Зерновые культуры

УДК 633.11:631.526.324(571.1)

doi: 10.15389/agrobiology.2020.1.15rus

ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ И ГЕНОТИПИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА ЛИНИЙ ГЕКСАПЛОИДНОЙ СИНТЕТИЧЕСКОЙ ПШЕНИЦЫ (AABBDD) ПО ПАРАМЕТРАМ ЗЕРНОВКИ В УСЛОВИЯХ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ*

И.В. ПОТОЦКАЯ¹, В.П. ШАМАНИН¹, С.С. ШЕПЕЛЕВ¹,
В.Е. ПОЖЕРУКОВА¹, А.И. МОРГУНОВ²

Пшеница — основная продовольственная экономически значимая культура в Российской Федерации. Использование в селекционной работе диких сородичей пшеницы, несущих новые гены и аллели, позволит расширить генетическое разнообразие сортов для получения высоких и стабильных урожаев. В настоящей работе мы представим результаты изучения морфометрических параметров зерновки и генотипирования по 47 SNP (single nucleotide polymorphisms), в том числе по 13 маркерам, сцепленным с генами, контролирующими размер и массу зерновки. Такие данные для набора генотипов синтетической гексаплоидной пшеницы (геном AABBDD), у которых D геном перенесен из образцов *Aegilops tauschii*, происходящих из районов с наибольшим генетическим разнообразием этого вида, в условиях Западной Сибири получены впервые. Изучение 47 линий синтетической гексаплоидной пшеницы проводили на опытном поле Омского ГАУ в 2016–2018 годах (г. Омск). Синтетические линии селекции CIMMYT были созданы посредством скрещивания сортов твердой пшеницы селекции Селекционно-генетического института (г. Одесса, Украина) и сорта Pandur (Румыния) (*Triticum durum* Desf., геном AB) с образцами эгилопса Тауша (*Aegilops tauschii* Coss., syn. *Aegilops squarrosa*, геном D) из Germplasm Bank (CIMMYT). Синтетические линии селекции университета Киото (Япония) получали в результате гибридизации сорта твердой пшеницы Langdon (США) с образцами *Aegilops tauschii* различного экологического происхождения. После уборки урожая в лабораторных условиях проводили структурный анализ компонентов продуктивности растений: число продуктивных стеблей на растение, число продуктивных колосков в колосе, число зерен в главном колосе, число зерен в колоске, число зерен с растения, масса зерна с главного колоса, масса зерна с растения, масса 1000 зерен. Изучали морфометрические характеристики зерновки (площадь, длина, ширина, периметр, циркулярность). Генотипирование синтетических линий по 47 SNP маркерам осуществляли с использованием технологии KASP™ («LGC Genomics», Великобритания). Синтетические линии характеризовались низкой вариабельностью параметров зерновки ($C_v = 3,3\text{--}6,5\%$) и более высокими средними значениями длины (7,58 мм), площади (21,1 мм²), периметра зерновки (19,7 мм) и массы 1000 зерен (34,9–46,7 г), чем у стандарта (сорт Памяти Азиева). В 2017–2018 годах была отмечена положительная сопряженность урожайности с длиной, площадью, периметром зерновки и отрицательная связь с показателями качества зерна (содержание белка и клейковины). Установлена несущественная связь между длиной и шириной зерновки (r от $-0,08$ до $-0,23$). Результаты генотипирования показали, что синтетические линии пшеницы могут служить генетическими источниками для повышения массы 1000 зерен. Выявлено 9 локусов, контролирующих размер зерновки и массу 1000 зерен: *TaTTP6A*, *TaTGW2-6A*, *TaGASR-A1*, *TaGS5-3A*, *TaTGW6*, *TaTGW-7A*, *TaCwi-A1*, *TaGS-D1* и *TaCKX-D1*. Основной вклад в формирование размера и массы зерновки вносили сорта озимой твердой пшеницы, участвовавшие в создании синтетических линий, и гены, локализованные в геноме А. Синтетические линии селекции университета Киото формировали более крупное и тяжеловесное зерно (длина зерновки — 8,22–8,51 мм; масса 1000 зерен — 43,8–46,4 г) по сравнению с линиями селекции CIMMYT. Более высокие показатели массы 1000 зерен (41,2–42,5 г) имели гибридные комбинации Aisberg/*Ae. squarrosa* (511), Ukr.-Od.1530.94/*Ae. squarrosa* (392), Ukr.-Od.1530.94/*Ae. squarrosa* (1027) и Langdon/*Ae. squarrosa*. Линии № 8 Ukr.-Od.1530.94/*Ae. squarrosa* (392), № 37 Ukr.-Od.1530.94/*Ae. squarrosa* (310), № 44, 46 Ukr.-Od.1530.94/*Ae. squarrosa* (1027), № 27 Leuc 84693/*Ae. squarrosa* (409), № 41 Ukr.-Od.1530.94/*Ae. squarrosa* (1027), № 29 Langdon/IG 126387 имели пирамиду генов, отвечающих за размер зерновки и массу 1000 зерен: *TaCwi-A1*, *TaGASR-A1*, *TaGS5-3A*, *TaGW2*, *TaTGW-7A*, *TaGS-D1* и *TaCKX-D1* (№ 29 — за исключением *TaGW2*). Выявленные в настоящей работе образцы могут служить ценными источниками комбинаций генов, отвечающих за размер зерновки и массу 1000 зерен, для селекции в условиях Западно-Сибирского региона.

Ключевые слова: синтетическая пшеница, размер зерновки, масса 1000 зерен, SNP

* Исследование проведено при финансовой поддержке РФФИ (проект № 16-16-10005).

Масса 1000 зерен — один из наиболее стабильных компонентов урожайности пшеницы, повышение которого считается основной задачей в селекции культуры (1, 2). Размеры и форма зерна тесно связаны с урожайностью и мукомольными свойствами. Современные сорта пшеницы имеют большую ширину и меньшую длину зерновки по сравнению с дикими сородичами, которые характеризуются большей вариабельностью по размеру и форме зерна. Это объясняется тем, что в процессе доместикиции и селекции пшеницы форма зерновки стала более округлой, в результате чего выход муки оказался выше (3). Крупные зерновки имеют и большую энергию прорастания, что благоприятно сказывается на увеличении урожайности (4, 5).

Мягкая пшеница (*Triticum aestivum* L.) — естественный аллогексаплоид с субгеномами A, B и D, последний из которых был привнесен *Ae.gilops tauschii* Coss. Вероятно, только отдельные образцы *Ae. tauschii* участвовали в скрещивании с тетраплоидной пшеницей (*Triticum turgidum* L., AABB), что привело к лимитированному полиморфизму генома D, представленному в культивируемой пшенице (6).

