0,1	b
Длина 1-ого нижнего междоузлия, см	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	3,1	0,3	a	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	2,8	0,1	b
Длина 2-ого верхнего междоузлия, см	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	18,8	0,4	a	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	18,3	0,3	b

Продолжение Приложения Д

Длина 2-ого верхнего междоузлия, см	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	20,2	0,5	b	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	19,7	0,4	a
Длина 2-ого верхнего междоузлия, см	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	12,3	0,5	c	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	11,1	0,3	d
Длина 2-ого верхнего междоузлия, см	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	13,8	0,6	d	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	12,8	0,3	c
Длина 2-ого нижнего ждоузлия, см	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	7,3	0,2	a	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	7,6	0,2	b
Длина 2-ого нижнего ждоузлия, см	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	7,7	0,3	a	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	8,2	0,2	a
Длина 2-ого нижнего ждоузлия, см	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	4,7	0,2	b	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	4,9	0,1	c
Длина 2-ого нижнего ждоузлия, см	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	4,9	0,3	b	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	5,2	0,1	c
Длина 3-ого верхнего междоузлия, см	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	11,4	0,2	a	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	12,5	0,2	b
Длина 3-ого верхнего междоузлия, см	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	11,8	0,3	a	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	13,6	0,3	a
Длина 3-ого верхнего междоузлия, см	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	7,3	0,3	b	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	7,3	0,2	d
Длина 3-ого верхнего междоузлия, см	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	7,8	0,4	b	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	8,6	0,2	c
Длина 4-ого верхнего междоузлия, см	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	8,7	0,3	a	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	9,3	0,2	b
Длина 4-ого верхнего междоузлия, см	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	9,3	0,6	a	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	10,6	0,3	a
Длина 4-ого верхнего междоузлия, см	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	6,3	0,5	b	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	6,0	0,3	d
Длина 4-ого верхнего междоузлия, см	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	5,0	1,3	b	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	6,6	0,2	c
Длина главного колоса, см	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	8,7	0,1	a	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	8,4	0,1	a

Продолжение Приложения Д

Длина главного колоса, см	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	8,6	0,2	a	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	8,6	0,2	a
Длина главного колоса, см	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	8,1	0,2	b	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	7,8	0,1	b
Длина главного колоса, см	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	9,1	0,4	a	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	8,7	0,1	a
Количество междоузлий, шт	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	5,2	0,1	a	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	5,5	0,1	a
Количество междоузлий, шт	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	5,2	0,1	a	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	5,4	0,1	a
Количество междоузлий, шт	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	5,1	0,1	a	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	5,3	0,1	a
Количество междоузлий, шт	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	4,9	0,1	a	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	5,4	0,1	a
Кустистость общая	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	2,3	0,1	b	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	3,6	0,2	a
Кустистость общая	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	2,2	0,1	b	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	3,3	0,2	b
Кустистость общая	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	2,0	0,2	b	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	3,6	0,2	a
Кустистость общая	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	2,8	0,3	a	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	3,0	0,2	b
Кхоз	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	0,552	0,010	ac	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	0,580	0,008	b
Кхоз	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	0,524	0,014	ab	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	0,564	0,012	b
Кхоз	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	0,545	0,018	a	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	0,623	0,011	a
Кхоз	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	0,583	0,022	ad	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	0,625	0,011	a
Масса 1000 зёрен, г	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	40,9	0,8	a	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	51,4	0,7	b

Продолжение Приложения Д

Масса 1000 зёрен, г	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	40,5	1,2	a	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	53,4	1,1	a
Масса 1000 зёрен, г	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	32,5	1,4	b	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	45,2	0,8	d
Масса 1000 зёрен, г	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	36,7	1,7	bc	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	48,3	1,0	c
Масса главного колоса, г	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	2,61	0,10	a	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	3,08	0,09	a
Масса главного колоса, г	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	2,43	0,12	a	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	3,11	0,12	a
Масса главного колоса, г	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	2,01	0,13	b	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	2,63	0,09	b
Масса главного колоса, г	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	2,49	0,21	a	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	3,00	0,12	a
Масса зерна с главного колоса, г	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	2,02	0,08	ad	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	2,42	0,08	a
Масса зерна с главного колоса, г	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	1,85	0,10	bd	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	2,43	0,11	a
Масса зерна с главного колоса, г	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	1,43	0,11	c	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	2,05	0,09	b
Масса зерна с главного колоса, г	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	1,88	0,18	d	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	2,33	0,10	ac
Масса зерна с подгонов, г	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	2,15	0,20	a	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	2,51	0,19	a
Масса зерна с подгонов, г	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	2,04	0,25	a	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	2,26	0,25	a
Масса зерна с подгонов, г	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	3,83	4,24	a	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	2,37	0,50	a
Масса зерна с подгонов, г	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	2,78	0,59	a	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	2,05	0,25	a
Масса соломы главного колоса, г	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	0,97	0,03	a	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	1,05	0,03	b

Продолжение Приложения Д

Масса соломы главного колоса, г	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	1,00	0,04	a	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	1,12	0,05	a
Масса соломы главного колоса, г	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	0,56	0,03	b	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	0,61	0,02	d
Масса соломы главного колоса, г	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	0,66	0,05	b	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	0,69	0,03	c
Озернённость колоска	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	2,1	0,1	a	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	2,0	0,0	b
Озернённость колоска	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	2,0	0,1	ab	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	1,9	0,1	ab
Озернённость колоска	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	2,0	0,1	ab	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	2,1	0,1	ac
Озернённость колоска	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	2,2	0,1	a	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	2,1	0,1	ac
Плотность колоса	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	26,3	0,3	a	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	27,7	0,3	a
Плотность колоса	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	26,1	0,4	a	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	27,6	0,3	a
Плотность колоса	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	26,9	0,5	ac	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	28,3	0,3	b
Плотность колоса	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	25,4	0,7	ab	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	26,6	0,3	bc
Число дней от посева до колошения, шт	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	54,9	0,4	b	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	56,7	0,4	bc
Число дней от посева до колошения, шт	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	54,5	0,2	b	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	56,1	0,4	b
Число дней от посева до колошения, шт	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	61,0	1,2	a	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	62,8	0,6	ac
Число дней от посева до колошения, шт	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	56,0	0,6	bc	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	55,9	0,3	ab
Число дней от посева до цветения, шт	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	57,7	0,5	c	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	59,8	0,3	b

Продолжение Приложения Д

Число дней от посева до цветения, шт	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	57,0	0,2	c	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	59,1	0,2	b
Число дней от посева до цветения, шт	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	64,5	1,3	a	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	65,7	0,7	c
Число дней от посева до цветения, шт	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	59,4	0,9	b	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	58,9	0,3	a
Число зёрен главного колоса, шт	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	48,4	1,5	a	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	46,9	1,3	a
Число зёрен главного колоса, шт	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	44,3	1,9	b	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	45,1	1,7	a
Число зёрен главного колоса, шт	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	43,0	2,3	b	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	44,9	1,6	a
Число зёрен главного колоса, шт	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	49,8	3,5	a	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	47,9	1,7	a
Число зёрен с подгонов, шт	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	51,7	4,6	b	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	42,3	3,5	a
Число зёрен с подгонов, шт	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	49,6	5,5	b	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	34,5	4,2	ab
Число зёрен с подгонов, шт	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	52,3	8,6	b	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	51,0	15,1	ac
Число зёрен с подгонов, шт	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	74,6	14,4	a	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	31,9	4,1	ad
Число колосков в колосе, шт	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	22,7	0,4	a	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	23,1	0,2	a
Число колосков в колосе, шт	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	22,2	0,4	a	<i>ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	23,4	0,3	a
Число колосков в колосе, шт	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	21,8	0,6	a	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(262)</i>	21,8	0,3	b
Число колосков в колосе, шт	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	23,0	0,8	a	<i>Ddw1</i>	<i>TaGRF3-2A(274)</i>	22,9	0,3	a

Указаны средние значения признака для полевого опыта в 2018 г. и 2019 г. (Полевая опытная станция РГАУ-МСХА имени К.А.Тимирязева), д.в.-95% доверительный интервал и результаты попарного сравнения по критерию Тьюки.

