

ИДЕНТИФИКАЦИЯ И КАРТИРОВАНИЕ QTL ФИЗИОЛОГО-АГРОНОМИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ (*Triticum aestivum* L.) В ГРАДИЕНТЕ ДОЗ АЗОТНОГО ПИТАНИЯ

Ю.В. ЧЕСНОКОВ¹, Э.А. ГОНЧАРОВА¹, Н.В. ПОЧЕПНЯ¹, М.Н. СИТНИКОВ¹,
Н.В. КОЧЕРИНА¹, У. ЛОВАССЕР², А. БЕРНЕР²

У яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) с использованием картирующей популяции ITMI, которая была получена от скрещивания яровой пшеницы сорта Opata 85 с синтетическим гексаплоидом W7984, выделенным при гибридизации *Triticum tauschii* (Coss.) Schmalh. [syn. *Aegilops tauschii* Coss., *Aegilops squarrosa* auct. non L.] (образец CIGM86.940, DD) и тетраплоидной пшеницы Altar 84 (AABB), на разных агрофонах по N (без добавления азотного удобрения, с половинной и полной дозой азотного удобрения) идентифицировали и локализовали на хромосомах 122 QTL (quantitative trait loci). Установлена доля фенотипической изменчивости, определяемая каждым из выявленных QTL. Обнаружена достоверность взаимосвязи между установленными локусами и полиморфизмом по тому или иному признаку, которую охарактеризовали на основании порогового значения для отношения правдоподобия логарифма шансов (LOD-оценка — LOD-score, logarithm of odds). Комплексную оценку сравниваемых средних величин по градиентам доз азота проводили посредством дисперсионного анализа с расчетом показателей варьирования признака. Коэффициенты корреляции позволили определить характер сопряженности связи между признаками и градиентом доз азотного питания. Как следует из полученных данных, комбинирование тех выявленных при низком содержании минерального азота в почве специфических QTL, которые проявляются в разных экологических условиях, можно использовать для получения форм со стабильной урожайностью.

Ключевые слова: физиологические и агрономические признаки, картирование, локусы количественных признаков, яровая мягкая пшеница, градиент доз азотного питания.

Keywords: physiological and agronomic traits, mapping, quantitative trait loci, soft spring wheat, gradient doses of nitrogen nutrition.

Увеличение эффективности поглощения азота, особенно у злаков, представляет собой одну из основных задач повышения продуктивности сельскохозяйственных растений. Усовершенствованные растения, способные с большей отдачей поглощать и ассимилировать азотные удобрения, в перспективе смогут дать большой урожай зерна с белком более высокого качества. В настоящее время такие растения можно получить, идентифицировав соответствующие гены, вовлеченные в эти процессы, с их последующим введением в реципиентные формы либо прямыми методами, либо посредством использования так называемой маркерной помощи селекции (marker assisted selection).

Известно, что NO_3^- и NH_4^+ обычно служат источниками азота для роста и развития растений, которые при их ассимиляции в некоторых условиях используют одни и те же метаболические пути. Не удивительно, что эти ионы обладают рядом общих свойств: оба активно поглощаются корневыми клетками при низких внешних концентрациях; измерение притока NO_3^- и NH_4^+ указывает на наличие двух (конститутивной и индуцибельной) высокоаффинных транспортных систем (high-affinity transport systems — HATS) для первого и одной HATS — для второго иона; поглощение обоих ионов определяет азотный статус растений и находится под постоянным контролем; молекулярные исследования показывают, что активность некоторых генов, кодирующих NO_3^- -транспортеры, индуцируется эффектом NO_3^- , тогда как у другой части генов экспрессия регулируется по механизму репрессии глутамином. Несмотря на имеющееся сходство, существуют и некоторые различия в характеристиках поглощения NO_3^- и NH_4^+ . Кроме того, разные виды растений неодинаково используют ука-

занные источники N. В этой связи установление генетических компонентов, вовлеченных в реализацию поглощения и ассимиляции минерального азота, имеет особое значение для установления физиологических механизмов последних.

Картирование локусов количественных признаков (quantitative trait loci, QTL) — один из основных современных инструментов изучения их генетической изменчивости. В том числе это касается таких сложных хозяйственно ценных признаков, как эффективность поглощения азота (ЭПА). Согласованность между QTL агрономических и QTL физиологических признаков, взаимосвязанных с ЭПА, может придать сложным хозяйственно ценным признакам физиологический смысл и эколого-генетическое значение. Более того, если местоположение QTL при картировании совпадает с таковым у генов, вовлеченных в ассимиляцию азота, то это позволяет установить так называемые гены-кандидаты, ответственные за проявление наблюдаемой изменчивости, обусловленной их аллельными вариациями. Вероятна также идентификация новых генов-кандидатов. При наличии хорошо идентифицированных генов-кандидатов желаемый аллель можно перенести в реципиентный генотип (например, с нежелательным аллелем) для проверки ожидаемого эффекта. Хотя QTL адаптации к эколого-физиологическим стрессам, таким как устойчивость к засухе (1, 2), недостатку фосфора (3) или недостаточное потребление азота (4, 5), уже картированы у некоторых злаков, работ по идентификации и локализации на генетических картах QTL, ответственных за ЭПА у пшеницы, пока что крайне мало (6, 7). В основном они касаются установления генетических компонентов, обуславливающих эколого-генетическое взаимодействие генотип—среда (8-10), но не идентификации и картирования физиолого-генетических компонентов минерального питания.

Гетерогенность доступности находящихся в почве NO_3^- и NH_4^+ относится к наиболее серьезным факторам нарушения минерального азотного питания. Кроме того, сезонные и суточные изменения ростовых и иных физиологических процессов обуславливают градиентные потребности в питательных веществах, поступающих из почвы в растение. Следовательно, определение параметров режима градиентного азотного питания у растений в той или иной экологической зоне крайне важно (11). Ранее нами были разработаны критерии для ранней диагностики отзывчивости растений на увеличение дозы минеральных удобрений и определено влияние экстремальных условий среды на структуру урожая у сельскохозяйственных растений, в том числе в условиях дефицита почвенного питания (12-15). Полученные результаты позволили установить, что отзывчивость генотипа на минеральное питание при разных сочетаниях гидротермических факторов среды меняется от высокодостоверной сильной до практически недостоверной. Так, при внесении в почву минеральные удобрения в оптимальных дозах стимулируют, в избыточных — подавляют активность аттрактивной системы растения (13). При повышении доз расчеты показателей аттрактивности и микрораспределения пластических веществ в колосе выявляют заметное усиление поступления последних в формирующиеся зерновки (11, 14). На основании полученных данных были сделаны выводы о генотипической избирательности растений в отношении элементов почвенного питания, в том числе градиента обеспеченности минеральным азотом (15, 16). Таким образом, экспериментальное моделирование и воздействие на систему генотип—среда следует рассматривать как эффективный прием, который позволяет ускорить обнаружение генотипов, ценных с точки зрения селекции (11). Однако достоверная оценка окупаемости

вносимых в почву удобрений целевой растениеводческой продукцией должна учитывать как общие физиологические, так и специфические, наследственно обусловленные потребности растений.