Использование генетического потенциала субгенома D в селекции пшеницы возможно посредством создания синтетических гексаплоидов либо прямой гибридизации между *Ae. tauschii* и коммерческими сортами (7). В работах многих авторов синтетическая гексаплоидная пшеница рассматривается в качестве перспективного источника для обогащения культурной пшеницы такими селекционно ценными признаками, как высокая масса 1000 зерен, продуктивность колоса и число продуктивных растений с единицы площади (8). Показано, что масса 1000 зерен находится под полигенным контролем: QTL, ответственные за проявление признака, были картированы практически на всех хромосомах пшеницы. Масса 1000 зерен обладает высоким коэффициентом наследуемости и тесно связана с длиной, шириной, площадью и периметром зерновки (9-11).

Генетические подходы к повышению урожайности пшеницы включают молекулярные методы идентификации генов, контролирующих размер и массу зерновки пшеницы. Их поиск затрудняется сложным строением и большим размером генома мягкой пшеницы (12). Многие гены, контролирующие размер, форму и массу зерновки, представляют собой ортологичные серии генов, уже выявленные в других зерновых культурах — рисе, ячмене и сорго. Сравнительный поиск таких генов у пшеницы способствует расширению полиморфизма по признакам продуктивности (13). Так, гены *TaGW2* (14), *TaCwi-A1* (15), *TaGaSR7-A1* (16) и *TaTGW6* (17), детерминирующие размер зерновки и массу 1000 зерен у пшеницы, были первоначально идентифицированы в геноме риса (18).

Доказана значительная генетическая и фенотипическая вариабельность образцов *Ae. tauschii* по размерам и массе зерновки в сравнении с мягкой пшеницей (11, 19). Более широкий полиморфизм по локусам, контролирующим размер, форму и массу зерна, наблюдается и у синтетической гексаплоидной пшеницы с геномом D от различных образцов *Ae. tauschii* (18). У синтетических гексаплоидов пшеницы картированы QTL на хромосомах 2DL и 7DS, оказывающие плеiotропный эффект на длину, ширину, площадь и периметр зерновки (20). В коллекции линий синтетической пшеницы ITMI, изучаемой в различных экологических регионах России, идентифицированы и локализованы QTL признака масса 1000 зерен на

хромосомах 4A, 1B, 3B, 1D и 2D (9). Сравнительно недавно при изучении этой коллекции в условиях Западной Сибири на хромосоме 6A картирован QTL, контролирующий массу 1000 зерен (21).

В последние годы были разработаны функциональные маркеры для генов, вносящих вклад в продуктивность пшеницы: *TaSus2-2B*, *TaCwi-A1*, *TaGW2*, *TaGW2-6B*, *TaCKX6-D1*, *TaGS-A1*, *TaSAP1-A1*, *TaGASR7-A1*, *TaGS-D1* и *TaTGW6* (12, 22). Поиск источников генов, контролирующих размер и массу зерновки, а также тесно сцепленных с ними ДНК маркеров позволит создать коммерческие сорта с генетически детерминированными признаками, что будет способствовать повышению урожайности сортов пшеницы в условиях Западной Сибири.

В представленной работе мы впервые изучили линии синтетической гексаплоидной пшеницы в условиях Западной Сибири и на основе морфометрии зерновки и анализа элементов структуры урожая, а также генотипирования по 47 SNP (single nucleotide polymorphisms) выявили ценные генетические источники для увеличения размера и массы зерновки у сортов мягкой пшеницы.

Цель исследования — фенотипическая и генотипическая оценка линий синтетической пшеницы (геном AABBDD) по параметрам зерновки и выделение лучших образцов в качестве исходного материала для селекции в условиях Западной Сибири.

Методика. Изучение 47 линий синтетической гексаплоидной пшеницы проводили на опытном поле Омского ГАУ в 2016–2018 годах (г. Омск). Синтетические линии селекции CIMMYT были созданы посредством скрещивания сортов твердой пшеницы селекции Селекционно-генетического института (г. Одесса, Украина) и сорта Pandur (Румыния) (*Triticum durum* Desf., геном AB) с образцами эгилопса Тауша (*Aegilops tauschii* Coss., syn. *Aegilops squarrosa*, геном D) из Germplasm Bank (CIMMYT). В связи с отсутствием цитологического контроля после колхицирования гибридов F₁ в гибридных популяциях F₄ проводили индивидуальные отборы фертильных растений, характеризующихся хорошими агрономическими признаками, с последующим их размножением до F₇. Синтетические линии селекции университета Киото (Япония) были получены в результате гибридизации сорта твердой пшеницы Langdon (США) с образцами *Aegilops tauschii* различного экологического происхождения.

В 2016 году каждую линию высевали по одному рядку длиной 1 погонный метр (пог. м), через каждые 5 номеров поочередно размещали стандарты Памяти Азиева (среднеранний) и Серебристая (среднепоздний). Норма высева — 25–30 зерен на 1 пог. м. В 2017–2018 годах каждую линию высевали на площади 1,4 м², с нормой высева 25 г зерна на делянку. Через каждые 10 номеров поочередно размещали стандарты (сорта Памяти Азиева и Серебристая). Ширина междурядий — 15 см. Повторность 4-кратная, размещение делянок в опыте — рендомизированное.

После уборки урожая проводили структурный анализ компонентов продуктивности растений (определяли число продуктивных стеблей на растение, число продуктивных колосков в колосе, число зерен в главном колосе, число зерен в колоске, число зерен с растения, массу зерна с главного колоса, массу зерна с растения, массу 1000 зерен). Массу 1000 зерен устанавливали расчетным методом: подсчитывали число зерен на растение, взвешивали их и делали перерасчет на 1000 зерен.

В 2016 году анализировали по 20 растений каждой линии и стандар-

тов, в 2017-2018 годах — по 10 растений среднего ряда с каждой делянки в 4-кратной повторности. Изучали морфометрические характеристики зерновки (площадь, длина, ширина, периметр, циркулярность) с использованием программы Smart Grain v. 1.2 (<http://www.kazusa.or.jp/phenotyping/smart-grain/index.html>). Анализировали по 40 зерновок каждой линии в 2016 году и по 400 зерновок в 2017-2018 годах. Генотипирование синтетических линий по 47 SNP маркерам, в том числе по 13 маркерам, сцепленными с генами, контролирующими размер и массу зерновки, осуществляли с использованием технологии KASP™ («LGC Genomics», Великобритания).