Приложение Е. Результаты идентификации аллельного состояния генов *TaGRF3-2A*, *TaGRF3-2B*, *TaGRF3-2D*, *Rht-B1*, *Ppd-D1* у пшеницы

№	Название образца	масса 1000 зёрен	<i>TaGRF3-2A</i>			<i>TaGRF3-2B</i>		<i>TaGRF3-2D</i>	<i>Rht-B1</i>	<i>Ppd-D1</i>
			GRF-SSR-2A	GRF-2A-Q165	GRF-2A-Q41	GRF-SSR-2B	2BPro	GRF-SSR-2D		
1	Andry	43,01	260	н/о	н/о	355	н/о	5' UTR-250	<i>Rht-B1b</i>	288
2	Romy	34,34	274	н/о	н/о	355	н/о	5' UTR-250	<i>Rht-B1b</i>	288
3	Аби-Гариб-3	36,33	260	2	344	353	188	5' UTR-250	<i>Rht-B1b</i>	288
4	Аврора	39,60	258	2	344	355	161	5' UTR-238	<i>Rht-B1a</i>	288
5	Айвина	38,34	н/о	2	344	353	188	5' UTR-250	<i>Rht-B1a</i>	288
6	Алексеич	39,75	258	2	344	355	161	5' UTR-238	<i>Rht-B1b</i>	288
7	Алтиго	41,58	266	0	344	349	188	5' UTR-238	<i>Rht-B1a</i>	414
8	Аль-Муруж	39,39	254	0	344	353	188	5' UTR-250	<i>Rht-B1b</i>	288
9	Аль-Рашид	38,95	266	н/о	344	355	161	5' UTR-250	<i>Rht-B1a</i>	288
10	Анка	37,93	270	0	344	353	188	5' UTR-250	<i>Rht-B1a</i>	414
11	Антонина	44,44	258	2	344	355	161	5' UTR-238	<i>Rht-B1b</i>	288
12	Баш	40,50	258	2	344	355	161	5' UTR-250	<i>Rht-B1b</i>	414
13	Безостая 1	42,75	258	2	344	355	161	5' UTR-250	<i>Rht-B1a</i>	288
14	Безостая 100	40,28	258	2	344	355	161	5' UTR-238	<i>Rht-B1a</i>	288
15	Бригада	40,48	258	0	344	355	161	5' UTR-238	<i>Rht-B1b</i>	288
16	Lut.1234	42,97	258	2	344	355	161	5' UTR-250	<i>Rht-B1b</i>	288
17	Васса	48,57	258	2	344	355	161	5' UTR-250	<i>Rht-B1b</i>	288
18	Велена	38,17	268	0	344	355	161	5' UTR-250	<i>Rht-B1e</i>	288
19	Веха	41,94	258	2	344	355	161	5' UTR-250	<i>Rht-B1b</i>	288
20	Вид	41,43	258	2	344	355	161	5' UTR-250	<i>Rht-B1b</i>	288
21	Видея	38,21	258	2	344	355	161	5' UTR-250	<i>Rht-B1b</i>	288
22	Виза	41,43	277	2	344	353	161	5' UTR-250	<i>Rht-B1a</i>	288

Продолжение Приложения Е

23	Восторг	34,80	258	2	344	353	188	5' UTR-250	<i>Rht-B1e</i>	288
24	609sv25	45,98	258	0	344	353	188	5' UTR-250	<i>Rht-B1e</i>	288
25	2041h1	42,59	258	2	344	353	188	5' UTR-238	<i>Rht-B1e</i>	288
26	Гром	39,26	270	0	344	353	188	5' UTR-250	<i>Rht-B1e</i>	288
27	Гурт	37,12	274	0	344	353	188	5' UTR-250	<i>Rht-B1b</i>	288
28	Дмитрий	44,43	258	0	344	353	188	5' UTR-250	<i>Rht-B1a</i>	288
29	Дока	41,85	258	2	344	353	188	5' UTR-238	<i>Rht-B1e</i>	288
30	Дуплет	43,37	258	0	344	355	161	5' UTR-250	<i>Rht-B1b</i>	288
31	Жива	40,27	258	2	344	355	161	5' UTR-238	<i>Rht-B1b</i>	288
32	Зимтра	36,13	258	0	344	353	188	5' UTR-238	<i>Rht-B1a</i>	288
33	Ибаа-95	40,59	274	0	344	353	188	5' UTR-250	<i>Rht-B1b</i>	288
34	Ибаа-99	46,82	274	0	344	353	188	5' UTR-250	<i>Rht-B1a</i>	288
35	Ирак	41,80	254	0	344	353	188	5' UTR-250	<i>Rht-B1b</i>	288
36	Lut.3164h16-23-14	49,64	258	2	344	355	161	5' UTR-250	<i>Rht-B1b</i>	288
37	Кавказ	42,30	258	2	344	355	161	5' UTR-250	<i>Rht-B1a</i>	288
38	Калым	37,00	258	2	344	353	188	5' UTR-250	<i>Rht-B1e</i>	288
39	Караван	39,74	277	0	344	349	188	5' UTR-250	<i>Rht-B1a</i>	288
40	Княжна	35,90	254	0	344	355	161	5' UTR-250	<i>Rht-B1b</i>	288
41	Коротышка	47,69	258	2	344	355	161	5' UTR-250	<i>Rht-B1a</i>	288
42	Краснодарская 99	32,00	258	2	344	353	188	5' UTR-250	<i>Rht-B1a</i>	288
43	Красота	32,39	254	2	344	355	188	5' UTR-238	<i>Rht-B1b</i>	288
44	Крошка	46,62	258	2	344	353	188	5' UTR-238	<i>Rht-B1e</i>	288
45	Курень	44,90	254	0	344	355	161	5' UTR-250	<i>Rht-B1b</i>	288
46	Лебедь	36,82	н/о	0	344	355	161	5' UTR-250	<i>Rht-B1b</i>	288
47	Маркиз	45,87	277	0	344	353	188	5' UTR-250	<i>Rht-B1b</i>	288
48	Морозко	35,64	258	2	344	353	188	5' UTR-238	<i>Rht-B1b</i>	288
49	Новосибирская 32	32,63	н/о	0	344	353	188	5' UTR-250	<i>Rht-B1a</i>	414

Продолжение Приложения Е

50	Новосибирская 67	34,6	270	н/о	335	355	н/о	5' UTR-250	<i>Rht-B1a</i>	414
51	Нота	36,34	258	2	344	353	188	5' UTR-250	<i>Rht-B1b</i>	288
52	Паллада	42,96	258	2	344	353	188	5' UTR-250	<i>Rht-B1b</i>	288
53	Память	36,19	254	0	344	355	161	5' UTR-238	<i>Rht-B1b</i>	288
54	Первица	42,45	258	2	344	353	188	5' UTR-250	<i>Rht-B1e</i>	288
55	Победа 50	34,82	258	2	344	353	188	5' UTR-250	<i>Rht-B1e</i>	288
56	Половчанка	40,27	254	0	344	355	161	5' UTR-238	<i>Rht-B1b</i>	288
57	Протон	35,34	258	2	344	353	188	5' UTR-250	<i>Rht-B1a</i>	288
58	Саратовская 29	50,00	262	0	344	355	161	5' UTR-250	<i>Rht-B1a</i>	414
59	6623h19	41,97	258	2	344	353	188	5' UTR-238	<i>Rht-B1b</i>	288
60	Сила	33,86	254	0	344	353	188	5' UTR-250	<i>Rht-B1b</i>	288
61	Скифянка	36,68	258	2	344	353	188	5' UTR-250	<i>Rht-B1e</i>	288
62	L.2877k58	45,74	258	2	344	355	161	5' UTR-238	<i>Rht-B1b</i>	288
63	Стан	37,55	258	2	344	355	161	5' UTR-250	<i>Rht-B1b</i>	288
64	Старшина	43,32	258	2	344	353	188	5' UTR-238	<i>Rht-B1b</i>	288
65	Степь	40,8	254	2	344	355	161	5' UTR-238	<i>Rht-B1b</i>	288
66	Таня	46,41	258	2	344	353	161	5' UTR-250	<i>Rht-B1e</i>	288
67	L.2168k4-3	43,91	258	2	344	355	161	5' UTR-238	<i>Rht-B1b</i>	288
68	Тамуз-3	30,13	254	0	344	355	161	5' UTR-250	<i>Rht-B1b</i>	288
69	Ультра 11	41,03	258	2	344	353	188	5' UTR-238	<i>Rht-B1a</i>	288
70	Ультра 9	41,61	258	2	344	353	188	5' UTR-238	<i>Rht-B1a</i>	288
71	Уруп	40,18	258	0	344	355	161	5' UTR-250	<i>Rht-B1a</i>	288
72	Утриш	41,56	274	0	344	355	161	5' UTR-238	<i>Rht-B1a</i>	288
73	Фатих	46,86	270	0	344	353	161	5' UTR-250	<i>Rht-B1a</i>	414
74	Фишт	36,54	258	2	344	353	188	5' UTR-250	<i>Rht-B1e</i>	288
75	Фортуна	33,56	258	0	344	355	161	5' UTR-238	<i>Rht-B1e</i>	288
76	Шам-6	27,20	274	0	344	353	188	5' UTR-250	<i>Rht-B1b</i>	288

Продолжение Приложения Е

77	L.3244k29-1	47,93	258	2	344	353	188	5' UTR-250	<i>Rht-B1e</i>	288
78	Этнос	44,42	258	2	344	353	188	5' UTR-238	<i>Rht-B1b</i>	288
79	Юбилейная 100	36,45	283	0	344	355	161	5' UTR-238	<i>Rht-B1b</i>	288

Указаны средние значения признака для полевого опыта в 2018 г. и 2019 г. (Полевая опытная станция РГАУ-МСХА имени К.А.Тимирязева), д.в.-95% доверительный интервал и результаты попарного сравнения по критерию Тьюки.