Целью настоящих исследований была идентификация и хромосомное картирование локусов, отвечающих за экспрессию значимых физиолого-агрономических количественных признаков, проявление которых зависит от эффективности поглощения вносимого в почву минерального N, при разных режимах азотного питания в условиях Северо-Западного региона России.

Методика. Объектом изучения служила яровая мягкая пшеница *Triticum aestivum* L. Картирующая популяция ITMI была получена при скрещивании яровой пшеницы сорта Opata 85 с синтетическим гексаплоидом W7984, выделенным при гибридизации *Triticum tauschii* (Coss.) Schmahlh. [syn. *Aegilops tauschii* Coss., *Aegilops squarrosa* auct. non L.] (образец CIGM86.940, DD) и тетраплоидной пшеницы Altar 84 (AABB). Межвидовое скрещивание проведено д-ром А. Муджеб-Казии (Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo — CIMMYT, Международный центр улучшения кукурузы и пшеницы, El Batán, Мексика) (8). Посредством односемянного отбора до F₈ или F₉ в Корнельском университете (Cornell University, Ithaca, США) получено 150 рекомбинантных инбредных линий. Семена (по 10 шт.) от 114 случайно выбранных из них линий были любезно предоставлены д-ром Р. Лероем (Institut National de la Recherche Agronomique — INRA, Национальный институт агрономических исследований, Clermont-Ferrand, Франция). Четыре линии с наименее жизнеспособными семенами мы исключили и оставшиеся 110 линий использовали в опыте. Анализ признаков у растений проводили на экспериментальных полях Пушкинского филиала Всероссийского НИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова (ВИР) (г. Санкт-Петербург—Пушкин). Для опыта использовали три траншеи глубиной 40–45 см, шириной 100–105 см и длиной около 120 м; расстояние между траншеями составляло 70 см. Траншеи изнутри выстилали полиэтиленовой пленкой и наполняли обедненной азотом почвой со следующими агрохимическими показателями: рН = 7,1; содержание оксида фосфора, оксида калия и нитратного азота — соответственно 6,5; 8,2 и 1,9 мг/100 г почвы. Для получения равномерно развитых растений их поливали 1 раз в 2–3 сут водой из расчета 100–150 мл на 5 кг почвы. В качестве источника минерального азота, калия и фосфора использовали соответственно NH₄NO₃, K₂SO₄ и Ca(H₂PO₄)·H₂O, исходя из расчета физиологической нормы для зерновых на 1 кг сухой почвы: N — 0,15; P — 0,10 и K — 0,10 г действующего вещества (по З.И. Журбицкому) (17). Опыт состоял из трех вариантов: 0N — без добавления азотного удобрения, 1/2N и 1N — соответственно с половинной и полной дозой азотного удобрения (последний вариант соответствовал приведенной физиологической норме азота; дозы фосфора и калия сохранялись в указанных физиологических количествах по всем вариантам опыта). Удобрения вносили согласно общепринятым правилам в период кушения (17). Во всех вариантах опыта высевали по 25 семян каждой линии в 2 повторностях и анализировали 20 различных признаков на протяжении всего периода вегетации. Анализ признаков проводили по принятым в ВИР методикам (18) в 3 повторностях.

QTL-анализ выполняли с помощью компьютерной программы Map-Maker/QTL (19). Поскольку настоящая программа производит вычисления на основании функции J.V.S. Haldane (20), то результатами картирования, опубликованными в базе данных GrainGenes (gopher: <http://www.greenge->

nes.cit.cornell.edu), воспользовались для пересчета расстояний на карте с применением программы MapMaker/EXP 3.0 (21). Полученные данные по фенотипическому анализу интегрировали в существующую базовую карту, созданную для популяции ITMI (22, 23). При локализации QTL учитывали только те маркеры, которые соответствовали функции картирования по D.D. Kosambi (24). QTL локализовали на генетической карте и сопоставляли полученную карту хромосом с существующей, используя компьютерную программу QGENE (22). Достоверность взаимосвязи между выявленными локусами и полиморфизмом по тому или иному признаку оценивали на основании порогового значения для отношения правдоподобия логарифма шансов (LOD-score, logarithm of odds) (25-27). По каждому признаку проводился индивидуальный QTL-анализ. Во внимание принимались только локусы с $LOD \geq 3,0$ ($p < 0,001$), $3,0 > LOD \geq 2,0$ ($p < 0,01$) и $2,0 > LOD \geq 1,0$ ($p < 0,05$) (21). Для определения характера сопряженности между признаками и градиентом доз азотного питания рассчитывали коэффициенты корреляции r_{xy} . Отношение r_{xy} к своей ошибке служило критерием для проверки значимости (t -критерий Стьюдента) (28). При комплексной характеристике сравниваемых средних величин для изучаемого признака по градациям доз азота применяли метод дисперсионного анализа с расчетом показателей варьирования — средних квадратов отклонений, их дисперсионного отношения (F -критерий Фишера) и значимости результатов (29). Величину $p < 0,05$ считали приемлемой границей статистической значимости, поскольку этот уровень включает вероятность ошибки 5 %. Результаты, для которых $p < 0,01$, рассматривали как статистически значимые, $p < 0,005$ или $p < 0,001$ — как высокозначимые. Все значения рассчитывали с использованием компьютерной программы Statistica 6.0.

Результаты. В общей сложности было проведено 1800 измерений по 20 идентифицированным признакам и выявлено 122 QTL, из которых 43 имели $LOD \geq 3$; 65 — $LOD \geq 2$ и 14 — $LOD \geq 1$ (табл. 1; указаны названия признаков и обозначающие их символы, а также местоположение графических пиков QTL, соответствующих максимальному значению LOD-оценки для анализируемого QTL). Для 19 идентифицированных QTL установили $LOD > 4$. Локусы с величиной LOD от 1 до 2, от 2 до 3 и более 3 обозначили соответственно как минорные, сильные и основные. LOD-оценка и доля фенотипической изменчивости (R^2 , %), определяемой выявленным QTL, приведены для каждого признака отдельно.

Признаки вегетативного развития. В результате проведенного анализа QTL, определяющие проявление признаков роста и развития, оказались сосредоточенными преимущественно в 5А и 7В хромосомах. Дважды QTL был выявлен в 5D хромосоме. Следует отметить, что QTL признаков вегетативного роста, расположенные в 5А хромосоме, привнесены материнской формой Opata 85, а QTL этих же признаков, привнесенные отцовской формой W7984, находились в 7В и 5D хромосомах. Интересно, что все QTL признаков вегетативного роста, расположенные на хромосоме 5А, картировались в одном районе хромосомы вне зависимости от условий азотного питания и, по-видимому, представляли собой один и тот же хромосомный локус. То же можно сказать о QTL 7В хромосомы. Доля фенотипической изменчивости, определяемой указанными локусами, была довольно высока и составляла от 11,15 % (для 5А хромосомы) до 31,87 % (для 7В хромосомы).

