УТВЕРЖДАЮ:

Директор ФГБНУ ВНИИСБ

академик РАН

_____ Карлов Г.И.

«17» июля 2026 г.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Федерального государственного бюджетного научного учреждения
«Всероссийский научно-исследовательский институт
сельскохозяйственной биотехнологии»
(ФГБНУ ВНИИСБ)

Диссертация Мохова Тимофея Дмитриевича «Поиск и характеристика новых аллельных вариантов генов азотного обмена и их вклад в хозяйственно-ценные признаки пшеницы и тритикале» выполнена в лаборатории цифрового фенотипирования для селекции растений ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии».

В период подготовки диссертации Мохов Тимофей Дмитриевич обучался в аспирантуре ФГБНУ ВНИИСБ на очном отделении.

В 2022 г. окончил Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Российский государственный аграрный университет- МСХА им. К.А. Тимирязева» по направлению подготовки 35.04.04 Агрономия (профиль «Генетика, селекция и семеноводство»). Окончил аспирантуру при ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии» в 2026 г. по научной специальности 1.5.7 Генетика. Справка о сдаче кандидатских экзаменов выдана в 2026 г. ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии».

Научный руководитель – к.б.н. Кочешкова Алина Александровна, заведующий лабораторией цифрового фенотипирования для селекции растений ФГБНУ ВНИИСБ.

По итогам обсуждения принято следующее заключение:

Тема диссертации «Поиск и характеристика новых аллельных вариантов генов азотного обмена и их вклад в хозяйственно-ценные признаки пшеницы и тритикале» была утверждена на заседании научно-методической комиссии ФГБНУ ВНИИСБ (протокол № 4 от 11 ноября 2022 г.).

1. Актуальность темы

Азот является одним из ключевых элементов, лимитирующих продуктивность злаковых культур, а азотные удобрения – основным агротехническим фактором их урожайности (Прянишников, 1945; Li et al., 2025). При этом растениями усваивается лишь около половины вносимых неорганических азотных удобрений (Hirel et al., 2007; Han et al., 2015); остальная часть теряется из агроэкосистемы, загрязняя воду и атмосферу. В отличие от многих других факторов урожайности, потенциал улучшения здесь сохраняется при неизменных затратах: речь идёт не о повышении доз удобрения, а о более полном использовании уже вносимого азота. Именно поэтому повышение эффективности использования азота (NUE, Nitrogen Use Efficiency) рассматривается как одна из ключевых задач устойчивого земледелия.

Эффективность использования азота – признак полигенный. Его контролируют не только гены ферментов азотного метаболизма и переносчиков азота, но и гены, регулирующие процессы роста, старения, развития корневой системы и архитектуры растения в целом (Hirel et al., 2007; Xu et al., 2012; Garnett et al., 2015; Han et al., 2015). Продуктивность растения, через которую NUE проявляется в хозяйственно-ценных признаках, в свою очередь, также представляет собой многофакторный количественный признак, регулируемый множеством генов. Поэтому панель, собранная только из ферментов и переносчиков, охватила бы лишь один ярус этого контроля. Необходим многоярусный анализ, включающий гены транспорта, ассимиляции, сигналинга и регуляции роста и архитектуры растения.

Ключевые гены азотного обмена у пшеницы и тритикале описаны функционально, однако аллельное разнообразие большинства из них у

отечественного селекционного материала не охарактеризовано, а молекулярные маркеры на их аллельное состояние не созданы. Для отдельных генов такие данные получены на китайском материале – например, для генов *TaPARG*, связанных с архитектурой растения и признаками продуктивности (Li et al., 2016), и для *TaGS2*, связанных с NUE и урожаем (Gadaleta et al., 2011; Zhang et al., 2017), – но переносить эти результаты на российские коллекции без проверки нельзя. Для других генов, в том числе для семейства AMT, природная изменчивость у пшеницы охарактеризована лишь в первом приближении (Wang et al., 2025). Это создаёт разрыв между знанием о функции гена и возможностью его практического использования в селекции.