Приложение Ж. Результаты однофакторного дисперсионного анализа по аллелям генов *Ppd-D1* и *Vrn-B1* и их влиянию на хозяйственно-ценные признаки рекомбинантных инбредных линий пшеницы (полученные в результате скрещивания образцов *Chris Mutant* x *Новосибирская67*)

	<i>Ppd-D1</i> (2018)	Сред нее	Д.в.	Tu key HS D test	<i>Ppd-D1</i> (2019)	Сред нее	Д.в.	Tu key HSD test	<i>Vrn-B1</i> (2018)	Сред нее	Д.в.	Tukey HSD test	<i>Vrn-B1</i> (2019)	Сред нее	Д.в.	Tukey HSD test
Высота, см	<i>Ppd-D1a</i>	65,3	1,6	b	<i>Ppd-D1a</i>	72,6	1,7	a	<i>Vrn-B1a</i>	66,5	1,6	a	<i>Vrn-B1a</i>	73,0	1,8	a
Высота, см	<i>Ppd-D1b</i>	69,6	1,5	a	<i>Ppd-D1b</i>	72,1	1,9	a	<i>vrn-B1</i>	67,2	3,0	a	<i>vrn-B1</i>	70,8	1,6	a
Длина 1-ого верхнего междоузлия, см	<i>Ppd-D1a</i>	29,6	1,0	b	<i>Ppd-D1a</i>	33,3	1,0	a	<i>Vrn-B1a</i>	30,2	1,0	a	<i>Vrn-B1a</i>	32,6	1,0	a
Длина 1-ого верхнего междоузлия, см	<i>Ppd-D1b</i>	31,1	0,9	a	<i>Ppd-D1b</i>	31,1	1,0	b	<i>vrn-B1</i>	29,5	1,8	a	<i>vrn-B1</i>	30,8	0,9	b
Длина 1-ого нижнего междоузлия, см	<i>Ppd-D1a</i>	0,6	0,1	a	<i>Ppd-D1a</i>	1,8	0,1	a	<i>Vrn-B1a</i>	0,6	0,1	a	<i>Vrn-B1a</i>	1,9	0,1	a

Продолжение Приложения Ж

Длина 1-ого нижнего междуузлия, см	<i>Ppd-D1b</i>	0,8	0,1	a	<i>Ppd-D1b</i>	1,8	0,1	a	<i>vrn-B1</i>	0,8	0,3	a	<i>vrn-B1</i>	1,8	0,1	a
Длина 2-ого верхнего междуузлия, см	<i>Ppd-D1a</i>	15,0	0,4	b	<i>Ppd-D1a</i>	17,3	0,5	a	<i>Vrn-B1a</i>	15,3	0,4	a	<i>Vrn-B1a</i>	17,4	0,5	a
Длина 2-ого верхнего междуузлия, см	<i>Ppd-D1b</i>	16,4	0,4	a	<i>Ppd-D1b</i>	17,3	0,5	a	<i>vrn-B1</i>	15,9	0,7	a	<i>vrn-B1</i>	16,9	0,5	a
Длина 3-ого верхнего междуузлия, см	<i>Ppd-D1a</i>	7,9	0,3	b	<i>Ppd-D1a</i>	8,8	0,3	a	<i>Vrn-B1a</i>	8,2	0,3	a	<i>Vrn-B1a</i>	8,9	0,3	a
Длина 3-ого верхнего междуузлия, см	<i>Ppd-D1b</i>	8,6	0,2	a	<i>Ppd-D1b</i>	9,0	0,3	a	<i>vrn-B1</i>	8,5	0,4	a	<i>vrn-B1</i>	11,1	4,3	a

Продолжение Приложения Ж

Длина 4-ого верхнего междоузлия, см	<i>Ppd-D1a</i>	4,8	0,3	b	<i>Ppd-D1a</i>	6,0	0,6	b	<i>Vrn-B1a</i>	4,7	0,3	a	<i>Vrn-B1a</i>	7,1	0,7	a
Длина 4-ого верхнего междоузлия, см	<i>Ppd-D1b</i>	5,2	0,2	a	<i>Ppd-D1b</i>	7,7	0,7	a	<i>vrn-B1</i>	5,1	0,4	a	<i>vrn-B1</i>	7,1	0,7	a
Длина главного колоса, см	<i>Ppd-D1a</i>	7,5	0,1	a	<i>Ppd-D1a</i>	8,2	0,5	a	<i>Vrn-B1a</i>	7,6	0,1	a	<i>Vrn-B1a</i>	8,0	0,1	a
Длина главного колоса, см	<i>Ppd-D1b</i>	7,6	0,1	a	<i>Ppd-D1b</i>	8,1	0,1	a	<i>vrn-B1</i>	7,6	0,2	a	<i>vrn-B1</i>	8,2	0,4	a
Количество междоузлий, шт	<i>Ppd-D1a</i>	4,2	0,1	a	<i>Ppd-D1a</i>	4,9	0,1	a	<i>Vrn-B1a</i>	4,2	0,1	a	<i>Vrn-B1a</i>	4,9	0,1	a
Количество междоузлий, шт	<i>Ppd-D1b</i>	4,3	0,1	a	<i>Ppd-D1b</i>	5,0	0,1	a	<i>vrn-B1</i>	4,3	0,1	a	<i>vrn-B1</i>	4,9	0,1	a
Кхоз	<i>Ppd-D1a</i>	0,512	0,011	a	<i>Ppd-D1a</i>	0,562	0,008	b	<i>Vrn-B1a</i>	0,528	0,014	a	<i>Vrn-B1a</i>	0,573	0,006	a

Продолжение Приложения Ж

Кхоз	<i>Ppd-D1b</i>	0,51 0	0,008	a	<i>Ppd-D1b</i>	0,574	0,006	a	<i>vrn-B1</i>	0,504	0,015	a	<i>vrn-B1</i>	0,563	0,00 7	b
Масса 1000 зёрен, г	<i>Ppd-D1a</i>	30,9	0,7	a	<i>Ppd-D1a</i>	38,8	0,4	a	<i>Vrn-B1a</i>	31,5	0,7	a	<i>Vrn-B1a</i>	38,9	0,5	b
Масса 1000 зёрен, г	<i>Ppd-D1b</i>	30,5	0,7	a	<i>Ppd-D1b</i>	38,5	0,5	a	<i>vrn-B1</i>	31,0	1,0	a	<i>vrn-B1</i>	38,0	0,4	a
Масса главного колоса, г	<i>Ppd-D1a</i>	1,44	0,05	b	<i>Ppd-D1a</i>	1,90	0,05	b	<i>Vrn-B1a</i>	1,53	0,06	a	<i>Vrn-B1a</i>	2,06	0,05	a
Масса главного колоса, г	<i>Ppd-D1b</i>	1,59	0,06	a	<i>Ppd-D1b</i>	2,10	0,05	a	<i>vrn-B1</i>	1,55	0,10	a	<i>vrn-B1</i>	1,93	0,05	b
Масса зерна с главного колоса, г	<i>Ppd-D1a</i>	1,07	0,04	b	<i>Ppd-D1a</i>	1,48	0,04	b	<i>Vrn-B1a</i>	1,15	0,05	a	<i>Vrn-B1a</i>	1,62	0,05	a
Масса зерна с главного колоса, г	<i>Ppd-D1b</i>	1,18	0,05	a	<i>Ppd-D1b</i>	1,65	0,05	a	<i>vrn-B1</i>	1,14	0,08	a	<i>vrn-B1</i>	1,50	0,04	b
Масса зерна с подгонов, г	<i>Ppd-D1a</i>	1,18	0,11	a	<i>Ppd-D1a</i>	2,54	0,25	b	<i>Vrn-B1a</i>	1,16	0,12	a	<i>Vrn-B1a</i>	3,06	0,52	a

Продолжение Приложения Ж

Масса зерна с подгонов, г	<i>Ppd-D1b</i>	1,34	0,12	a	<i>Ppd-D1b</i>	3,21	0,51	a	<i>vrn-B1</i>	1,38	0,19	a	<i>vrn-B1</i>	2,64	0,20	a
Масса одного зерна, г	<i>Ppd-D1a</i>	0,031	0,001	a	<i>Ppd-D1a</i>	0,039	0,000	a	<i>Vrn-B1a</i>	0,031	0,001	a	<i>Vrn-B1a</i>	0,039	0,000	a
Масса одного зерна, г	<i>Ppd-D1b</i>	0,030	0,001	b	<i>Ppd-D1b</i>	0,038	0,000	a	<i>vrn-B1</i>	0,031	0,001	a	<i>vrn-B1</i>	0,038	0,000	b
Масса соломы главного колоса, г	<i>Ppd-D1a</i>	0,63	0,03	b	<i>Ppd-D1a</i>	0,74	0,03	b	<i>Vrn-B1a</i>	0,65	0,03	a	<i>Vrn-B1a</i>	0,77	0,03	a
Масса соломы главного колоса, г	<i>Ppd-D1b</i>	0,71	0,03	a	<i>Ppd-D1b</i>	0,79	0,03	a	<i>vrn-B1</i>	0,70	0,06	a	<i>vrn-B1</i>	0,74	0,03	a
Озернённость колоска	<i>Ppd-D1a</i>	2,39	0,07	b	<i>Ppd-D1a</i>	1,90	0,03	a	<i>Vrn-B1a</i>	2,53	0,08	a	<i>Vrn-B1a</i>	1,97	0,03	a
Озернённость колоска	<i>Ppd-D1b</i>	2,54	0,07	a	<i>Ppd-D1b</i>	2,02	0,02	a	<i>vrn-B1</i>	2,45	0,12	a	<i>vrn-B1</i>	1,96	0,03	a
Плотность колоса	<i>Ppd-D1a</i>	19,0	0,2	b	<i>Ppd-D1a</i>	19,0	0,3	b	<i>Vrn-B1a</i>	18,8	0,3	b	<i>Vrn-B1a</i>	19,7	0,3	a
Плотность колоса	<i>Ppd-D1b</i>	20,0	0,3	a	<i>Ppd-D1b</i>	20,2	0,2	a	<i>vrn-B1</i>	19,7	0,5	a	<i>vrn-B1</i>	19,6	0,3	a