ДНК выделяли с использованием автоматизированной системы Oktopure («Biosearch Technologies», Великобритания) и реагентов beadex™ plant kit («LGC Genomics», Великобритания). Концентрацию полученной ДНК нормализовали в пределах 50 нг/мкл, 5 мкл нормализованной ДНК добавляли с помощью автоматической станции repliKator («LGC Genomics», Великобритания) в лунку 96-луночного микропланшета. Затем в каждую лунку с ДНК добавляли смесь для генотипирования KASP™ («LGC Genomics», Великобритания), содержащую 5 мкл KASP Master-Mix и 0,14 мкл KASP Assay Mix (аллель-специфические праймеры) в автоматизированном режиме. Герметичные планшеты помещали в амплификатор Hydrocycler2™ («LGC Genomics», Великобритания), длительность ПЦР — 1 ч 20 мин. Считывание флуоресценции красителей FAM/HEX проводили на многофункциональном ридере Pherastar («BMG Labtech», США).

Статистическая обработка экспериментальных данных включала определение средних (M), стандартных ошибок средних ($\pm SEM$), вариационный анализ. Достоверность различий оценивали по наименьшей существенной разности на уровне значимости 5 % (HCP_{05}) (27) с использованием пакета прикладных статистических программ Microsoft Excel. Двухфакторный дисперсионный анализ проводили за 2 года исследований (2017-2018) с помощью программы STATISTICA v. 6.0 («StatSoft, Inc.», США). Изменчивость признаков в зависимости от условий вегетационного периода и генотипа оценивали с помощью F -критерия Фишера. Анализ главных компонент (principal component analysis, PCA) выполняли в программе Microsoft R Open 3.3.3 (<https://mran.microsoft.com/download>).

Результаты. Список яровых синтетических линий пшеницы, использованных в работе, приведен в таблице 1, описание SNP маркеров — в таблице 2.

1. Происхождение линий гексаплоидной синтетической пшеницы (AABBDD), использованных в работе

Гибридная комбинация	Число линий, шт.	<i>Aegilops tauschii</i>	
		происхождение	подвид
Синтетические линии СИММУТ			
Aisberg/ <i>Ae. squarrosa</i> (369)	5	Мазендеран, Иран	<i>tauschii</i>
Aisberg/ <i>Ae. squarrosa</i> (511)	5	Неизвестно	Неизвестен
Leuc. 84693/ <i>Ae. squarrosa</i> (409)	1	Дагестан, Россия	<i>tauschii</i>
Ukr.-Od.952.92/ <i>Ae. squarrosa</i> (1031)	4	Занжан, Иран	<i>tauschii</i>
Ukr.-Od.1530.94/ <i>Ae. squarrosa</i> (310)	3	Джилан, Иран	<i>strangulata</i>
Ukr.-Od.1530.94/ <i>Ae. squarrosa</i> (392)	2	Шемаха, Азербайджан	<i>tauschii</i>
Ukr.-Od.1530.94/ <i>Ae. squarrosa</i> (458)	3	Неизвестно	Неизвестен
Ukr.-Od.1530.94/ <i>Ae. squarrosa</i> (629)	3	Мазендеран, Иран	<i>strangulata</i>
Ukr.-Od.1530.94/ <i>Ae. squarrosa</i> (1027)	10	Мазендеран, Иран	<i>tauschii</i>
Pandur/ <i>Ae. squarrosa</i> (223)	1	Джилан, Иран	<i>tauschii</i>
Pandur/ <i>Ae. squarrosa</i> (409)	1	Дагестан, Россия	<i>tauschii</i>
Синтетические линии университета Киото			
Langdon/Ku-20-9	1	Бабульсар, Иран	<i>strangulata</i>
Langdon/Ku-2075	1	Бабульсар, Иран	<i>strangulata</i>

Langdon/Ku-2088	1	Сари, Иран	<i>strangulata</i>
Langdon/Ku-2092	1	Бабульсар, Иран	<i>strangulata</i>
Langdon/Ku-2093	1	Бабульсар-Чалус, Иран	<i>strangulata</i>
Langdon/Ku-2097	1	Бабульсар, Иран	<i>typica</i>
Langdon/Ku-2105	1	Пахлави, Иран	<i>typica</i>
Langdon/IG 48042	1	Джамму-Кашмир, Индия	Неизвестен
Langdon/IG 126387	1	Ашхабад, Туркменистан	Неизвестен

Примечание. KU — Plant Germ-Plasm Institute, Faculty of Agriculture, Kyoto University, IG — International Center for Agricultural Research in the Dry Areas (ICARDA).

Погодные условия вегетационного периода 2016 года характеризовались повышенными температурами и отсутствием осадков в мае, что привело к острой ранневесенней засухе. Во второй половине вегетационного периода погода была умеренно теплой с обильными осадками (гидротермический коэффициент ГТК = 1,8), в связи с чем наблюдался высокий инфекционный фон бурой и стеблевой ржавчины, что приводило у формированию более мелкого и щуплого зерна. В 2017 году в первой половине вегетации растений отмечали типичную для южной лесостепи Западной Сибири раннелетнюю засуху (ГТК = 0,5). В период колошение—спелость сложились благоприятные по влагообеспеченности условия для налива и созревания зерна. В 2018 году стояла прохладная погода с большим количеством осадков в период закладки генеративных органов (ГТК = 1,2), что положительно сказалось на формировании крупных и наполненных зерновок.

2. SNP маркеры, ассоциированные с генами, контролирующими размер и массу зерновок у синтетической пшеницы (AABBDD)

Ген	Хромосома	Маркер	Источник
<i>TaCwi-A1</i>	2A	Cwi-A1_SNP	(15)
<i>TaSus2-2A</i>	2A	TaSus2_2A_20_SNP ^a	(23)
<i>TaTGW6-A1</i>	3A	TaTGW6_SNP	(22)
<i>TaGS5-3A</i>	3A	GS5_2334_SNP	(24)
<i>TaTPP-6A</i>	6A	TPP-6A	(25)
<i>TaGW2-6A</i>	6A	TaGW2_SNP	(14)
<i>TaGASR-A1</i>	7A	TaGASR_IND	(22)
<i>TaTGW-7A</i>	7A	TGW7A_985	(30)
<i>TaSus2-2B</i>	2B	TaSus2_2B_SNP ^a	http://www.cerealsdb.uk.net
<i>TaSus1-7B</i>	7B	TaSus1_7B_2932_IND ^a	(26)
<i>TaCKX-D1</i>	3D	CKX-D1_IND	(22)
<i>TaCwi-5D</i>	5D	CW15D_SNP ^a	(22)
<i>TaGS-D1</i>	7D	TaGS-D1_SNP	(22)

Примечание. ^a — отсутствие амплификации маркеров у синтетических линий.

Синтетические линии селекции CIM-MYT и университета Киото, полученные с участием шести сортов твердой пшеницы и различных образцов *Ae. tauschii*, характеризовались существенным полиморфизмом по размеру и массе зерновок, что практически начимо как неиспользованный потенциал для селекции на высокую продук-

тивность. Метеоусловия в период вегетации существенно повлияли на формирование морфометрических параметров зерновок (табл. 3).

