

Пятая международная научная конференция PlantGen2019

Фенотипическое проявление аллеля низкостебельности *Rht-B1p* (*Rht-17*) у яровой твердой пшеницы в двух климатических условиях

А.Г. Черноок^{1,2}✉, П.Ю. Крупин^{1,2}, Л.А. Беспалова³, В.В. Панченко³, В.Я. Ковтуненко³, М.С. Баженов^{1,2}, Л.А. Назарова¹, Г.И. Карлов^{1,2}, А.Ю. Крупина¹, М.Г. Дивашук^{1,2}

¹ Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии, лаборатория прикладной геномики и частной селекции сельскохозяйственных растений, Москва, Россия

² Российский государственный аграрный университет – МСХА им. К.А. Тимирязева, Центр молекулярной биотехнологии, Москва, Россия

³ Национальный центр зерна им. П.П. Лукьяненко, Краснодар, Россия

✉ e-mail: lrbs-sibrl@yandex.ru

Аллели генов, определяющие низкостебельность, играют большую роль в селекции твердой пшеницы, так как не только снижают высоту растений, обеспечивая их устойчивость к полеганию, но и обладают рядом плеiotропных эффектов. Твердая пшеница несет два субгенома, А и В, что ограничивает использование аллелей генов субгенома D и требует расширения арсенала аллелей низкостебельности и изучения их влияния на высоту и агрономически важные признаки. В настоящей работе изучали фенотипическое проявление аллеля *Rht-B1p* (*Rht-17*) в семьях B₂F_{2:3}, полученных в результате скрещивания Chris Mutant/#517//LD222 в полевом опыте в Москве и Краснодаре. Показано, что растения, гомозиготные по аллелю *Rht-B1p*, по сравнению с растениями, несущими аллель дикого типа *Rht-B1a*, были ниже на 36.3 см (40 %) в Москве и на 49.5 см (48 %) в Краснодаре. В полевом опыте в Краснодаре у растений с *Rht-B1p* было на одно междоузлие меньше, чем у растений дикого типа, что также внесло вклад в снижение высоты растений. Масса зерна в главном колосе у растений с аллелем *Rht-B1p* была ниже, чем у растений с *Rht-B1a*, на 12 % в Москве и на 23 % в Краснодаре из-за снижения массы 1000 зерен в обоих регионах проведения полевого опыта. Число зерен в главном колосе у растений с *Rht-B1p* было выше по сравнению с растениями с *Rht-B1a* на 6.5 % в Москве благодаря увеличению числа колосков в главном колосе и на 11 % в Краснодаре вследствие большей озерненности колоска. Колошение у растений с аллелем низкостебельности *Rht-B1p* по сравнению с растениями с аллелем дикого типа *Rht-B1a* в Краснодаре наступило позже в среднем на семь дней. Обсуждаются возможность и перспективы использования *Rht-B1p* в селекции твердой пшеницы. Ключевые слова: твердая пшеница; молекулярные маркеры; плеiotропное действие гена; полевой опыт; гены низкостебельности; агрономически ценные признаки; высота растения.

Для цитирования: Черноок А.Г., Крупин П.Ю., Беспалова Л.А., Панченко В.В., Ковтуненко В.Я., Баженов М.С., Назарова Л.А., Карлов Г.И., Крупина А.Ю., Дивашук М.Г. Фенотипическое проявление аллеля низкостебельности *Rht-B1p* (*Rht-17*) у яровой твердой пшеницы в двух климатических условиях. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2019;23(7):916-925. DOI 10.18699/VJ19.567

Phenotypic effects of the dwarfing gene *Rht-17* in spring durum wheat under two climatic conditions

A.G. Chernook^{1,2}✉, P.Yu. Kroupin^{1,2}, L.A. Bepalova³, V.V. Panchenko³, V.Ya. Kovtunencko³, M.S. Bazhenov^{1,2}, L.A. Nazarova¹, G.I. Karlov^{1,2}, A.Yu. Kroupina¹, M.G. Divashuk^{1,2}

¹All-Russian Research Institute of Agricultural Biotechnology, Laboratory of Applied Genomics and Crop Breeding, Moscow, Russia

²Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy, Centre for Molecular Biotechnology, Moscow, Russia

³National Center of Grain named after P.P. Lukyanenko, Krasnodar, Russia

✉ e-mail: lrbs-sibrl@yandex.ru

Alleles of the genes, conferring a dwarfing phenotype, play a crucial role in wheat breeding, as they not only reduce plant height, ensuring their resistance to lodging, but also have a number of positive and negative pleiotropic effects on plant productivity. Durum wheat carries only two subgenomes (A and B), which limits the use of the D-subgenome genes and requires the expansion of the arsenal of dwarfing alleles and the study of their effects on height and agronomically important traits. We studied the effect of the gibberellin-insensitive allele *Rht-B1p* in the B₂F_{2:3} families, developed by crossing Chris Mutant /#517//LD222 in a field experiment in Moscow and Krasnodar. In our experiments, plants homozygous for *Rht-B1p* were shorter than those homozygous for the wild-type allele *Rht-B1a* by 36.3 cm (40 %) in Moscow and 49.5 cm (48 %) in Krasnodar. In the field experiment in Krasnodar, each plant with *Rht-B1p* had one less internode than any plant with *Rht-B1a*, which additionally contributed to the decrease in plant height. Grain weight per main spike was lower in plants with *Rht-B1p* than in plants with *Rht-B1a* by 12 % in Moscow and by 23 % in Krasnodar due to a decrease in 1000 grain weight in both regions of the field experiment. The number of grains per main spike in plants with *Rht-B1p* was higher in comparison to that with *Rht-B1a* by 6.5 % in Moscow due to an increase in spikelet

number per main spike and by 11 % in Krasnodar due to an increase in grain number per spikelet. The onset of heading in plants with *Rht-B1p* in comparison with the plants with the wild-type allele *Rht-B1a* was 7 days later in Krasnodar. The possibility and prospects for the use of *Rht-B1p* in the breeding of durum wheat are discussed.

Key words: durum wheat; molecular markers; pleiotropic gene effect; plot experiment; dwarfing genes; valuable agronomic traits; plant height.

For citation: Chernook A.G., Kroupin P.Yu., Bespalova L.A., Panchenko V.V., Kovtunenkov V.Ya., Bazhenov M.S., Nazarova L.A., Karlov G.I., Kroupina A.Yu., Divashuk M.G. Phenotypic effects of the dwarfing gene *Rht-17* in spring durum wheat under two climatic conditions. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii* = *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2019;23(7): 916-925. DOI 10.18699/VJ19.567 (in Russian)

Введение

Высота пшеницы – сложный признак, который определяется различными группами генов и связан с морфологией и фертильностью колоса, временем цветения, продуктивностью растения и качеством зерна (Chen et al., 2016; Würschum et al., 2018a, b). Одним из путей повышения урожайности пшеницы, особенно в условиях интенсивного земледелия, является оптимизация высоты растений за счет создания низкостебельных сортов (Лукьяненко, 1970; Беспалова, 2001; Divashuk et al., 2013; Grover et al., 2018). Наибольшее значение в создании форм пшеницы с оптимальной высотой растений в настоящее время имеют аллельные варианты генов, определяющих высоту растения, обладающие фенотипическим эффектом снижения высоты растений. Среди многообразия генетических факторов, отвечающих за высоту растения пшеницы, особое место занимают аллельные варианты гена *Rht* (Reduced height), представленного у мягкой пшеницы тремя гомеологами: *Rht-A1*, *Rht-B1* и *Rht-D1*. Эти гены кодируют белок DELLA, который подавляет рост клеток и репрессирует гиббереллиновый сигнал (Peng et al., 1999). Гиббереллин активирует рост клеток, запуская деградацию DELLA и снимая репрессию с генов роста. Дикий тип аллелей генов *Rht-A1a*, *Rht-B1a* и *Rht-D1a* не имеет собственного фенотипического проявления. Мутации в этих генах могут приводить к образованию белков DELLA с повышенной стабильностью, которые не подвергаются гиббереллин-опосредованному протеолизу. Фенотипический эффект таких мутантных аллелей – растения со сниженной высотой, которую нельзя восстановить внешней обработкой гиббереллинами (гиббереллин-нечувствительный фенотип) (Chebotar et al., 2012; Билова и др., 2016; Van De Velde et al., 2017).