Продолжение Приложения Ж

Число дней от посева до колошения, шт	<i>Ppd-D1a</i>	53,0	0,1	b	<i>Ppd-D1a</i>	50,2	0,2	b	<i>Vrn-B1a</i>	53,2	0,2	b	<i>Vrn-B1a</i>	52,6	0,3	a
Число дней от посева до колошения, шт	<i>Ppd-D1b</i>	54,6	0,2	a	<i>Ppd-D1b</i>	53,8	0,3	a	<i>vrn-B1</i>	53,8	0,4	a	<i>vrn-B1</i>	52,2	0,4	a
Число дней от посева до цветения, шт	<i>Ppd-D1a</i>	55,3	0,2	b	<i>Ppd-D1a</i>	51,0	0,3	b	<i>Vrn-B1a</i>	55,3	0,2	b	<i>Vrn-B1a</i>	53,0	0,4	b
Число дней от посева до цветения, шт	<i>Ppd-D1b</i>	56,9	0,2	a	<i>Ppd-D1b</i>	55,3	0,4	a	<i>vrn-B1</i>	56,1	0,4	a	<i>vrn-B1</i>	54,2	0,5	a
Число зёрен главного колоса, шт	<i>Ppd-D1a</i>	34,1	1,1	b	<i>Ppd-D1a</i>	38,1	1,0	b	<i>Vrn-B1a</i>	36,0	1,2	a	<i>Vrn-B1a</i>	41,6	1,0	a

Продолжение Приложения Ж

Число зёрен главного колоса, шт	<i>Ppd-D1b</i>	38,2	1,2	a	<i>Ppd-D1b</i>	42,9	1,0	a	<i>vrn-B1</i>	36,2	2,1	a	<i>vrn-B1</i>	39,4	1,0	b
Число колосков в колосе, шт	<i>Ppd-D1a</i>	14,2	0,2	b	<i>Ppd-D1a</i>	15,2	0,2	b	<i>Vrn-B1a</i>	14,3	0,2	b	<i>Vrn-B1a</i>	15,6	0,2	a
Число колосков в колосе, шт	<i>Ppd-D1b</i>	15,0	0,2	a	<i>Ppd-D1b</i>	16,2	0,2	a	<i>vrn-B1</i>	14,7	0,4	a	<i>vrn-B1</i>	15,8	0,2	a

Указаны средние значения признака для полевого опыта в 2018 г. и 2019 г. (Полевая опытная станция РГАУ-МСХА имени К.А.Тимирязева), д.в.-95% доверительный интервал и результаты попарного сравнения по критерию Тьюки.

Приложение 3. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа по аллелям генов *Rht-B1* и *Ppd-D1* и их влиянию на хозяйственно-ценные признаки рекомбинантных инбредных линий пшеницы (полученные в результате скрещивания образцов Chris Mutant x Новосибирская67)

	<i>Rht-B1</i> (2018)	<i>Ppd-D1</i> (2018)	Среднее	Д.в.	Tukey HSD test	<i>Rht-B1</i> (2019)	<i>Ppd-D1</i> (2019)	Среднее	Д.в.	Tukey у HSD test
Высота, см	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	74,2	1,5	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	81,0	1,2	a
Высота, см	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	75,2	1,3	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	87,2	1,3	b
Высота, см	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1a</i>	52,3	1,3	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1a</i>	59,7	1,4	c
Высота, см	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1b</i>	55,5	1,7	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1b</i>	57,7	1,0	d
Длина 1-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	34,5	1,0	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	37,9	0,8	a
Длина 1-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	33,7	0,9	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	38,4	0,8	a
Длина 1-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1a</i>	22,5	1,1	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1a</i>	26,1	1,0	b
Длина 1-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1b</i>	24,4	1,1	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1b</i>	24,1	0,7	c
Длина 1-ого нижнего междоузлия, см	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	0,9	0,2	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	1,8	0,2	a
Длина 1-ого нижнего междоузлия, см	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	0,9	0,2	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	1,9	0,2	a
Длина 1-ого нижнего междоузлия, см	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1a</i>	0,3	0,1	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1a</i>	1,8	0,2	a

Продолжение Приложения 3

Длина 1-ого нижнего междоузлия, см	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1b</i>	0,4	0,2	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1b</i>	1,8	0,2	a
Длина 2-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	16,8	0,4	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	19,5	0,4	a
Длина 2-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	17,7	0,4	b	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	21,0	0,5	b
Длина 2-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1a</i>	12,4	0,4	c	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1a</i>	13,8	0,6	c
Длина 2-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1b</i>	13,3	0,6	d	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1b</i>	13,7	0,3	c
Длина 3-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	9,0	0,3	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	9,5	0,3	a
Длина 3-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	9,6	0,2	b	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	10,5	0,3	b
Длина 3-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1a</i>	6,3	0,4	c	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1a</i>	7,3	0,3	c
Длина 3-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1b</i>	6,2	0,3	c	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1b</i>	7,2	0,2	c
Длина 4-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	5,6	0,4	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	6,0	0,7	a
Длина 4-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	5,9	0,3	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	8,3	0,7	b
Длина 4-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1a</i>	3,5	0,3	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1a</i>	5,8	1,4	a

Продолжение Приложения 3

Длина 4-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1b</i>	3,5	0,3	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1b</i>	5,4	0,5	a
Длина главного колоса, см	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	7,6	0,1	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	7,9	0,1	a
Длина главного колоса, см	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	7,6	0,1	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	8,3	0,2	a
Длина главного колоса, см	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1a</i>	7,5	0,2	a	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1a</i>	8,7	1,2	ab
Длина главного колоса, см	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1b</i>	7,6	0,2	a	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1b</i>	7,8	0,1	ac
Количество междоузлий, шт	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	4,3	0,1	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	5,0	0,1	a
Количество междоузлий, шт	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	4,3	0,1	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	5,1	0,1	a
Количество междоузлий, шт	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1a</i>	4,1	0,1	a	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1a</i>	4,7	0,1	a
Количество междоузлий, шт	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1b</i>	4,2	0,1	a	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1b</i>	4,8	0,1	a
Кхоз	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	0,492	0,011	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	0,544	0,010	b
Кхоз	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	0,504	0,008	ab	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	0,542	0,006	b
Кхоз	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1a</i>	0,541	0,021	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1a</i>	0,590	0,010	a
Кхоз	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1b</i>	0,523	0,018	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1b</i>	0,605	0,007	a
Масса 1000 зёрен, г	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	32,9	0,8	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	39,0	0,6	ac

Продолжение Приложения 3

Масса 1000 зёрен, г	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	32,2	0,8	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	39,7	0,6	c
Масса 1000 зёрен, г	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1a</i>	28,2	1,0	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1a</i>	38,4	0,7	b
Масса 1000 зёрен, г	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1b</i>	26,2	0,9	c	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1b</i>	37,3	0,7	b
Масса главного колоса, г	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	1,55	0,07	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	1,93	0,07	ad
Масса главного колоса, г	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	1,67	0,07	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	2,14	0,07	bd
Масса главного колоса, г	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1a</i>	1,28	0,08	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1a</i>	1,84	0,09	c
Масса главного колоса, г	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1b</i>	1,38	0,10	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1b</i>	2,07	0,08	d
Масса зерна с главного колоса, г	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	1,15	0,06	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	1,52	0,06	b
Масса зерна с главного колоса, г	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	1,25	0,05	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	1,68	0,06	a
Масса зерна с главного колоса, г	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1a</i>	0,95	0,06	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1a</i>	1,42	0,07	c
Масса зерна с главного колоса, г	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1b</i>	1,01	0,09	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1b</i>	1,63	0,07	a
Масса зерна с подгонов, г	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	1,20	0,15	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	2,29	0,31	b
Масса зерна с подгонов, г	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	1,35	0,15	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	3,90	0,96	a
Масса зерна с подгонов, г	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1a</i>	1,16	0,18	a	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1a</i>	2,91	0,43	ab

Продолжение Приложения 3

Масса зерна с подгонов, г	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1b</i>	1,30	0,20	a	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1b</i>	2,51	0,31	b
Масса одного зерна, г	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	0,033	0,001	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	0,039	0,001	a
Масса одного зерна, г	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	0,032	0,001	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	0,040	0,001	ac
Масса одного зерна, г	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1a</i>	0,029	0,001	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1a</i>	0,038	0,001	ad
Масса одного зерна, г	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1b</i>	0,026	0,001	c	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1b</i>	0,037	0,001	b
Масса соломы главного колоса, г	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	0,75	0,03	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	0,86	0,03	a
Масса соломы главного колоса, г	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	0,78	0,03	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	0,95	0,04	b
Масса соломы главного колоса, г	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1a</i>	0,46	0,02	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1a</i>	0,56	0,03	c
Масса соломы главного колоса, г	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1b</i>	0,52	0,04	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1b</i>	0,62	0,03	d
Озернённость колоска	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	2,4	0,1	ab	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	2,0	0,0	a
Озернённость колоска	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	2,6	0,1	b	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	2,0	0,0	a
Озернённость колоска	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1a</i>	2,3	0,1	a	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1a</i>	1,8	0,1	a
Озернённость колоска	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1b</i>	2,5	0,2	ab	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1b</i>	2,1	0,0	a
Плотность колоса	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	18,9	0,3	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	19,5	0,4	a
Плотность колоса	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	19,9	0,3	b	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	19,7	0,4	a
Плотность колоса	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1a</i>	19,3	0,4	a	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1a</i>	18,2	0,5	b
Плотность колоса	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1b</i>	20,2	0,5	c	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1b</i>	20,6	0,3	c