Отдельная и практически более острая задача – совместимость генов азотного обмена с генами короткостебельности, которые в своё время произвели революцию в селекции, резко повысив урожайность за счёт устойчивости к полеганию. Современный уровень урожайности пшеницы во многом обеспечен короткостебельными сортами, массово внедрёнными в производство с 1960-х годов. Однако короткостебельность несёт и негативные факторы. Белки DELLA, накапливающиеся в короткостебельных растениях, подавляют не только рост стебля, но и поглощение и ассимиляцию азота, поэтому такие сорта используют азот менее эффективно и для реализации потенциала урожайности нуждаются в высоких дозах удобрений (Li et al., 2018). У тритикале ген короткостебельности *Ddw1* обеспечивает устойчивость к полеганию, снижая высоту растения (Tenhola-Roininen, Tanhuanpää, 2010; Siekmann et al., 2021), но одновременно снижает массу 1000 зёрен и задерживает колошение (Kalih et al., 2014). Селекционеру нужен способ компенсировать эти потери, не отказываясь от короткостебельности. Гены, способные такую компенсацию обеспечить, до настоящей работы не были найдены.

Третье обстоятельство – маскирующее действие интрогрессий. В коллекциях яровой мягкой пшеницы Западной Сибири пшенично-ржаная транслокация 1RS.1BL широко распространена. Транслокация несёт крупный блок генов ржи, повысивших урожайность и устойчивость пшеницы к болезням

(Moskal et al., 2021), и её собственный эффект на продуктивность может превосходить эффект отдельного локуса азотного обмена. Это означает, что эффект генов азотного обмена нельзя оценивать, не учитывая генетический фон.

Наконец, азотное питание входит в число немногих факторов урожайности, где потенциал улучшения сохраняется при неизменных затратах. Это определяет необходимость многоярусного анализа генов азотного обмена – транспорта, ассимиляции, сигналинга и регуляции роста и архитектуры растения – у отечественного материала с одновременным контролем генов фона: короткостебельности, фотопериодической чувствительности и крупных интрогрессий. Такой состав панели позволяет сопоставить вклад разных ярусов контроля на одном и том же материале и одними и теми же методами, что и определяет актуальность настоящей работы.

2. Личное участие автора в получении результатов, изложенных в диссертации

Данная диссертационная работа является результатом четырех лет научных исследований автора. Лабораторная работа, связанная с генотипированием и наработкой ампликонов для секвенирования генов азотного обмена проводилась автором самостоятельно. Статистическая обработка и представление результатов проводились автором самостоятельно. Помощь в подборе праймеров и анализ результатов секвенирования – к.б.н. Баженов Михаил Сергеевич.

3. Степень достоверности результатов проведенных исследований

Результаты диссертационной работы были представлены на 4 международных конференциях: XXIII Всероссийская молодежная научная конференция с международным участием «Биотехнология в растениеводстве, животноводстве и сельскохозяйственной микробиологии», 14–16 ноября, 2023, Москва; XXIV Всероссийская молодежная научная конференция с международным участием «Биотехнология в растениеводстве, животноводстве и сельскохозяйственной микробиологии», 23–27 сентября, 2024, Москва; VIII Съезд Вавиловского общества генетиков и селекционеров, посвященный 300-

летию российской науки и высшей школы, 14–19 июня, 2024, Саратов; VIII Международная научная конференция «Генетика, Геномика, Биоинформатика и Биотехнология растений» (PlantGen2025), 2–5 июля, 2025, Новосибирск.

По теме диссертации опубликовано 5 статей в рецензируемых научных журналах, из них 3 в журналах, индексируемых в Web of Science и Scopus, и 2 в журналах из перечня ВАК.

4. Научная новизна результатов

Впервые получены нуклеотидные последовательности генов *TaPARG-2A*, *TaPARG-2B*, *TaPARG-2D*, *TaNLP3-3B*, *TaGRF9-6A*, *TaGRF9-6B*, *TaGRF9-6D*, *TaBT2-3A*, *TaBT2-3D*, *TaGS2-2A*, *TaNGR5-1D*, *TaAMT-2B*, включая промоторные и нетранслируемые области у образцов пшеницы и тритикале отечественной селекции.

Впервые в российском селекционном материале описаны полиморфные участки у изученных генов: несинонимичная замена c.793C>T во втором экзоне гена *TaPARG-2A*, приводящая к аминокислотной замене p.(H265Y) и, по прогнозу PROVEAN, к нефункциональному варианту белка (PROVEAN score −4,749); интронный полиморфизм c.1824+137G>A гена *TaNLP3-3B*; делеция 12 п.н. в промоторе гена *TaGRF9-6A*, изменяющая состав цис-регуляторных элементов, включая элементы отклика на абсцизовую кислоту, жасмоновую кислоту и ауксины.