Умеренное снижение высоты растений как результат экспрессии таких аллелей позволяет повысить урожайность благодаря следующим факторам: низкорослые растения более устойчивы к полеганию, вследствие чего уменьшаются потери при уборке; у сортов, устойчивых к полеганию, можно увеличить норму высева по сравнению с неустойчивыми, а, следовательно, увеличить стеблестой на единицу площади; у низкорослых растений происходит перераспределение ассимилятов в пользу развивающегося колоса, а не вегетативных органов (Лукьяненко, 1970; Беспалова, 2001; Hedden, 2003). Аллели генов, определяющие низкостебельность, *Rht-B1b (Rht1)* и *Rht-D1b (Rht2)*, сыграли большую роль в Зеленой революции. Благодаря их использованию в селекции в Мексике, США и Европе были созданы продуктивные сорта, устойчивые к полеганию при высоких дозах удобрений и орошении, что позволило отказаться от применения ретардантов (Ку-

лаева, 2000; Hedden 2003; Borojevic K., Borojevic K., 2005; Knopf et al., 2008). Аллели *Rht-B1b* и *Rht-D1b* наряду с другими аллелями низкостебельности получили большое распространение среди отечественных сортов мягкой пшеницы (Беспалова и др., 2012; Divashuk et al., 2013; Миков и др., 2018). Что касается твердой пшеницы, то в отечественной селекции в последние 20 лет отмечен значительный рост продуктивности сортов благодаря интрогрессии *Rht-B1b* и *Rht-B1e* (Самофалова и др., 2014; Мудрова, Яновский, 2016), а в современных итальянских и испанских сортах наибольшее распространение получил аллель *Rht-B1b*, который увеличил урожайность за счет озерненности колоска (Alvaro et al., 2008). В современных сортах представлены преимущественно эти два аллеля, несмотря на разнообразие мутантных аллелей низкостебельности (Alvaro et al., 2008; Мальчиков, 2009).

Помимо преимуществ, которые дает *Rht-B1b*, он обладает и рядом недостатков. Так, растения твердой пшеницы, несущие этот аллель, имеют более короткий колеоптиль по сравнению с растениями с аллелем *Rht-B1a*, что ограничивает глубокую заделку семян с недостатком почвенной влаги в период посева (Trethowan et al., 2001). В условиях засухи высокорослые растения твердой пшеницы с аллелем *Rht-B1a* могут показать более высокую продуктивность, чем растения с *Rht-B1b* (Mathews et al., 2006). Вместе с тем растения твердой пшеницы с *Rht-B1b* давали зерно с меньшим весом и более низким содержанием белка, что может быть серьезной проблемой (McClung et al., 1986; Zaccari et al., 1987). Разнообразие аллелей гена *Rht-B1*, которые можно использовать для снижения высоты растений пшеницы твердой, задействовано в настоящее время не полностью. Продолжается активная работа по расширению разнообразия генов низкостебельности, вовлеченных в создание новых сортов твердой пшеницы, и изучению их влияния на хозяйственно ценные признаки (Watanabe, 2008; Мальчиков и др., 2017; Vikke et al., 2017, 2019). Сравнительно недавно с молекулярной точки зрения был описан аллель низкостебельности *Rht-B1p*, ранее обозначаемый как *Rht-17* (Bazhenov et al., 2015).

Московская область (Центральный район Нечерноземной зоны) и Краснодарский край являются важными для экономики с точки зрения производства зерна для нужд населения, животноводства и перерабатывающей промышленности. Они отличаются по почвенно-климатическим условиям и позволяют оценить фенотипическое проявление аллеля в различных условиях. Настоящее исследование направлено на изучение фенотипического эффекта аллеля *Rht-B1p* на высоту растений и другие хозяйственно ценные признаки у пшеницы твердой в полевом опыте, проведенном параллельно в Москве и Краснодаре.

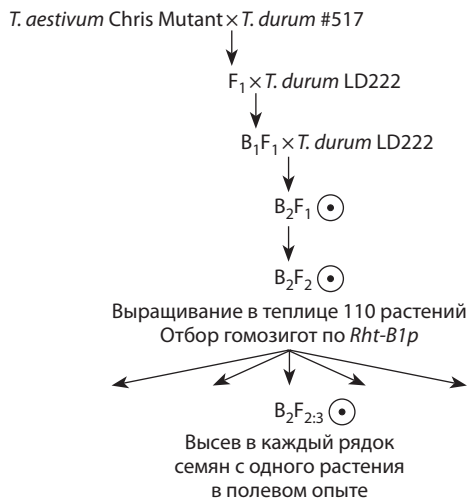


Рис. 1. Схема получения растительного материала для проведения полевого опыта.

Кружком с точкой внутри обозначено самоопыление.

Материалы и методы

Растительный материал. В качестве исходного материала нами использовалась популяция B_2F_2 Chris Mutant/#517//LD222, полученная от профессора N. Watanabe из Университета Ибаракы (факультет агрономии, Япония) (Bazhenov et al., 2015) (рис. 1). Низкостебельная линия мягкой пшеницы Chris Mutant служит донором аллеля *Rht-B1p*, она получена путем химического мутагенеза из сорта Chris (Heiner, Elsayed, 1974).

Растения популяции B_2F_2 выращивали в количестве 110 шт. в теплице Центра молекулярной биотехнологии (Российский государственный аграрный университет – МСХА им. К.А. Тимирязева) при дозированном поливе и внесении равных доз удобрений. У каждого индивидуального растения B_2F_2 с помощью молекулярного маркера (см. раздел Молекулярный анализ) определяли аллельное состояние гена *Rht-B1*, после чего отбирали растения-гомозиготы по аллелям *Rht-B1p* и *Rht-B1a*. Гомозиготные растения по достижении ими фазы полной спелости обмолачивали вручную, семена, собранные с отдельного растения B_2F_2 , принимали за одну семью. В результате для посева в полевом опыте были отобраны семена от растений, гомозиготных по аллелям *Rht-B1a* (25 семей)

и *Rht-B1p* (18 семей). Семена от каждой семьи были разделены на две части для посева в полевом опыте в двух регионах (Москва и Краснодар).

Полевой опыт с растениями $B_2F_{2,3}$ проводили в Москве на Полевой опытной станции РГАУ–МСХА им. К.А. Тимирязева (55°50' с. ш., 37°33' в. д.) и Краснодаре на земельном участке Национального центра зерна им. П.П. Лукьяненко (45°41' с. ш., 38°55' в. д.) в 2018 г. (далее Москва и Краснодар соответственно). Москва (Центральный район Нечерноземья, умеренно континентальный климат) отличается большим количеством осадков, умеренными температурами и дерново-подзолистыми почвами, а для Краснодарского края (Северо-Кавказский район, мягкий континентальный климат) типичны высокие температуры при обильных осадках и черноземные почвы, при этом для него характерны резкие погодные изменения. Погодные условия (температура и осадки) во время проведения полевого опыта от посева до окончательной уборки показаны в табл. 1. Длина светового дня в период выращивания растений в условиях Москвы составляла 15:35 на момент посева (5 мая), увеличивалась до 17:33 (24 июня), далее снижаясь до 14:49 ко дню окончательной уборки (18 августа); средняя длина дня составила 16:40 (длинный световой день). Длина светового дня в период выращивания растений в Краснодаре составляла 12:10 на момент посева (21 марта) и увеличивалась, достигнув 15:34, ко дню окончательной уборки (30 июня); средняя длина дня составила 14:23 (короткий световой день). Посев осуществляли в Москве 5 мая, в Краснодаре – 21 марта 2018 г. Посев в двух регионах производили кассетным способом селекционной сеялкой СКС-6-10 при следующих параметрах: длина делянки 1 м, в 4 рядка с расстоянием между рядками 30 см (Москва) или 40 см (Краснодар), расстояние между делянками 50 см. Сорняки выпалывали вручную, проводили необходимую обработку пестицидами для защиты растений от вредителей. Каждое растение убирали вручную отдельно, по достижению им фазы полной спелости; окончательный день уборки в Москве пришелся на 19 августа, в Краснодаре – на 30 июня. Обмолот проводили на колосовой молотилке МКС-1М (ВИМ-МЗОК, Москва, Россия).