3. Основные морфометрические характеристики зерновки и масса 1000 зерен синтетических линий гексаплоидной пшеницы (AABBDD) в разные годы (опытное поле Омского ГАУ)

Признак	Год	$M \pm SEM$	Min-max	Памяти Азиева (стандарт), $M \pm SEM$	Cv, %	Критерий Фишера $F_{факт.}$	
						генотип	год
Длина зерновки, мм	2016	7,07±0,07	5,66-8,50	6,45±0,04	7,4	4,29**	203,30**
	2017	7,31±0,06	6,48-8,59	6,48±0,03	6,5		
	2018	8,37±0,07	7,43-9,44	7,68±0,02	5,7		
	2016-2018	7,58±0,06	6,74-8,51	6,87±0,03	5,4		
Ширина зерновки, мм	2016	2,93±0,03	2,10-3,30	3,29±0,03	8,1	1,47	264,90**
	2017	3,42±0,02	3,10-3,66	3,29±0,02	3,8		
	2018	3,79±0,02	3,48-4,05	3,83±0,01	3,1		
	2016-2018	3,38±0,02	3,04-3,60	3,47±0,02	3,3		

							<i>Продолжение таблицы 2</i>	
Площадь зерновки, мм ²	2016	18,80±0,35	15,90-22,50	15,9±0,17	7,8		2,35**	142,80**
	2017	20,50±0,21	14,20-25,50	15,90±0,14	12,1			
	2018	23,90±0,21	21,00-28,20	22,10±0,14	6,0			
	2016-2018	21,10±0,19	17,90-23,60	18,00±0,15	6,5			
Периметр зерновки, мм	2016	18,60±0,15	16,80-21,40	16,60±0,17	3,5	5,87**		53,10**
	2017	19,20±0,15	18,20-20,50	16,80±0,13	5,6			
	2018	20,90±0,13	19,00-22,90	19,50±0,16	4,4			
	2016-2018	19,70±0,14	18,20-21,80	17,70±0,15	4,9			
Циркулярность зерновки	2016	0,680±0,004	0,63-0,69	0,730±0,005	2,7	0,27		0,56
	2017	0,690±0,003	0,63-0,75	0,720±0,003	4,1			
	2018	0,690±0,003	0,60-0,75	0,730±0,001	3,8			
	2016-2018	0,690±0,004	0,63-0,75	0,730±0,003	3,8			
Масса 1000 зерен, г	2016	34,90±2,10	23,30-44,50	33,20±0,59	14,5	1,68*		146,50**
	2017	45,70±2,37	33,00-57,40	42,10±0,91	11,6			
	2018	46,70±1,66	37,60-53,70	44,70±0,66	8,4			
	2016-2018	42,40±1,39	35,70-51,30	39,40±0,72	7,7			

*, ** Варiances статистически значима соответственно при $p < 0,05$; $p < 0,01$.

Генотипические различия между синтетическими линиями по изучаемым признакам были достоверны на 5 % уровне значимости, за исключением ширины и циркулярности зерновки. В среднем за 2016-2018 годы синтетические линии характеризовались низкой вариабельностью морфометрических параметров зерновки ($C_v = 3,3-6,5$ %) и более высокими средними значениями длины, площади, периметра зерновки, массы 1000 зерен, чем у стандарта (сорт Памяти Азиева) (см. табл. 3). Циркулярность косвенно характеризует форму зерновки, то есть чем она выше, тем сильнее зерно приближается по форме к шару и, соответственно, выше выход муки (28). В целом зерно синтетических линий имело меньшую ширину и циркулярность по сравнению со стандартом Памяти Азиева.

В 2017-2018 годах синтетические линии имели сопоставимую со стандартом ширину зерновки при слабом развитии ржавчинных болезней. Анализ главных компонент (PCA) позволил оценить взаимосвязь урожайности синтетических линий с морфометрическими параметрами зерновки на основе корреляционной матрицы (рис.).

Результаты анализа главных компонент (PCA) 47 синтетических линий гексаплоидной пшеницы (AABBDD), показывающие взаимосвязь урожайности с параметрами зерновки, содержанием белка и клейковины в зерне: А — 2017 год, Б — 2018 год; 1 — циркулярность, 2 — урожайность, г/м², 3 — ширина зерновки, мм, 4 — площадь зерновки, мм², 5 — периметр зерновки, мм, 6 — длина зерновки, мм, 7 — отношение длины к ширине зерновки, 8 — содержание клейковины, %, 9 — содержание белка, %; cos2 — вектор исходных переменных, указывающий на значимость главного компонента для наблюдений (опытное поле Омского ГАУ).

Первая главная компонента (Dim 1) вносила 41,0 % в общую фенотипическую изменчивость изучаемых признаков в 2017 году и 51,4 % — в 2018 году. Доля вклада второй компоненты (Dim 2) составила соответственно 25,9 и 27,5 %. Графическое представление результатов анализа РСА в двухмерном пространстве выявило более тесную связь урожайности с шириной и формой зерновки (циркулярность) в 2017 году и менее тесную — в 2018 году. Это связано с тем, в благоприятных по влагообеспеченности условиях 2018 года больший вклад в урожайность вносила густота продуктивного стеблестоя.

В оба года исследований отмечалась положительная сопряженность урожайности с длиной, площадью, периметром зерновки и негативная связь — с показателями качества зерна (содержание белка и клейковины). В то же время нами установлена несущественная связь между длиной и шириной зерновки (r от $-0,08$ до $-0,23$), что согласуется с данными других работ (18, 19). Следовательно, отбор синтетических линий с более широкой и округлой зерновкой позволит выделить высокопродуктивные генотипы синтетической пшеницы для направления селекции на урожайность.

Оценка полиморфизма по локусам, отвечающим за размер и массу зерновки, с помощью 13 SNP маркеров выявила амплификацию 9 маркеров в генотипах синтетических форм. Частота встречаемости идентифицированных локусов у изученных синтетических линий была разной: для *TaTPP6A* — 11,1 %, *TaGW2-6A* — 25,3 %, *TaGASR-A1* — 30,6 %, *TaGS-D1* — 30,6 %, *TaGS5-3A* — 55,6 %, *TaTGW6* — 66,7 %, *TaTGW-7A* — 72,2 %, *TaCwi-A1* — 77,8 % и *TaCKX-D1* — 100 %. В сравнении со стандартами Памяти Азиева и Серебристая у синтетических линий присутствуют локусы *TaGW2*, *TaTPP6A* и *TaTGW6*. В таблице 4 представлены лучшие синтетические линии с комбинацией 4-7 генов *TaCwi-A1*, *TaTGW6*, *TaGASR-A1*, *TaGS5-3A*, *TaTPP-6A*, *TaGW2*, *TaTGW-7A*, *TaGS-D1* и *TaCKX-D1*, выделенные по параметрам зерновки и массе 1000 зерен.