Продолжение Приложения 3

Число дней от посева до колошения, шт	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	52,5	0,1	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	49,6	0,3	a
Число дней от посева до колошения, шт	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	54,0	0,2	b	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	52,8	0,3	b
Число дней от посева до колошения, шт	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1a</i>	53,8	0,3	bc	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1a</i>	51,2	0,3	c
Число дней от посева до колошения, шт	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1b</i>	56,3	0,5	d	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1b</i>	54,8	0,5	d
Число дней от посева до цветения, шт	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	54,6	0,1	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	50,3	0,2	a
Число дней от посева до цветения, шт	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	56,2	0,1	b	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	53,5	0,4	b
Число дней от посева до цветения, шт	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1a</i>	56,3	0,3	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1a</i>	52,2	0,6	c
Число дней от посева до цветения, шт	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1b</i>	58,9	0,6	d	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1b</i>	56,9	0,6	d
Число зёрен главного колоса, шт	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	34,6	1,3	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	38,8	1,3	b
Число зёрен главного колоса, шт	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	38,3	1,3	b	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	42,1	1,3	a
Число зёрен главного колоса, шт	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1a</i>	33,3	1,8	ad	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1a</i>	36,9	1,6	c
Число зёрен главного колоса, шт	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1b</i>	37,8	2,4	ac	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1b</i>	43,6	1,4	a

Продолжение Приложения 3

Число колосков в колосе, шт	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	14,2	0,3	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1a</i>	15,4	0,3	a
Число колосков в колосе, шт	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	15,0	0,2	b	<i>Rht-B1a</i>	<i>Ppd-D1b</i>	16,3	0,2	b
Число колосков в колосе, шт	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1a</i>	14,3	0,2	a	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1a</i>	14,8	0,3	a
Число колосков в колосе, шт	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1b</i>	15,2	0,4	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>Ppd-D1b</i>	16,0	0,3	b

Указаны средние значения признака для полевого опыта в 2018 г. и 2019 г. (Полевая опытная станция РГАУ-МСХА имени К.А.Тимирязева), д.в.-95% доверительный интервал и результаты попарного сравнения по критерию Тьюки.

Приложение II. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа по аллелям генов *Rht-B1* и *Vrn-B1* и их влиянию на хозяйственно-ценные признаки рекомбинантных инбредных линий пшеницы (полученные в результате скрещивания образцов Chris Mutant x Новосибирская67)

	<i>Rht-B1</i> (2018)	<i>Vrn-B1</i> (2018)	Среднее	Д.в.	Tukey HSD test	<i>Rht-B1</i> (2019)	<i>Vrn-B1</i> (2019)	Среднее	Д.в.	Tukey HSD test
Высота, см	<i>Rht-B1a</i>	<i>Vrn-B1a</i>	73,4	1,4	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Vrn-B1a</i>	86,0	1,1	a
Высота, см	<i>Rht-B1a</i>	<i>vrn-B1</i>	77,9	2,3	b	<i>Rht-B1a</i>	<i>vrn-B1</i>	82,1	1,4	b
Высота, см	<i>Rht-B1p</i>	<i>Vrn-B1a</i>	53,4	1,5	c	<i>Rht-B1p</i>	<i>Vrn-B1a</i>	58,0	1,2	c
Высота, см	<i>Rht-B1p</i>	<i>vrn-B1</i>	51,4	2,3	c	<i>Rht-B1p</i>	<i>vrn-B1</i>	58,8	1,1	c
Длина 1-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1a</i>	<i>Vrn-B1a</i>	33,6	1,1	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Vrn-B1a</i>	39,1	0,8	a
Длина 1-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1a</i>	<i>vrn-B1</i>	35,3	1,3	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>vrn-B1</i>	36,5	0,8	b
Длина 1-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1p</i>	<i>Vrn-B1a</i>	23,7	1,1	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>Vrn-B1a</i>	25,2	0,7	c
Длина 1-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1p</i>	<i>vrn-B1</i>	20,8	2,0	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>vrn-B1</i>	24,6	0,8	c
Длина 1-ого нижнего междоузлия, см	<i>Rht-B1a</i>	<i>Vrn-B1a</i>	0,8	0,2	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Vrn-B1a</i>	1,9	0,2	a
Длина 1-ого нижнего междоузлия, см	<i>Rht-B1a</i>	<i>vrn-B1</i>	1,0	0,4	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>vrn-B1</i>	1,8	0,2	a
Длина 1-ого нижнего междоузлия, см	<i>Rht-B1p</i>	<i>Vrn-B1a</i>	0,2	0,1	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>Vrn-B1a</i>	1,8	0,2	a

Продолжение Приложения И

Длина 1-ого нижнего междоузлия, см	<i>Rht-B1p</i>	<i>vrn-B1</i>	0,5	0,2	ab	<i>Rht-B1p</i>	<i>vrn-B1</i>	1,8	0,2	a
Длина 2-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1a</i>	<i>Vrn-B1a</i>	16,8	0,4	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Vrn-B1a</i>	20,8	0,4	a
Длина 2-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1a</i>	<i>vrn-B1</i>	18,2	0,7	b	<i>Rht-B1a</i>	<i>vrn-B1</i>	19,7	0,5	b
Длина 2-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1p</i>	<i>Vrn-B1a</i>	12,5	0,5	c	<i>Rht-B1p</i>	<i>Vrn-B1a</i>	13,5	0,4	c
Длина 2-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1p</i>	<i>vrn-B1</i>	12,4	0,8	c	<i>Rht-B1p</i>	<i>vrn-B1</i>	14,0	0,4	c
Длина 3-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1a</i>	<i>Vrn-B1a</i>	9,2	0,3	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Vrn-B1a</i>	10,2	0,3	a
Длина 3-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1a</i>	<i>vrn-B1</i>	9,8	0,4	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>vrn-B1</i>	13,8	7,4	a
Длина 3-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1p</i>	<i>Vrn-B1a</i>	6,3	0,3	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>Vrn-B1a</i>	7,0	0,3	a
Длина 3-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1p</i>	<i>vrn-B1</i>	6,5	0,4	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>vrn-B1</i>	7,4	0,2	a
Длина 4-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1a</i>	<i>Vrn-B1a</i>	5,4	0,3	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Vrn-B1a</i>	7,5	0,8	a
Длина 4-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1a</i>	<i>vrn-B1</i>	5,9	0,5	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>vrn-B1</i>	7,5	0,8	a
Длина 4-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1p</i>	<i>Vrn-B1a</i>	3,3	0,3	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>Vrn-B1a</i>	5,3	0,8	b

Продолжение Приложения И

Длина 4-ого верхнего междоузлия, см	<i>Rht-B1p</i>	<i>vrn-B1</i>	3,9	0,4	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>vrn-B1</i>	5,3	1,0	b
Длина главного колоса, см	<i>Rht-B1a</i>	<i>Vrn-B1a</i>	7,8	0,2	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Vrn-B1a</i>	8,3	0,2	a
Длина главного колоса, см	<i>Rht-B1a</i>	<i>vrn-B1</i>	7,6	0,3	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>vrn-B1</i>	8,0	0,1	a
Длина главного колоса, см	<i>Rht-B1p</i>	<i>Vrn-B1a</i>	7,4	0,2	a	<i>Rht-B1p</i>	<i>Vrn-B1a</i>	7,7	0,2	ab
Длина главного колоса, см	<i>Rht-B1p</i>	<i>vrn-B1</i>	7,5	0,3	a	<i>Rht-B1p</i>	<i>vrn-B1</i>	8,5	0,7	ac
Количество междоузлий, шт	<i>Rht-B1a</i>	<i>Vrn-B1a</i>	4,3	0,1	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Vrn-B1a</i>	5,1	0,1	a
Количество междоузлий, шт	<i>Rht-B1a</i>	<i>vrn-B1</i>	4,4	0,2	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>vrn-B1</i>	5,1	0,1	a
Количество междоузлий, шт	<i>Rht-B1p</i>	<i>Vrn-B1a</i>	4,1	0,1	a	<i>Rht-B1p</i>	<i>Vrn-B1a</i>	4,8	0,1	a
Количество междоузлий, шт	<i>Rht-B1p</i>	<i>vrn-B1</i>	4,3	0,2	a	<i>Rht-B1p</i>	<i>vrn-B1</i>	4,8	0,1	a
Кхоз	<i>Rht-B1a</i>	<i>Vrn-B1a</i>	0,509	0,011	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Vrn-B1a</i>	0,545	0,006	a
Кхоз	<i>Rht-B1a</i>	<i>vrn-B1</i>	0,491	0,018	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>vrn-B1</i>	0,539	0,010	a
Кхоз	<i>Rht-B1p</i>	<i>Vrn-B1a</i>	0,562	0,033	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>Vrn-B1a</i>	0,605	0,008	b
Кхоз	<i>Rht-B1p</i>	<i>vrn-B1</i>	0,522	0,025	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>vrn-B1</i>	0,589	0,007	c
Масса 1000 зёрен, г	<i>Rht-B1a</i>	<i>Vrn-B1a</i>	33,4	0,7	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Vrn-B1a</i>	40,1	0,5	a