Фенотипирование. Выполняли структурный анализ каждого индивидуального растения по следующим фенотипическим признакам: высота растений (см), длина

Таблица 1. Агрометеорологические условия в период проведения полевого опыта в Москве и Краснодаре в 2018 г.

| Месяц | Москва 5 мая–19 августа 2018 г. | | | Краснодар 21 марта–30 июня 2018 г. | | |
|--------|------------------------------------|---------------------|---------------|---------------------------------------|---------------------|---------------|
| | Сумма активных температур | Средняя температура | Сумма осадков | Сумма активных температур | Средняя температура | Сумма осадков |
| Март | – | – | – | 142 | 6.4 | 38 |
| Апрель | – | – | – | 2845 | 13.8 | 26 |
| Май | 3288 | 16.1 | 105 | 4731 | 19.4 | 43 |
| Июнь | 3914 | 17.3 | 107 | 5407 | 24.1 | 11 |
| Июль | 5097 | 20.5 | 190 | – | – | – |
| Август | 2926 | 20.3 | 39 | – | – | – |
| Сумма | 15225 | – | 441 | 13125 | – | 118 |

каждого междоузлия (см), количество междоузлий, длина главного колоса (см), число колосков в главном колосе, масса зерна с главного колоса (г), число зерен с главного колоса (г), число зерен в колосе (отношение числа зерен в главном колосе к числу колосков в главном колосе); вегетативная масса надземной части главного побега до обмолота. На основании измеренных величин рассчитывали следующие показатели: плотность колоса (число колосков в главном колосе на 10 см длины колосового стресса), масса 1000 зерен (тысячекратная масса зерен с главного колоса по отношению к числу зерен с главного колоса), озерненность колоска (число зерен в главном колосе по отношению к числу колосков в главном колосе), уборочный индекс (Кхоз, отношение массы зерен с главного колоса к вегетативной массе надземной части главного побега до обмолота). Дату наступления колошения определяли в целом для отдельной семьи визуально. Из каждой семьи анализировали по 15 растений. Подсчет семян осуществляли с помощью приложения SeedCounter (Komyshev et al., 2017).

Молекулярный анализ. Из каждого индивидуального вегетирующего растения из листа была выделена ДНК и с помощью молекулярных маркеров установлено аллельное состояние гена *Rht-B1*. Геномную ДНК экстрагировали из индивидуальных вегетирующих растений СТАВ методом (Bernatzky, 1986). Аллельное состояние гена *Rht-B1* определяли методом ПЦР с применением двух пар праймеров для каждого из изучаемых аллелей: для выявления аллеля *Rht-B1a* использовали пару праймеров *Rht-B1-R1a* и *BF*; а аллеля *Rht-B1p* – пару праймеров *Rht-B1p-R* и *BF* (табл. 2). Праймеры синтезированы ООО «Синтол» (Москва, Россия). Таким образом, каждое растение проверяли дважды: на наличие *Rht-B1a* и на присутствие *Rht-B1p*.

Состав реакционной смеси и условия ПЦР соответствовали протоколу, описанному в (Bazhenov et al., 2015). Реакцию ПЦР проводили в приборе GeneAmp PCR System 9700 (Applied Biosystems, Фостер Сити, Калифорния, США). Размер ампликонов устанавливали методом электрофореза в 1.5 % агарозном геле с добавлением бромистого этидия в Трис-борат-ЭДТА буфере и последующей визуализацией геля в системе Gel Doc XR+ (Bio-Rad Laboratories, Inc., Геркулес, Калифорния, США). В качестве маркера размеров применяли маркер GeneRuler 100 bp DNA Ladder (Thermo Fisher Scientific, Уолтем, Массачусетс, США). Размер целевого продукта амплификации при использовании обеих пар праймеров составлял 226 п. н. (Bazhenov et al., 2015).

Статистический анализ. Для каждого фенотипического признака определяли среднее значение и стандартное отклонение. Полученные данные обрабатывали с помощью двухфакторного дисперсионного анализа: фактор 1 – аллельное состояние гена *Rht-B1*, фактор 2 – регион проведения полевого опыта. Значимость разности между средними значениями по всем изучаемым признакам у растений, гомозиготных по *Rht-B1a* и *Rht-B1p*, в двух регионах проведения полевого опыта выявляли посредством критерия наименьшей существенной разности на 95 % уровне доверительной вероятности ($HSP_{0.05}$). Для визуализации влияния *Rht-B1p* на высоту, массу зерен с главного колоса, числа зерен с главного колоса и массу

Таблица 2. Праймеры для определения аллелей *Rht-B1a* и *Rht-B1p*

| Праймер | Нуклеотидная последовательность |
|------------------|---|
| BF | 5'-GGT AGG GAG GCG AGA GGC GAG-3' |
| <i>Rht-B1a-R</i> | 5'-CCA TCT CCA GCT GCT CCA GCT TAT G-3' |
| <i>Rht-B1p-R</i> | 5'-CCA TCT CCA GCT GCT CCA GCT TAT A-3' |

1000 зерен нами был проведен анализ методом главных компонент. Результаты анализа интерпретировали на основании учебных пособий по статистике (Доспехов, 1985; StatSoft, Inc., 2012). Все анализы осуществляли с помощью программы Statistica 12.0 (StatSoft, Inc., Талса, Оклахома, США).

Фенотипический эффект *Rht-B1p* относительно *Rht-B1a* определяли как разницу между средними (C_p) для каждого фенотипического признака у групп растений, гомозиготных по аллелям *Rht-B1p* (генотип *Rht-B1p Rht-B1p*) и *Rht-B1a* (генотип *Rht-B1a Rht-B1a*). Значение фенотипического эффекта *Rht-B1p*, нормированное относительно *Rht-B1a* (НФЭ), определяли как указанную разницу относительно среднего значения изучаемого фенотипического признака у группы растений, гомозиготных по аллелю *Rht-B1a* (генотип *Rht-B1a Rht-B1a*), выраженную в процентах:

$$\text{НФЭ } Rht-B1p (\%) = \frac{C_p(Rht-B1p Rht-B1p) - C_p(Rht-B1a Rht-B1a)}{C_p(Rht-B1a Rht-B1a)} \cdot 100.$$

Результаты

Молекулярный анализ. В результате молекулярного анализа нами идентифицировано аллельное состояние гена *Rht-B1* у отдельных растений популяции B_2F_2 (Приложение 1)¹. На основании полученных данных были отобраны растения, гомозиготные по аллелям *Rht-B1a* (25 растений) и *Rht-B1p* (18 растений). Семена с этих растений были разделены на две части и высеваны в Москве и Краснодаре в полевом опыте. Проведено изучение фенотипического проявления *Rht-B1p* на основные агрономически ценные признаки у твердой пшеницы в условиях Москвы и Краснодара.

Высота и междоузлия. Дисперсионный анализ результатов полевого опыта в Москве и Краснодаре показывает значимость на 5 % уровне влияния аллельного состояния *Rht-B1*, региона проведения полевого опыта, а также их взаимодействия на высоту растений (Приложение 2). Оценка значимости разностей между средними значениями изучаемых признаков у растений, гомозиготных по *Rht-B1a* и *Rht-B1p*, с помощью критерия $HSP_{0.05}$ дала следующие результаты. Растения с аллелем дикого типа *Rht-B1a* значимо выше растений с аллелем дикого типа *Rht-B1a* в Москве – на 13.7 см. В то же время растения с аллелем низкостебельности *Rht-B1p* в Краснодаре и Москве существенно не отличаются друг от друга по высоте (табл. 3, Приложение 3). Растения с аллелем *Rht-B1p* по сравнению с растениями, несущими аллель дикого типа *Rht-B1a*, были ниже на 36.3 см (40 %) в Москве и на 49.5 см (48 %) в Краснодаре (см. табл. 3, Приложение 2). При

¹ Приложения 1–4 см. по адресу:

<http://www.bionet.nsc.ru/vogis/download/pict-2019-23/appx21.pdf>

Таблица 3. Влияние аллеля *Rht-B1p* на основные агрономически значимые признаки в семьях твердой пшеницы B₂F_{2,3} (Chris M1/#517×LD222)