Обращает на себя внимание перераспределение генетических детерминант, обуславливающих физиологическую динамику вегетативного роста и развития растений. На ранних этапах онтогенеза признаки опре-

деляются QTL материнской формы и располагаются на 5А хромосоме, на более поздних этапах начинают работать локусы отцовской формы (7В хромосома). В соответствии с этой модификацией генетических детерминант степень варьирования признаков вегетативного развития также последовательно изменяется (от ранних признаков к поздним), а на стадии всходы—созревание к локусам 7В хромосомы добавляются QTL 5D хромосомы.

Как известно, генетические детерминанты признаков цветения и плодоношения, проявляющихся на поздних стадиях развития высших растений, нередко оказываются сцепленными с генами из систем М-V, влияющими на рост и жизнеспособность организма на ранних этапах онтогенеза. Такие системы обнаружены в гомологичных хромосомных сегментах у родственных видов в пределах родов *Gossypium*, *Lycopersicon*, *Triticum*, *Phaseolus* и др. (30). Кроме того, как было показано ранее, ряд генов, определяющих один и тот же признак, могут быть сцеплены в блок или локализоваться в разных хромосомах либо в разных плечах, а их активация — контролироваться геном-координатором (31). Поэтому хромосомные локусы следует рассматривать не в качестве чисто механического сцепления генов, а как определенную степень их органического упорядочения, как группы функционально взаимосвязанных генов, то есть как блоки коадаптированных генов (32). По-видимому, то же самое можно сказать в отношении QTL признаков вегетативного роста и развития, проявление которых контролируется локусами хромосом 5А и 7В.

М о р ф о ф и з и о л о г и ч е с к и е п р и з н а к и. QTL этих признаков оказались рассредоточенными по разным хромосомам в зависимости от условий минерального азотного питания в эксперименте. Так, для признака высота растения выявленные QTL локализовались в 4В и 5А хромосомах. Все они определялись локусами отцовской формы. Однако, помимо локусов в 4В и 5А хромосомах, при увеличении дозы минерального азота проявляли себя локусы 2А, 3В и 6А хромосом, причем QTL 2А хромосомы был привнесён материнской формой, а 3В и 6А — отцовской. Степень фенотипической изменчивости для обсуждаемого признака варьировала от 10,27 до 19,27 %.

QTL признаков длина верхнего (колосоносного) междоузлия и размер стеблевого узла оказались также нестабильными и меняли местоположение в зависимости от внесённой дозы минерального удобрения. Интересно, что аллели, определяющие длину верхнего (колосоносного) междоузлия, были привнесены в основном отцовской формой, а контролирующие размер стеблевого узла — материнской. Кроме того, проявление признака длина верхнего (колосоносного) междоузлия в случае полной дозы минерального азота определялось теми же локусами, что и в случае признака высота растения в варианте с половинной и полной дозой N, что указывает на генетическую взаимосвязь между экспрессией этих важных физиолого-агронOMICеских признаков.

Длина и ширина флагового листа контролировались QTL, расположенными в разных хромосомах, причем локализация выявленных для обоих признаков QTL на хромосомах варьировала в зависимости от условий азотного питания. Идентифицированные QTL картировались преимущественно в 6В и 5В хромосомах. Следует отметить, что точное местоположение пиков QTL оказалось непостоянным и изменялось в зависимости от внесённой дозы минерального удобрения. Однако все аллели, за исключением выявленного на 3В хромосоме, были привнесены материнской формой, что свидетельствует о возможности существования блоков

1. Признаки, обозначения соответствующих QTL, выявленных в картирующей популяции ITMI яровой мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. в градиенте доз азотного питания, и их характеристики (г. Санкт-Петербург—Пушкин)

Признак	Символ	0N			1/2N			1N			Всего
		локализация	LOD	R ²	локализация	LOD	R ²	локализация	LOD	R ²	
Продолжительность периода:											
всходы—кушение	<i>VST</i>	5A (74,4) ^a	2,57	11,15	5A (74,4) ^a	2,57	11,15	5A (74,4) ^a	2,57	11,15	0 ^b + 3 ^b + 0 ^г
всходы—выход в трубку	<i>VSB</i>	5A (89,0) ^a	3,98	16,90	5A (89,0) ^a	3,99	16,93	5A (89,0) ^a	4,24	17,89	4 ^b + 1 ^b + 0 ^г
					7B (341,3)	3,00	19,72	7B (341,3)	2,90	19,13	
всходы—колошение	<i>VSH</i>	7B (341,3)	4,84	29,78	7B (341,3)	5,25	31,87	7B (341,3)	5,16	31,41	3 ^b + 3 ^b + 0 ^г
		5A (89,0) ^a	2,55	11,18	5A (89,0) ^a	2,64	11,55	5A (89,0) ^a	2,88	12,56	
всходы—цветение	<i>VSF</i>	7B (341,3)	3,55	22,87	7B (341,3)	4,27	26,83	7B (341,3)	3,93	24,95	3 ^b + 0 ^b + 0 ^г
всходы—созревание	<i>VSM</i>	7B (341,3)	4,28	28,88	7B (341,3)	4,70	29,06	7B (341,3)	4,55	28,29	3 ^b + 2 ^b + 0 ^г
					5D (72,1)	2,77	18,04	5D (130,8)	2,93	12,49	
Высота растения	<i>PH</i>	5A (172,1)	3,17	19,09	5A (172,1)	2,48	11,09	6A (99,6)	3,02	19,27	2 ^b + 7 ^b + 0 ^г
		4B (129,3)	2,16	13,40	3B (256,9)	2,32	11,54	4B (129,3)	2,53	11,08	
		2A (233,2) ^a	2,11	12,95	4B (79,8)	2,26	10,27	5A (172,1)	2,40	10,66	
Длина верхнего (колосоносного) междоузлия	<i>StLul</i>	3B (256,9)	3,50	21,69	3B (256,9)	3,97	18,95	4B (79,8)	4,64	19,95	3 ^b + 3 ^b + 0 ^г
		6D (160,1) ^a	2,17	19,53	7A (228,2)	2,85	12,90	5A (172,1)	2,94	13,04	
Размер стеблевого узла	<i>StNS</i>	6B (180,8) ^a	3,36	22,11	7A (121,8) ^a	2,72	17,30	2D (61,0) ^a	2,97	22,36	2 ^b + 3 ^b + 1 ^г
		4A (237,9) ^a	3,05	12,87	2D (250,3) ^a	1,65	11,34	2A (198,2) ^a	2,48	18,48	
Флаговый лист:											
длина	<i>LFL</i>	1D (42,6) ^a	2,61	16,63	6B (91,3) ^a	3,14	13,47	3D (97,1) ^a	1,81	9,43	1 ^b + 5 ^b + 3 ^г
		2A (233,2) ^a	2,45	10,47	1B (174,7) ^a	2,71	18,21	3B (18,1)	1,65	13,84	
		2D (287,8)	2,26	14,58	5B (154,9) ^a	2,56	16,37	5B (293,0) ^a	1,60	12,34	
ширина	<i>LFW</i>	4A (248,6) ^a	2,69	18,92	5D (130,8)	3,48	14,81	4A (61,8) ^a	3,13	30,26	3 ^b + 6 ^b + 0 ^г
		5A (190,8) ^a	2,63	20,42	6B (48,5) ^a	2,77	17,57	6B (175,2) ^a	3,09	22,41	
		6B (180,8) ^a	2,57	17,36	1B (169,2) ^a	2,21	16,62	2D (127,0) ^a	2,72	13,28	
Длина колоса	<i>SpL</i>	5B (96,3)	2,79	28,10	4A (258,1) ^a	3,37	21,83	4A (258,1) ^a	2,98	20,15	1 ^b + 3 ^b + 0 ^г
		4A (258,1) ^a	2,20	20,12							
Число:											
колосков в колосе	<i>NSpt</i>	4A (120,7) ^a	3,63	21,54	7A (65,8) ^a	2,64	20,85	4A (120,7) ^a	3,16	13,93	2 ^b + 3 ^b + 0 ^г
		7A (65,8) ^a	2,65	28,12				7A (65,8) ^a	2,58	20,76	
зерен в колосе	<i>NSeSp</i>	7A (11,2) ^a	2,78	25,71	7B (341,3)	2,38	16,44	4D (21,2) ^a	2,23	15,03	0 ^b + 5 ^b + 1 ^г
		2D (285,7)	2,72	24,80	2B (153,8)	1,70	13,97	4A (149,9) ^a	2,06	13,95	