Продолжение Приложения И

Масса 1000 зёрен, г	<i>Rht-B1a</i>	<i>vrn-B1</i>	32,8	1,2	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>vrn-B1</i>	38,3	0,6	b
Масса 1000 зёрен, г	<i>Rht-B1p</i>	<i>Vrn-B1a</i>	27,9	1,2	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>Vrn-B1a</i>	37,4	0,8	b
Масса 1000 зёрен, г	<i>Rht-B1p</i>	<i>vrn-B1</i>	28,3	1,1	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>vrn-B1</i>	37,7	0,6	b
Масса главного колоса, г	<i>Rht-B1a</i>	<i>Vrn-B1a</i>	1,62	0,07	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Vrn-B1a</i>	2,08	0,07	ac
Масса главного колоса, г	<i>Rht-B1a</i>	<i>vrn-B1</i>	1,71	0,12	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>vrn-B1</i>	1,97	0,07	a
Масса главного колоса, г	<i>Rht-B1p</i>	<i>Vrn-B1a</i>	1,34	0,09	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>Vrn-B1a</i>	2,02	0,09	a
Масса главного колоса, г	<i>Rht-B1p</i>	<i>vrn-B1</i>	1,31	0,16	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>vrn-B1</i>	1,89	0,07	ab
Масса зерна с главного колоса, г	<i>Rht-B1a</i>	<i>Vrn-B1a</i>	1,22	0,06	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Vrn-B1a</i>	1,64	0,05	ab
Масса зерна с главного колоса, г	<i>Rht-B1a</i>	<i>vrn-B1</i>	1,28	0,10	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>vrn-B1</i>	1,54	0,06	a
Масса зерна с главного колоса, г	<i>Rht-B1p</i>	<i>Vrn-B1a</i>	1,02	0,08	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>Vrn-B1a</i>	1,60	0,08	ad
Масса зерна с главного колоса, г	<i>Rht-B1p</i>	<i>vrn-B1</i>	0,94	0,13	c	<i>Rht-B1p</i>	<i>vrn-B1</i>	1,46	0,06	ac
Масса зерна с подгонов, г	<i>Rht-B1a</i>	<i>Vrn-B1a</i>	1,17	0,15	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Vrn-B1a</i>	3,51	0,91	a
Масса зерна с подгонов, г	<i>Rht-B1a</i>	<i>vrn-B1</i>	1,51	0,24	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>vrn-B1</i>	2,62	0,28	a

Продолжение Приложения И

Масса зерна с подгонов, г	<i>Rht-B1p</i>	<i>Vrn-B1a</i>	1,15	0,19	a	<i>Rht-B1p</i>	<i>Vrn-B1a</i>	2,52	0,34	a
Масса зерна с подгонов, г	<i>Rht-B1p</i>	<i>vrn-B1</i>	1,17	0,33	a	<i>Rht-B1p</i>	<i>vrn-B1</i>	2,66	0,31	a
Масса одного зерна, г	<i>Rht-B1a</i>	<i>Vrn-B1a</i>	0,033	0,001	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Vrn-B1a</i>	0,040	0,000	a
Масса одного зерна, г	<i>Rht-B1a</i>	<i>vrn-B1</i>	0,033	0,001	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>vrn-B1</i>	0,038	0,001	b
Масса одного зерна, г	<i>Rht-B1p</i>	<i>Vrn-B1a</i>	0,028	0,001	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>Vrn-B1a</i>	0,037	0,001	b
Масса одного зерна, г	<i>Rht-B1p</i>	<i>vrn-B1</i>	0,029	0,002	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>vrn-B1</i>	0,038	0,001	b
Масса соломы главного колоса, г	<i>Rht-B1a</i>	<i>Vrn-B1a</i>	0,74	0,03	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Vrn-B1a</i>	0,92	0,03	a
Масса соломы главного колоса, г	<i>Rht-B1a</i>	<i>vrn-B1</i>	0,86	0,06	b	<i>Rht-B1a</i>	<i>vrn-B1</i>	0,89	0,04	a
Масса соломы главного колоса, г	<i>Rht-B1p</i>	<i>Vrn-B1a</i>	0,48	0,03	c	<i>Rht-B1p</i>	<i>Vrn-B1a</i>	0,61	0,03	b
Масса соломы главного колоса, г	<i>Rht-B1p</i>	<i>vrn-B1</i>	0,46	0,05	c	<i>Rht-B1p</i>	<i>vrn-B1</i>	0,58	0,02	b
Озернённость колоска	<i>Rht-B1a</i>	<i>Vrn-B1a</i>	2,5	0,1	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Vrn-B1a</i>	2,0	0,0	a
Озернённость колоска	<i>Rht-B1a</i>	<i>vrn-B1</i>	2,6	0,1	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>vrn-B1</i>	2,0	0,0	a
Озернённость колоска	<i>Rht-B1p</i>	<i>Vrn-B1a</i>	2,5	0,1	a	<i>Rht-B1p</i>	<i>Vrn-B1a</i>	2,0	0,0	a
Озернённость колоска	<i>Rht-B1p</i>	<i>vrn-B1</i>	2,2	0,2	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>vrn-B1</i>	1,9	0,0	a
Плотность колоса	<i>Rht-B1a</i>	<i>Vrn-B1a</i>	18,5	0,4	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Vrn-B1a</i>	19,5	0,3	a
Плотность колоса	<i>Rht-B1a</i>	<i>vrn-B1</i>	19,7	0,7	b	<i>Rht-B1a</i>	<i>vrn-B1</i>	19,7	0,4	a

Продолжение Приложения И

Плотность колоса	<i>Rht-B1p</i>	<i>Vrn-B1a</i>	19,4	0,4	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>Vrn-B1a</i>	19,9	0,4	a
Плотность колоса	<i>Rht-B1p</i>	<i>vrn-B1</i>	19,7	0,6	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>vrn-B1</i>	19,5	0,4	a
Число дней от посева до колошения, шт	<i>Rht-B1a</i>	<i>Vrn-B1a</i>	52,6	0,1	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Vrn-B1a</i>	51,5	0,3	a
Число дней от посева до колошения, шт	<i>Rht-B1a</i>	<i>vrn-B1</i>	53,2	0,2	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>vrn-B1</i>	51,6	0,5	a
Число дней от посева до колошения, шт	<i>Rht-B1p</i>	<i>Vrn-B1a</i>	54,3	0,2	c	<i>Rht-B1p</i>	<i>Vrn-B1a</i>	53,8	0,5	b
Число дней от посева до колошения, шт	<i>Rht-B1p</i>	<i>vrn-B1</i>	54,8	0,8	cd	<i>Rht-B1p</i>	<i>vrn-B1</i>	53,0	0,4	bc
Число дней от посева до цветения, шт	<i>Rht-B1a</i>	<i>Vrn-B1a</i>	54,6	0,1	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Vrn-B1a</i>	51,9	0,3	a
Число дней от посева до цветения, шт	<i>Rht-B1a</i>	<i>vrn-B1</i>	55,3	0,2	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>vrn-B1</i>	52,6	0,6	a
Число дней от посева до цветения, шт	<i>Rht-B1p</i>	<i>Vrn-B1a</i>	56,7	0,3	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>Vrn-B1a</i>	54,3	0,7	b
Число дней от посева до цветения, шт	<i>Rht-B1p</i>	<i>vrn-B1</i>	57,2	0,7	b	<i>Rht-B1p</i>	<i>vrn-B1</i>	56,0	0,7	c
Число зёрен главного колоса, шт	<i>Rht-B1a</i>	<i>Vrn-B1a</i>	35,8	1,4	ab	<i>Rht-B1a</i>	<i>Vrn-B1a</i>	40,8	1,2	a
Число зёрен главного колоса, шт	<i>Rht-B1a</i>	<i>vrn-B1</i>	38,5	2,3	b	<i>Rht-B1a</i>	<i>vrn-B1</i>	40,1	1,3	a
Число зёрен главного колоса, шт	<i>Rht-B1p</i>	<i>Vrn-B1a</i>	36,4	2,2	ab	<i>Rht-B1p</i>	<i>Vrn-B1a</i>	42,4	1,6	ab

Продолжение Приложения И

Число зёрен главного колоса, шт	<i>Rht-B1p</i>	<i>vrn-B1</i>	32,8	3,7	a	<i>Rht-B1p</i>	<i>vrn-B1</i>	38,5	1,4	ac
Число колосков в колосе, шт	<i>Rht-B1a</i>	<i>Vrn-B1a</i>	14,2	0,3	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>Vrn-B1a</i>	16,0	0,3	a
Число колосков в колосе, шт	<i>Rht-B1a</i>	<i>vrn-B1</i>	14,8	0,5	a	<i>Rht-B1a</i>	<i>vrn-B1</i>	15,7	0,3	ab
Число колосков в колосе, шт	<i>Rht-B1p</i>	<i>Vrn-B1a</i>	14,3	0,3	a	<i>Rht-B1p</i>	<i>Vrn-B1a</i>	15,2	0,3	b
Число колосков в колосе, шт	<i>Rht-B1p</i>	<i>vrn-B1</i>	14,6	0,5	a	<i>Rht-B1p</i>	<i>vrn-B1</i>	15,9	0,3	ac

Указаны средние значения признака для полевого опыта в 2018 г. и 2019 г. (Полевая опытная станция РГАУ-МСХА имени К.А.Тимирязева), д.в.-95% доверительный интервал и результаты попарного сравнения по критерию Тьюки.