| Признак | Москва | | Краснодар | |
|--|------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|
| | <i>Rht-B1a Rht-B1a</i> | <i>Rht-B1p Rht-B1p</i> | <i>Rht-B1a Rht-B1a</i> | <i>Rht-B1p Rht-B1p</i> |
| Высота, см | 89.8±14.6a* | 53.5±8.9c | 103.5±5.6b | 53.9±3.3c |
| Длина первого верхнего междоузлия, см | 48.4±11.3a | 26.0±7.3b | 51.6±3.9c | 24.6±1.9b |
| Длина второго верхнего междоузлия, см | 17.0±3.1a | 10.1±2.2b | 17.7±1.2a | 9.2±1.3b |
| Длина третьего верхнего междоузлия, см | 9.5±1.6a | 5.5±1.3b | 12.7±1.2c | 6.4±0.7d |
| Длина четвертого верхнего междоузлия, см | – | – | 9.0±1.5a | 5.0±0.7b |
| Длина второго нижнего междоузлия, см | 6.82±1.37a | 4.00±1.07b | 5.11±2.35c | 3.96±0.92b |
| Длина первого нижнего междоузлия, см | 3.75±1.48a | 2.81±2.09b | 1.36±1.03c | 1.42±0.83c |
| Количество междоузлий, шт. | 4.6±0.5a | 4.4±0.7b | 5.7±0.5c | 5.0±0.3d |
| Длина главного колоса, см | 6.8±1.0d | 7.0±0.8c | 9.8±0.7a | 9.5±0.6b |
| Число колосков в колосе, шт. | 15.9±2.0a | 16.5±1.7b | 18.9±1.4c | 18.2±1.6d |
| Плотность колоса | 23.5±3.7a | 23.6±2.5a | 19.41±1.5b | 19.15±1.5b |
| Масса зерна с главного колоса, г | 1.32±0.45a | 1.17±0.42b | 1.62±0.25c | 1.25±0.30d |
| Число зерен главного колоса, шт. | 30.4±8.0a | 32.4±9.5b | 36.7±5.1c | 40.9±7.7d |
| Масса 1000 зерен, г | 42.9±7.0a | 35.9±6.7b | 44.5±5.5c | 30.8±5.4d |
| Озерненность (число зерен в колоске) | 1.91±0.02a | 1.96±0.04a | 1.94±0.02a | 2.25±0.03b |
| Кхоз | 0.50±0.11b | 0.55±0.07a | 0.37±0.04d | 0.41±0.07c |
| Вегетативная масса растения | 2.7±0.9a | 2.1±0.6a | 4.4±0.5a | 3.0±0.5a |
| Дата колошения (кол-во дней от посева) | 57.2±0.8a | 58.9±1.8b | 66.5±0.8c | 73.7±1.2d |

В таблице отражены средние значения ± стандартное отклонение. * Средние, отмеченные одинаковыми буквами, незначимо отличаются друг от друга по НСР_{0,05}.

сравнении длины междоузлий наибольшая абсолютная разница между растениями, гомозиготными по *Rht-B1p* и по *Rht-B1a*, была выявлена по первому верхнему междоузлию. Первое верхнее междоузлие у растений, гомозиготных по *Rht-B1p*, короче, чем у растений, гомозиготных по *Rht-B1a*, в Москве на 22.4 см (46 %), а в Краснодаре – на 27.0 см (52 %) (см. табл. 3, Приложение 3).

По результатам дисперсионного анализа показана значимость на 5 % уровне влияния аллельного состояния *Rht-B1*, региона проведения полевого опыта и их взаимодействия на количество междоузлий (см. Приложение 2). По сравнению с растениями, выращенными в Краснодаре, у растений с аллелем дикого типа *Rht-B1a* в Москве было в среднем на одно междоузлие меньше, а у низкорослых с аллелем *Rht-B1p* – в среднем на 0.6 междоузлий меньше (см. табл. 3, Приложение 3). У растений с *Rht-B1p* количество междоузлий в условиях Москвы было на 0.2 шт. меньше, чем у растений с *Rht-B1a*, а в Краснодаре – на 0.7 шт.; разница наблюдалась по четвертому верхнему междоузлию (см. табл. 3, Приложение 3). В опыте в Москве четвертое верхнее междоузлие было только у 1 % растений обоих генотипов (рис. 2). В опыте в Краснодаре четвертое верхнее междоузлие имели 69 % растений-гомозигот по *Rht-B1a*, и только 4 % гомозигот – по *Rht-B1p*.

Строение и продуктивность колоса. Результаты дисперсионного анализа данных полевого опыта показывают значимость на 5 % уровне влияния региона проведения полевого опыта и взаимодействия региона и аллельного

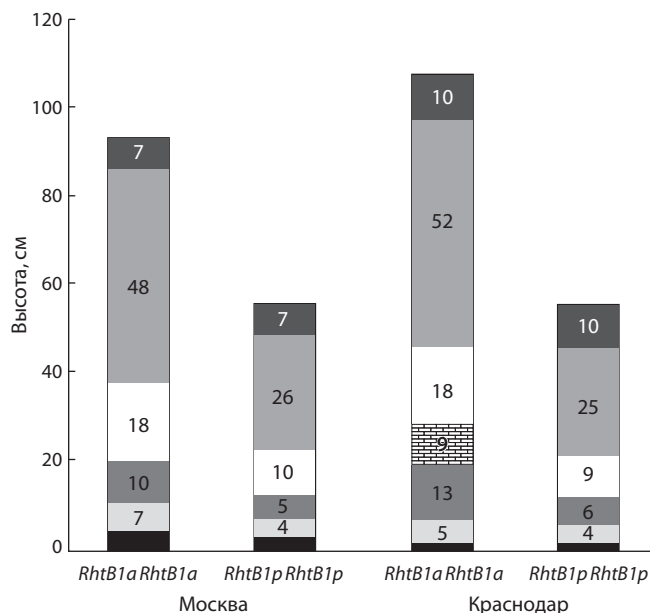


Рис. 2. Длина междоузлий соломины главного побега и главного колоса у растений твердой пшеницы B₂F_{2,3} (Chris M1/#517×LD222) в полевом опыте в Москве и Краснодаре.

По оси ординат – высота (см), по оси абсцисс – генотип (*Rht-B1a Rht-B1a* и *Rht-B1p Rht-B1p*). Сверху вниз показаны: главный колос, подколосовое (первое верхнее) междоузлие; второе верхнее междоузлие; третье верхнее междоузлие; четвертое верхнее междоузлие (только у растений *Rht-B1a Rht-B1a* в Краснодаре, на диаграмме показано текстурой); второе нижнее междоузлие; первое нижнее междоузлие.

состояния *Rht-B1* на длину колоса и число колосков, а также региона – на плотность колоса (см. Приложение 2). Колос у растений как с аллелем *Rht-B1a*, так и с аллелем *Rht-B1p*, в Краснодаре имеет значимо большую длину и число колосков и значимо меньшую плотность. Однако разница по числу колосков у низкостебельных растений с аллелем *Rht-B1p* между Москвой и Краснодаром заметно меньше (см. табл. 3, Приложение 3).

Хотя длина главного колоса у растений, гомозиготных по *Rht-B1p*, в Москве и Краснодаре значимо меньше длины главного колоса у растений, на 2 и 3 мм соответственно, однако это различие в условиях полевого опыта не играет существенной роли (см. табл. 3, Приложение 3). Число колосков у растений, гомозиготных по *Rht-B1p*, по сравнению с растениями, гомозиготными по *Rht-B1a*, было больше на 0.6 шт. (4 %) в Москве и меньше на 0.7 шт. (4 %) в Краснодаре (см. табл. 3, Приложение 3).

По результатам дисперсионного анализа показана значимость на 5 % уровне влияния аллельного состояния *Rht-B1*, региона проведения полевого опыта и их взаимодействия на массу 1000 зерен, озерненность колоска, массу и число зерен в колосе (см. Приложение 2). Растения с аллелем *Rht-B1a* в условиях опыта в Москве не отличаются от таковых в условиях опыта в Краснодаре по озерненности колоска, но существенно уступают им по числу зерен в колосе (за счет меньшего числа колосков в колосе) и массе 1000 зерен. Таким образом, масса зерен в главном колосе у растений с аллелем *Rht-B1a* на 18.4 % ниже в Москве, чем в Краснодаре. Анализ растений с аллелем *Rht-B1p* показывает, что в условиях опыта в Москве растения имеют значимо меньшую озерненность колоска и число зерен в колосе по сравнению с Краснодаром, но благодаря тому, что масса 1000 зерен у низкостебельных растений в Москве выше, чем в Краснодаре, разница по массе зерен в главном колосе между Москвой и Краснодаром почти в два раза меньше, чем между растениями с аллелем дикого типа *Rht-B1a*, и составляет 7 %. Таким образом, продуктивность колоса у растений в Краснодаре выше, чем в Москве, как у растений с аллелем *Rht-B1a*, так и с аллелем *Rht-B1p*, при этом различие между низкорослыми растениями меньше, чем между высокорослыми. Это объясняется тем, что снижение массы 1000 зерен под влиянием *Rht-B1p* более сильное в опыте в Краснодаре (до 30.8 г), чем в Москве (до 35.9 г) (см. табл. 3, Приложение 3).

Масса зерен главного колоса у растений, гомозиготных по *Rht-B1p*, была статистически значимо ниже, чем у растений, гомозиготных по *Rht-B1a*, в обоих регионах проведения полевого опыта: в Москве на 0.2 г (12 %), в Краснодаре на 0.4 г (23 %). Масса 1000 зерен у растений, гомозиготных по *Rht-B1p*, была статистически значимо ниже, чем у растений, гомозиготных по *Rht-B1a*, в обоих регионах проведения полевого опыта: в Москве на 7.0 г (16 %), в Краснодаре на 13.7 г (31 %). Число зерен в колоске (озерненность) в Москве не различалось между генотипами *Rht-B1p* и *Rht-B1a*; в Краснодаре у растений с *Rht-B1p* число зерен в колоске было на 0.3 больше, чем у растений с *Rht-B1a*. Число зерен главного колоса у растений, гомозиготных по *Rht-B1p*, было статистически значимо выше, чем у растений, гомозиготных по *Rht-B1a*,

в обоих регионах проведения полевого опыта: в Москве на 2.0 шт. (6.5 %), в Краснодаре на 4.2 шт. (11 %) (см. табл. 3, Приложение 3).