Масса:											
зерна с колоса	<i>GMSp</i>	7A (11,2) ^a	2,84	26,22	2B (151,0)	1,47	10,37	5A (141,8)	1,05	7,38	0 ^b + 2 ^b + 2 ^г
		2D (285,7)	2,44	22,55							
1000 зерен	<i>TGW</i>	5B (242,0)	1,65	15,83	6A (101,9)	2,22	10,00	6A (83,4)	2,63	11,85	1 ^b + 3 ^b + 5 ^г
		6D (21,9) ^a	1,49	14,10	6D (15,8) ^a	1,60	7,23	6B (91,3) ^a	2,21	16,62	
		7D (164,0)	1,79	16,73	7D (151,9)	1,81	15,63	7D (111,1) ^a	3,10	20,59	
Восковой налет:											
на внутренней стороне листа	<i>LWBi</i>	2D (295,8) ^a	3,45	21,66	2D (295,8) ^a	2,29	9,83	2D (300,0) ^a	2,56	11,33	1 ^b + 4 ^b + 0 ^г
		5D (193,0) ^a	2,90	19,10	5D (105,8)	2,13	13,80				
на внешней стороне листа	<i>LWBo</i>	2D (300,0) ^a	4,34	26,12	2D (271,3) ^a	5,30	53,34	2D (295,8) ^a	3,06	12,92	4 ^b + 3 ^b + 0 ^г
					2D (300,0) ^a	6,01	24,62	7D (151,9) ^a	2,71	21,74	
					7D (151,9) ^a	2,58	20,79	4A (120,7)	2,55	10,88	
на стебле	<i>StWB</i>	2D (300,0) ^a	11,72	42,36	2D (295,8) ^a	13,35	45,27	2D (295,8) ^a	10,10	36,61	4 ^b + 2 ^b + 0 ^г
		4B (31,8) ^a	2,36	16,10	7D (151,9) ^a	2,47	20,01	2A (230,5)	3,29	22,96	
на колосе	<i>SpWB</i>	2D (300,0) ^a	6,54	26,46	2D (295,8) ^a	6,92	26,83	2D (285,7) ^a	5,30	35,83	5 ^b + 5 ^b + 0 ^г
		1D (236,2) ^a	3,56	15,00	7D (151,9) ^a	2,83	22,53	2A (230,5)	3,53	27,77	
		5D (194,3) ^a	2,15	14,15	5D (191,9) ^a	2,83	18,44	1D (238,4) ^a	2,62	12,28	
					1D (238,4) ^a	2,69	11,42				
Трудность обмолота	<i>DifThC</i>	2D (250,3)	2,17	20,70	2D (250,3)	3,98	26,35	2D (263,1)	4,42	21,52	4 ^b + 3 ^b + 2 ^г
		7D (286,9)	1,95	18,11	6A (101,9)	3,27	14,39	7A (239,6)	3,43	29,07	
		2A (45,0)	1,83	17,07	5B (60,5)	2,50	16,70	1B (0,0)	2,10	14,43	
Всего				14 ^b + 22 ^b + 5 ^г			15 ^b + 23 ^b + 5 ^г		14 ^b + 20 ^b + 4 ^г		43 ^b + 65 ^b + 14 ^г = 122

П р и м е ч а н и е. Картирующая популяция ITMI была получена при скрещивании яровой пшеницы сорта Opata 85 с синтетическим гексаплоидом W7984, выделенным при гибридизации *Triticum tauschii* (Coss.) Schmalh. [syn. *Aegilops tauschii* Coss., *Aegilops squarrosa* auct. non L.] (образец SIGM86.940, DD) и тетраплоидной пшеницы Altar 84 (AABB). 0N, 1/2N и 1N — варианты опыта соответственно без внесения минерального азотного удобрения, с внесением половинной и полной дозы минерального азотного удобрения; LOD (logarithm of odds) — значения логарифма шансов, R² — доля фенотипической изменчивости (%), определяемая соответствующим QTL. Референтные карты приведены в работе M.W. Galal с соавт. (23). В круглых скобках после номера хромосомы с буквенным обозначением генома указана дистанция для QTL, привнесенных материнской формой Opata 85 (в верхнем индексе помечены буквой а) и отцовской формой Synthetic (без верхнего индекса). Для основных QTL (б) LOD ≥ 3, для сильных QTL (в) 3 > LOD ≥ 2, для минорных QTL (г) 2 > LOD ≥ 1.

коадаптированных генов, которые определяют проявление этих физиолого-генетических количественных признаков, имеющих важное значение при промышленных технологиях возделывания культур. Подчеркнем, что в обсуждаемых случаях значение LOD порой было невысоким (иногда чуть более 1,60), однако степень фенотипической изменчивости практически не уступала таковой у QTL с LOD = 3,14, что позволяет рассматривать местоположение выявленных минорных QTL на хромосомах как вполне достоверное. Морфофизиологические признаки с аналогичными особенностями проявления ранее мы описали у ячменя (15).

