

Подходы по улучшению качества зерна пшеницы: селекция на число падения

В.А. Крупнов, О.В. Крупнова

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Юго-Востока, Саратов, Россия

Число падения (ЧП) отражает уровень активности альфа-амилазы в зерне/муке и является международным стандартом качества зерна. Чем ниже ЧП, тем ниже качество зерна и его цена. Главные причины снижения ЧП – видимое или скрытое предуборочное прорастание (ПП) в условиях неблагоприятной погоды. Решающую роль в получении стабильно высокого ЧП играет селекция на устойчивость к предуборочному прорастанию (УкПП), а также непосредственно на ЧП. В последние десятилетия достигнут большой прогресс в понимании биохимических и молекулярных процессов, происходящих при ПП; изучении генетического контроля УкПП и ЧП, в разработке методов селекции на УкПП и ЧП. В России селекция на эти признаки и соответствующие теоретические исследования еще не получили должного развития и отражения в литературе. Показаны генетическая сложность и контекст-зависимость признаков УкПП и ЧП. Специфика селекции на высокий уровень УкПП и ЧП включает удаление LMA-генотипов (LMA, late maturity α -amylase) при подборе родителей для скрещивания и в ранних поколениях гибридов, выбор генетически различных доноров целевых признаков, методы оценки сортов и линий на УкПП и ЧП в разных условиях внешней среды, определение размера F_2 популяций с учетом необходимости сочетания УкПП и ЧП с высокой продуктивностью, качеством зерна и другими признаками. Новые перспективы в селекции открывают новые подходы и методы, в частности перевод гетерозигот в гомозиготное состояние (DH-метод), а также ДНК-технологии, обеспечивающие обоснованный подбор доноров УкПП и ЧП, пирамидирование желательных аллелей и эффективный отбор с помощью функциональных или тесно сцепленных молекулярных маркеров.

Ключевые слова: альфа-амилаза; устойчивость к предуборочному прорастанию; число падения; молекулярные маркеры.

Approaches to improve wheat grain quality: breeding for falling number

V.A. Krupnov, O.V. Krupnova

Agricultural Research Institute for South-East Regions, Saratov, Russia

Falling number (FN) reflects the level of alpha amylase activity in grain. The main factor responsible for high α amylase levels and low FN values is visible or hidden preharvest sprouting (PHS) under adverse weather conditions. In recent decades, great progress has been made in the understanding of biochemical and molecular processes accompanying PHS and the genetic control of preharvest sprouting resistance (PHSR) and FN, as well as in the development of methods of breeding for PHSR and FN. However, breeding for these traits and the corresponding theoretical studies have not yet been properly developed or reflected in the Russian literature. The purpose of the review is to fill this gap. It illustrates the genetic complexity and context dependence of the PHSR and FN traits and of major factors impairing FN. A specific feature of breeding for high PHSR and FN is that it involves elimination of late maturity α -amylase (LMA) genotypes in choosing parents for crossing and from early hybrid generations; choice of donors of target traits with regard to their genetic diversity; methods of evaluation of varieties and lines for PHSR and FN under different environmental conditions; determination of F_2 population size with regard to combination of PHSR, FN, high performance, grain quality, and other commercial traits. New methods and approaches in breeding open new prospects. They include the doubled haploid (DH) method, allowing homozygotes to be obtained from early hybrid generations; and DNA technologies, which permit genetically reasonable selection of PHSR and FN donors, pyramiding of desirable alleles, and efficient selection of desired offspring using closely linked molecular markers.

Key words: alpha amylase; preharvest sprouting resistance; falling number; molecular markers.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ?

Крупнов В.А., Крупнова О.В. Подходы по улучшению качества зерна пшеницы: селекция на число падения. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2015;19(5):604-612. DOI 10.18699/VJ15.077

HOW TO CITE THIS ARTICLE?

Krupnov V.A., Krupnova O.V. Approaches to improve wheat grain quality: breeding for falling number. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii – Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2015;19(5):604-612. DOI 10.18699/VJ15.077

Пшеница является одним из основных источников калорий и белка в питании человека. Благодаря своим биологическим особенностям и уникальному качеству зерна она стала самым распространенным хлебным растением в мире, в том числе и в России. Мировое производство пшеницы превышает 650 млн т в год, и потребности в зерне непрерывно возрастают (FAO, 2010). Во многих странах и также в России в посевах озимой и яровой пшеницы господствуют краснозерные сорта, но самым высоким спросом пользуется белое зерно, которое дает максимальный, высокий выход муки, позволяет получать различные виды макаронных изделий высокого качества, оно также более пригодно для использования в целом виде, что весьма полезно для здоровья человека. Уместно отметить, что в Нижнем Поволжье РФ и прилегающих регионах с 1930 до 1970-х гг. прошлого века вместо краснозерных возделывали белозерные сорта яровой мягкой пшеницы, среди них такие «сорта-миллионеры», как Саррубра (1,3 млн га в 1938 г.), Альбидум 43 (6,2 млн га в 1960 г.), Саратовская 210 (1,5 млн га в 1967 г.), Саратовская 38 (0,76 млн га в 1967 г.) (Мамонтова, 1980). Однако из-за возрастания риска ПП вместо белозерных теперь выращивают краснозерные сорта яровой и озимой пшеницы.

В годы с неблагоприятной погодой (дожди, росы, холод) в период налива зерна и уборки урожая страдают и многие краснозерные сорта, для этого достаточно небольшого количества осадков (около 10–15 мм), особенно при медленном их выпадении (Mares, Mrgva, 2014). Симптомы прорастания – разрыв оболочка в области зародыша, сморщивание и обесцвечивание семени, а затем появление корешка и побега. В процессе прорастания разрушается крахмал, деградируют белки и другие вещества, ухудшаются физические и технологические свойства зерна (проблемы размол, размягчение и липкость теста, снижение объема и крошение выпекаемого хлеба и т. д.) (Козьмина, 1976; Fu et al., 2014). Кроме того, в проросшем зерне повышается концентрация свободного аспарагина, что неблагоприятно для здоровья человека (Simsek et al., 2014).

Разрушение крахмала в эндосперме в результате активности фермента альфа-амилазы может происходить и без признаков видимого прорастания зерна (Mares, Mrgva, 2008), что важно учитывать как при хранении зерна, так и его использовании в мукомольной, хлебопекарной и других отраслях производства.

В ряде стран ведется учет потерь от ПП, например, в Канаде они составляют около 100 млн долларов в год (DePauw et al., 2012). К сожалению, об аналогичных исследованиях в Российской Федерации нам не известно. Однако как в европейской, так и в азиатской части Российской Федерации неблагоприятная погода в предуборочный период – далеко не редкость (например, в 2013, 2014 гг.).

Наиболее простым, быстрым и надежным методом определения качества зерна является измерение числа падения на приборе «Falling Number», предложенном свыше полувека назад Хагбергом (Hagberg, 1960) и усовершенствованном Пертеном (Pertten, 1964). Метод основан на способности альфа-амилазы гидролизовать крахмал до декстринов. Чем выше активность альфа-амилазы в су-

спензии, тем быстрее и ниже опускается шток-мешалка в пробирке прибора, что выражается в секундах. Низкое ЧП свидетельствует о высокой активности альфа-амилазы.

В Российской Федерации, согласно ГОСТ 52554-2006, у зерна первого и второго класса ЧП должно быть не ниже 200 с, при этом допускается до 5 % проросшего зерна «в зерновой примеси». Единичные проросшие зерна могут быть даже при ЧП в диапазоне от 200 до 300 с. В таком крупном экспортере зерна, как Австралия, программами предусмотрено создание сортов со средним значением ЧП не ниже 350 с (Ellis et al., 2012), а в Канаде – 400 с и более (DePauw et al., 2012).

Повышение требований к генетическому потенциалу сортов по ЧП возникло не случайно. Колебания климата и связанное с этим возрастание непредсказуемости погоды дают основание предполагать возрастание риска ПП и низкое ЧП (Flintham et al., 2011). Между тем, например, в Поволжье за 100 лет научной селекции какого-либо сдвига в уровне УкПП и ЧП у озимой пшеницы не произошло: у новых сортов они такие же низкие, как у старых (Крупнова, Свистунов, 2014), хотя потенциал продуктивности повышен значимо (Прянишников и др., 2009).