Таким образом, в результате влияния *Rht-B1p* в Москве наблюдалось увеличение числа зерен в колосе за счет увеличения числа колосков, а в Краснодаре – за счет увеличения озерненности колоска относительно растений с аллелем *Rht-B1a*. Позитивный фенотипический эффект *Rht-B1p* на число зерен с главного колоса и отрицательное его воздействие на массу зерна с колоса и массу 1000 зерен в Краснодаре примерно в два раза больше, чем в Москве (см. табл. 3, Приложение 3).

Дисперсионный анализ показал значимость на 5 % уровне влияния аллельного состояния *Rht-B1* и региона проведения полевого опыта на уборочный индекс (см. Приложение 2). Сравнение средних значений показало, что уборочный индекс растений в Москве значимо выше, чем в Краснодаре, у растений как с аллелями *Rht-B1a* (на 33 %), так и с *Rht-B1p* (на 34 %), хотя и масса зерен в колосе, и вегетативная масса растений в Москве были статистически меньше по обеим группам генотипов (см. табл. 3, Приложение 3). Таким образом, растения в полевом опыте в Москве оказались более эффективными по использованию накопленных ассимилятов.

Уборочный индекс растений, гомозиготных по *Rht-B1p*, был значимо выше, чем у растений, гомозиготных по *Rht-B1a*, в Москве на 11.3 %, в Краснодаре – на 10.1 %. При этом вегетативная масса была меньше у растений, гомозиготных по *Rht-B1p*, по сравнению с растениями, гомозиготными по *Rht-B1a*, на 22 и 30 % в Москве и Краснодаре соответственно. Таким образом, увеличение уборочного индекса произошло не за счет увеличения массы зерна (у низкостебельных растений она была меньше, чем у высокостебельных), а вследствие уменьшения непродуктивной биомассы (см. табл. 3, Приложение 3).

Сроки колошения. Дисперсионный анализ показал достоверное влияние (на 5 % уровне значимости) на сроки колошения как аллельного состояния *Rht-B1*, так и региона проведения полевого опыта, а также и их взаимодействия (см. Приложение 2). В полевом опыте в Москве растения, гомозиготные по *Rht-B1a* и *Rht-B1p*, выколашивались соответственно на 9 и 15 дней значимо раньше, чем в опыте в Краснодаре (см. табл. 3, Приложение 3).

В среднем период от посева до колошения в опыте в Москве был короче, чем в Краснодаре, что может быть обусловлено разницей в продолжительности и динамике изменения светового дня. Колошение у растений с *Rht-B1p* в опыте в Москве наступило в среднем на 2 дня позже, чем у растений с *Rht-B1a*; в опыте в Краснодаре колошение наступило в среднем на 7.2 дня позже по сравнению с растениями с *Rht-B1a* (см. табл. 3, Приложение 3).

Оценка плейотропных эффектов аллеля *Rht-B1p* методом главных компонент. В результате анализа методом главных компонент нами было выделено два фактора: фактор 1 имеет наиболее высокую корреляцию с высотой, аллельным состоянием *Rht-B1p*, массой зерен в колосе и массой 1000 зерен, сроками колошения, фактор 2 – с массой зерен в главном колосе, числом зерен в главном колосе и уборочным индексом (Кхоз) в обоих регионах проведения полевого опыта (см. Приложение 4).

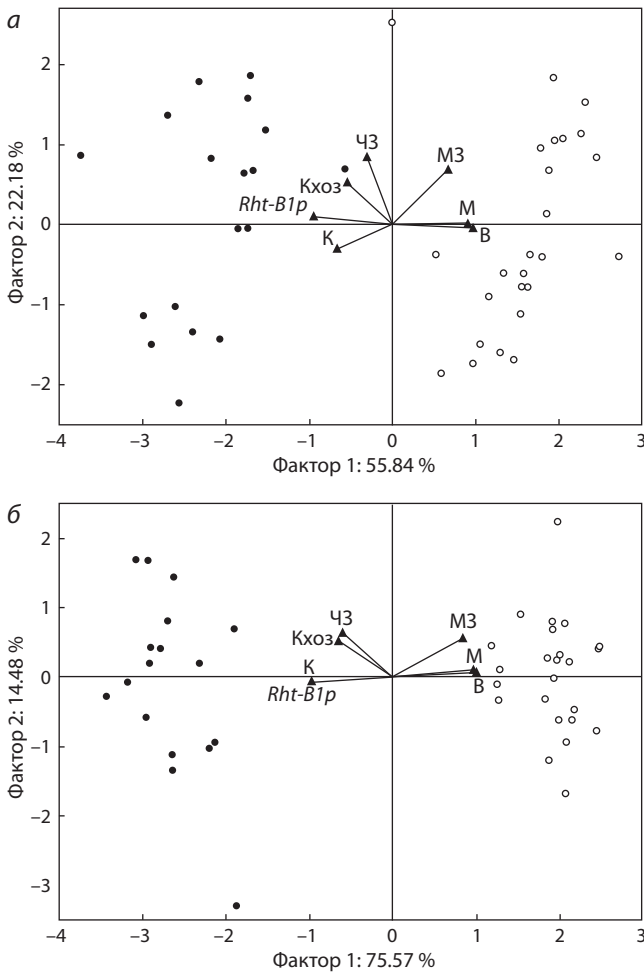


Рис. 3. Результат анализа главных компонент влияния *Rht-B1p* на основные агрономически значимые признаки у растений твердой пшеницы, по результатам полевого опыта в семьях $V_2F_{2,3}$ Chris M1/#517 × LD222 в Москве (а) и Краснодаре (б).

В – высота; МЗ – масса зерен главного колоса; ЧЗ – число зерен главного колоса; М – масса 1000 зерен; К – срок колошения (дней от посева до колошения). Черными точками обозначены семьи, несущие аллель *Rht-B1p*, белыми – семьи, несущие аллель *Rht-B1a*.

Фактор 1 объясняет 56 % и 76 % дисперсии, в то время как фактор 2 – 22 % и 15 % дисперсии в Москве и Краснодаре соответственно. Семьи сгруппировались по горизонтальной оси по высоте растений, а по вертикальной оси наблюдается тенденция группировки по элементам продуктивности. На диаграмме на рис. 3 показано, что в обоих регионах вектор *Rht-B1p* имеет направление, противоположное высоте (В) и массе 1000 зерен (М), более слабое отрицательное влияние *Rht-B1p* оказывает на массу зерен в колосе; имеет одно направление с вектором сроков колошения (К) и уборочного индекса (Кхоз) и более слабое положительное влияние *Rht-B1p* на число зерен в колосе.

Обсуждение

Аллели генов, определяющие низкостебельность, не только снижают высоту растения, но и обладают плейотропным эффектом на агрономически ценные признаки (Rebetzke et al., 2011; Liu et al., 2017; Kroupin et al., 2019). Нами было изучено фенотипическое проявление *Rht-B1p*

на одних и тех же семьях $V_2F_{2,3}$ твердой пшеницы в Москве и Краснодаре. При этом показано, что в Краснодаре влияние *Rht-B1p* на высоту, параметры зерна и период до колошения более выражено, чем в Москве. Общие тенденции воздействия аллеля *Rht-B1p* на изучаемые признаки, определенные методом дисперсионного анализа и методом главных компонент, совпадали между регионами проведения полевого опыта.

Влияние одного из наиболее распространенных аллелей, определяющих нечувствительность к гиббереллину, *Rht-B1b*, на высоту может варьировать от 10 до 25 % у мягкой пшеницы и от 30 до 40 % у твердой пшеницы по сравнению с аллелем дикого типа *Rht-B1a* (Mathews et al., 2006; Rebetzke et al., 2012; Subira et al., 2016; Liu et al., 2017). Снижение высоты растений в полевых опытах, вызванное наличием в геноме *Rht-B1p*, в наших исследованиях в опыте в Москве составило 41 %, в Краснодаре – 55 %, что сопоставимо с данными других исследований, полученных в вегетационных опытах (Ellis et al., 2004; Vazhenov et al., 2015). Сравнение данных полевого опыта с помощью дисперсионного анализа между регионами позволило выявить следующие тенденции. Растения с *Rht-B1a* в условиях полевого опыта в Краснодаре были значимо выше таковых в Москве, а с аллелем *Rht-B1p* значимо не различались. У растений с аллелем *Rht-B1a* можно предполагать разную реакцию клеток и тканей на факторы роста (в частности, гибберелловой кислоты) в различных условиях среды (освещение, температура, влажность). В то же время у растений с аллелем *Rht-B1p* эти факторы роста блокируются из-за мутации в гене, при этом нами отмечено, что растения значимо по высоте не различаются. Таким образом, в этом эксперименте различия в условиях среды не повлияли на фенотипический эффект *Rht-B1p* на высоту растений.