Распределение QTL, определяющих восковой налет на внешней и внутренней стороне листа, а также на стебле и колосе, выглядело не столь разнообразным. Во всех случаях эти признаки определялись преимущественно основными QTL, расположенными в D-геноме. Исключение составляли единичные примеры установления QTL на 2A, 4A и 4B хромосомах. Указанные признаки всегда контролировались аллелями, привнесенными от сорта Opata 85. Величина LOD для признаков воскового налета была высокой и составляла от 2,13 до 13,35, что подтверждает высокую стабильность их проявления. Различия касались лишь числа локусов, определяющих тот или иной признак воскового налета в градиенте азотного питания.

Аналогичным образом проявлял себя признак трудность обмолота. Как известно, он обусловлен генами, расположенными в D-геноме, что соответствовало полученным нами данным. Однако в дополнение к основным QTL, локализованным в 2D хромосоме, были выявлены локусы в других хромосомах геномов A и B. Так же, как для воскового налета, в случае признака трудность обмолота варьирование по проявлению дополнительных QTL зависело от дозы вносимого удобрения, LOD-оценка ранжировалась от 1,83 до 4,42, доля фенотипической изменчивости — от 17,07 до 29,07 %.

П р и з н а к и у р о ж а я. Признак длины колоса формировался преимущественно за счет активности основных QTL, расположенных в 4A хромосоме. Все эти QTL были получены от сорта Opata 85. Однако, помимо указанных аллелей, для этого признака идентифицировали дополнительный QTL на хромосоме 5B. Сходным образом определялось проявление признака число колосков в колосе. Он также был обусловлен эффектом локусов 4B хромосомы, но в отличие от признака длина колоса пик расположения QTL приходился не на 258,1 сМ, а на 120,7 сМ. Кроме того, на число колосков в колосе влиял локус 7A хромосомы. Перераспределение выявленных локусов для обоих признаков происходило только под влиянием изменения доз азотного питания. Следует отметить, что эти признаки контролировались QTL, привнесенными от сорта Opata 85, из которых три имели LOD-оценку выше 3.

Два других признака, обуславливающие урожайность, число зерен в колосе и массу зерна с колоса, имели практически идентичное число выявленных и локализованных QTL. В отсутствие минерального азотного удобрения они располагались в 7A и 2D хромосомах. В варианте с добавлением половиной дозы азота QTL для обоих признаков выявлялись в 2B хромосоме. Однако для признака число зерен в колосе дополнительно картировали QTL на 7B хромосоме. Интересно, что на фоне полной дозы азотного удобрения местоположение QTL для обоих признаков изменилось и идентифицировалось на 4A, 4D и 5A хромосомах.

Еще один признак, определяющий урожай (масса 1000 зерен), также не проявил стабильности локализации контролирующих его QTL. В то же время для обсуждаемого признака отмечалась некоторая закономер-

ность в смене хромосомных локусов, контролирующих этот признак, по вариантам доз минеральной подкормки. Так, во всех трех вариантах опыта выявлялся QTL на 7D хромосоме. В то же время QTL на 6D хромосоме идентифицировали как при отсутствии азотного удобрения, так и в случае внесения его половинной дозы. В варианте 1N этот QTL менял локализацию и перемещался на 6B хромосому. Примерно такая же закономерность наблюдалась для QTL, идентифицированного на 6A хромосоме. Масса 1000 зерен контролировалась им на фоне половинной и полной дозы азотного удобрения, но в варианте без внесения дополнительной азотной подкормки обсуждаемый QTL располагался на 5B хромосоме. Даже в случае, когда локализация этих локусов совпадала, пики выявленных QTL располагались на хромосомах в разных местах. Несмотря на то, что LOD-оценка для признака масса 1000 зерен была относительно невысока (1,49-3,10), доля фенотипической изменчивости, объясняемой выявленными QTL, составляла соответственно от 14,10 до 20,59 %.

Стабильность выявленных QTL и достоверность их локализации. Молекулярно-генетическое картирование QTL — один из основных современных подходов, позволяющих идентифицировать и осуществлять контролируемый перенос локусов хромосом, которые определяют проявление хозяйственно ценных признаков (33, 34). Как известно, необычный и не характерный для региона генетический материал, который можно было бы перенести в местные сорта и селекционные линии с целью их улучшения, наиболее привлекателен для селекционеров. В настоящем исследовании использовалась картирующая популяция яровой мягкой пшеницы, родительские формы которой для условий Российской Федерации — именно такой необычный и не характерный материал (8, 35, 36). В этом отношении сама по себе картирующая популяция ITMI уже представляет определенный селекционный интерес. В то же время селекционеры могут использовать информацию по QTL-анализу только тогда, когда его результаты воспроизводимы, что и наблюдалось для части QTL в наших исследованиях. Кроме того, если проявление активности QTL будет зависеть от условий окружающей среды, что также отмечалось нами, то, например, при реализации программы точного земледелия селекционер сможет скоординировать условия выращивания растений таким образом, чтобы проявились нужные ему признаки.

Выявленные нами QTL условно можно разделить на две группы — те, которые зависели, и те, которые не зависели от внесения различных доз азотного минерального удобрения, то есть от целенаправленного воздействия окружающей среды.

Ранее в опытах других исследователей была выявлена генетическая изменчивость по признаку урожайность зерна при низких дозах азота и показано, что взаимодействие генотип—фон азотного питания существенно (37). Эти же авторы продемонстрировали, что поглощение азота объясняет большую долю варьирования по эффективности поглощения минерального азота при низком содержании этого элемента и его значимость для признака урожайность зерна. Кроме того, установлено, что для пшеницы прямой отбор при низких дозах азотного удобрения наиболее эффективен (38). В других работах, выполненных на линиях двойных гаплоидов, прямой отбор при низких дозах азотных удобрений (39) и при градиентной доступности почвенного азота (40) также был признан эффективным. Более того, показано, что специфичные QTL признаков урожайности, выявленные при низких дозах азотного удобрения, могут быть использованы для получения форм со стабильным урожаем за счет комби-

нирования таких связанных с этими признаками QTL, которые проявляются при низком содержании минерального азота в почве в разных экологических условиях (41). В то же время следует отметить, что в указанных экспериментах анализ и выявление QTL выполняли либо в обычных полевых условиях, характерных для той или иной экологической точки (42), без ограничительных почвенных барьеров, подобных используемым в наших экспериментах, либо растения выращивали в вегетационных сосудах в теплице (6), что также явно отличается от условий при проведении наших опытов. В последней случае (6) обращает на себя внимание не очень ясная структура постановки вегетационного опыта, особенно в части числа растений одной линии в одной повторности, выращиваемых в одном вегетационном сосуде.