Факторы стабильности высокого числа падения

Значение признака ЧП зависит как от генотипа, так и от условий внешней среды в предуборочный период. В условиях «комфорта» многие сорта обычно показывают высокий уровень ЧП (свыше 350–400 с). В условиях, провоцирующих прорастание (активность альфа-амилазы), различия между сортами/линиями по ЧП возрастают, при этом у восприимчивых к прорастанию ЧП может снижаться до минимума (60 с). В селекционной практике все изучаемые генотипы нередко условно разбивают на три группы: низкое ЧП (ниже 150–200 с), среднее (200–350 с) и высокое (выше 350 с) (Dencic et al., 2013).

Главные причины снижения ЧП: 1) отсутствие у сортов устойчивости к прорастанию в дождливую погоду в предуборочный период и 2) наличие у сортов так называемых дефектных генов, повышающих уровень активности альфа-амилазы в середине процесса созревания зерна без видимых признаков прорастания, несмотря на отсутствие дождя (LMA, late maturity α -amylase) (Lun et al., 2001; Barrero et al., 2013).

Основным источником энергии для прорастания служит крахмал, содержание которого в зерне до 70 %, он состоит из двух фракций: амилопектин (75 %) и амилоза (25 %). Деградация крахмала происходит в результате синергизма различных амилотических ферментов (Whan et al., 2014), среди которых наиболее важную роль играет альфа-амилаза (EC 3.2.1.1, α -1,4-glucanohydrolase). Идентифицирован ряд изоформ альфа-амилазы (Barrero et al., 2013). Высокий уровень ферментов контролируется семейством *a-Amy-1*-генов, локализованных на длинных плечах хромосом 6-й группы (6A, 6B, 6D) (McIntosh et al., 2008).

В природе вступление созревающих семян в покой является важным признаком приспособления растений к окружающей среде – выживание наступления благоприятных условий (Finch-Savage, Leubner-Metzger, 2006). Индукция и реализация покоя семян связаны с экспрессией многих

генов и их взаимодействием с факторами внешней среды (температура, вода и др.), одни гены контролируют созревание семян, другие – вступление в покой, его глубину и продолжительность, третьи – выход из покоя (Graeber et al., 2012). В регулировании покоя семян важную роль играют транскрипционные факторы, абсцизовая кислота (АБК), гиббереллин (ГК), жасмонат и другие гормоны (Barrero et al., 2013; Jacobsen et al., 2013). Ключевым детерминантом покоя является АБК, роль этого и других гормонов в УкПП нуждается в дальнейшем изучении (Kondhare et al., 2012; Mares, Mrva, 2014).

Давно замечено, что у краснозерных сортов УкПП, как правило, выше, чем у белозерных, и эта способность может зависеть от дозы генов, контролирующей окраску зерна (Nilsson-Ehle, 1914, по: Хлесткина, 2012). Краснозерность контролируют доминантные аллели, а белозерность – рецессивные аллели *R*-генов, локализованные на длинных плечах хромосом третьей группы: *R-A1* (прежнее название *R2*) – на 3AL, *R-B1*(*R3*) – на 3BL и *R-D1*(*R1*) – на 3DL (McIntosh et al., 2008). Доминантные *R*-аллели представляют собой Муб-подобные факторы транскрипции, регулирующие экспрессию генов биосинтеза флавоноидов *Chs*, *Chi*, *F3h* и *Dfr* (Himi et al., 2005, 2011; Хлесткина, 2012). Положительная роль окраски зерна в УкПП подтверждается исследованиями на почти изогенных линиях, мутантах (Warner et al., 2000; Himi et al., 2002), трансгенных растениях (Liu et al., 2013), однако молекулярные механизмы этого явления не ясны.

На расстоянии примерно 30 сМ от *R*-генов локализованы три *Vp-1*-гена-гомеолога – *Vp-A1*, *Vp-B1* и *Vp-D1* (или *TaVp-A1*, *TaVp-B1* и *TaVp-D*) (Bailey et al., 1999), которые, с одной стороны, ускоряют созревание семян, с другой – репрессируют их прорастание у различных видов растений (McCarty et al., 1991; Hoecker et al., 1995; Hollung et al., 1997; Jones et al., 1997; Bailey et al., 1999; Carrari et al., 2001; De Laethauwer et al., 2012).

У мягкой пшеницы установлен множественный аллелизм *Vp-1*-генов (Yang et al., 2007; Xia et al., 2009; Chang et al., 2010; Yang et al., 2014a). Периоды покоя семян и УкПП наиболее тесно ассоциированы с рядом аллелей *Vp-1B* (Xia et al., 2009; Chang et al., 2010), а также с *Vp-1A*-локусом (Chang et al., 2011). Период покоя семян и УкПП можно улучшить путем встраивания в хромосому пшеницы *Vp-1*-генов от овсяга (*Avena fatua*) (McKibbin et al., 2002) или кукурузы (*Zea mays*) (Huang et al., 2012). Известны и другие поисковые подходы к повышению УкПП, например, использование мутантов с гиперчувствительностью к АБК (Schramm et al., 2013).

В последние десятилетия, благодаря использованию ДНК-технологий и статистических методов, значительно расширилось изучение генетической природы УкПП и ЧП. К настоящему времени гены/локусы (QTLs/QPhs), ассоциированные с УкПП, идентифицированы и маркированы на всех хромосомах (Крупнов и др., 2010; Tyagi, Gupta, 2012). Большинство из этих локусов являются минорными, они характеризуются весьма малым (менее 10 %) вкладом в изменчивость и сильной зависимостью от внешней среды. Мета-анализ 15 различных популяций, состоящих из рекомбинантных инбредных линий (9), удвоенных гаплоидов (5) и беккроссов (1), показал 8 *MQPhs*, в том

числе на хромосомах 3A (2 *MQTL*), 3B (3 *MQTL*), 3D (2 *MQTL*) и 1 *MQTL* на хромосоме 4A (Tyagi, Gupta, 2012). У озимой белозерной мягкой пшеницы Rio Blanco основной *QPhs.pseru-3AS* локализован с пшеничным гомологом MOTHER OF FLOWERING TIME-подобным геном (обозначен как *TaPHS1*), который является критическим регулятором УкПП (Liu et al., 2013).

Во многих исследованиях фенотипирование производилось без измерения ЧП, поэтому информации о генетическом разнообразии пшеницы по названному признаку гораздо меньше. Прежде всего, практический интерес представляет вопрос об ассоциации между ЧП и *QTLs/QPhs*. В ДН популяции комбинации RL4452/AC Domain (оба имеют красное зерно) на хромосоме 4B идентифицирована ассоциация QTLs, контролирующей ЧП (*QFN.crc-4B*), индекс прорастания (*QGI.crc-4B*) и индекс прорастания зерна в колосе (*QSI.crc-4B*), каждый из которых объясняет вклад в фенотипическую изменчивость признака ЧП (22 %), GI (67 %) и SI (26 %) соответственно (Rasul et al., 2009). В ДН популяции комбинации AC Domain (красное зерно)/White-RL4137 (белое зерно) установлена ассоциация ЧП с двумя QTLs на хромосомах 3BL (*QFN.crc-3B*) и 3DL (*QFN.crc-3D*) с аддитивным взаимодействием (Fofana et al., 2009).

Изучение коллекции из 110 белозерных образцов твердозерной яровой мягкой пшеницы в пяти условиях внешней среды с использованием ассоциативного картирования показало зависимость количества идентифицированных *QFN* от условий выращивания растений (Zhang et al., 2014a).

Использование в селекции мягкой пшеницы генов/транслокаций от различных сородичей в ряде случаев сопровождается расширением генетической изменчивости как по УкПП (Gatford et al., 2002), так и по ЧП (Крупнова, 2009).