4. Размер зерновки и масса 1000 зерен у лучших синтетических линий гексаплоидной пшеницы (AABBDD) ($M \pm SEM$, опытное поле Омского ГАУ, 2016-2018 годы)

№ линии	Сорт, линия	Число генов	Зерновка				Циркулярность	Масса 1000 зерен, г
			длина, мм	ширина, мм	площадь, м ²	периметр, мм		
8	Ukr.-Od.1530.94/ <i>Ae. squarrosa</i> (392)	7	6,94±0,04	3,55±0,03 ^b	20,70±0,33 ^{ab}	18,40±0,14 ^{ab}	0,750±0,004 ^{at}	43,80±1,87 ^a
24	Aisberg/ <i>Ae. squarrosa</i> (511)	5	8,00±0,06 ^{ab}	3,40±0,03	22,50±0,18 ^{ab}	20,70±0,15 ^{ab}	0,660±0,003	45,40±2,79 ^{ab}
27	Leuc 84693/ <i>Ae. squarrosa</i> (409)	6	7,87±0,05 ^{ab}	3,37±0,02	22,00±0,32 ^{ab}	20,60±0,16 ^{ab}	0,670±0,003	43,30±3,00 ^a
37	Ukr.-Od.1530.94/ <i>Ae. squarrosa</i> (310)	7	7,24±0,07	3,54±0,02 ^b	21,60±0,44 ^{ab}	18,80±0,12 ^{ab}	0,730±0,002 ^b	43,50±2,92 ^a
41	Ukr.-Od.1530.94/ <i>Ae. squarrosa</i> (1027)	6	7,39±0,06 ^{ab}	3,43±0,03	20,90±0,41 ^{ab}	19,80±0,18 ^{ab}	0,710±0,004	46,80±3,02 ^{ab}
44	Ukr.-Od.1530.94/ <i>Ae. squarrosa</i> (1027)	7	7,52±0,04 ^{ab}	3,48±0,03	21,90±0,21 ^{ab}	19,90±0,16 ^{ab}	0,700±0,002	43,70±1,98 ^a
46	Ukr.-Od.1530.94/ <i>Ae. squarrosa</i> (1027)	7	7,64±0,04 ^{ab}	3,60±0,02	22,70±0,42 ^{ab}	20,10±0,18 ^{ab}	0,710±0,003	51,30±2,66 ^{ab}
29	Langdon/LG 126387	6	8,22±0,06 ^{ab}	3,04±0,03	21,90±0,29 ^{ab}	20,70±0,16 ^{ab}	0,650±0,002	43,80±1,87 ^a
63	Langdon/Ku-2092	4	8,41±0,06 ^{ab}	3,39±0,03	23,30±0,33 ^{ab}	21,30±0,17 ^{ab}	0,660±0,004	46,40±3,17 ^{ab}
65	Langdon/Ku-2105	4	8,51±0,05 ^{ab}	3,39±0,03	23,60±0,24 ^{ab}	21,80±0,14 ^{ab}	0,640±0,004	44,70±3,04 ^{ab}
Памяти Азиева (стандарт)		4	6,87±0,03	3,47±0,02	18,00±0,15	17,70±0,15	0,730±0,003	39,40±0,72
Серебристая (стандарт)		4	6,89±0,04	3,33±0,02	17,90±0,27	17,20±0,17	0,720±0,003	40,30±1,31
НСР ₀₅			0,47	0,21	2,14	0,73	0,01	3,62

^{a, b} Различия между синтетическими линиями и стандартами Памяти Азиева, Серебристая статистически значимы при $p < 0,05$.

Фенотипическая оценка линий гексаплоидной синтетической пшеницы показала, что изученные морфометрические характеристики зерновки линий, выделенных в среднем за 3 года исследований, были выше аналогичных признаков у стандартов, за исключением ширины зерновки. Линии № 8 Ukr.-Od.1530.94/*Ae. squarrosa* (392), № 37 Ukr.-Od.1530.94/*Ae. squarrosa* (310), № 44 и № 46 Ukr.-Od.1530.94/*Ae. squarrosa* (1027) характеризовались высокой массой 1000 зерен и две линии превосходили стандарт Серебристая по ширине зерновки. Линии японской селекции № 29 Langdon/IG 126387 и № 63 Langdon/Ku-2092 также отличались высокой массой 1000 зерен и большей длиной зерновки (см. табл. 4).

У линий № 8 Ukr.-Od.1530.94/*Ae. squarrosa* (392), № 37 Ukr.-Od.1530.94/*Ae. squarrosa* (310), № 44 и № 46 Ukr.-Od.1530.94/*Ae. squarrosa* (1027) мы идентифицировали 7 локусов (*TaCwi-A1*, *TaGASR-A1*, *TaGS5-3A*, *TaGW2*, *TaTGW-7A*, *TaGS-D1*, *TaCKX-D1*); у линий № 27 Leuc84693/*Ae. squarrosa* (409), № 41 Ukr.-Od.1530.94/*Ae. squarrosa* (1027), № 29 Langdon/IG 126387 (за исключением *TaGW2*) — 6 локусов. Эти линии рекомендуются для селекции пшеницы в качестве источников комбинации генов, отвечающих за размер зерновки и массу 1000 зерен. В литературе имеются сведения о возможности увеличения размера и массы зерновки у сортов мягкой пшеницы с помощью источников аналогичных локусов — *TaCwi-A1* (29), *TaGW2* (14), *TaGASR-A1* (22), *TaGS5-3A* (24), *TaTGW-7A* (30). Однако эти локусы нельзя рассматривать как ключевые, поскольку требуется дальнейшее фенотипирование синтетических линий в конкретных почвенно-климатических условиях. Поскольку многие из идентифицированных локусов, контролирующих признаки продуктивности растений, малозначимы или минорны, необходимо выявлять ключевые локусы, определяющие формирование количественного признака, хотя вклад таких локусов, безусловно, определяется лимитирующим фактором среды (9, 31).

В нашей работе впервые фенотипирование по параметрам зерновки в условиях Западной Сибири проводили у линий синтетической гексаплоидной пшеницы, у которых D геном перенесен из образцов *Ae. tauschii*, происходящих из районов с наибольшим генетическим разнообразием этого вида, а именно с юго-западного побережья Каспийского моря (*Ae. tauschii* ssp. *tauschii*), из Азербайджана и северных провинций Ирана — Голестана и Мазендерана (*Ae. tauschii* ssp. *strangulata*) (32, 33).