2. Коэффициенты корреляции между признаками и градиентом азотного питания растений в картирующей популяции ITMI яровой мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. (г. Санкт-Петербург—Пушкин)

Символ	Коэффициент корреляции r_{xy}	t -критерий	p
VST	0,00	0,00	1,000
VSB	0,07	1,17	0,241
VSH	0,04	0,72	0,473
VSF	0,09	1,52	0,128
VSM	0,63	14,11	0,000
PH	-0,03	-0,45	0,649
StLuI	-0,01	-0,03	0,974
StNS	0,15	2,50	0,013
LFL	0,19	3,12	0,002
LFW	0,15	2,40	0,017
SpL	-0,09	-1,19	0,236
NSpt	-0,06	-0,80	0,419
NSeSp	0,12	1,63	0,105
GMSp	0,07	1,00	0,317
TGM	-0,15	-2,09	0,038
LWBi	-0,07	-1,21	0,226
LWBo	-0,05	-0,87	0,386
StWB	0,01	0,19	0,846
SpWB	0,01	0,10	0,916
DifThC	-0,05	-0,64	0,523

Пр и м е ч а н и е. Описание признаков в соответствии с приведенными обозначениями см. в таблице 1.

важно для практической селекции. В большинстве случаев при изменении содержания доступного минерального азота либо идентифицированные нами QTL меняли местоположение на хромосомах, либо появлялись дополнительные QTL, также определяющие тот или иной признак. Причина подобного эффекта, по-видимому, кроется в характере взаимодействия генотип—среда. Так, если локализация на хромосомах QTL для признаков воскового налета оставалась стабильной во всех вариантах опыта, то QTL признаков урожайности, наоборот, проявляли нестабильность и меняли локализацию в зависимости от доз вносимого удобрения. Очевидно, что это связано с реализацией адаптивного потенциала растений в определенных условиях произрастания (30, 32, 43-45). Вероятно, комплексный характер влияния факторов внешней среды во многом определяет особенности сформировавшихся в процессе эволюции блоков коадаптированных генов адаптации у каждого вида растений, в том числе у пшеницы, а также специфику коадаптации ее генетической системы в целом. На такой же основе, как известно, формируется специфичная для каждого вида растений эволюционная и онтогенетическая «память» генетических систем F и R (30-32, 46, 47).

В нашем исследовании выявление и локализацию QTL осуществляли при испытании одного и того же набора линий картирующей популяции в градиенте доз азотного питания в вегетационном опыте, выполненном в полевых условиях. Подобного рода совмещение полевого и вегетационного опытов позволяло, с одной стороны, достичь точности вегетационного опыта за счет предотвращения потери и вымывания внесенных минеральных удобрений в прилежащую почву и строгого контроля за вегетацией, а также развитием экспериментальных растений, с другой — приближало эксперимент к реальным полевым условиям, что крайне

В то же время, как видно из данных таблицы 2, с дозами внесенного азотного удобрения достоверно и положительно коррелировала продолжительность периода всходы—созревание (коэффициент корреляции был равен 0,63; без добавления азотного удобрения этот период в среднем оказался короче, чем в других вариантах опыта), а также слабо, положительно, но достоверно (r_{xy} составлял от 0,15 до 0,19) — длина и ширина флагового листа, размер стеблевого узла. Кроме того, следует отметить слабую отрицательную достоверную корреляционную связь между массой 1000 зерен и фоном азотного питания ($r_{xy} = -0,15$): при половинной и полной дозе азота изучаемый показатель был ниже, чем в отсутствие азотного удобрения. Сделанные выводы достоверно подтверждаются значениями, приведенными в таблице 3 (особенно величиной F -критерия и его высокой значимостью). Дисперсионный анализ выявил также основное влияние градиента доз азотного питания на высоту растений, когда имела место неплавная изменчивость по вариантам опыта (в частности, при внесении половинной дозы N растения в среднем были ниже, чем в других вариантах). Аналогичная ситуация прослеживается и по длине верхнего (колосоносного) междоузлия, что указывает на взаимосвязь этих признаков.

3. Результаты, полученные при однофакторном дисперсионном анализе проявления физиолого-агронимических признаков у растений из картирующей популяции ITMI яровой мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. в градиенте азотного питания (г. Санкт-Петербург—Пушкин)

Символ	А	Б	В	р	Остаточная вариация (ошибка)	
					Г	Д
VST	2	0,0	0,00	1,000	306	4,3
VSB	2	8,1	0,88	0,414	306	9,2
VSH	2	9,3	0,33	0,722	306	28,5
VSF	2	29,0	1,49	0,228	306	20,0
VSM	2	7321,0	167,53	0,000	306	44,0
PH	2	597,0	5,83	0,003	201	102,0
StLuI	2	233,2	6,22	0,002	198	37,5
StNS	2	0,0200	4,90	0,008	267	0,0040
LFL	2	37,4	5,02	0,007	264	7,4
LFW	2	0,0014	2,89	0,057	264	0,0005
SpL	2	4222,7	0,98	0,375	186	4285,8
NSpt	2	127,5	0,70	0,494	186	180,4
NSeSp	2	214,3	1,57	0,211	186	136,7
GMSp	2	8,7	0,59	0,553	186	14,6
TGM	2	306,9	4,11	0,018	186	74,7
LWBi	2	3,6	1,35	0,259	306	2,4
LWBo	2	1,1	0,42	0,657	306	2,6
StWB	2	5,3	0,65	0,523	306	8,2
SpWB	2	1,5	0,19	0,827	267	8,0
DifThC	2	2,3	0,60	0,546	186	3,8

Примечание. То же, что в таблице 2. А — число степеней свободы, k_A ; Б — средний квадрат отклонений, s_A^2 ; В — дисперсионное отношение $F = s_A^2/s_e^2$; Г — число степеней свободы для остаточной вариации, k_e ; Д — средний квадрат отклонений для остаточной вариации, s_e^2 .