На ЧП могут влиять азотное удобрение (Kindred et al., 2005; Knapowski, 2009), фунгициды (Dimmock, Gooding, 2002; Gooding, 2007), эпифитотии возбудителей болезней – *Puccinia* spp., *Septoria tritici* (Gooding, 2007), *Pyrenophora tritici-repentis* (Died.) Drechs.(*Ptr*) (Fox et al., 2003), *Fusarium culmorum* и других видов (Gartner et al., 2008; Wang et al., 2008; Siuda et al., 2010), *Rhizoctonia cerealis* (Lemańczyk, Kwaśna, 2013). Повреждение зерна вредными клопами значительно снижает всхожесть семян, реологические свойства муки и семолины (Васильчук, 2001), ЧП (Mousa, 2011). Установлено отрицательное влияние на ЧП почернения зародыша у белозерных и краснозерных генотипов (Clarke et al., 2004; Biddulph et al., 2008; Крупнова, 2009).

В ряде публикаций сообщается о взаимосвязи ЧП с размером зерновки (Evers et al., 1995; Clarke et al., 2004; Kindred et al., 2005; Wang et al., 2008; Farrell, Kettlewell, 2009; Крупнова, 2010; Gooding et al., 2012), содержанием белка в зерне (Васильчук, 2001; Every et al., 2002; Johansson, 2002; Gooding et al., 2003; Pasha et al., 2007; Wang et al., 2008; Крупнова, 2009). На УкПП влияют степень закрытия цветка, плотность прилегания чешуй к семени, остистость колоса, угол наклона колоса, восковой налет на колосковых чешуях (King, Richards, 1984), содержание ингибиторов прорастания в колосковых стер-

женьках (Коваль и др., 2001; Gatford et al., 2002). Поэтому определение индекса прорастания семян в чашках Петри дополняют анализом прорастания семян в колосе (в лабораторных условиях или в поле) (King, Richards, 1984; Кнох et al., 2012), а также определением числа падения по Хагбергу (De Pauw et al., 2012). На всхожесть семян могут влиять различные абиотические и биотические стрессоры (Singh et al., 2009), механическое повреждение семян при обмолоте и условия хранения семян или необмолоченных колосьев.

Ущерб от активности альфа-амилазы в конце созревания семян

Поздняя альфа-амилаза (late maturity α -amylase, LMA, в Англии она называется premature α -amylase, PMA) представляет собой резкое повышение (pI) содержания альфа-амилазы на 20-й–35-й день после цветения, что определяется методом ELISA (enzyme-linked immunosorbent assay) (Barrero et al., 2013). Предполагается, что LMA представляет собой, скорее, синдром доместикиации и селекции, чем обычное явление у прародителей культивируемой пшеницы (Barrero et al., 2013). Скрининг образцов из Австралии, Англии, Германии, Китая и других стран свидетельствует о довольно частой встречаемости LMA в сортах и образцах как мягкой, так и твердой пшеницы, а также в гексаплоидных синтетиках, например *T. durum/Aegilops tauschii* (Mrva et al., 2009). Не исключено наличие LMA-дефекта также в сортах яровой мягкой пшеницы, возделываемых в Казахстане (Мамытова и др., 2014).

В отличие от обычного, видимого, ПП у LMA-генотипов зерно внешне здоровое, и повышение уровня (pI) содержания α -амилазы наблюдается в алейроновом слое без видимых признаков прорастания семян (Mares, Mrva, 2008; Flintham et al., 2011), даже при отсутствии дождей. Активность α -амилазы в алейроне индуцируется либо похолоданием (до 10–13 °C), либо резким перепадом температуры воздуха в названный период чувствительности (Farrell, Kettlewell, 2008). Предполагается, что фенотип LMA – это частичный/неполный эффект гиббереллина в сильно изменяющейся гормональной среде (Barrero et al., 2013), однако биохимические и молекулярные механизмы LMA нуждаются в изучении (Kondhare et al., 2012; Barrero et al., 2013; Farrell et al., 2013).

LMA может быть конститутивной (экспрессия стабильная) и стохастической (экспрессия нестабильная), при которой высокий уровень альфа-амилазы встречается не во всех зернах (Mares, Mrva, 2008; Flintham et al., 2011), с различным распространением от алейрона. Генетический контроль LMA не зависит от генетического контроля обычного ПП, вызванного дождливой погодой (Flintham et al., 2011; Mares, Mrva, 2014), хотя встречаются случаи ассоциации QTLs, контролирующих LMA и ПП.

На экспрессию LMA влияют R-гены (Flintham et al., 2011), *Rht*-гены (Mrva, Mares, 1996; Farrell, Kettlewell, 2008; Mares, Mrva, 2008), T1BL.1RS-транслокация (Mrva, Mares, 1996; Gobaa et al., 2008). Конститутивная LMA чаще встречается у высокорослых сортов, содержащих T1BL.1RS-транслокацию или такие гены низкорослости, как *Rht8*, которые чувствительны к ГК (Mrva et al., 2008). У *Rht-B1b*, *Rht-D1b* генотипов конститутивная LMA встре-

чается лишь при стечении определенных обстоятельств (температура, дефицит воды) (Mrva, Mares, 2001b; Mrva et al., 2008). Известны сообщения о том, что в некоторых LMA-генотипах T1BL.1RS-транслокация повышает экспрессию альфа-амилазы независимо от присутствия *Rht-D1b* (Farrell et al., 2013), тогда как в других такого взаимодействия между этими двумя генетическими факторами не наблюдалось (Mohler et al., 2014). Ранее отмечалась значимая негативная взаимосвязь между ПП и массой 1000 зерен, не исключено негативное влияние крупности зерна также на LMA (Farrell, Kettlewell, 2009).

LMA наследуется как рецессивный признак и контролируется высокозначимым QTL на 7BL и рядом других менее значимых QTLs (Mrva, Mares, 2001b; Mares, Mrva, 2008; Mrva et al., 2008; Emebiri et al., 2010; Tan et al., 2010; Flintham et al., 2011).

В условиях внешней среды, свободных от ПП, анализ трех популяций озимой мягкой пшеницы показал разное количество QTL, контролирующих ЧП, с варьированием от 1 до 8. В популяции Dream/Lynx они были локализованы на хромосомах T1BL.1RS, 6B и 7B, в популяции Bussard/W332-84 – на 4A, 5B и 7B, а в популяции AUB469511/Format – на T1BL.1RS, 4D и 7B (Mohler et al., 2014). Однако общим для всех трех популяций оказался QTL на длинном плече хромосомы 7B, вблизи от QTL, контролирующего высокую изоэлектрическую точку содержания альфа-амилазы (Mohler et al., 2014). Авторы отмечают также значимое влияние на ЧП T1BL.1RS-транслокации и гена *Rht-D1* в популяциях комбинаций Dream/Lynx и BAUB469511/Format. В обеих популяциях *Rht-D1* без T1BL.1RS-транслокации или в ее присутствии положительно влияет на ЧП (Mohler et al., 2014). Предполагается, что QTL на хромосомах 3B и 7B контролируют как УкПП, так и LMA (Cabral et al., 2014). В независимых испытаниях подтверждена локализация PhsQTLs на хромосомах 1A, 2D, 3A (2 loci), 3B, 3D, 4A (2 loci), 4D, 5D (2 loci) и 7B, а также PMA QTLs – на хромосомах 1B, 4D, 5D, 6A, 7B и 7D. Эти QTLs для ПП и LMA/PMA локализованы в отдельных локусах во всех случаях (за исключением *QPma* и *QPhs*-локусов на 4A и 5D, где возможно совпадение) (Flintham et al., 2011). Многие из генов/локусов нуждаются в валидации в различном генетическом окружении и в условиях не только типичной, но и экстремальной среды (Flintham et al., 2011). Установлено значимое различие между аллелями ГК-нечувствительного *Rht-1* гена по влиянию на LMA экспрессию (Tan et al., 2013).