Результаты проведенных исследований свидетельствуют о высоком генетическом разнообразии синтетических линий пшеницы, которые могут служить генетическими источниками для увеличения размера и массы зерновки сортов мягкой пшеницы в условиях Западной Сибири. Наибольший полиморфизм по массе 1000 зерен и основным морфометрическим характеристикам зерновки отмечали в гибридных комбинациях Aisberg/*Ae. squarrosa* (369), Ukr.-Od.1530.94/*Ae. squarrosa* (1027) (Иран, Мазендеран) и Langdon/*Ae. squarrosa* (Иран, Туркменистан и Индия). Максимальную массу 1000 зерен имели гибридные комбинации Aisberg/*Ae. squarrosa* (511), Ukr.-Od.1530.94/*Ae. squarrosa* (392), Ukr.-Od.1530.94/*Ae. squarrosa* (1027) и синтетических линий, полученных на основе сорта твердой пшеницы Langdon.

Вовлечение в скрещивания сортов озимой твердой пшеницы Ukr.-Od.1530.94, Aisberg (Украина) и Langdon (США) способствовало расширению генетического разнообразия синтетических линий по размеру и массе зерновки. Это подтверждается высокими показателями параметров размера

зерновки и массы 1000 зерен у синтетических линий в сравнении со стандартами, а также присутствием у них локусов *TaGW2*, *TaTTP6A*, *TaTGW6*. Идентифицированы гены *TaCKX-D1* и *TaGS-D1*, локализованные в субгеноме D, привнесенном в синтетические линии от *Ae. tauschii*, которые контролируют указанные признаки (12, 18). В дальнейшем планируется расширить набор SNP маркеров для оценки полиморфизма генома D у представленных синтетических линий по размеру и массе зерновки.

Выявленная положительная сопряженность между урожайностью синтетических линий и изученными параметрами зерновки свидетельствует о перспективности отбора образцов с более широкими округлыми зерновками с большим объемом эндосперма и, следовательно, имеющими большую массу, что подтверждается данными других исследований (18, 19).

Для успешного введения ценных интрогрессий от синтетических форм пшеницы при гибридизации с коммерческими сортами немаловажное значение имеет их предселекционное изучение. В работе L. Yan с соавт. (11) отмечена отрицательная корреляция массы 1000 зерен с числом продуктивных колосьев на растение и числом зерен в колосе, поэтому необходимо изучать ценные интрогрессии от синтетических гексаплоидов как по локусам, контролирующим крупность зерна, так и по их влиянию на урожайность и ее компоненты у разных генотипов мягкой пшеницы. Киотские синтетические линии формировали более крупное и тяжеловесное зерно по сравнению с линиями селекции CIMMYT, но характеризовались низкой адаптивностью и урожайностью в условиях Западной Сибири. Линии № 8 Ukr.-Od. 1530.94/*Ae. squarrosa squarrosa* (392), № 37 Ukr.-Od.1530.94/*Ae. squarrosa* (310) и № 44, № 46 Ukr.-Od.1530.94/*Ae. squarrosa* (1027) (*TaCwi-A1*, *TaGASR-A1*, *TaGS5-3A*, *TaGW2*, *TaTGW-7A*, *TaGS-D1* и *TaCKX-D1*), № 27 Leuc 84693/*Ae. squarrosa* (409), № 41 Ukr.-Od.1530.94/*Ae. squarrosa* (1027), № 29 Langdon/IG 126387 (*TaGW2* отсутствует) рекомендуются для селекции пшеницы в качестве источников пирамиды генов, отвечающих за размер и массу зерновки.

Таким образом, на основе фенотипической и генотипической оценки линий гексаплоидной синтетической пшеницы по параметрам зерновки в условиях Западной Сибири нами показана их селекционная значимость в качестве источников комбинации генов, отвечающих за размер зерновки и массу 1000 зерен, при создании коммерческих сортов, обеспечивающих высокие и стабильные урожаи в регионе. Изучена степень выраженности основных морфометрических параметров зерновки у синтетических линий, уровень их варьирования под влиянием внешней среды и взаимосвязь признаков с урожайностью. Выявлена низкая вариабельность параметров зерновки ($C_v = 3,3-6,5 \%$) и более высокие средние значения ее длины (7,58 мм), площади (21,1 мм²), периметра (19,7 мм) и массы 1000 зерен (34,9-46,7 г), чем у стандарта. У синтетических линий идентифицировано девять локусов, контролирующих размер зерновки и массу 1000 зерен, — *TaTTP6A*, *TaTGW2-6A*, *TaGASR-A1*, *TaGS5-3A*, *TaTGW6*, *TaTGW-7A*, *TaCwi-A1*, *TaGS-D1* и *TaCKX-D1*.

¹ФГБОУ ВО Омский государственный аграрный университет им. П.А. Столыпина,

644008 Россия, г. Омск, Институтская пл., 1,
e-mail: iv.pototskaya@omgau.org ✉, vp.shamanin@omgau.org,
sergeyschepelw@mail.ru, ve.pozhukova@omgau.org;

²International Maize and Wheat Improvement Center (CIMMYT),

Поступила в редакцию
25 июля 2019 года

PHENOTYPIC AND GENOTYPIC EVALUATION OF SYNTHETIC HEXAPLOID WHEAT LINES (AABBDD) FOR GRAIN PARAMETERS UNDER THE CONDITIONS OF WESTERN SIBERIA

I.V. Pototskaya¹, V.P. Shamanin¹, S.S. Shepelev¹, V.E. Pozherukova¹,
A.I. Morgounov²

¹Stolypin Omsk State Agrarian University, 1, Institutskaya pl., Omsk, 644008 Russia, e-mail iv.pototskaya@omgau.org
(✉ corresponding author), vp.shamanin@omgau.org, sergeyshepelew@mail.ru, ve.pozherukova@omgau.org

²International Maize and Wheat Improvement Center (CIMMYT), P.K. 39 Emek, 06511, Ankara, Turkey, e-mail
a.morgounov@CGIAR.ORG

ORCID:

Pototskaya I.V. orcid.org/0000-0003-3574-2875

Shamanin V.P. orcid.org/0000-0003-4767-9957

Shepelev S.S. orcid.org/0000-0002-4282-8725

The author declares no conflict of interests

Acknowledgements:

Supported financially by the Russian Science Foundation (project No. 16-16-10005).