Приложение К. Результаты однофакторного дисперсионного анализа по аллелям гена *Vrn-A1* и их влиянию на хозяйственно-ценные признаки рекомбинантных инбредных линий тритикале (полученные в результате скрещивания сортов Хонгор x Дублет)

	<i>Vrn-A1</i> (2018)	Среднее	Д.в.	Tukey HSD test	<i>Vrn-A1</i> (2019)	Среднее	Д.в.	Tukey HSD test
Высота, см	<i>Vrn-Alb</i>	76,7	2,1	a	<i>Vrn-Alb</i>	69,8	1,4	b
Высота, см	<i>Vrn-A1a</i>	75,0	1,4	a	<i>Vrn-A1a</i>	78,0	1,3	a
Длина 1-ого верхнего междоузлия, см	<i>Vrn-Alb</i>	25,7	1,1	b	<i>Vrn-Alb</i>	23,4	0,6	b
Длина 1-ого верхнего междоузлия, см	<i>Vrn-A1a</i>	27,3	0,7	a	<i>Vrn-A1a</i>	27,9	0,5	a
Длина 1-ого нижнего междоузлия, см	<i>Vrn-Alb</i>	3,6	0,2	a	<i>Vrn-Alb</i>	3,4	0,1	a
Длина 1-ого нижнего междоузлия, см	<i>Vrn-A1a</i>	3,1	0,2	b	<i>Vrn-A1a</i>	3,5	0,1	a
Длина 2-ого верхнего междоузлия, см	<i>Vrn-Alb</i>	18,2	0,6	a	<i>Vrn-Alb</i>	15,4	0,4	b
Длина 2-ого верхнего междоузлия, см	<i>Vrn-A1a</i>	17,8	0,3	a	<i>Vrn-A1a</i>	16,5	0,3	a
Длина 2-ого нижнего междоузлия, см	<i>Vrn-Alb</i>	7,4	0,3	a	<i>Vrn-Alb</i>	6,5	0,2	b
Длина 2-ого нижнего междоузлия, см	<i>Vrn-A1a</i>	6,7	0,2	b	<i>Vrn-A1a</i>	6,8	0,2	a
Длина 3-ого верхнего междоузлия, см	<i>Vrn-Alb</i>	11,2	0,4	a	<i>Vrn-Alb</i>	10,4	0,3	b
Длина 3-ого верхнего междоузлия, см	<i>Vrn-A1a</i>	10,4	0,2	b	<i>Vrn-A1a</i>	11,3	0,2	a
Длина 4-ого верхнего междоузлия, см	<i>Vrn-Alb</i>	8,7	0,5	a	<i>Vrn-Alb</i>	8,0	0,3	b
Длина 4-ого верхнего междоузлия, см	<i>Vrn-A1a</i>	8,4	0,3	a	<i>Vrn-A1a</i>	8,8	0,2	a

Продолжение Приложения К

Длина главного колоса, см	<i>Vrn-Alb</i>	8,6	0,2	a	<i>Vrn-Alb</i>	8,1	0,1	b
Длина главного колоса, см	<i>Vrn-Ala</i>	8,6	0,1	a	<i>Vrn-Ala</i>	8,5	0,1	a
Количество междоузлий, шт	<i>Vrn-Alb</i>	5,2	0,1	a	<i>Vrn-Alb</i>	5,3	0,0	a
Количество междоузлий, шт	<i>Vrn-Ala</i>	5,1	0,0	a	<i>Vrn-Ala</i>	5,4	0,0	a
Кустистость общая	<i>Vrn-Alb</i>	2,1	0,1	a	<i>Vrn-Alb</i>	3,0	0,2	b
Кустистость общая	<i>Vrn-Ala</i>	2,3	0,1	a	<i>Vrn-Ala</i>	3,7	0,1	a
Кхоз	<i>Vrn-Alb</i>	0,514	0,015	b	<i>Vrn-Alb</i>	0,585	0,009	b
Кхоз	<i>Vrn-Ala</i>	0,559	0,007	a	<i>Vrn-Ala</i>	0,600	0,006	a
Масса 1000 зёрен, г	<i>Vrn-Alb</i>	38,6	1,3	a	<i>Vrn-Alb</i>	51,0	0,8	a
Масса 1000 зёрен, г	<i>Vrn-Ala</i>	39,5	0,7	a	<i>Vrn-Ala</i>	49,3	0,6	b
Масса главного колоса, г	<i>Vrn-Alb</i>	2,48	0,13	a	<i>Vrn-Alb</i>	2,94	0,09	a
Масса главного колоса, г	<i>Vrn-Ala</i>	2,46	0,07	a	<i>Vrn-Ala</i>	3,01	0,07	a
Масса зерна с главного колоса, г	<i>Vrn-Alb</i>	1,83	0,11	a	<i>Vrn-Alb</i>	2,24	0,08	b
Масса зерна с главного колоса, г	<i>Vrn-Ala</i>	1,89	0,06	a	<i>Vrn-Ala</i>	2,38	0,06	a
Масса зерна с подгонов, г	<i>Vrn-Alb</i>	2,05	0,29	a	<i>Vrn-Alb</i>	1,91	0,18	b
Масса зерна с подгонов, г	<i>Vrn-Ala</i>	2,53	0,76	a	<i>Vrn-Ala</i>	2,57	0,21	a
Масса соломы главного колоса, г	<i>Vrn-Alb</i>	0,96	0,05	a	<i>Vrn-Alb</i>	0,84	0,03	b
Масса соломы главного колоса, г	<i>Vrn-Ala</i>	0,86	0,03	b	<i>Vrn-Ala</i>	0,95	0,03	a
Озернённость колоска	<i>Vrn-Alb</i>	2,02	0,08	a	<i>Vrn-Alb</i>	1,94	0,07	b

Продолжение Приложения К

Озернённость колоска	<i>Vrn-A1a</i>	2,07	0,04	a	<i>Vrn-A1a</i>	2,08	0,04	a
Плотность колоса	<i>Vrn-A1b</i>	26,4	0,4	a	<i>Vrn-A1b</i>	28,0	0,2	a
Плотность колоса	<i>Vrn-A1a</i>	26,2	0,3	a	<i>Vrn-A1a</i>	27,3	0,2	b
Число дней от посева до колошения, шт	<i>Vrn-A1b</i>	57,8	0,8	a	<i>Vrn-A1b</i>	58,8	0,5	a
Число дней от посева до колошения, шт	<i>Vrn-A1a</i>	54,8	0,3	b	<i>Vrn-A1a</i>	56,8	0,2	b
Число дней от посева до цветения, шт	<i>Vrn-A1b</i>	61,2	0,8	a	<i>Vrn-A1b</i>	62,0	0,5	a
Число дней от посева до цветения, шт	<i>Vrn-A1a</i>	57,4	0,3	b	<i>Vrn-A1a</i>	59,7	0,2	b
Число зёрен главного колоса, шт	<i>Vrn-A1b</i>	45,7	2,0	a	<i>Vrn-A1b</i>	43,5	1,3	b
Число зёрен главного колоса, шт	<i>Vrn-A1a</i>	46,8	1,1	a	<i>Vrn-A1a</i>	48,0	1,0	a
Число зёрен с подгонов, шт	<i>Vrn-A1b</i>	50,9	6,4	a	<i>Vrn-A1b</i>	29,5	3,1	b
Число зёрен с подгонов, шт	<i>Vrn-A1a</i>	54,1	3,8	a	<i>Vrn-A1a</i>	46,7	5,4	a
Число колосков в колосе, шт	<i>Vrn-A1b</i>	22,6	0,5	a	<i>Vrn-A1b</i>	22,5	0,2	b
Число колосков в колосе, шт	<i>Vrn-A1a</i>	22,4	0,3	a	<i>Vrn-A1a</i>	23,1	0,2	a

Указаны средние значения признака для полевого опыта в 2018 г. и 2019 г. (Полевая опытная станция РГАУ-МСХА имени К.А.Тимирязева), д.в.-95% доверительный интервал и результаты попарного сравнения по критерию Тьюки.