Подходы к селекции

Каждый селекционный цикл начинается с выбора источников нужных признаков и создания генетической изменчивости для последующего отбора целевых генотипов. Изучение старых и современных сортов, а также коллекционных образцов мягкой и твердой пшеницы мировой коллекции свидетельствует о том, что, несмотря на «издержки» одомашнивания, в зародышевой плазме этих видов сохранилось значительное генетическое разнообразие по УкПП, которое используется в практической селекции (Paterson et al., 1989; Lohwasser et al., 2005; Mares et al., 2005; Mori et al., 2005; Ogonnaya et al., 2007; Fofana

et al., 2008; Liu, Bai, 2010; Беспалова и др., 2012; Мартынов, Добротворская, 2012; Добротворская, Мартынов, 2013; Yang et al., 2014a, b).

Практика показывает, что «сортообразующей» способностью обладает далеко не каждый образец. Например, в Канаде в селекции краснозерной и белозерной яровой мягкой пшеницы лучшими донорами УкПП и ЧП оказались сорта AC Domain, AC Majestic, линия RL4137 (De Pauw et al., 2012). Интересно, что названные и многие другие канадские сорта и экспериментальные линии эту замечательную способность унаследовали от бразильского сорта Frontana (Campbell, Czarnecki, 1981; De Pauw et al., 2009; Singh et al., 2012). С помощью микросателлитных маркеров канадские сорта и линии разбиты в кластеры и подкластеры, различающиеся по УкПП (Fofana et al., 2008).

В Австралии донорами УкПП стали AUS1408 (белозерный ландрас из Южной Африки, содержащий основной *QPhs* на хромосоме 4A), AUS1490 и др. (Mares et al., 2005); в США – сорт Rio Blanco – для улучшения белозерной озимой мягкой пшеницы (Graybosch et al., 2013). В Поволжье среди краснозерных сортов яровой мягкой пшеницы высокий уровень УкПП показывают сорта Л503, Добрыня (Л1089), линии Л2032 и Л2033 (Крупнов и др., 2012).

Прямой отбор на УкПП в полевых условиях крайне затруднителен даже в дождливые сезоны из-за влияния на этот признак, во-первых, различий между сортами/линиями и между колосьями одного растения по фенологии, во-вторых, взаимодействия между генотипом и средой (Biddulph et al., 2007; Gerjets et al., 2010; De Pauw et al., 2012; Ikić et al., 2012). Более эффективна оценка сортов и линий в искусственных условиях. Для исследований используют колосья одной даты созревания (достижение физиологической спелости). После высушивания и обмолаота определяют индекс прорастания (germination index, GI), в ряде случаев у семян учитывают также процент прорастания (percent germination, PG) (Lunn et al., 2001), устойчивость к прорастанию (germination resistance, GR) (Gordon, 1971; Knox et al., 2012), число падения (De Pauw et al., 2012). Для того чтобы оценить влияние на УкПП морфофизиологических признаков колоса, определяют индекс прорастания семян в колосе (sprouting index, SI) в лабораторных условиях или в поле (Paterson et al., 1989; Anderson et al., 1993; Trethowan, 1995; Humphreys, Noll, 2002; De Pauw et al., 2012). Если сразу после сушки семена не прорастают, во избежание выхода из покоя их хранят при температуре –20 °C (Nyachiro et al., 2002).

Для того чтобы избавиться от дефектных генов-детерминантов синдрома LMA/PMA, каждый новый цикл селекции важно начинать со скрининга родителей и более ранних поколений гомозиготных потомков. Скрининг проводится в условиях холода (около 12 °C) примерно в середине периода налива зерна (Farrell, Kettlewell, 2008; Mares, Mrva, 2008; Kondhare et al., 2012). Поскольку такие условия не каждый год встречаются в поле, оценку реакции сортов и линий на шок холодом можно провести на созревающих растениях в теплице (Mrva, Mares, 2001a; Farrell, Kettlewell, 2008; Kondhare et al., 2012) или на побегах, срезанных в поле (Mrva, Mares, 2001a).

Как прежде, так и сейчас проблема УкПП и ЧП наиболее успешно решается в селекции краснозерных сортов. Анализ данных о 1422 сортообразцах мягкой пшеницы показал тесную ассоциацию УкПП не только с окраской зерновки, но также и с устойчивостью к фузариозу колоса (Мартынов, Добротворская, 2012). И это, видимо, неслучайно: чем суровее предуборочный период (дожди, холод), тем острее проблема селекции на сочетание УкПП с устойчивостью к фузариозу колоса. Предполагается, что у твердой пшеницы QTL, контролирующей устойчивость к фузариозу колоса (QTLFHB) (DArT маркеры *wPt-2885*, *wPt-6910* и *wPt-7400*) (Ghavami et al., 2011), ассоциирован с *QPhs.spa-5B* (Singh et al., 2014). Кроме доминантных *R*-аллелей, в повышении уровня УкПП определенную положительную роль играют ГК-нечувствительные аллели *Rht1*. Однако эти аллели могут использоваться только в тех регионах, где они не оказывают отрицательного влияния на продуктивность и адаптивность пшеницы. И в селекции краснозерных сортов немало проблем. Во-первых, отбор по степени окрашивания зерна еще не означает объединения в одном генотипе всего полного набора *R*-генов и повышения уровня УкПП, во-вторых, не все сорта и линии, содержащие полный набор доминантных *R*-аллелей, характеризуются высоким уровнем УкПП.

К настоящему времени среди идентифицированных и маркированных преобладают гены/QTLs, контролирующие относительно простые признаки (устойчивость к различным болезням, реакция на фотопериод, низкорослость, качество зерна и др.) (Леонова, 2013; Хлесткина, 2013). Некоторые из этих генов/QTLs клонированы и имеют функциональные маркеры, позволяющие различать аллели в локусах (Liu et al., 2012; Liu et al., 2014). Показана возможность эффективного использования MAS (marker-assisted selection) или MAB (marker-assisted breeding) в селекции на устойчивость к патогенам, качество зерна и другие признаки (Vida et al., 2009; Dakouri et al., 2010; Randhawa et al., 2013).

Однако в селекции пшеницы на УкПП и ЧП использовать ДНК-технологии гораздо труднее. Это связано, с одной стороны, с более сложной природой признаков покоя семян и УкПП, с другой – с такими лимитирующими факторами, как ограниченный набор функциональных и тесно сцепленных диагностических маркеров, зависимость эффекта QTL от генетической среды, сильное взаимодействие QTL с внешней средой (Liu et al., 2014). Для того чтобы в селекции на УкПП опираться на MAS, необходимо, во-первых, иметь подтверждение (валидация) ассоциации «маркер–признак» в разных генофонах и разных средах, во-вторых, сосредоточиться на важнейших локусах, которые с помощью молекулярных маркеров можно контролировать в процессе селекции (Randhawa et al., 2013; Zhang et al., 2014a, b). Этим требованиям наиболее полно удовлетворяет основной QTL (основной *Phs1* ген) на хромосоме 4AL как у краснозерных, так и белозерных сортов (Kato et al., 2001; Flintham et al., 2002; Mares et al., 2005; Mori et al., 2005; Torada et al., 2008; Flintham et al., 2011; Singh et al., 2012). Известны также сообщения о валидации основных QTL на 3AS (Osa et al., 2003; Mori et al., 2005) и 2B (Muncvold et al., 2009; Chao et

al., 2010). Тонкое картирование на 2В *QPhs.cnl-2B.1* показало, что он представляет собой сцепление двух локусов с разным вкладом в УкПП (Somyong et al., 2014). С учетом особенностей QTL (основной *Phs1* ген) на хромосоме 4A1 и его тесной ассоциации с *Xbarc170* в Канаде он признан одним из ценнейших в селекции на УкПП краснозерных и белозерных сортов, кроме того, большое внимание уделено валидации локусов УкПП на хромосомах 1A, 1B, 5A и 7A (Randhawa et al., 2013).