На основе выявленных полиморфизмов впервые созданы восемь диагностических маркеров: KASP-маркеры на гены *TaPARG-2A*, *TaNLP3-3B* и *TaGRF9-6B*; STS-маркер на делецию 12 п.н. в промоторе гена *TaGRF9-6A*, дающий продукты 203 и 191 п.н.; маркеры на гены *TaBT2-3A*, *TaGS2-2A*, *TaNGR5-1B* и *TaAMT-2B*.

Впервые установлено, что аллель *GRF9-6Ab* с делецией 12 п.н. компенсирует плейотропные потери гена короткостебельности *Ddw1* у тритикале: в присутствии *Ddw1* он ассоциирован с увеличением массы зерна главного колоса на 0,28 г (19,2%) в 2018 г. и на 0,34 г (16,9%) в 2019 г., массы 1000 зёрен – на 3,7 г (11,5%) и 2,9 г (6,6%) и ускорением колошения на 6,3 и 6,5

дня (10,0 и 10,2%). В отсутствие *Ddw1* тот же аллель не связан с увеличением массы зерна главного колоса, а со снижением – на 8,6% и 3,5%. То есть эффект аллеля определяется генетическим фоном.

Впервые показано, что аллель «*A*» гена *TaNLP3-3B* ассоциирован с ускорением колошения и цветения на 2 дня независимо от аллельного состояния гена *Ppd-D1* (χ^2-критерий, $p = 5 \times 10^{-36}$ и $p = 5 \times 10^{-30}$), снижением высоты растения на 1,3 см (2%) и повышением плотности колоса на 2,1 % ($p < 10^{-6}$), не затрагивая при этом компонентов продуктивности.

Впервые установлено, что пшенично-ржаная транслокация 1RS.1BL маскирует фенотипическое проявление гена *TaGS2-2A*: у растений без транслокации различие между аллелями по массе зерна с колоса составляет в среднем 0,5 г (56%), а у растений с транслокацией в среднем на 0,2г (18%). В коллекции яровой мягкой пшеницы Западной Сибири транслокация присутствует у 78% образцов.

Впервые определено распределение аллелей гена *TaGS2-2A* в коллекции яровой мягкой пшеницы Западной Сибири: аллель *TaGS2-2Ab* – 108 образцов (60%), аллель *TaGS2-2Aa* – 60 образцов (33%), остальные образцы гетерозиготны.

5. Научная и практическая значимость

Теоретическая значимость работы состоит в том, что на генах разных уровней контроля эффективности использования азота показано: вклад аллеля гена азотного обмена в хозяйственно-ценные признаки пшеницы и тритикале не является постоянным свойством аллеля и определяется генетическим фоном. Ген короткостебельности, ген фотопериодической чувствительности или крупная интрогрессия могут менять знак эффекта аллеля, полностью маскировать его или быть условием его проявления. Данные о распределении аллельной изменчивости между гомеологами и между кодирующими и некодирующими областями генов расширяют представления о структуре аллельного разнообразия генов азотного обмена у полиплоидных злаков.

Практическая значимость работы обусловлена возможностью применения разработанных молекулярных маркеров на аллели генов, ассоциированных с азотным обменом, для создания новых коммерчески ценных сортов пшеницы и тритикале, в программах маркер-ориентированной селекции. Охарактеризованы коллекции сортов и линий пшеницы и тритикале на аллельной состояние генов азотного обмена, которые могут быть включены в селекционные программы по созданию сортов с повышенной эффективностью использования азотных удобрений.

6. Соответствие содержания диссертации паспорту специальности, по которой она рекомендуется к защите

Диссертационная работа Мохова Тимофея Дмитриевича «Поиск и характеристика новых аллельных вариантов генов азотного обмена и их вклад в хозяйственно-ценные признаки пшеницы и тритикале» соответствует паспорту научной специальности 1.5.7. «Генетика» (отрасль науки – биологические, медицинские), в частности, пунктам 2 «Геномы, их структура и функция», 16 «Генетическая/молекулярно-генетическая биоинформатика и методы многомерного анализа», 22 «Генетические основы селекции. Генетика количественных признаков. Гибридизация. Гетерозис. Инбридинг».