Снижение высоты в двух регионах происходит за счет уменьшения длины междоузлий (прежде всего, подколосового). Но при этом в Краснодаре длина междоузлий меняется непропорционально, а высота растений снижается дополнительно за счет уменьшения количества междоузлий. Явление непропорционального уменьшения подколосового междоузлия было описано у растений с аллелем *Rht-13* (Rebetzke et al., 2011), а снижение числа междоузлий в результате влияния аллелей низкостебельности в литературе практически не описано. Интересно, что этот фенотипический эффект был отмечен только в одном из регионов проведения полевого опыта. Возможно, что это связано со взаимодействием аллеля низкостебельности *Rht-B1p* с другими генами, например генов чувствительности к фотопериоду.

Влияние *Rht-B1p* на число колосков сопоставимо между регионами проведения полевого опыта по силе, но противоположно по направлению: в Москве число колосков возрастает, в Краснодаре уменьшается; общее число зерен в колосе в двух регионах возросло, что может быть обусловлено увеличением числа цветков, фертильности и завязываемостью. Меньшая разница между низкорослыми и высокорослыми растениями, выращенными в опыте в Москве и Краснодаре, по длине колоса и числу колосков в главном колосе может быть обусловлена тем, что при отсутствии внутренних факторов роста (гормоны, белки),

вызванного мутацией в аллеле *Rht-B1p*, снижается восприимчивость клеток и тканей колоса к внешним условиям (температура, освещенность, влажность).

Число зерен в колосе определяется числом колосков и озерненностью каждого колоска. В нашем полевом опыте в Краснодаре у растений с *Rht-B1p* число колосков было на 4 % меньше, чем у растений с аллелем дикого типа, а в Москве – на 4 % больше. Похожая разнонаправленность в проявлении аллеля *Rht-B1b* относительно числа колосков наблюдалась в работе (Álvarez et al., 2008): у итальянских сортов твердой пшеницы с *Rht-B1b* число колосков в колосе на 7 % больше, чем у сортов с аллелем дикого типа, а у испанских наоборот – на 2 % меньше. Число зерен в колосе в наших опытах у растений с *Rht-B1b* оказалось выше, чем у растений с аллелем дикого типа в Москве за счет увеличения числа колосков, а в Краснодаре – за счет более высокой озерненности колоска по сравнению с растениями с аллелем *Rht-B1a*. В исследовании (Álvarez et al., 2008) у низкорослых итальянских и испанских сортов число зерен также было выше, чем у высокорослых (на 20 и 13 % соответственно), что объяснялось их более высокой озерненностью (на 11 и 16 % соответственно).

Гиббереллин-нечувствительные фенотипы с аллелями низкостебельности гена *Rht*, как правило, имеют большее число зерен в колосе и меньшую массу 1000 зерен (или эквивалент этого показателя – массу одного зерна) по сравнению с растениями, несущими аллель дикого типа, что связано с меньшим количеством клеток в перикарпе (Miralles et al., 1998; Zhang et al., 2013). Как было показано (Álvarez et al., 2008), в целом у современных итальянских и испанских сортов твердой пшеницы масса одного зерна ниже, чем у стародавних, что также может быть обусловлено внедрением аллелей низкостебельности. По литературным данным, разница в массе одного зерна между низкостебельными растениями с аллелем *Rht-B1b* и растениями с аллелем дикого типа *Rht-B1a* составляет 5–10 % (Liu et al., 2017). По сравнению с *Rht-B1b*, в наших экспериментах наблюдалась большая разница: разность между растениями с *Rht-B1p* и растениями с аллелем дикого типа *Rht-B1a* составила 17 и 32 % в Москве и Краснодаре соответственно. При этом в Краснодаре отмечается более сильное снижение массы 1000 зерен, чем в Москве. В ряде исследований было продемонстрировано, что высокостебельные формы в засушливых условиях имеют преимущество перед низкостебельными в отношении массы и натуры зерна (Richards, 1992a, b; Butler et al., 2005). Таким образом, более выраженный негативный плейотропный эффект *Rht-B1p* в отношении массы 1000 зерен в полевом опыте в Краснодаре по сравнению с опытом в Москве также может быть связан с разницей в количестве осадков между регионами проведения полевого опыта (см. табл. 1).

Нами продемонстрировано, что растения с аллелем дикого типа *Rht-B1a* и с аллелем низкостебельности *Rht-B1p* в условиях опыта в Краснодаре более продуктивны, чем в Москве. Однако при этом масса 1000 зерен у растений с *Rht-B1p* в Москве была выше, чем в Краснодаре. Полученные нами данные говорят о том, что условия опыта в Москве были более благоприятны, чем в Краснодаре, для формирования отдельной зерновки и ее налива для рас-

тений, не чувствительных к гибберелловой кислоте. Это может говорить о возможности получения в условиях, близких к условиям проведения опыта в Москве, меньшего количества зерна, но более крупного.

Яровая пшеница – растение длинного дня, и в условиях длинного светового дня в Москве она переходит к колошению быстрее, чем в условиях короткого дня в Краснодаре. В Краснодаре низкостебельные растения отставали от высокостебельных на неделю, что может быть критичным в условиях наступления летней засухи. Как отмечают R. Motzo и F. Giunta (2007), *Rht-B1b* в целом никак не влияет на темпы развития у пшеницы, хотя были отдельные сообщения о том, что *Rht-B1b* ускоряет заложение соцветий. В нашем исследовании в двух регионах проведения полевого опыта результатом фенотипического проявления *Rht-B1p* стало более позднее колошение по сравнению с растениями, гомозиготными по *Rht-B1a*. Этот плейотропный эффект аллелей низкостебельности *Rht-B1* ранее не был отмечен.

Негативное влияние *Rht-B1p* на массу зерна компенсируется увеличением числа зерен в колосе и уборочного индекса. Низкостебельные сорта более устойчивы к полеганию, их можно высевать с большей нормой посева. Это позволит увеличить стеблестой на единицу площади и сбор зерна, как показывает опыт использования сортов с наиболее распространенными аллелями низкостебельности *Rht-B1b* и *Rht-B1e* (Беспалова, 2001). Кроме того, возможно комбинирование *Rht-B1p* с аллелями низкостебельности, приводящими к формированию гиббереллин-чувствительного фенотипа (Rebetzke et al., 2012; Liu et al., 2017), и аллелями генов яровизации и чувствительности к фотопериоду, в том числе и вновь выявленными (Shcherban et al., 2012; Kiseleva et al., 2016; Chen et al., 2018; Okada et al., 2019).

Таким образом, сравнение наших данных и опубликованных научных исследований показывает, что, несмотря на ряд отличий, *Rht-B1p* по своему фенотипическому эффекту сопоставим с *Rht-B1b* и может быть использован в селекции твердой пшеницы наравне с ним. *Rht-B1p* также может оказаться эффективен при создании гетерозисных гибридов твердой пшеницы. В южных регионах нашей страны внедрение *Rht-B1p* в геном твердой пшеницы может быть более перспективным, так как этот аллель не только снижает высоту растений, обеспечивая их устойчивость к полеганию, но и обладает рядом плейотропных эффектов, а именно – под его влиянием увеличивается число зерен в колосе, что потенциально может дать больший урожай, несмотря на более мелкое зерно.

Заключение

Нами изучено фенотипическое проявление аллеля низкостебельности *Rht-B1p* в семьях твердой пшеницы $B_2F_{2:3}$ в условиях полевого опыта в Москве и Краснодаре. Показано, что растения, несущие этот аллель, обладают низкостебельным фенотипом, масса зерна в колосе была меньше по сравнению с растениями с *Rht-B1a*, количество зерен было больше за счет увеличения колосков в полевом опыте в Москве и озерненности колоска в полевом опыте в Краснодаре. Растения с аллелем низкостебельности *Rht-B1p* по сравнению с высокорослыми растениями

характеризовались более высоким уборочным индексом и более поздним сроком колошения. Более перспективным использование аллеля *Rht-B1p* может быть в южных регионах, так как этот аллель не только снижает высоту растений, обеспечивая устойчивость к полеганию, но и обладает рядом плейотропных эффектов, потенциально способных дать больший урожай.