В практической селекции на УкПП и ЧП весьма важен размер популяций F_2 в каждой комбинации скрещиваний (De Pauw et al., 2012), так как отбор должен быть не просто на УкПП и ЧП, а на сочетании этих генетически сложных признаков со всеми другими, не менее сложными, признаками (продуктивность, устойчивость к полеганию, толерантность/устойчивость к абн- и биострессорам). Одним из путей решения этой проблемы и избавления от обременительной работы по пересеву и изучению расщепляющихся F_2 – F_5 поколений и сокращению срока создания (примерно на 2–3 года) новых сортов являются получение на растениях F_1 гаплоидов и перевод их на диплоидный уровень (doubled haploid, DH) в сочетании с использованием ДНК-технологий (Randhawa et al., 2013). Несомненно, повышение надежности молекулярных маркеров в предсказании результатов отбора во всем селекционном цикле, начиная от подбора пар для гибридизации и заканчивая мультилокационными испытаниями новых линий, ДНК-технологии станут важнейшим инструментом в повышении эффективности селекции (Леонова, 2013; Хлесткина, 2013).

В последние десятилетия достигнут прогресс в понимании генетических, биохимических и молекулярных механизмов УкПП и ЧП, идентификации, локализации и маркировании основных и минорных *QPhsR* и *QFN*, определении вклада каждого из них в уровень УкПП и ЧП у краснозерных и белозерных сортов в разных условиях внешней среды. Усовершенствованы методы измерения УкПП и ЧП, показано значение использования разных методов в раскрытии и расчленении такого генетически сложного признака, как УкПП, и его контекст-зависимости. Сокращены сроки интрогрессии желательных аллелей от неадаптивных источников в зародышевую плазму улучшаемых популяций. Заложены основы для генетически более обоснованного подбора источников/доноров УкПП и ЧП и создания более ценных гибридных популяций, пирамидирования аллелей, а также более эффективного отбора из популяций искомых потомств с помощью функциональных или тесно сцепленных молекулярных маркеров. По мере увеличения финансирования, совершенствования ДНК-технологий, удешевления фенотипирования и генотипирования, повышения воспроизводимости результатов исследования во всех звеньях селекционного цикла роль MAS в селекции пшеницы, несомненно, будет возрастать. Это позволит сократить сроки и удешевить создание новых сортов, которые должны наиболее полно отвечать современным требованиям производства пшеницы.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

- 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.
- Васильчук Н.С. Селекция яровой твердой пшеницы. Саратов, 2001.
- Добротворская Т.В., Мартынов С.П. Сравнительный генеалогический анализ сортов яровой пшеницы Поволжья и Северной Америки, различающихся по устойчивости к предуборочному прорастанию. Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. СПб.: ВИР, 2013;173:83-90.
- Коваль С.Ф., Коваль В.С., Шаманин В.П. Изогенные линии пшеницы. Омск: Омскбланкиздат, 2001.
- Козьмина Н.П. Биохимия зерна и продуктов его переработки. М., 1976.
- Крупнов В.А., Антонов Г.Ю., Дружин А.Е., Крупнова О.В. Устойчивость к предуборочному прорастанию яровой мягкой пшеницы с *6Agi(6D)*-хромосомой от *Agropyron intermedium*. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2012;16(2):444-450.
- Крупнов В.А., Сибикеев С.Н., Крупнова О.В. Генетический контроль покоя и устойчивости к предуборочному прорастанию семян у пшеницы. С.-х. биология. 2010;3:3-16.
- Крупнова О.В. Влияние года, Lg-транслокаций и почернения зародыша на число падения у сортов и линий яровой мягкой пшеницы. Сб. матер. регион. науч.-практ. конф. Саратов, 26–27 февр. 2009;1:135-143.
- Крупнова О.В. Взаимосвязь между массой зерна и числом падения у яровой мягкой пшеницы. Докл. РАСХН. 2010;5:3-5.
- Крупнова О.В., Свистунов Ю.С. Устойчивость к предуборочному прорастанию и число падения у озимой мягкой пшеницы в Поволжье. Докл. РАСХН. 2014;5:3-6.
- Леонова И.Н. Молекулярные маркеры: использование в селекции зерновых культур для идентификации, интрогрессии и пирамидирования генов. Вавиловский журнал генетики селекции. 2013;17:314-325.
- Мамонтова В.Н. Селекция и семеноводство яровой пшеницы: Избр. тр. М., 1980.
- Мамытова Н.С., Кузовлев В.А., Хакимжанов А.А., Фурсов О.В. Вклад различных изоферментов α -амилазы товарного зерна яровой пшеницы в формирование величины числа падения. Прикл. биохим. и микробиология. 2014;50(5):533-540.
- Мартынов С.П., Добротворская Т.В. Устойчивость мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) к предуборочному прорастанию: Анализ ассоциаций. Генетика. 2012;48(10):1142-1152.
- Прияшников А.И., Ляшева С.В., Заворотина А.Д., Батищев Ю.П., Уварова В.В., Ларионова Н.Ю., Сергеева А.И. Перспективные сорта озимой пшеницы НИИСХ Юго-Востока. Сб. науч. тр. ГНУ НИИСХ Юго-Востока Россельхозакадемии. Саратов, 2009.
- Хлесткина Е.К. Гены, детерминирующие окраску различных органов пшеницы. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2012;16:202-216.
- Хлесткина Е.К. Молекулярные маркеры в генетических исследованиях и в селекции. Вавиловский журнал генетики селекции. 2013;17:1044-1054.
- Anderson J.A., Sorrells M.E., Tanksley S.D. RFLP Analysis of genomic regions associated with resistance to preharvest sprouting in wheat. Crop Sci. 1993;33:453-459.
- Bailey P.C., McKibbin R.S., Lenton J.R., Holdsworth M.J., Flinham J.E., Gale M.D. Genetic map locations for orthologous Vp1 genes in wheat and rice. Theor. Appl. Genet. 1999;98:281-284.
- Barrero J.M., Mrva K., Talbot M.J., White R.G., Taylor J., Gubler F., Mares D.J. Genetic, hormonal, and physiological analysis of late maturity alpha-amylase in wheat. Plant Physiol. 2013;161:1265-1277.

