

doi 10.18699/vjgb-25-40

Разнообразие отечественных сортов твердой пшеницы по генам синтеза и деградации каротиноидов в зерне

А.А. Трифонова , К.В. Борис , Л.В. Дедова , П.Н. Мальчиков , А.М. Кудрявцев 

¹ Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва, Россия

² Самарский научно-исследовательский институт сельского хозяйства им. Н.М. Тулайкова – филиал Самарского федерального исследовательского центра Российской академии наук, пгт Безенчук, Самарская область, Россия

 aichka89@mail.ru

Аннотация. Индекс желтизны – важный параметр качества сортов твердой пшеницы, связанный с содержанием каротиноидов в зерне и уровнем их деградации в процессе его переработки и определяющий желтый цвет продуктов, получаемых из твердой пшеницы. Применение молекулярно-генетических маркеров генов, влияющих на содержание каротиноидов, позволяет быстро идентифицировать ценные для селекции генотипы для ускоренного создания новых высококачественных отечественных сортов твердой пшеницы. Целью работы стало изучение отечественного генофонда твердой пшеницы с помощью молекулярных маркеров генов синтеза (*Psy-A1*) и деградации (*Lpx-B1*) желтых пигментов в зерне. С использованием двух маркеров гена фитоенсинтазы *Psy-A1* (PSY1-A1_STS и YP7A-2) и трех маркеров локуса липоксигеназы *Lpx-B1* (Lpx-B1.1a/1b, Lpx-B1.1c и Lpx-B1.2/1.3) впервые были исследованы 54 сорта твердой пшеницы, 38 из которых охарактеризованы по уровню содержания желтых пигментов в зерне. Аллельное разнообразие изученных отечественных сортов твердой пшеницы по генам фитоенсинтазы *Psy-A1* и липоксигеназы *Lpx-B1* оказалось достаточно низким. Наиболее распространенными в выборке были аллельные варианты *Psy-A1* по маркеру PSY1-A1_STS и *Psy-A1d* по маркеру YP7A-2, выявленные у 51 образца и ассоциированные с высокими значениями индекса желтизны. По маркерам локуса *Lpx-B1* в выборке преобладал гаплотип II, связанный со средней активностью липоксигеназы, который был идентифицирован у 43 образцов. Гаплотип III, ассоциированный с низкой активностью фермента, выявлен только у трех озимых сортов (Дончанка, Гелиос и Леукурум 21). Несмотря на преобладание аллельных вариантов, связанных с повышенным содержанием каротиноидов и средней активностью липоксигеназы, исследуемые образцы имели различный уровень содержания желтых пигментов – от низкого до высокого.

Ключевые слова: желтые пигменты; индекс желтизны; молекулярные маркеры; фитоенсинтаза; липоксигеназа; генетическое разнообразие

Для цитирования: Трифонова А.А., Борис К.В., Дедова Л.В., Мальчиков П.Н., Кудрявцев А.М. Разнообразие отечественных сортов твердой пшеницы по генам синтеза и деградации каротиноидов в зерне. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2025;29(3):370-379. doi 10.18699/vjgb-25-40

Финансирование. Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23-76-01079, <https://rscf.ru/project/23-76-01079/>.

Variability of carotenoid synthesis and degradation genes in Russian durum wheat cultivars

A.A. Trifonova , K.V. Boris , L.V. Dedova , P.N. Malchikov , A.M. Kudryavtsev 

¹ Vavilov Institute of General Genetics of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

² Samara Scientific Research Agriculture Institute named after N.M. Tulajkov – Branch of Samara Federal Research Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Bezenchuk, Samara region, Russia

 aichka89@mail.ru

Abstract. Yellow index is an important quality parameter of durum wheat cultivars, associated with carotenoid pigment content in grain and the level of carotenoid degradation during processing, and determining the yellow color of products made from durum wheat. Molecular markers of genes that influence carotenoid content can be used for fast identification of valuable genotypes and development of new high-quality durum wheat cultivars. The aim of the study was to investigate the domestic durum wheat gene pool using molecular markers of the yellow pigment synthesis (*Psy-A1*) and degradation (*Lpx-B1*) genes. Using two markers of the phytoene synthase *Psy-A1* gene (PSY1-A1_STS and YP7A-2) and three markers of the lipoxigenase *Lpx-B1* locus (Lpx-B1.1a/1b, Lpx-B1.1c and Lpx-B1.2/1.3), 54 durum wheat cultivars were studied for the first time. For 38 cultivars, yellow pigment content in grain was also assessed. The detected allelic variation of the phytoene synthase *Psy-A1* and lipoxigenase *Lpx-B1* genes was rather low. The most common *Psy-A1* alleles among the studied cultivars were *Psy-A1* for the PSY1-A1_STS marker and *Psy-A1d* for the YP7A-2 marker, identified in 51 cultivars and associated with high caro-

tenoid content. According to the markers of the *Lpx-B1* locus, haplotype II, associated with medium lipoxygenase activity, identified in 43 cultivars, was predominant. Haplotype III, associated with low enzyme activity, was identified in only three winter durum wheat cultivars (Donchanka, Gelios and Leucurum 21). Despite the predominance of allelic variants associated with increased carotenoid content and moderate lipoxygenase activity, the studied cultivars had different levels of yellow pigment content in grain, from low to high.