Список литературы / References

- Беспалова Л.А. Реализация модели полукарликового сорта академика П.П. Лукьяненко и ее дальнейшее развитие. В: Пшеница и тритикале: Матер. науч.-практ. конф. «Зеленая революция П.П. Лукьяненко». Краснодар, 2001;60-71.
[Bespalova L.A. The implementation of the semi-dwarf variety model of Academician P.P. Lukyanenko and its further development. In: Wheat and Triticale: Proceedings of the Scientific-Practical Conf. "P.P. Lukyanenko: Green Revolution". Krasnodar, 2001;60-71. (in Russian)]
- Беспалова Л.А., Васильев А.В., Аблова И.Б., Филобок В.А., Худокормова Ж.Н., Давоян Р.О., Давоян Э.Р., Карлов Г.И., Соловьев А.А., Дивашук М.Г., Майер Н.К., Дудников М.В., Мироненко Н.В., Баранова О.А. Применение молекулярных маркеров в селекции пшеницы в Краснодарском НИИСХ им. П.П. Лукьяненко. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2012;16(1): 37-43.
[Bespalova L.A., Vasilyev A.V., Ablova I.B., Filobok V.A., Khudokormova Z.N., Davoyan R.O., Davoyan E.R., Karlov G.I., Soloviev A.A., Divashuk M.G., Mayer N.K., Dudnikov M.V., Mironenko N.V., Baranova O.A. The use of molecular markers in wheat breeding at the Lukyanenko Agricultural Research Institute. Russ. J. Genet.: Appl. Res. 2012;2(4):286-290.]
- Билова Т.Е., Рябова Д.Н., Анисимова И.Н. Молекулярные основы признака карликовости у культурных растений. Сообщение II. Della-белки, их структура и функции. С.-х. биология. 2016; 51(5):571-584. DOI 10.15389/agrobiology.2016.5.571rus.
[Bilova T.E., Ryabova D.N., Anisimova I.N. Molecular basis of the dwarfism character in cultivated plants. II. Della proteins: their structure and functions. Selskokhozyaystvennaya Biologiya = Agricultural Biology. 2016;51(5):571-584. DOI 10.15389/agrobiology. 2016.5.571rus. (in Russian)]
- Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. М.: Агропромиздат, 1985.
[Dospikhov B.A. Methodology of Field Experiment. Moscow: Agropromizdat Publ., 1985. (in Russian)]
- Кулаева О.Н. Карликовые мутанты и их роль в «Зеленой революции». Сорос. образоват. журн. 2000;6(8):18-23.
[Kulaeva O.N. Dwarf mutants and their role in "Green Revolution". Sorosovskiy Obrazovatel'nyy Zhurnal = Soros Educational Journal. 2000;6(8):18-23. (in Russian)]
- Лукьяненко П.П. Выведение новых сортов интенсивного типа. Аграр. наука. 1970;4:54.
[Lukyanenko P.P. Breeding of new intensive type varieties. Agrarnaya Nauka = Agricultural Science. 1970;4:54. (in Russian)]
- Мальчиков П.Н. Доноры генов редукции высоты растений твердой пшеницы. Достижения науки и техники АПК. 2009;9:8-11.
[Malchikov P.N. Donors of genes of a reduction of height of plants wheat durum. Dostizheniya Nauki i Tekhniki APK = Achievements of Science and Technology of AIC. 2009;9:8-11. (in Russian)]
- Мальчиков П.Н., Сидоренко В.С., Мясникова М.Г., Розова М.А., Мудрова А.А., Цыганков В.И., Мухитов Л.А., Тугарева Ф.В. Результаты селекции сортов яровой твердой пшеницы с укороченной соломиной. Зернобобовые и крупяные культуры. 2017; 4(24):97-106.
[Malchikov P.N., Sidorenko V.S., Myasnikova M.G., Rozova M.A., Mudrova A.A., Tsygankov V.I., Mukhitov L.A., Tugareva F.V. Results of breeding of durum wheat cultivars with shorted stem. Zerno-
- bobovye i Krupyanye Kultury = Legumes and Cereals. 2017;4(24): 97-106. (in Russian)]
- Миков Д.С., Давоян Э.Р., Болдаков Д.М., Зубанова Ю.С. Применение молекулярных маркеров для идентификации генов хозяйственно ценных признаков мягкой пшеницы. В: XVIII Всероссийская конференция молодых ученых «Биотехнология в растениеводстве, животноводстве и ветеринарии». М.: Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии. 2018;49.
[Mikov D.S., Davoyan E.R., Boldakov D.M., Zubanova Yu.S. Application of molecular markers to identify genes for economically valuable traits of bread wheat. In: XVIII All-Russian Conference of Young Scientists "Biotechnology in Crop Production, Animal Husbandry, and Veterinary Medicine." Moscow: All-Russian Research Institute of Agricultural Biotechnology. 2018;49. (in Russian)]
- Мудрова А.А., Яновский А.С. Результативность использования исходного материала при селекции сортов пшеницы твердой озимой в условиях Кубани. Зерновое хозяйство России. 2016;1: 24-27.
[Mudrova A.A., Yanovsky A.C. The results of use of the initial material during durum winter wheat breeding in the Kuban conditions. Zernovoe Khozyaystvo Rossii = Grain Economy of Russia. 2016;1: 24-27. (in Russian)]
- Самофалова Н.Е., Иличкина Н.П., Лещенко М.А., Дубинина О.А., Ионова Е.В. Достижения и проблемы в селекции твердой озимой пшеницы. Зерновое хозяйство России. 2014;6:15-22.
[Samofalova N.E., Ilichkina N.P., Leshchenko M.A., Dubinina O.A., Ionova E.V. Achievements and problems in selection of durum winter wheat. Zernovoe Khozyaystvo Rossii = Grain Economy of Russia. 2014;6:15-22. (in Russian)]
- Álvaro F., Isidro J., Villegas D., García del Moral L., Royo C. Old and modern durum wheat varieties from Italy and Spain differ in main spike components. Field Crop. Res. 2008;106(1):86-93. DOI 10.1016/j.fcr.2007.11.003.
- Bazhenov M.S., Divashuk M.G., Amagai Y., Watanabe N., Karlov G.I. Isolation of the dwarfing *Rht-B1p* (*Rht17*) gene from wheat and the development of an allele-specific PCR marker. Mol. Breed. 2015; 35(11):213. DOI 10.1007/s11032-015-0407-1.
- Bernatzky R., Tanksley S. Genetics of actin-related sequences in tomato. Theor. Appl. Genet. 1986;72(32):314-321. DOI 10.1007/BF0028 8567.
- Borojevic K., Borojevic K. The transfer and history of "reduced height genes" (*Rht*) in wheat from Japan to Europe. J. Hered. 2005;96(4): 455-459. DOI 10.1093/jhered/esi060.
- Butler J., Byrne P., Mohammadi V., Chapman P., Haley S. Agronomic performance of alleles in a spring wheat population across a range of moisture levels. Crop Sci. 2005;45(3):939. DOI 10.2135/cropsci 2004.0323.
- Chebotar G.A., Chebotar S.V., Sivolap Yu.M. DELLA mutations in plants with special emphasis on wheat. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2012;16(1): 170-177.
- Chen H., Moakhar N., Iqbal M., Pozniak C., Hucl P., Spaner D. Genetic variation for flowering time and height reducing genes and important traits in western Canadian spring wheat. Euphytica. 2016;208: 377-390. DOI 10.1007/s10681-015-1615-9.
- Chen L., Yang Y., Cui C., Lu S., Lu Q., Du Y., Su R., Chai Y., Li H., Chen F., Yu F., Hu Y. Effects of *Vrn-B1* and *Ppd-D1* on developmental and agronomic traits in *Rht5* dwarf plants of bread wheat. Field Crop. Res. 2018;219:24-32. DOI 10.1016/j.fcr.2018.01.022.
- Divashuk M., Bespalova L., Vasilyev A., Fesenko I., Puzyrnaya O., Karlov G. Reduced height genes and their importance in winter wheat cultivars grown in southern Russia. Euphytica. 2013;190(1):137-144. DOI 10.1007/s10681-012-0789-7.
- Ellis M., Rebetzke G., Chandler P., Bonnett D., Spielmeier W., Richards R. The effect of different height reducing genes on the early growth of wheat. Funct. Plant Biol. 2004;31(6):583-589. DOI 10.1071/FP03207.