- Biddulph T.B., Plummer J.A., Setter T.L., Mares D.J. Influence of high temperature and terminal moisture stress on dormancy in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Field Crops Res.* 2007;103:139-153.
- Biddulph T.B., Plummer J.A., Setter T.L., Mares D.J. Seasonal conditions influence dormancy and preharvest sprouting tolerance of wheat (*Triticum aestivum* L.) in the field. *Field Crops Res.* 2008;107:116-128.
- Cabral A.L., Jordan M.C., McCartney C.A., You F.M., Humphreys D.G., MacLachlan R., Pozniak C.J. Identification of candidate genes, regions and markers for pre-harvest sprouting resistance in wheat (*Triticum aestivum* L.). *BMC Plant Biol.* 2014;14:340.
- Campbell A.B., Czarnecki E. Columbus hard red spring wheat. *Can. J. Plant Sci.* 1981;61:147-148.
- Carrari F., Perez-Flores L., Lijavetzky D., Enciso S., Sanchez R., Benech-Arnold R., Iusem N. Cloning and expression of a sorghum gene with homology to maize vp1. Its potential involvement in pre-harvest sprouting resistance. *Plant Mol. Biol.* 2001;45:631-640.
- Chang C., Zhang H.P., Feng J.M., Yin B., Si H.Q., Ma S.X. Identifying alleles of Viviparous-1 associated with pre-harvest sprouting in micro-core collections of Chinese wheat germplasm. *Mol. Breeding.* 2010;25:481-490.
- Chang C., Zhang H.P., Zhao Q.X., Feng J.M., Si H.Q., Lu J., Ma C.X. Rich allelic variations of Viviparous-1A and their associations with seed dormancy/pre-harvest sprouting of common wheat. *Euphytica.* 2011;179:343-353.
- Chao S., Xu S.S., Elias E.M., Faris J.D., Sorrells M.E. Identification of chromosome locations of genes affecting preharvest sprouting and seed dormancy using chromosome substitution lines in tetraploid wheat (*Triticum turgidum* L.). *Crop Sci.* 2010;50:1180-1187.
- Clarke M.P., Gooding M.J., Jones S.A. The effects of irrigation, nitrogen fertilizer and grain size on Hagberg falling number, specific weight and blackpoint of winter wheat. *J. Sci. Food Agric.* 2004;84:227-236.
- Dakouri A., McCallum B.D., Walichnowski A.Z., Cloutier S. Fine-mapping of the leaf rust Lr34 locus in *Triticum aestivum* (L.) and characterization of large germplasm collections support the ABC transporter as essential for gene function. *Theor. Appl. Genet.* 2010;121:373-384.
- De Laethauwer S., Reheul D., De Riek J., Haesaert G. *Vp1* expression profiles during kernel development in six genotypes of wheat, triticale and rye. *Euphytica.* 2012;188:61-70.
- Dencic S., De Pauw R., Kobiljski B., Momcilovic V. Hagberg falling number and rheological properties of wheat cultivars in wet and dry preharvest periods. *Plant Prod. Sci.* 2013;16:342-351.
- De Pauw R.M., Clarke F.R., Fofana B., Knox R., Humphreys G., Cloutier S. RL4137 contributes preharvest sprouting resistance to Canadian wheats. *Euphytica.* 2009;168:347-361.
- De Pauw R.M., Knox R.E., Singh A.K., Fox S.L., Humphreys D.G., Hucl P. Developing standardized methods for breeding preharvest sprouting resistant wheat, challenges and successes in Canadian wheat. *Euphytica.* 2012;188:7-14.
- Dimmock J.P.R.E., Gooding M.J. The effects of fungicides on Hagberg falling number and blackpoint in winter wheat. *Crop Protection.* 2002;21:475-487.
- Ellis S., Biddulph B., Young K. Field assessment of pre-harvest sprouting of wheat varieties in Western Australia. http://www.regional.org.au/au/asa/2012/breeding/8413_elliss.htm
- Emebiri L.C., Oliver J.R., Mrva K., Mares D.J. Association mapping of late maturity α -amylase (LMA) activity in a collection of synthetic hexaploid wheat. *Mol. Breeding.* 2010;26:39-49.
- Evers A.D., Flintham J., Kotecha K. Alpha-amylase and grain-size in wheat. *J. Cereal Sci.* 1995;21:1-3.
- Every D., Simmons L., Al-Hakkak J., Hawkins S., Ross M. Amylase, falling number, polysaccharide, protein and ash relationships in wheat millstreams. *Euphytica.* 2002;126:135-142.
- [FAO] Food and Agriculture Organization, 2010: FAO Statistical Year Book 2010. Rome, Italy.
- Farrell A.D., Kettlewell P.S. The effect of temperature shock and grain morphology on α -amylase in developing wheat grain. *Annals of Botany.* 2008;102:287-293.
- Farrell A.D., Kettlewell P.S. The relationship between grain weight and alpha-amylase in winter wheat: varietal comparison from UK field experiments. *Euphytica.* 2009;168:395-402.
- Farrell A.D., Kettlewell P.S., Simmonds J., Flintham J.E., Snape J.W., Werner P., Jack P.L. Control of late maturity alpha amylase in wheat by the dwarfing gene *Rht-D1b* and genes on the 1B/1R translocation. *Mol. Breeding.* 2013;32:425-436.
- Finch-Savage W.E., Leubner-Metzger G. Seed dormancy and the control of germination. *New Phytologist.* 2006;171:501-523.
- Flintham J., Adlam R., Bassoi M., Holdsworth M., Gale M. Mapping genes for resistance to sprouting damage in wheat. *Euphytica.* 2002;126:39-45.
- Flintham J.E., Holdsworth M.J., Jack P.L., Kettlewell P.S., Phillips A.L. An integrated approach to stabilising Hagberg Falling Number in wheat: screens, genes and understanding. Project report no. 480 submitted to HGCA. 2011.
- Fofana B., Humphreys D.G., Rasul G., Cloutier S., Somers D. Assessment of molecular diversity at QTLs for preharvest sprouting resistance in wheat using microsatellite markers. *Genome.* 2008;51:375-386.
- Fofana B., Humphreys D.G., Rasul G., Cloutier S., Brûlé-Babel A., Woods S., Lukow O.M., Somers D.J. Mapping quantitative trait loci controlling pre-harvest sprouting resistance in a red \times white seeded spring wheat cross. *Euphytica.* 2009;165:509-521. <http://dx.doi.org/10.1007/s10681-008-9766-6>
- Fox S.L., Fernandez M.R., DePauw R.M. Red smudge infection modifies sprouting response in four wheat lines. *Can. J. Plant Sci.* 2003;83:163-169.
- Fu B.X., Hatcher D.W., Schlichting L. Effects of sprout damage on durum wheat milling and pasta processing quality. *Can. J. Plant Sci.* 2014;94:545-553.
- Gartner B.H., Munich M., Kleijer G., Mascher F. Characterization of kernel resistance against Fusarium infection in spring wheat by baking quality and mycotoxin assessments. *Europ. J. Plant Pathol.* 2008;120:61-68.
- Gatford K.T., Hearnden P., Ogbonnaya F.C., Eastwood R.F., Halloran G.M. Novel resistance to pre-harvest sprouting in Australian wheat from the wild relative *Triticum tauschii*. *Euphytica.* 2002;126:67-76.
- Gerjets T., Scholefield D., Foulkes M.J., Lenton J.R., Holdsworth M.J. An analysis of dormancy, ABA responsiveness, afterripening and pre-harvest sprouting in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) caryopses. *J. Exp. Bot.* 2010;61:597-607.
- Ghavami F., Elias E.M., Mamidi S., Ansari O., Sargolzaei M., Adhikari T., Mergoum M., Kianian S.F. Mixed model association mapping for fusarium head blight resistance in Tunisian-derived durum wheat populations. G3 (Bethesda). *Genes Genomes Genet.* 2011;1:209-218.
- Gobaa S., Brabant C., Kleijer G., Stamp P. Effect of the 1BL·1RS translocation and of the *Glu-B3* variation on fifteen quality tests in a doubled haploid population of wheat (*Triticum aestivum* L.). *J. Cereal Sci.* 2008;48:598-603.
- Gooding M.J., Ellis R.H., Shewry P.R., Schofield J.D. Effects of restricted water availability and increased temperature on the grain filling, drying and quality of winter wheat. *J. Cer. Sci.* 2003;37:295-309.
- Gooding M.J. Influence of foliar diseases and their control by fungicides on grain yield and quality in wheat. *Developments in Plant Breeding. Wheat Production in Stressed Environments.* Springer Netherlands. 2007;12:567-581.
- Gooding M.J., Uppal R.K., Addisu M., Harris K.D., Uauy C., Simmonds J.R., Murdoch A.J. Reduced height alleles (*Rht*) and Hagberg falling number of wheat. *J. Cereal. Sci.* 2012;55:305-311.
- Gordon A.G. The germination resistance test – a new test for measuring germination quality of cereals. *Can. J. Plant Sci.* 1971;51:181-183.