Received July 25, 2019

Pozherukova V.E. orcid.org/0000-0001-8429-2167

Morgounov A.I. orcid.org/0000-0001-7082-5655

doi: 10.15389/agrobiol.2020.1.15eng

Abstract

Wheat is both a vital food crop and an economically important commodity for Russia. Plant breeders are increasingly looking to wild relatives to introduce new genes and alleles to obtain high, stable wheat yields. In this paper, we present the study results for grain morphometric parameters and genotyping with usage of 47 SNP (single nucleotide polymorphisms), including 13 markers associated with genes responsible for grain size/weight. For the first time in Western Siberia these data were obtained for synthetic hexaploid wheat genotypes set (the genome AABBDD) in which the genome D was transferred from *Aegilops tauschii*, originated from regions with the highest genetic diversity of this species. The evaluation of 47 synthetic hexaploid wheat lines was performed on the experimental field of Omsk SAU (Omsk city) in 2016-2018. The synthetic lines were created in CIMMYT by crossing durum wheat (*Triticum durum* Desf., AB genome) with different entries of *Aegilops tauschii* Coss. (synonym *Ae. squarrosa*, D genome) from Germaplasm Bank (CIMMYT). Synthetic lines of Kyoto University (Japan) were bred via hybridization of durum wheat variety Langdon (USA) with entries of *Aegilops tauschii* of different ecological origin. After harvesting the structural analysis of yield components, i.e. the number of tillers per plant, number of spikelets per spike, grains per spike, grains per plant, grain weight per spike, grain weight per plant, 1000-grain weight, was carried out. The basic morphometric parameters of grain (area, length, width, perimeter, circularity) were evaluated. Synthetic lines were genotyped with 47 SNP markers using KASPTM technology («LGC Genomics», UK). Synthetic lines were characterized by low variability of grain parameters ($C_v = 3.3-6.5\%$), higher grain length (7.58 mm), area (21.1 mm²), perimeter (19.7 mm), and thousand kernel weight (34.9-46.7 g) than standard variety Pamyati Azieva. In 2017-2018, the grain yield positively correlated with grain length, area, perimeter and negatively correlated with grain quality indicators (protein and gluten content). An insignificant relationship between the grain length and width (r from -0.08 to -0.23) was established. The results indicate that synthetic wheat lines are useful genetic donors for increasing thousand kernel weight due to genes *TaTPP6A*, *TaGW2-6A*, *TaGASR-A1*, *TaGS5-3A*, *TaTGW6*, *TaTGW-7A*, *TaCwi-A1*, *TaGS-D1*, and *TaCKX-D1*. The winter durum wheat varieties, which were used in the creation of synthetic lines, and genes of the A genom mainly contribute to grain size/weight. Synthetic lines from Kyoto University had larger and heavier grains (length 8.22-8.51 mm; thousand kernel weight 43.8-46.4 g) compared to the CIMMYT lines. Hybrid combinations Aisberg/*Ae. squarrosa* (511), Ukr.-Od.1530.94/*Ae. squarrosa* (392), Ukr.-Od.1530.94/*Ae. squarrosa* (1027), and Langdon/*Ae. squarrosa* had the highest thousand kernel weight. Lines No. 8 Ukr.-Od.1530.94/*Ae. squarrosa* (392), No. 37 Ukr.-Od.1530.94/*Ae. squarrosa* (310), No. 44, 46 Ukr.-Od.1530.94/*Ae. squarrosa* (1027), No. 27 Leuc 84693/*Ae. squarrosa* (392), No. 41 Ukr.-Od.1530.94/*Ae. squarrosa* (1027), No. 29 Langdon/IG 126387 (with exception of *TaGW2*) are recommended as promissory sources for pyramiding genes *TaCwi-A1*, *TaGASR-A1*, *TaGS5-3A*, *TaGW2*, *TaTGW-7A*, *TaGS-D1*, and *TaCKX-D1* which are responsible for grain size and thousand kernel weight. The identified entries in this studies are valuable sources of combination of genes responsible for grain size and thousand kernel weight for breeding under conditions of Western Siberia region.

Keywords: synthetic wheat, grain size, thousand kernel weight, SNP marker, breeding.