Еще один фактор, который обращает на себя внимание, — это относительно низкая LOD-оценка для некоторых выявленных QTL (см. табл. 1). Согласно данным литературы, LOD-оценку меньше 3 зачастую относят к низкому уровню достоверности вследствие многократности тестирования при QTL-анализе (21). По сути, LOD-оценка представляет собой установление десятичного логарифма вероятности того, что нуль-гипотеза, согласно которой между двумя классами рекомбинантных линий, несущих отцовский (AA) и материнский (aa) аллели, нет достоверных фенотипических различий, неверна. Так, LOD = 2 означает, что гипотеза, альтернативная нулевой, вероятнее в 10^2 раз, LOD = 3 — в 10^3 раз и т.д. (27). Ранее было проведено исследование, в котором сравнивали значения

χ^2 -теста и $1/A = 1/10^{-\text{LOD-значение}}$, где A — граница функции ошибки I рода (25). Показано (48), что при высоких LOD-значениях $1/A$ близка к ошибке I рода и, наоборот, при низких LOD-значениях ошибка стабильно меньше $1/A$, что свидетельствует о достаточной консервативности LOD-оценки. В этом случае критическое значение, равное 3, будет соответствовать максимальной величине ошибки I рода (при $p < 0,001$). В то же время, если выбрана очень высокая частная (индивидуальная) ошибка I рода, например 5 %, то высокий уровень сцепления будет достоверно найден случайным образом (27). При этом, как показывают данные, полученные нами и другими авторами (8, 9), и основные, и минорные QTL могут локализоваться в одних и тех же позициях в разных экспериментах и даже в разные годы опытов, поэтому в наших исследованиях LOD-оценка ниже 3 также может приниматься во внимание.

Итак, нами продемонстрировано, что активность генетических детерминант, определяющих проявление физиолого-агрономических и морфологических количественных признаков, зависит от вносимой дозы минерального азота. Полученные результаты выявили геномные районы, вовлеченные в контроль метаболизма минерального азота, включая формирование признаков роста и урожайности у яровой мягкой пшеницы, что может позволить селекционерам более точно планировать селекционные программы, особенно связанные с идентификацией и практическим переносом аллельных вариантов генетических детерминант, обуславливающих проявление физиологических и хозяйственно значимых признаков.

ЛИТЕРАТУРА

1. Agrima H.A.S., Moussa M.E. Mapping QTL in breeding for drought tolerance in maize (*Zea mays* L.). *Euphatica*, 1996, 91: 89-97.
2. Tuberosa R., Sanguineti M.C., Landi P., Salvi S., Casarani E., Conti S. RFLP mapping of quantitative trait loci controlling abscisic acid concentration in leaves of drought-stressed maize (*Zea mays* L.). *Theor. Appl. Genet.*, 1998, 97: 744-755.
3. Reiter H.S., Coors J.G., Sussman M.R., Gabelman W.H. Genetic analysis of tolerance to low phosphorus stress in maize using RFLPs. *Theor. Appl. Genet.*, 1991, 82: 561-568.
4. Bertin P., Gallais A. Physiological and genetic basis of nitrogen use efficiency in maize. II. QTL detection and coincidences. *Maydica*, 2001, 46: 53-68.
5. Hirel B., Bertin P., Quillere I. et al. Towards a better understanding of the genetic and physiological basis of nitrogen use efficiency in maize. *Plant Physiol.*, 2001, 125: 1258-1270.
6. Habash D.Z., Bernard S., Schondelmaier J., Weyen J., Quarrie S.A. The genetics of nitrogen use in hexaploid wheat: N utilization, development and yield. *Theor. Appl. Genet.*, 2007, 114: 403-419.
7. Fontaine J.X., Ravel C., Pageau K., Heumez E., Dubois F., Hirel B., Le Gouis J. A quantitative genetic study for elucidating the contribution of glutamine synthetase, glutamate dehydrogenase and other nitrogen-related physiological traits to the agronomic performance of common wheat. *Theor. Appl. Genet.*, 2009, 119: 645-662.
8. Börner A., Schumann E., Fürste A., Göster H., Leithold B., Röder M.S., Weber W.E. Mapping of quantitative trait loci determining agronomic important characters in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor. Appl. Genet.*, 2002, 105: 921-936.
9. Чесноков Ю.В., Почепня Н.В., Бернер А., Ловассер У., Гончарова Э.А., Драгавцев В.А. Эколого-генетическая организация количественных признаков растений и картирование локусов, определяющих агрономически важные признаки у мягкой пшеницы. Доклады АН, 2008, 418: 693-696.
10. Zheng B.S., Le Gouis J., Leflon M., Rong W.Y., Laperche A., Brancourt-Hulmel M. Using probe genotypes to dissect QTL \times environment interactions for grain yield components in winter wheat. *Theor. Appl. Genet.*, 2010, 121: 1501-1517.
11. Драгавцев В.А., Удовенко Г.В., Преображенский М.Г., Никulin П.Л., Степанова Н.А. Особенности взаимодействия генотип—среда при разных факторах среды. Доклады РАСХН, 1994, 6: 3-5.

12. Удовенко Г.В., Гончарова Э.А. Влияние экстремальных условий среды на структуру урожая сельскохозяйственных растений. Л., 1982.
13. Удовенко Г.В., Гусакова С.П. Реакция разных сортов ячменя на изменение уровней минерального питания и влажности почвы. *Агрохимия*, 1994, 12: 15-22.
14. Удовенко Г.В., Волкова А.М. Ранняя диагностика отзывчивости растений на увеличение дозы минеральных удобрений: метод. указ. СПб, 1993.
15. Гончарова Э.А. Онтогенез ячменя и формирование продуктивности как реакция растений на дефицит почвенного питания. Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции: Генетические ресурсы ржи, ячменя и овса. СПб, 2009, вып. 165: 105-110.
16. Почепня Н.В., Гончарова Э.А., Драгавцев В.А. Генетико-физиологический базис продуктивности ярового ячменя в градиенте азотного питания. Мат. Межд. науч.-практ. конф., посвященной 45-летию основания Института генетики и цитологии НАН Беларуси. Минск, 2010: 71.
17. Журбицкий З.И. Теория и практика вегетационного метода. М., 1968.
18. Филатенко А.А., Шитова И.П. Широкий унифицированный классификатор СЭВ рода *Triticum* L. Л., 1989.
19. Paterson A.H., Lander E.S., Hewitt J.D., Peterson S., Lincoln S.E., Tanksley S.D. Resolution of quantitative traits into Mendelian factors by using a complete linkage map of restriction fragment length polymorphisms. *Nature*, 1988, 335: 721-726.
20. Haldane J.B.S. The recombination of linkage values and the calculation of distance between the loci of linkage factors. *J. Genet.*, 1919, 8: 299-309.
21. Lander E.S., Botstein D. Mapping Mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps. *Genetics*, 1989, 129: 185-199.
22. Nelson J.C. QGENE: software for mapping-based genomic analysis and breeding. *Mol. Breed.*, 1997, 3: 239-245.
23. Ganai M.W., Röder M.S. Microsatellite and SNP markers in wheat breeding. Genomics assisted crop improvement: Genomics applications in crops /R.K. Varshney, R. Tuberosa (eds.). Springer, N.Y.—Berlin, 2007, V. 2: 1-24.
24. Kosambi D.D. The estimation of map distances from recombination values. *Ann. Eugen.*, 1944, 12: 172-175.
25. Morton N.E. Sequential test for the detection of linkage. *Am. Journal Hum. Genetics*, 1955, 7: 277-318.
26. Liu B.H. Statistical genomics: linkage, mapping, and QTL analysis. CRC Press, London, New York, Washington, 1998.
27. Кочерина Н.В., Артемьева А.М., Чесноков Ю.В. Использование лод-оценки в картировании локусов количественных признаков у растений. Доклады РАСХН, 2011, 3: 14-17.
28. Лакин Г.Ф. Биометрия. М., 1990.
29. Фишер Р.Э. Статистические методы для исследователей. М., 1958.
30. Жученко А.А. Адаптивное растениеводство (эколого-генетические основы). Теория и практика. В 3 томах. М., 2008.
31. Жученко А.А. Адаптивное растениеводство (эколого-генетические основы). Кишинев, 1990.
32. Жученко А.А. Адаптивный потенциал культурных растений: эколого-генетические основы. Кишинев, 1988.
33. Tanksley S.D. Mapping polygenes. *Annu. Rev. Genet.*, 1993, 27: 205-233.
34. Чесноков Ю.В. Картирование локусов количественных признаков у растений. СПб, 2009.
35. Nelson J.C., Van Deynze A.E., Autrique E., Sorrels M.E., Lu Y.H., Negre S., Bernard M., Leroy P. Molecular mapping of wheat. Homoeologous group 3. *Genome*, 1995, 38: 525-533.
36. Van Beem J., Mohler V., Lukman R., Van Ginkel M., William M., Crossa J., Worland A.J. Analysis of genetic factors influencing the developmental rate of globally important CIMMYT wheat cultivars. *Crop Sci.*, 2005, 45: 2113-2119.
37. Le Gouis J., Beghin D., Heumez E., Pluchard P. Genetic differences for nitrogen uptake and nitrogen utilization efficiencies in winter wheat. *Eur. J. Agronomy*, 2000, 12: 163-173.
38. Brancourt-Hulmel M., Heumez E., Pluchard P., Beghin D., Deratureaux C., Giraud A., Le Gouis J. Indirect versus direct selection of winter wheat for low input or high input levels. *Crop Sci.*, 2005, 45: 1427-1431.
39. Laperche A., Brancourt-Hulmel M., Heumez E., Gardet O., Le Gouis J. Estimation of genetic parameters of a DH wheat population grown at different N stress levels characterized by probe genotypes. *Theor. Appl. Genet.*, 2006, 112: 797-807.
40. An D., Su J., Liu Q., Zhu Y., Tong Y., Li J., Jing R., Li Z. Mapping QTLs for nitrogen uptake in relation to early growth of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant and Soil*, 2006, 284: 73-84.
41. Quarrie S.A., Steed A., Calastani C. et al. High density genetic map of hexa-