- Graeber K., Nakabayashi K., Miatton E., Leubner-Metzger G., Sopen W.J. **Molecular mechanisms of seed dormancy.** *Plant Cell Environ.* 2012;35:1769-1786.
- Graybosch R.A., St Amand P., Bai G. Evaluation of genetic markers for prediction of pre-harvest sprouting tolerance in hard white winter wheats. *Plant Breeding.* 2013;132:359-366.
- Hagberg S. A rapid method for determining alpha-amylase activity. *Cereal Chem.* 1960;37:218-222.
- Himi E., Maekawa M., Miura H., Noda K. Development of PCR markers for Tamyb10 related to R-1, red grain color gene in wheat. *Theor. Appl. Genet.* 2011;122:1561-1576.
- Himi E., Mares D.J., Yanagisawa A., Noda K. Effect of grain colour gene (R) on grain dormancy and sensitivity of the embryo to abscisic acid (ABA) in wheat. *J. Exp. Bot.* 2002;53:1569-1574.
- Himi E., Noda K. Red grain colour gene (R) of wheat is a Myb-type transcription factor. *Euphytica.* 2005;143:239-242.
- Hoecker U., Vasil I.K., Mc Carty D.R. Integrated control of seed maturation and germination programs by activator and repressor functions of Viviparous-1 of maize. *Genes Dev.* 1995;9:2459-2469. DOI: 10.1101/gad.9.20.2459
- Hollung K., Espelund M., Schou K., Jakobsen K.S. Developmental, stress and ABA modulation of mRNA levels for bZip transcription factors and Vp1 in barley embryos and embryo-derived suspension cultures. *Plant Mol. Biol.* 1997;35:561-571.
- Huang T., Qu B., Li H.-P., Zuo D.-Y., Zhao Z.-X., Liao Y.-C. A maize viviparous 1 gene increases seed dormancy and preharvest sprouting tolerance in transgenic wheat. *J. Cereal Sci.* 2012;55:166-173.
- Humphreys D.G., Noll J. Methods for characterization of preharvest sprouting resistance in a wheat breeding program. *Euphytica.* 2002;126:61-65.
- Ikić I., Maričević M., Tomasović S., Gunjača J., Šatović Z., Šarčević H. The effect of germination temperature on seed dormancy in Croatian-grown winter wheats. *Euphytica.* 2012;188:25-34.
- Jacobsen J.V., Barrero J.M., Hughes T., Julkowska M., Taylor J.M., Xu Q., Gubler F. **Roles for blue light, jasmonate and nitric oxide in the regulation of dormancy and germination in wheat grain (*Triticum aestivum* L.).** *Planta.* 2013;238:21-138.
- Johansson E. Effect of two wheat genotypes and Swedish environment on falling number, amylase activities, and protein concentration and composition. *Euphytica.* 2002;126:143-149.
- Jones H.D., Peters N.C.B., Holdsworth M.J. Genotype and environment interact to control dormancy and differential expression of the VIVIPAROUS1 homologue in embryos of *Avena fatua*. *Plant J.* 1997;12:911-920.
- Kato K., Nakamura W., Tabiki T., Miura H., Sawada S. Detection of loci controlling seed dormancy on group 4 chromosomes of wheat and comparative mapping with rice and barley genomes. *Theor. Appl. Genet.* 2001;102:980-985. <http://dx.doi.org/10.1007/s001220000494>
- Kindred D.R., Gooding M.J., Ellis R.H. Nitrogen fertilizer and seed rate effects on Hagberg falling number of hybrid wheats and their parents are associated with α -amylase activity, grain cavity size and dormancy. *J. Sci. Food Agric.* 2005;85:727-742.
- King R.W., Richards R.A. Water uptake in relation to pre-harvest sprouting damage in wheat: ear characteristics. *Aust. J. Agr. Res.* 1984;35:327-336.
- Knapowski T., Ralcewicz M., Barczak B., Kozera W. Effect of nitrogen and zinc fertilizing on bread-making quality of spring triticale cultivated in Noteć Valley. *Polish J. Environ. Stud.* 2009;18(2): 227-233.
- Knox R.E., Clarke F.R., Clarke J.M., Fox S.L., DePauw R.M., Singh A.K. Enhancing the identification of genetic loci and transgressive segregants for preharvest sprouting resistance in a durum wheat population. *Euphytica.* 2012;186:193-206.
- Kondhare K.R., Kettlewell P.S., Farrell A.D., Hedden P., Monaghan J.M. Effects of exogenous abscisic acid and gibberellic acid on pre-maturity- α -amylase formation in wheat grains. *Euphytica.* 2012; 188:51-60.
- Lemańczyk G., Kwaśna H. Effects of sharp eyespot (*Rhizoctonia cerealis*) on yield and grain quality of winter wheat. *Eur. J. Plant Pathol.* 2013;135:187-200.
- Liu S., Bai G. Dissection and fine mapping of a major QTL for pre-harvest sprouting in white wheat Rio Blanco. *Theor. Appl. Genet.* 2010;121:1395-1404. <http://dx.doi.org/10.1007/s00122-010-1396-4> PMID:20607209
- Liu S.Y., Rudd J.C., Bai G., Haley S.D., Ibrahim A.M.H., Xue Q., Hays D.B., Graybosch R.A., Devokota R.A., Amand P.S. Molecular markers linked to important genes in hard winter wheat. *Crop Sci.* 2014;54:1304-1321.
- Liu S., Sehgal S.K., Li J., Lin M., Trick H.N., Yu J., Gill B.S., Bai G. Cloning and characterization of a critical regulator for pre-harvest sprouting in wheat. *Genetics.* 2013;195:263-273.
- Liu Y., He Z., Appels R., Xia X. Functional markers in wheat: current status and future prospects. *Theor. Appl. Genet.* 2012;125:1-10.
- Lohwasser U., Roder M.S., Borner A. QTL mapping of the domestication traits pre-harvest sprouting and dormancy in wheat. *Euphytica.* 2005;143:247-249. <http://dx.doi.org/10.1007/s10681-005-7858-0>
- Lunn G.D., Major B.J., Kettlewell P.S., Scott R.K. Mechanisms leading to excess α -amylase activity in wheat (*Triticum aestivum* L.) grain in the U.K. *J. Cereal Sci.* 2001;33:313-329.
- Mares D., Mrva K. Late-maturity α -amylase: Low falling number in wheat in the absence of preharvest sprouting. *J. Cereal Sci.* 2008; 47:6-17.
- Mares D.J., Mrva K. Wheat grain preharvest sprouting and late maturity alpha-amylase. *Planta.* 2014;240:1167-1178.
- Mares D., Mrva K., Cheong J., Williams K., Watson B., Storlie E., Sutherland M., Zou Y. A QTL located on chromosome 4A associated with dormancy in white- and red-grained wheats of diverse origin. *Theor. Appl. Genet.* 2005;111:1357-1364.
- Mc Carty D.R., Hattori T., Carson C.B., Vasil V., Lazar M., Vasil I.K. The Viviparous-1 developmental gene of maize encodes a novel transcriptional activator. *Cell.* 1991;66:895-905.
- McIntosh R.A., Yamazaki Y., Dubcovsky J., Rogers J., Morris C., Somers D.J., Appels R., Devos K.M. Catalogue of gene symbols for wheat. 2008. <http://www.grs.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/>
- McKibbin R.S., Wilkinson M.D., Bailey P.C., Flintham J.E., Andrew L.M., Lazzeri P.A., Gale M.D., Lenton J.R., Holdsworth M.J. Transcripts of Vp-1 homologues are misspliced in modern wheat and ancestral species. *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 2002;99:10203-10208.
- Mohler V., Albrecht T., Mrva K., Schweizer G., Hartl L. Genetic analysis of falling number in three bi-parental common winter wheat populations. *Plant Breeding.* 2014;133:448-453.
- Mori M., Uchino N., Chono M., Kato K., Miura H. Mapping QTLs for grain dormancy on wheat chromosome 3A and the group 4 chromosomes, and their combined effect. *Theor. Appl. Genet.* 2005;110: 1315-1323.
- Mousa M.A. Effect of infection by sunn of semolina quality parameters of durum wheat. *J. Tikrit Univ. Agr. Sci.* 2011;11(4):422-429.
- Mrva K., Cheong J., Yu B., Law H.Y., Mares D. Late maturity alpha-amylase in synthetic hexaploid wheat. *Euphytica.* 2009;168:403-411.
- Mrva K., Mares D.J. Expression of late maturity α -amylase in wheat containing gibberellic acid insensitivity genes. *Euphytica.* 1996;88: 68-76.
- Mrva K., Mares D.J. Induction of late maturity alpha-amylase in wheat by cool temperature. *Aust. J. Agric. Res.* 2001a;52:477-484.
- Mrva K., Mares D.J. Quantitative trait locus analysis of late maturity alpha-amylase in wheat using the doubled haploid population Cranbrook 3 Halberd. *Aust. J. Agric. Res.* 2001b;52:1267-1273.
- Mrva K., Mares D., Cheong J. Genetic mechanisms involved in late maturity α -amylase in wheat. Eds R. Appels, R. Eastwood, E. Lagudah, P. Langridge, M. MacKay, L. McIntyre, P. Sharp. *Proc. of the 11th Int. Wheat Genetics Symp. Brisbane, Sydney Univ. Press, 2008.*
- Munkvold J.D., Tanaka J., Benschler D., Sorrells M.E. Mapping quantitative trait loci for preharvest sprouting resistance in white wheat. *Theor. Appl. Genet.* 2009;119:1223-1235. <http://dx.doi.org/10.1007/s00122-009-1123-1> PMID:19669633