Key words: yellow pigment; yellow index; molecular markers; phytoene synthase; lipoxygenase; genetic diversity

For citation: Trifonova A.A., Boris K.V., Dedova L.V., Malchikov P.N., Kudryavtsev A.M. Variability of carotenoid synthesis and degradation genes in Russian durum wheat cultivars. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii* = *Vavilov J Genet Breed.* 2025;29(3):370-379. doi 10.18699/vjgb-25-40

Введение

Твердая пшеница (*Triticum durum* Desf.) – важная продовольственная культура, зерно которой отличается твердостью, янтарно-желтым цветом и высоким содержанием белка и клейковины, что позволяет изготавливать из нее высококачественные макаронные изделия (пасту), а также крупы – манную, булгур, кускус (Шевченко и др., 2018). В России производится около 650–700 тыс. т твердой пшеницы; в последние годы потребность российского рынка в зерне данной культуры растет и оценивается в 1.5 млн т (Natoli et al., 2021). При этом в нашей стране имеются возможности для обеспечения растущих внутренних потребностей в твердой пшенице, а также экспорта. Так, в РФ нет недостатка в пахотных землях, а условия степных районов Поволжья, Сибири и Урала позволяют производить достаточное количество качественного зерна твердой пшеницы (Шевченко и др., 2018; Natoli et al., 2021). В настоящее время в «Государственный реестр сортов и гибридов сельскохозяйственных растений, допущенных к использованию» (2024) включен 71 яровой и 37 озимых сортов твердой пшеницы, адаптированных к различным регионам выращивания. Создание новых отечественных сортов с высокими параметрами качества, необходимыми для производства макаронных изделий, соответствующих мировым стандартам, позволит обеспечить возрастающий спрос перерабатывающих предприятий.

Среди основных показателей качества зерна твердой пшеницы существенную роль играет индекс желтизны, влияющий на значимый для потребителя желтый цвет макаронных изделий (Colasuonno et al., 2019; Requena-Ramirez et al., 2022). Индекс желтизны во многом зависит от генотипа, поэтому создание отечественных сортов с высокими значениями данного показателя считается оправданным и актуальным (Мальчиков, Мясникова, 2020).

Индекс желтизны – это комплексный признак, который связан с содержанием желтых пигментов, в основном каротиноидов, в зерне и с уровнем их деградации в процессе переработки (Colasuonno et al., 2019; Parada et al., 2020). Кроме придания цвета зерну твердой пшеницы и продуктам его переработки, каротиноиды важны для здорового питания человека, так как являются предшественниками витамина А (Ficco et al., 2014). Между значением индекса желтизны и содержанием желтых пигментов в зерне существует положительная корреляция, и эти показатели часто применяются для характеристики цвета зерна твердой пшеницы и продуктов его переработки (Digesu et al., 2009; Blanco et al., 2011; Campos et al., 2016).

В России в процессе селекции твердой пшеницы произошло значительное увеличение индекса желтизны, особенно у сортов последних периодов (Васильчук, 2001;

Мальчиков, Мясникова, 2020). Однако в настоящее время в учреждениях, осуществляющих селекцию на повышение концентрации каротиноидов в зерне, семолине и продуктах переработки твердой пшеницы, как правило, используют методы традиционной селекции. Для ускорения темпов селекции, в том числе для идентификации ценных вариантов генов, ассоциированных с повышенным индексом желтизны, необходимо применение современных молекулярно-генетических методов.

Основным ферментом, который обеспечивает накопление каротиноидов в эндосперме, является фитоенсинтаза (PSY, EC 2.5.1.32), катализирующая первую стадию биосинтеза каротиноидов (Gallagher et al., 2004). Из трех известных изоформ данного фермента наиболее важную роль играет изоформа PSY-1, которая активна в созревающем зерне, а также в молодых листьях. Ранее было показано, что гены *Psy-A1* и *Psy-B1*, кодирующие PSY-1, расположены на хромосомах 7A и 7B соответственно и тесно сцеплены с основными QTL, ассоциированными с содержанием желтых пигментов у твердой пшеницы. Из двух генов большее влияние на содержание каротиноидов оказывает *Psy-A1*, определяющий до 50 % фенотипической изменчивости (Colasuonno et al., 2019). У мягкой и твердой пшеницы выявлено несколько аллельных вариантов гена *Psy-A1*, связанных с инсерциями/делециями в третьем и четвертом интронах и ассоциированных с различным содержанием каротиноидов в зерне (He et al., 2008, 2009a; Singh et al., 2009).