REFERENCES

1. Koval' S.F., Shamanin V.P., Koval' V.S. *Strategiya i taktika otbora v selektsii rastenii* [Selection strategy and tactics in plant breeding]. Omsk, 2010 (in Russ.).
2. Morgounov A.I., Belan I., Zelenskiy Y., Roseeva L., Tömösközi S., Békés F., Abugalieva A., Cakmak I., Vargas M., Crossa J. Historical change in grain yield and quality of spring wheat varieties cultivated in Siberia from 1900 to 2010. *Canadian Journal of Plant Science*, 2013, 93(3): 425-433 (doi: 10.4141/CJPS2012-091).
3. Gegas V.C., Nazari A., Griffiths S., Simmonds J., Fish L., Orford S., Sayers L., Doonan J.H., Snape J.W. A genetic framework for size and shape variation in wheat. *The Plant Cell*, 2010, 22(4): 1046-1056 (doi: 10.1105/tpc.110.074153).
4. Larionov Yu.S., Gorbunova M.P., Yusova O.A., Larionova O.A. *Vestnik Buryatskoi gosudarstvennoi sel'skokhozyaistvennoi akademii im. V.R. Filippova*, 2009, 3(16): 89-91 (in Russ.).
5. Gan Y., Stobbe E.N. Seedling vigor and grain yield of 'Roblin' wheat affected by seed size. *Agronomy Journal*, 1996, 88(3): 456-460 (doi: 10.2134/agronj1996.00021962008800030016x).
6. Cox T.S., Wu J., Wang S., Cai J., Zhohg Q., Fu B. Comparing two approaches for introgression of germplasm from *Aegilops tauschii* into common wheat. *The Crop Journal*, 2017, 5(5): 355-362 (doi: 10.1016/j.cj.2017.05.006).
7. Khan Z., Qazi J., Rasheed A., Mujeeb-Kazi A. Diversity in D-genom synthetic hexaploid wheat association panel for seedling emergence traits under salinity stress. *Plant Genetic Resources*, 2017, 15(6): 488-495 (doi: 10.1017/S1479262116000198).
8. van Ginkel M., Ogonnaya F. Novel genetic diversity from synthetic wheats in breeding cultivars for changing production conditions. *Field Crops Research*, 2007, 104(1-3): 86-94 (doi: 10.1016/j.fcr.2007.02.005).
9. Chesnokov Yu.V., Pohepnaya N.V., Kozlenko L.V., Sitnikov M.N., Mitrofanova O.P., Syukov V.V., Kochetkov D.V., Lovasser U., Berner A. *Vavilovskii zhurnal genetiki i selektsii*, 2012, 16(4/2): 970-986 (in Russ.).
10. Kuchel H., Williams K.J., Langridge P., Eagles H.A., Jefferies S.P. Genetic dissection of grain yield in bread wheat. I. QTL analysis. *Theoretical and Applied Genetics*, 2007, 115(8): 1029-1041 (doi: 10.1007/s00122-007-0629-7).
11. Yan L., Liang F., Xu H., Zhang X., Zhai H., Sun Q., Ni Z. Identification of QTL for grain size and shape on the D genome of natural and synthetic allohexaploid wheats with near-identical AABB genomes. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1705 (doi: 10.3389/fpls.2017.01705).
12. Zhang Y.J., Liu J.D., Xia X.C., He Z.H. *TaGS-D1*, an ortholog of rice *OsGS3*, is associated with grain weight and grain length in common wheat. *Molecular Breeding*, 2014, 34(3): 1097-1107 (doi: 10.1007/s11032-014-0102-7).
13. Valluru R., Reynolds P.M., Salse J. Genetics and molecular bases of yield-associated traits: a translational biology approach between rice and wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2014, 127(7): 1463-1489 (doi: 10.1007/s00122-014-2332-9).
14. Su Z., Hao C., Wang L., Dong Y., Zhang X. Identification and development of a functional marker of TaGW2 associated with grain weight in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2011, 122(1): 211-223 (doi: 10.1007/s00122-010-1437-z).
15. Ma D., Yan J., He Z., Wu L., Xia X. Characterization of a cell wall invertase gene TaCwi-A1 on common wheat chromosome 2A and development of functional markers. *Molecular Breeding*, 2012, 29(1): 43-52 (doi: 10.1007/s11032-010-9524-z).
16. Dong L.L., Wang F.M., Liu T., Dong Z.Y., Jing R.L., Mao L., Li Y.W., Liu X., Zhang K.P., Whang D.W. Natural variation of *TaGASR7-A1* affects grain length in common wheat under multiple cultivation conditions. *Molecular Breeding*, 2014, 34(3): 937-947 (doi: 10.1007/s11032-014-0087-2).
17. Hanif M., Gao F.M., Liu J.D., Wen W.E., Zhang Y.J., Rasheed A., Xia X.C., He Z.H., Cao S.H. *TaTGW6-A1*, an ortholog of rice *TGW6*, is associated with grain and yield in bread wheat. *Molecular Breeding*, 2016, 36: 1 (doi: 10.1007/s11032-015-0425-z).
18. Rasheed A., Xia X., Ogonnaya F., Mahmood T., Zhang Z., Mujeeb-Kazi A., He Z. Genome-wide association for grain morphology in synthetic hexaploid wheats using digital imaging analysis. *BMC Plant Biology*, 2014, 14(1): 128 (doi: 10.1186/1471-2229-14-128).
19. Arora S., Singh N., Kaur S., Bains N.S., Uauy C., Poland J., Chuneja P. Genome-wide association study of grain architecture in wild wheat *Aegilops tauschii*. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 886 (doi: 10.3389/fpls.2017.00886).
20. Okamoto Y., Nguyen A.T., Yoshioka M., Iehisa J.C., Takumi S. Identification of quantitative traits loci controlling grain size and shape in the D genome of synthetic hexaploid wheat lines. *Breeding Science*, 2013, 63(4): 423-429 (doi: 10.1270/jsbbs.63.423).
21. Shamanin V.P., Shepelev S.S., Pozherukova V.E., Pototskaya I.V., Kocherina N.V., Lohwasser U., Burner A., Chesnokov Yu.V. QTL mapping in hexaploid soft wheat (*Triticum aestivum* L.) in West Siberian plain. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology]*, 2018, 53(1): 50-60 (doi: 10.15389/agrobiol.2018.1.50eng).
22. Rasheed A., Wen W., Gao F., Zhai S., Jin H., Liu J., Guo Q., Zhang Y., Dreisigacker S.,

- Xia X., He Z. Development and validation of KASP assays for genes underpinning key economic traits in bread wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2016, 129(10): 1843-1860 (doi: 10.1007/s00122-016-2743-x).
23. Jiang Q., Hou J., Hao C., Wang L., Ge H., Dong Y., Zhang X. The wheat (*T. aestivum*) sucrose synthase 2 gene (*TaSus2*) active in endosperm development is associated with yield traits. *Functional and Integrative Genomics*, 2011, 11(1): 49-61 (doi: 10.1007/s10142-010-0188-x).
  24. Ma L., Li T., Hao C., Wang Y., Chen X., Zhang X. *TaGS-3A*, a grain size gene selected during wheat improvement for larger kernel and yield. *Plant Biotechnology Journal*, 2016, 14(5): 1269-1280 (doi: 10.1111/pbi.12492).
  25. Zhang P., He Z., Tian X., Gao F., Xu D., Liu J., Wen W., Fu L., Li G., Sui X., Xia X., Wang C., Cao S. Cloning of *TaTPP-6AL1* associated with grain weight in bread wheat and development of functional marker. *Molecular Breeding*, 2017, 37(6): 78 (doi: 10.1007/s11032-017-0676-y).
  26. Hou J., Jiang Q., Hao C., Wang Y., Zhang H., Zhang X. Global selection on sucrose synthase haplotypes during a century of wheat breeding. *Plant Physiology*, 2014, 164(4): 1918-1929 (doi: 10.1104/pp.113.232454).
  27. Dospekhov B.A. *Metodika polevogo opyta (s osnovami statisticheskoi obrabotki rezul'tatov issledovaniy)*. M., 1985.
  28. Marshall D.R., Ellison F.W., Mares D.J. Effects of grain shape and size on milling yields in wheat. I. Theoretical analysis based on simple geometric models. *Australian Journal of Agricultural Research*, 1984, 35: 619-630 (doi: 10.1071/AR9840619).
  29. Jiang Y., Jiang Q., Hao C., Hou J., Wang L., Zhang H., Zhang S., Chen X., Zhang X. A yield-associated gene *TaCwi*, in wheat: its function, selection and evolution in global breeding revealed by haplotype analysis. *Theoretical and Applied Genetics*, 2015, 128(1): 131-143 (doi: 10.1007/s00122-014-2417-5).
  30. Hu M.-J., Zhang H.-P., Liu K., Cao J.-J., Wang S.-X., Jiang H., Wu Z.-Y., Lu J., Zhu X.F., Xia X.-C., Sun G.-L., Ma C.-X., Chang C. Cloning and characterization of *TaTGW-7A* gene associated with grain weight in wheat via SLAF-seq-BSA. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 1902 (doi: 10.3389/fpls.2016.01902).
  31. Krupnov V.A. *Vavilovskii zhurnal genetiki i selektsii*, 2013, 17(3): 524-534 (in Russ.).
  32. Eldarov M., Aminov N., van Slageren M. Distribution and ecological diversity of *Aegilops* L. in the Greater and Lesser Caucasus Regions of Azerbaijan. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 2015, 62(2): 265-273 (doi: 10.1007/s10722-014-0151-0).
  33. Kalia B., Wilson D.L., Bowden R.L., Singh R.P., Gill B.S. Adult plant resistance to *Puccinia triticina* in ageographically diverse collection of *Aegilops tauschii*. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 2017, 64(5): 913-926 (doi: 10.1007/s10722-016-0411-2).