- Nyachiro J.M., Clarke F.R., DePaw R.M., Knox R.E., Armstrong K.C. Temperature effects on seed germination and expression of seed dormancy in wheat. *Euphytica*. 2002;126:123-127.
- Ogbonnaya F.C., Imtiaz M., De Pauw R.M. Haplotype diversity of pre-harvest sprouting QTLs in wheat. *Genome*. 2007;50:107-118.
- Osa M., Kato K., Mori M., Shindo C., Torada A., Miura H. Mapping QTLs for seed dormancy and the Vp1 homologue on chromosome 3A in wheat. *Theor. Appl. Genet.* 2003;106:1491-1496.
- Pasha I., Anjum F.M., Butt M.S., Sultan J.I. Gluten: Quality prediction and correlation studies in spring wheats. *J. Food Quality*. 2007;30:438-449.
- Paterson A.H., Sorrells M.E., Obendorf R.L. Methods of evaluation for preharvest sprouting resistance in wheat breeding programs. *Can. J. Plant Sci.* 1989;69:681-689.
- Perten H. Application of the falling number method for evaluating alpha-amylase activity. *Cereal Chem.* 1964;41:127-139.
- Randhawa H.S., Asif M., Pozniak C., Clarke J.M., Graf R. J., Fox S.L., Humphreys D.G., Knox R.E., DePauw R.M., Singh A.K., Cuthbert R.D., Hucl P., Spaner D. **Application of molecular markers to wheat breeding in Canada.** *Plant Breeding*. 2013;132:458-471.
- Rasul G., Humphreys D.G., Brûlé-Babel A., Brûlé-Babel A., McCartney C.A., Knox R.E., DePauw R.M., Somers D.J. Mapping QTLs for pre-harvest sprouting traits in the spring wheat cross 'RL4452/AC Domain'. *Euphytica*. 2009;168:363-378.
- Schramm E.C., Nelson S.K., Kidwell K.K., Steber C.M. Increased ABA sensitivity results in higher seed dormancy in soft white spring wheat cultivar 'Zak'. *Theor. Appl. Genet.* 2013;126:791-803.
- Simsek S., Ohm J.B., Lu H., Rugg M., Berzonsky W., Alamri M.S., Mergoum M. Effect of pre-harvest sprouting on physicochemical changes of proteins in wheat. *J. Sci. Food Agric.* 2014;94:205-212.
- Singh R., Hucl P., Baga M., Chibbar R.N. Validation of molecular markers for pre-harvest sprouting resistance in bread wheat. *Cereal Res. Commun.* 2012;40:194-203.
- Singh C.B., Jayas D.S., Paliwal J., White N.D.G. Detection of sprouted and midge-damaged wheat kernels using nearinfrared hyperspectral imaging. *Cereal Chem.* 2009;86:256-260.
- Singh A.K., Knox R.E., Clarke J.M., Clarke F.R., Singh A., DePauw R.M., Cuthbert R.D. Genetics of pre-harvest sprouting resistance in a cross of Canadian adapted durum wheat genotypes. *Mol. Breeding*. 2014;33:919-929.
- Siuda R., Grabowski A., Lenc L., Ralcewicz M., Spychaj-Fabisiak E. Influence of the degree of fusariosis on technological traits of wheat grain. *Int. J. Food Sci. Technol.* 2010;45:2596-2604.
- Somyong S., Ishikawa G., Munkvold J.D., Tanaka G., Benscher D., Cho Y.G., Sorrells M.E. Fine mapping by recombinant backcross populations revealed that a preharvest sprouting QTL on 2B contained two QTLs linked in coupling with different effects on the phenotype. *Theor. Appl. Genet.* 2014;127:1843-1855.
- Tan M.-K., Koval J., Ghalayini A. Novel genetic variants of GA-insensitive *Rht-1* genes in hexaploid wheat and their potential agronomic value. *PLoS ONE*. 2013;8(7):e69690. DOI: 10.1371/journal.pone
- Tan M.-K., Verbyla A., Cullis B., Martin P., **Milgate A.W., Oliver J.R.** Genetics of late maturity α -amylase in a doubled haploid wheat population. *Crop Pasture Sci.* 2010;61:153-161.
- Torada A., Koike M., Ikeguchi S., Tsutsui I. Mapping of a major locus controlling seed dormancy using backcrossed progenies in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Genome*. 2008;51:426-432.
- Trethowan R.M. Evaluation and selection of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) for preharvest sprouting tolerance. *Austral. J. Agric. Res.* 1995;46:463-474.
- Tyagi S., Gupta P.K. Meta-analysis of QTLs involved in pre-harvest sprouting tolerance and dormancy in bread wheat. *Triticeae Genomics Genetics*. 2012;3:9-24. DOI: 10.5376/tgg.2012.03.0002
- Vida G., Gál M., Uhrin A., Veisz O., Syed N.H., Flavell A.J., Wang Z., Bedo Z. Molecular markers for the identification of resistance genes and marker-assisted selection in breeding wheat for leaf rust resistance. *Euphytica*. 2009;170:67-76.
- Wang J.H., Pawelzik E., Weinert J., Zhao Q., Wolf G.A. Factors influencing falling number in winter wheat. *Eur. Food Res. Technol.* 2008;226:1365-1371.
- Warner R.L., Kurdna D.A., Spaeth S.C., Jones S.S. Dormancy in white-grained mutants of Chinese Spring wheat (*Triticum aestivum* L.). *Seed Sci. Res.* 2000;10:51-60.
- Whan A., Dielen A.-S., Mieog J., Bowerman A.F., Robinson H.M., Byrne K., Colgrave M., Larkin P.J., Howitt C.A., Morell M.K., Ral J.-P. Engineering α -amylase levels in wheat grain suggests a highly sophisticated level of carbohydrate regulation during development. *J. Exp. Bot.* 2014;65(18):5443-5457.
- Xia L.Q., Yang Y., Ma Y.Z., Chen X.M., He Z.H., Roder M.S., Jones H.D., Shewry P.R. What can the Viviparous-1 gene tell us about wheat pre-harvest sprouting? *Euphytica*. 2009;168:385-394.
- Yang J., Liu Y., Pu Z., Zhang L.Q., Yuan Z.W., Chen G.Y., Wei Y.M., Zheng Y.L., Liu D.C., Wang J.R. Molecular characterization of high pI α -amylase and its expression QTL analysis in synthetic wheat RILs. *Mol. Breeding*. 2014a;34:1075-1085.
- Yang Y., Ma Y.Z., Xu Z.S., Chen X.M., He Z.H., Yu Z., Wilkinson M., Jones H.D., Shewry P.R., Xia L. Isolation and characterization of Viviparous-1 genes in wheat cultivars with distinct ABA sensitivity and pre-harvest sprouting tolerance. *J. Exp. Bot.* 2007;58:2863-2871.
- Yang Y., Zhang C.L., Liu S.X., Sun Y.Q., Meng J.Y., Xia L.Q. Characterization of the rich haplotypes of Viviparous-1A in Chinese wheats and development of a novel sequence-tagged site marker for pre-harvest sprouting. *Mol. Breeding*. 2014b;33:75-88.
- Zhang J., Chen J., Bowman B.C., O'Brien K., Marshall J.M., Bonman J.M. **Association mapping of Hagberg falling number in hard white spring wheat.** *Crop Sci.* 2014a;54:1243-1252.
- Zhang Y., Miao X., Xia X., He Z. Cloning of seed dormancy genes (*TaSdr*) associated with tolerance to pre-harvest sprouting in common wheat and development of a functional marker. *Theor. Appl. Genet.* 2014b;127:855-866.