Для идентификации аллелей гена *Psy-A1* были разработаны разные маркеры: YP7A, YP7A-2, PSY1-A1_STS, Psy-A1SSR (He et al., 2008, 2009a, b; Singh et al., 2009; Patil et al., 2018). С помощью этих маркеров исследовано аллельное разнообразие гена фитоенсинтазы у стародавних и современных зарубежных сортов пшеницы (Singh et al., 2009; Campos et al., 2016; Parada et al., 2020), а также селекционных линий твердой пшеницы различного происхождения (Campos et al., 2016; Patil et al., 2018), подтверждена ассоциация выявляемых аллельных вариантов с разным уровнем индекса желтизны и показана их эффективность для селекции (Campos et al., 2016).

Одним из основных ферментов, приводящих к деградации каротиноидов и обесцвечиванию конечных продуктов, получаемых из зерна твердой пшеницы, является липоксигеназа (LOX, EC 1.13.11.12), которая катализирует окисление полиненасыщенных жирных кислот (Verlotta et al., 2010; Colasuonno et al., 2019). Из локусов, кодирующих различные изоформы липоксигеназы у твердой пшеницы (*Lpx-1*, *Lpx-2*, *Lpx-3*), на последних стадиях созревания зерна наибольшую роль играет локус *Lpx-B1*, который определяет от 36 до 54 % вариации активности

фермента (Carrera et al., 2007; Verlotta et al., 2010; Parada et al., 2020). Данный локус расположен на коротком плече хромосомы 4В и включает три тесно сцепленных гена: *Lpx-B1.1*, *Lpx-B1.2* и *Lpx-B1.3* (Verlotta et al., 2010). Различия между этими генами, а также их аллельными вариантами обусловлены в том числе присутствием в них ДНК транспозона группы MITE (miniature inverted-repeat transposable element) (Hessler et al., 2002; Carrera et al., 2007), перемещения которого привели к большой делеции в последовательности гена *Lpx-B1.1* и значительному снижению липоксигеназной активности (Carrera et al., 2007; Verlotta et al., 2010). Для определения генов и аллельных вариантов генов локуса *Lpx-B1* были разработаны молекулярные маркеры, применение которых для изучения зарубежных сортов твердой пшеницы разного происхождения выявило несколько устойчивых сочетаний генов и аллелей (гаплотипов), ассоциированных с различным уровнем активности липоксигеназы (Verlotta et al., 2010; Parada et al., 2020).

Использование вышеперечисленных маркеров генов фитоеенсинтазы и липоксигеназы для изучения отечественных образцов твердой пшеницы позволит впервые охарактеризовать их аллельное разнообразие по данным генам и оценить потенциал проанализированных образцов для селекции. Включение в селекционный процесс генотипов, несущих целевые аллели, и применение соответствующих маркеров в процедурах отбора селекционного материала значительно ускорит создание высококачественных сортов твердой пшеницы.

Целью исследования стало изучение отечественных сортов твердой пшеницы, отличающихся разнообразием по уровню содержания желтых пигментов, с помощью молекулярных маркеров гена *Psy-A1* и локуса *Lpx-B1* и сравнение с данными о вариабельности зарубежного генотипа твердой пшеницы по этим маркерам.

Материалы и методы

Растительный материал. Для работы было отобрано 54 сорта яровой и озимой твердой пшеницы из коллекции Самарского федерального исследовательского центра РАН и коллекции ИОГен РАН (табл. 1). Из отобранных для анализа сортов 44 включены в «Государственный реестр сортов и гибридов сельскохозяйственных растений, допущенных к использованию» (2024), среди них два зарубежных и 42 отечественных сорта из различных селекционных центров. В качестве контроля были взяты сорта твердой пшеницы Langdon и Giusto.

ДНК выделяли из пятидневных проростков согласно стандартному СТАВ протоколу (Doyle J.J., Doyle J.L., 1990) с небольшими модификациями. Для каждого сорта было получено два образца ДНК индивидуальных растений, и дальнейший анализ проводился в двукратной повторности.

Маркеры генов фитоеенсинтазы (*Psy-A1*) и липоксигеназы (*Lpx-B1*). Генотипирование изученной выборки проводили с использованием SCAR-маркеров генов *Psy-A1* и *Lpx-B1*. Последовательности соответствующих праймеров и температуры отжига представлены в табл. 2.