Приложение Л. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа по аллелям генов *Ddw1* и *Vrn-A1* и их влиянию на хозяйственно-ценные признаки рекомбинантных инбредных линий тритикале (полученные в результате скрещивания сортов Хонгор x Дублет)

	<i>Ddw1</i> (2018)	<i>Vrn-A1</i> (2018)	Среднее	Д.в.	Tukey HSD test	<i>Ddw1</i> (2019)	<i>Vrn-A1</i> (2019)	Среднее	Д.в.	Tukey HSD test
Высота, см	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	81,7	1,9	a	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	81,8	1,6	a
Высота, см	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	81,0	1,2	a	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	88,9	1,1	b
Высота, см	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	54,2	2,7	b	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	56,9	1,0	c
Высота, см	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	54,8	1,4	b	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	58,4	1,0	c
Длина 1-ого верхнего междоузлия, см	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	27,8	1,1	a	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	28,1	0,8	a
Длина 1-ого верхнего междоузлия, см	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	29,8	0,7	b	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	31,9	0,6	b
Длина 1-ого верхнего междоузлия, см	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	16,3	1,2	c	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	18,5	0,5	c
Длина 1-ого верхнего междоузлия, см	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	18,9	0,7	c	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	20,8	0,5	d
Длина 1-ого нижнего междоузлия, см	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	3,7	0,3	a	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	3,8	0,2	a
Длина 1-ого нижнего междоузлия, см	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	3,3	0,2	b	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	4,0	0,2	a
Длина 1-ого нижнего междоузлия, см	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	2,7	0,3	c	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	2,9	0,2	b
Длина 1-ого нижнего междоузлия, см	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	2,5	0,2	c	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	2,6	0,1	b
Длина 2-ого верхнего междоузлия, см	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	19,6	0,6	a	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	18,6	0,4	a
Длина 2-ого верхнего междоузлия, см	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	19,2	0,3	a	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	19,0	0,3	a
Длина 2-ого верхнего междоузлия, см	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	12,2	0,8	b	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	12,1	0,3	b

Продолжение Приложения Л

Длина 2-ого верхнего междоузлия, см	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	13,0	0,4	b	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	11,9	0,3	b
Длина 2-ого нижнего ждоузлия, см	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	7,9	0,3	a	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	7,8	0,2	a
Длина 2-ого нижнего ждоузлия, см	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	7,3	0,2	b	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	7,8	0,2	a
Длина 2-ого нижнего ждоузлия, см	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	5,2	0,3	c	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	5,2	0,1	b
Длина 2-ого нижнего ждоузлия, см	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	4,6	0,2	c	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	4,9	0,1	b
Длина 3-ого верхнего междоузлия, см	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	12,0	0,3	a	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	12,6	0,3	a
Длина 3-ого верхнего междоузлия, см	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	11,3	0,2	b	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	13,1	0,2	b
Длина 3-ого верхнего междоузлия, см	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	7,8	0,5	c	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	8,1	0,2	c
Длина 3-ого верхнего междоузлия, см	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	7,3	0,3	c	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	7,9	0,2	c
Длина 4-ого верхнего междоузлия, см	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	9,1	0,6	a	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	9,2	0,4	a
Длина 4-ого верхнего междоузлия, см	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	8,8	0,3	a	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	10,1	0,2	b
Длина 4-ого верхнего междоузлия, см	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	6,6	0,6	b	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	6,4	0,3	c
Длина 4-ого верхнего междоузлия, см	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	5,7	0,8	b	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	6,2	0,2	c
Длина главного колоса, см	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	8,6	0,2	a	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	8,0	0,1	b
Длина главного колоса, см	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	8,7	0,1	a	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	8,7	0,1	a
Длина главного колоса, см	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	8,6	0,5	a	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	8,2	0,2	b

Продолжение Приложения Л

Длина главного колоса, см	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	8,4	0,2	a	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	8,2	0,1	b
Количество междоузлий, шт	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	5,2	0,1	a	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	5,4	0,1	a
Количество междоузлий, шт	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	5,2	0,1	a	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	5,5	0,0	a
Количество междоузлий, шт	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	5,2	0,2	a	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	5,3	0,1	a
Количество междоузлий, шт	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	5,0	0,1	a	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	5,4	0,1	a
Кустиность общая	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	2,1	0,2	a	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	3,0	0,2	b
Кустиность общая	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	2,3	0,1	a	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	3,7	0,2	a
Кустиность общая	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	2,0	0,3	a	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	3,0	0,2	b
Кустиность общая	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	2,4	0,2	a	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	3,6	0,2	a
Кхоз	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	0,507	0,017	a	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	0,560	0,013	d
Кхоз	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	0,557	0,008	b	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	0,580	0,008	c
Кхоз	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	0,542	0,024	a	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	0,611	0,012	b
Кхоз	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	0,563	0,017	b	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	0,635	0,010	a
Масса 1000 зёрен, г	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	39,9	1,4	a	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	54,9	1,1	a
Масса 1000 зёрен, г	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	41,2	0,7	a	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	50,9	0,7	b
Масса 1000 зёрен, г	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	33,5	2,1	b	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	47,2	1,0	c
Масса 1000 зёрен, г	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	34,0	1,3	b	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	46,4	0,8	c
Масса главного колоса, г	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	2,55	0,14	a	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	2,96	0,14	b
Масса главного колоса, г	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	2,54	0,09	ac	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	3,16	0,09	a
Масса главного колоса, г	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	2,18	0,26	ad	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	2,91	0,13	bc
Масса главного колоса, г	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	2,16	0,13	b	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	2,74	0,09	c

Продолжение Приложения Л

Масса зерна с главного колоса, г	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	1,89	0,13	a	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	2,25	0,11	b
Масса зерна с главного колоса, г	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	1,98	0,07	a	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	2,51	0,08	a
Масса зерна с главного колоса, г	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	1,56	0,21	b	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	2,23	0,11	b
Масса зерна с главного колоса, г	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	1,58	0,11	b	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	2,15	0,09	b
Масса зерна с подгонов, г	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	1,99	0,31	a	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	1,77	0,26	b
Масса зерна с подгонов, г	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	2,17	0,18	a	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	2,68	0,18	a
Масса зерна с подгонов, г	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	2,35	0,75	a	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	2,05	0,26	b
Масса зерна с подгонов, г	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	3,70	3,23	a	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	2,36	0,48	ab
Масса соломы главного колоса, г	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	1,05	0,05	a	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	0,98	0,04	a
Масса соломы главного колоса, г	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	0,94	0,03	b	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	1,13	0,03	b
Масса соломы главного колоса, г	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	0,62	0,06	c	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	0,70	0,03	c
Масса соломы главного колоса, г	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	0,58	0,03	c	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	0,61	0,02	d
Озернённость колоска	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	2,0	0,1	a	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	1,8	0,1	b
Озернённость колоска	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	2,1	0,0	a	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	2,1	0,0	a
Озернённость колоска	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	1,9	0,1	a	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	2,1	0,1	a
Озернённость колоска	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	2,1	0,1	a	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	2,1	0,1	a
Плотность колоса	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	26,2	0,4	a	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	28,5	0,3	a

Продолжение Приложения Л

Плотность колоса	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	26,2	0,3	a	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	27,2	0,3	b
Плотность колоса	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	27,2	1,0	a	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	27,4	0,3	b
Плотность колоса	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	26,2	0,5	a	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	27,5	0,3	b
Число дней от посева до колошения, шт	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	56,2	0,7	a	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	56,7	0,6	c
Число дней от посева до колошения, шт	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	54,1	0,2	b	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	56,3	0,3	c
Число дней от посева до колошения, шт	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	64,4	1,7	c	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	61,0	0,8	a
Число дней от посева до колошения, шт	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	57,5	0,9	d	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	57,8	0,4	b
Число дней от посева до цветения, шт	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	59,3	0,8	a	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	60,2	0,5	c
Число дней от посева до цветения, шт	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	56,6	0,2	b	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	59,2	0,2	b
Число дней от посева до цветения, шт	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	69,0	1,5	c	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	64,0	0,8	a
Число дней от посева до цветения, шт	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	60,5	1,0	d	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	60,6	0,4	c
Число зёрен главного колоса, шт	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	45,9	2,3	a	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	40,4	1,8	b
Число зёрен главного колоса, шт	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	47,3	1,3	a	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	48,9	1,2	a
Число зёрен главного колоса, шт	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	45,0	4,4	a	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	46,5	1,8	a
Число зёрен главного колоса, шт	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	45,2	2,2	a	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	46,3	1,6	a
Число зёрен с подгонов, шт	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	48,0	6,9	a	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	23,9	3,8	b
Число зёрен с подгонов, шт	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	52,2	4,2	a	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	46,6	3,4	a

Продолжение Приложения Л

Число зёрен с подгонов, шт	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	64,9	17,1	a	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	35,1	4,8	b
Число зёрен с подгонов, шт	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	60,4	9,1	a	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	46,9	14,1	a
Число колосков в колосе, шт	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	22,5	0,5	a	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	22,7	0,3	a
Число колосков в колосе, шт	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	22,5	0,3	a	<i>ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	23,4	0,2	b
Число колосков в колосе, шт	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	23,0	1,0	a	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1b</i>	22,4	0,3	a
Число колосков в колосе, шт	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	21,9	0,5	a	<i>Ddw1</i>	<i>Vrn-A1a</i>	22,4	0,3	a

Указаны средние значения признака для полевого опыта в 2018 г. и 2019 г. (Полевая опытная станция РГАУ-МСХА имени К.А.Тимирязева), д.в.-95% доверительный интервал и результаты попарного сравнения по критерию Тьюки.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю благодарность к.б.н. Баженову Михаилу Сергеевичу за помощь в обработке результатов секвенирования и подборе праймеров. Выражаю благодарность к.б.н. Крупину Павлу Юрьевичу за координацию работы в течении всего срока проведения исследования. Выражаю благодарность Крупиной Александре Юрьевне и Вукович Милене за помощь в выполнении полевого фенотипирования. Выражаю благодарность Беспаловой Людмиле Андреевне за предоставление семенного материала и данных полевого фенотипирования коллекции сортов мягкой пшеницы из НЦЗ имени П.П. Лукьяненко, Краснодар. Выражаю благодарность Чикиде Надежде Николаевне и Гончарову Николаю Петровичу за предоставление семенного материала коллекции *Ae. tauschii*.

Особую благодарность выражаю научному руководителю к.б.н. Дивашуку Михаилу Георгиевичу за помощь и активное участие на всех этапах данного исследования.

Исследования, представленные в данной работе, были выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ) в рамках научного проекта № 20-316-90046.