- ploid wheat (*Triticum aestivum* L.) from the cross Chinese Spring × SQ1 and its use to compare QTLs from grain yield across a range of environments. *Theor. Appl. Genet.*, 2005, 110: 865-880.
42. Laperche A., Brabcourt-Hulmel M., Heumez E., Gardet O., Hanocq E., Devienne-Barret F., Le Gouis J. Using genotype × nitrogen interaction variables to evaluate the QTL involved in wheat tolerance to nitrogen constraints. *Theor. Appl. Genet.*, 2007, 115: 399-415.
 43. Worland A.J. The influence of flowering time genes on environmental adaptability in European wheats. *Euphytica*, 1996, 89: 49-57.
 44. Worland A.J., Börner A., Korzun V., Li W.M., Petrovic S., Sayers E.J. The influence of photoperiod genes on the adaptability of European winter wheats. *Euphytica*, 1998, 100: 385-394.
 45. Iwaki K., Haruna S., Niwa T., Kato K. Adaptation and ecological differentiation in wheat with special reference to geographical variation of growth habit and *Vrn* genotype. *Plant Breed.*, 2001, 120: 107-114.
 46. Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений (адаптация, рекомбинация, агробиотенез). Кишинев, 1980.
 47. Жученко А.А., Король А.Б. Рекомбинация в эволюции и селекции. М., 1985.
 48. Gerber S., Rodolphe F. Estimation and test for linkage between markers: a comparison of LOD score and χ^2 test in a linkage study of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). *Theor. Appl. Genet.*, 1994, 88: 293-297

ГНУ Всероссийский НИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова Россельхозакадемии,
190000 г. Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 44,
e-mail: yu.chesnokov@vir.nw.ru;
*Leibniz Institute of Plant Genetics and Crop
Plant Research (IPK),*
Corrensstr. 3, 06466 Gatersleben, Germany

*Поступила в редакцию
11 января 2012 года*

IDENTIFICATION AND MAPPING OF PHYSIOLOGICAL-AGRONOMIC DETERMINANTS OF SPRING SOFT WHEAT (*Triticum aestivum* L.) IN DOSE GRADIENT OF NITRIC NUTRITION

*Yu.V. Chesnokov¹, E.A. Goncharova¹, N.V. Pochepny¹, M.N. Sitnikov¹,
N.V. Kocherina¹, U. Lohwasser², A. Börner²*

S u m m a r y

In spring soft wheat (*Triticum aestivum* L.) with the use of ITMI mapping population, which was obtained as result of crossing of spring wheat the Opata 85 variety with W7984 synthetic hexaploid, isolated during hybridization of *Triticum tauschii* (Coss.) Schmahlh. [syn. *Aegilops tauschii* Coss., *Aegilops squarrosa* auct. non L.] (accession CIGM86.940, DD) and tetraploid wheat the Altar 84 (AABB) on different backgrounds on N (without of nitrogen fertilizer, with half and overall dose of nitrogen fertilizer) the authors identified and located on chromosomes 122 QTL (quantitative trait loci). The part of phenotypic variability was established, which determined by each of revealed QTL. The authors detected the significant correlation between established loci and polymorphism on that or other determinant, which was characterized on basis of threshold value of logarithm of odds of LOD-score. The complex estimation of compared average quantities on nitrogen doses was made by variance analysis with calculation of parameters of determinant variations. The coefficients of correlation permit to determine a character adjoined correlation between determinants and gradient of doses of nitrogen nutrition. The obtained data suggests that the combining of specific QTL, revealed in soils with low content of mineral nitrogen and which became in different ecological conditions, can be used for isolation of variants with stable crop capacity.

Новые книги

Современные технологии в овощеводстве /Под ред. А.А. Аутко. Минск: изд-во «Беларуская навука», 2012, 490 с.

В монографии представлены инновационные технологии возделывания овощных культур; приведены морфологические и биологические особенности; дана характеристика сортов и гибридов белорусской селекции. Значительное внимание уделено агротехни-

ческим приемам производства овощных культур, вопросам применения удобрений и регуляторов роста, орошению, защите растений от болезней, вредителей и сорных растений. Представлены материалы по уборке, послеуборочной доработке и хранению. Предназначена для руководителей и специалистов агропромышленного комплекса, фермеров, научных работников, преподавателей и студентов учреждений образования.