7. Полнота изложения материалов диссертации в работах, опубликованных соискателем

Основное содержание диссертации достаточно полно изложено в 5 статьях в ведущих рецензируемых российских и зарубежных научных журналах:

1. Kroupin P.Yu., Mokhov T.D., Panchenko V.V., Meglitskaya Ya.S., Bespalova L.A., Chernook A.G., Bazhenov M.S., Kovtunenko V.Ya., Kroupina A.Yu., Karlov G.I., Divashuk M.G. (2025) The *GRF9-6Ab* allele compensates for the pleiotropic deficits of the *Ddw1* dwarfing gene in triticale. Agronomy. T. 15. № 12. C. 2701, DOI: 10.3390/agronomy15122701.
2. Мохов Т.Д., Кочешкова А.А., Баженов М.С., Меглицкая Я.С., Архипов А.В., Ермолаев А.С., Черноок А.Г., Дивашук М.Г., Карлов Г.И. (2024) Гены азотного обмена в структуре урожая рекомбинантных инбредных линий

пшеницы. Биотехнология. Т. 40. № 7. С. 100, DOI: 10.56304/S0234275824071013.

3. Bazhenov M., Nazarova L., Mokhov T., Pukhova O., Chernook A., Kocheshkova A., Kroupin P., Karlov G., Divashuk M. (2024) A molecular marker within the *NLP3-B1* gene is associated with earliness in spring wheat (*Triticum aestivum l.*). Agronomy. T. 14. № 12. C. 2888, DOI: 10.3390/agronomy14122888.
4. Chernook A.G., Belan I.A., Mokhov T.D., Kroupin P.Yu., Kocheshkova A.A., Bazhenov M.S., Karlov G.I., Mukhordova M.Ye., Rosseeva L.P., Divashuk M.G. (2024) Study of the influence of the glutamine synthetase gene on agronomically valuable traits in spring bread wheat in western Siberia. Nanobiotechnology Reports. T. 19. № 5. C. 796-807, DOI: 10.1134/S2635167624601918.
5. Кочешкова А.А., Баженов М.С., Крупин П.Ю., Мохов Т.Д., Меглицкая Я.С., Архипов А.В., Карлов Г.И., Дивашук М.Г., Беспалова Л.А., Пузырная О.Ю., Агаева Е.В., Яновский А.С. (2023) Создание нового KASP-маркера на аллельное состояние гена *PARG-2A* у пшеницы. Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета. № 190. С. 28-38, DOI: 10.21515/1990-4665-190-005.

8. Апробация результатов

Результаты были апробированы на 4-х международных конференциях:

1. XXIV Всероссийская молодёжная научная конференция с международным участием "Биотехнология в растениеводстве, животноводстве и сельскохозяйственной микробиологии". Москва, 23–27 сентября 2024 г.
2. VIII Международная научная конференция "Генетика, геномика, биоинформатика и биотехнология растений" (PlantGen2025). Новосибирск, 02–05 июля 2025 г.
3. Международный Конгресс "VIII Съезд Вавиловского общества генетиков и селекционеров, посвященный 300-летию российской науки и высшей школы", Саратов, 14–19 июня 2024 г.

4. XXIII Всероссийская молодёжная научная конференция с международным участием "Биотехнология в растениеводстве, животноводстве и сельскохозяйственной микробиологии". Москва, 14–16 ноября 2023 г.

Диссертация соответствует требованиям, установленным в пп. 9 - 14 Положения «О присуждении учёных степеней», утвержденного Постановлением Правительства Российской Федерации от 24.09.2013 г. № 842, предъявляемым к кандидатским диссертациям. Текст диссертации представляет собой законченную научно-квалификационную работу, не содержит заимствованного материала без ссылки на автора и (или) источник заимствования, не содержит результатов научных работ, выполненных в соавторстве, без ссылок на соавторов.

Диссертация Мохова Тимофея Дмитриевича «Поиск и характеристика новых аллельных вариантов генов азотного обмена и их вклад в хозяйственно-ценные признаки пшеницы и тритикале» рекомендуется к защите на соискание ученой степени кандидата биологических наук по научной специальности 1.5.7 Генетика. Заключение принято на заседании комиссии по итоговой аттестации аспирантов ФГБНУ ВНИИСБ.

Присутствовало на заседании 6 человек, из них докторов наук – 3 чел., кандидатов наук – 3 чел.

Результаты голосования: «за» – 6 чел., «против» – 0 чел.,
«воздержалось» – 0 чел., протокол № 4 от 24 июня 2026 г.

Председатель комиссии _____ Харлов Т.Ч.

Секретарь комиссии _____ Елисова В.Ч.