- Grover G., Sharma A., Gill H.S., Srivastava P., Bains N.S. *Rht8* gene as an alternate dwarfing gene in elite Indian spring wheat cultivars. *PLoS One*. 2018;13(6):e0199330. DOI 10.1371/journal.pone.0199330.
- Hedden P. The genes of the Green revolution. *Trends Genet.* 2003; 19(1):5-9. DOI 10.1016/S0168-9525(02)00009-4.
- Heiner R.E., Elsayed F.A. Registration of MN6616M wheat germplasm (Reg. No. GP 36). *Crop Sci.* 1974;14:342. DOI 10.2135/cropsci.1974.0011183X001400020065x.
- Kiseleva A., Shcherban A., Leonova I., Frenkel Z., Salina E. Identification of new heading date determinants in wheat 5B chromosome. *BMC Plant Biol.* 2016;16:35-46. DOI 10.1186/s12870-015-0688-x.
- Knopf C., Becker H., Ebmeyer E., Korzun V. Occurrence of three dwarfing *Rht* genes in German winter wheat varieties. *Cereal Res. Commun.* 2008;36(4):553-560. DOI 10.1556/CRC.36.2008.4.4.
- Komyshv E., Genaev M., Afonnikov D. Evaluation of the Seed-Counter, a mobile application for grain phenotyping. *Front. Plant Sci.* 2017;7:1990. DOI 10.3389/fpls.2016.01990.
- Kroupin P., Chernook A., Karlov G., Soloviev A., Divashuk M. Effect of dwarfing gene *Ddw1* on height and agronomic traits in spring triticale in greenhouse and field experiments in a Non-Black Earth Region of Russia. *Plants.* 2019;8(5):131. DOI 10.3390/plants8050131.
- Liu Y., Zhang J., Hu Y., Chen J. Dwarfing genes *Rht4* and *Rht-B1b* affect plant height and key agronomic traits in common wheat under two water regimes. *Field Crop. Res.* 2017;204:242-248. DOI 10.1016/j.fcr.2017.01.020.
- Mathews K., Chapman S., Trethowan R., Singh R., Crossa J., Pfeiffer W., van Ginkel M., DeLacy I. Global adaptation of spring bread and durum wheat lines near-isogenic for major reduced height genes. *Crop Sci.* 2006;46:603. DOI 10.2135/cropsci2005.05-0056 10.2135/cropsci2005.05-0056.
- McClung A.M., Cantrell R.G., Quick J.C., Gregory R.S. Influence of the *Rht1* semidwarf gene on yield, yield components, and grain protein in durum wheat. *Crop Sci.* 1986;26:1095. DOI 10.2135/cropsci.1986.0011183x002600060001x.
- Miralles D., Calderini D., Pomar K., D'Ambrogio A. Dwarfing genes and cell dimensions in different organs of wheat. *J. Exp. Bot.* 1998; 49(324):1119-1127. DOI 10.1093/jxb/49.324.1119.
- Motzo R., Giunta F. The effect of breeding on the phenology of Italian durum wheats: From landraces to modern cultivars. *Eur. J. Agron.* 2007;26:462-470. DOI 10.1016/j.eja.2007.01.007.
- Okada T., Jayasinghe J., Eckermann P., Watson-Haigh N., Warner P., Hendrikse Y., Baes M., Tucker E., Laga H., Kato K., Albertsen M., Wolters P., Fleury D., Baumann U., Whitford R. Effects of *Rht-B1* and *Ppd-D1* loci on pollinator traits in wheat. *Theor. Appl. Genet.* 2019. DOI 10.1007/s00122-019-03329-w.
- Peng J., Richards D.E., Hartley N.M., Murphy G.P., Devos K.M., Flintham J.E., Beales J., Fish L.J., Worland A.J., Pelica F., Sudhakar D., Christou P., Snape J.W., Gale M.D., Harberd N.P. 'Green revolution' genes encode mutant gibberellin response modulators. *Nature.* 1999;400:256-261. DOI 10.1038/22307.
- Rebetzke G., Bonnett D., Ellis M. Combining gibberellin acid-sensitive and insensitive dwarfing genes in breeding of higher-yielding, semi-dwarf wheats. *Field Crop. Res.* 2012;127:17-25. DOI 10.1016/j.fcr.2011.11.003.
- Rebetzke G., Ellis M., Bonnett D., Condon A., Falk D., Richards R. The *Rht13* dwarfing gene reduces peduncle length and plant height to increase grain number and yield of wheat. *Field Crop. Res.* 2011; 124(3):323-331. DOI 10.1016/j.fcr.2011.06.022.
- Richards R. The effect of dwarfing genes in spring wheat in dry environments. I. Agronomic characteristics. *Aust. J. Agric. Res.* 1992a; 43(3):517-527. DOI 10.1071/ar9920517.
- Richards R. The effect of dwarfing genes in spring wheat in dry environments. II. Growth, water use and water-use efficiency. *Aust. J. Agric. Res.* 1992b;43(3):529-539. DOI 10.1071/ar9920529.
- Shcherban A., Efremova T., Salina E. Identification of a new *Vrn-B1* allele using two near-isogenic wheat lines with difference in heading time. *Mol. Breed.* 2012;29(3):675-685. DOI 10.1007/s11032-011-9581-y.
- StatSoft, Inc.: Электронный учебник по статистике. М.: StatSoft, 2012. WEB: <http://www.statsoft.ru/home/textbook/default.htm>.
- Subira J., Ammar K., Álvaro F., García del Moral L., Dreisigacker S., Royo C. Changes in durum wheat root and aerial biomass caused by the introduction of the *Rht-B1b* dwarfing allele and their effects on yield formation. *Plant Soil.* 2016;403(1-2):291-304. DOI 10.1007/s11104-015-2781-1.
- Trethowan R., Singh R., Huerta-Espino J., Crossa J., Ginkel M. van. Coleoptile length variation of near-isogenic *Rht* lines of modern CIMMYT bread and durum wheats. *Field Crop. Res.* 2001;70:167-176. DOI 10.1016/s0378-4290(00)00153-2.
- Van de Velde K., Ruelens P., Geuten K., Rohde A., van der Straeten D. Exploiting DELLA signaling in cereals. *Trends Plant Sci.* 2017; 22(10):880-893. DOI 10.1016/j.tplants.2017.07.010.
- Vikhe P., Patil R., Chavan A., Oak M., Tamhankar S. Mapping gibberellin-sensitive dwarfing locus *Rht18* in durum wheat and development of SSR and SNP markers for selection in breeding. *Mol. Breed.* 2017;37(3):28. DOI 10.1007/s11032-017-0641-9.
- Vikhe P., Venkatesan S., Chavan A., Tamhankar S., Patil R. Mapping of dwarfing gene *Rht14* in durum wheat and its effect on seedling vigor, internode length and plant height. *Crop. J.* 2019;7(2):187-197. DOI 10.1016/j.cj.2018.11.004.
- Watanabe N. Genetic collection and development of near-isogenic lines in durum wheat. *Informatsionny Vestnik VOGiS = The Herald of Vavilov Society for Geneticists and Breeding Scientists.* 2008; 12(4):636-643.
- Würschum T., Langer S., Longin C., Tucker M., Leiser W. A three-component system incorporating *Ppd-D1*, copy number variation at *Ppd-B1*, and numerous small-effect quantitative trait loci facilitates adaptation of heading time in winter wheat cultivars of worldwide origin. *Plant Cell Environ.* 2018a;41:1407-1416. DOI 10.1111/pce.13167.
- Würschum T., Leiser W., Langer S., Tucker M., Longin C. Phenotypic and genetic analysis of spike and kernel characteristics in wheat reveals long-term genetic trends of grain yield components. *Theor. Appl. Genet.* 2018b;131:2071-2084. DOI 10.1007/s00122-018-3133-3.
- Zaccari M., Pinthus M., Levy A. The effect of the *Rht1* gene on grain protein content in tetraploid wheat *Triticum turgidum*. *J. Cereal Sci.* 1987;6:27-32. DOI 10.1016/s0733-5210(87)80037-1.
- Zhang J., Dell B., Biddulph B., Drake-Brockman F., Walker E., Khan N., Wong D.B., Hayden M., Appels R. Wild-type alleles of *Rht-B1* and *Rht-D1* as independent determinants of thousand-grain weight and kernel number per spike in wheat. *Mol. Breed.* 2013;32(4):771-783. DOI 10.1007/s11032-013-9905-1.

ORCID ID

L.A. Bespalova orcid.org/0000-0003-3844-9682

Благодарности. Исследование поддержано грантом Российского научного фонда, соглашение 17-76-20023.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 01.06.2019. После доработки 24.09.2019. Принята к публикации 25.09.2019.