Амплификацию выполняли в приборе GeneAmp 9700 (Applied Biosystems, США). Реакционная смесь для ПЦР

объемом 15 мкл содержала: 20 нг ДНК, 0.3 мкМ каждого праймера («Синтол», Россия), 0.16 мМ dNTP, 1.6 мМ $MgCl_2$, 1 ед. Taq-полимеразы и 1х стандартный ПЦР-буфер («Диалат Лтд.», Россия). Для определения размера фрагментов использовали молекулярный маркер GeneRuler 100 bp Plus (Thermo Fisher Scientific, США). После амплификации образцы разделяли путем электрофореза в 1.5 % агарозном геле с добавлением бромистого этидия, затем анализировали в ультрафиолетовом свете и фотографировали.

Содержание желтых пигментов. Для 38 образцов твердой пшеницы из коллекции Самарского федерального исследовательского центра РАН было определено суммарное содержание желтых пигментов в зерне (см. табл. 1). Выращивание сортов для оценки данного показателя проводилось в течение трех лет, с 2021 по 2023, на экспериментальном поле Самарского НИИСХ. Содержание пигментов определяли путем их экстрагирования сатурированным *n*-бутанолом и последующим фотоколориметрированием на спектрофотометре КФК-3 М при длине волн 440–450 нм. Для каждого образца брали 7.0 г крупки, помещали в пробирку 20×220 мм с пробкой, заливали 35 мл водонасыщенного *n*-бутилового спирта, энергично взбалтывали в течение одной минуты и оставляли в затемненном помещении для экстракции на 18 ч при комнатной температуре. Затем содержимое раствора фильтровали через складчатый фильтр в такие же пробирки. Содержание желтых пигментов определяли на спектрофотометре в кювете с рабочим расстоянием 10 мм. Умножение полученной величины на коэффициент 16.632 позволяет выразить содержание пигментов в частях на миллион частей крупки (ppm). Для удобства эту величину представляли в микрограмм-процентах, для чего умножали ее на 100 (100 мкг% = 1 ppm) (Методы оценки..., 1971). Измерения проводили для каждого из двух растений одного образца, а затем вычисляли среднее значение. Высоким считали содержание желтых пигментов более 500 мкг%, средним – 401–500 мкг%, низким – 200–400 мкг%.

Влияние условий среды по годам оценивали по среднему значению содержания пигментов в зерне в опыте. По этому принципу годы расположились в следующем порядке: 2022 г. – максимальное содержание пигментов (546.9 мкг%), 2021 – среднее (476.2 мкг%), 2023 – минимальное (402.1 мкг%). Результаты анализировали методом двухфакторного дисперсионного анализа с использованием программы MS Excel. Параметры общей, специфической адаптивности (OAC_i , CAC_i) и стабильности (S_{gi}) признака рассчитывали по методике А.В. Кильчевского, Л.В. Хотылевой (1997), коэффициент регрессии (b_i) сортовых значений на среду – по S.A. Eberhart, W.A. Russell (1966) в изложении Кильчевского, Хотылевой (1997).

Результаты

В ходе работы 54 сорта твердой пшеницы были проанализированы с использованием двух маркеров гена фитоеенсинтазы *Psy-A1*: PSY1-A1_STS и YP7A-2 и трех маркеров локуса липоксигеназы *Lpx-B1*: Lpx-B1.1a/1b, Lpx-B1.1c и Lpx-B1.2/1.3 (см. табл. 2). Для всех образцов получены четкие и воспроизводимые результаты, совпадающие для двух изученных образцов каждого сорта.

Таблица 1. Образцы твердой пшеницы, отобранные для анализа, и данные о содержании желтых пигментов в зерне

№ п/п	Сорт	Оригинатор**	Форма	Содержание желтых пигментов, мкг%***
1	Аксинит	ФГБНУ «Аграрный научный центр «Донской»	Озимая	–
2	Алейская	ФГБНУ «Федеральный Алтайский научный центр агробиотехнологий»	Яровая	–
3	Алтайская нива*			334.7
4	Алтайский янтарь*			347.3
5	Амазонка	ФГБНУ «Аграрный научный центр «Донской»	Озимая	–
6	Аннушка	ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Юго-Востока»	Яровая	380.7
7	Безенчукская 139*	ФГБУН Самарский федеральный исследовательский центр РАН	Яровая	357.3
8	Безенчукская 182	ФГБУН Самарский федеральный исследовательский центр РАН и ФГБНУ «Федеральный научный центр биологических систем и агротехнологий РАН»	Яровая	417.7
9	Безенчукская 205	ФГБУН Самарский федеральный исследовательский центр РАН	Яровая	503.0
10	Безенчукская 209			473.0
11	Безенчукская 210			566.0
12	Безенчукская золотистая	ФГБУН Самарский федеральный исследовательский центр РАН и ООО ВолгаСемМаркет	Яровая	687.7
13	Безенчукская крепость	ФГБУН Самарский федеральный исследовательский центр РАН	Яровая	656.0
14	Безенчукская нива			534.0
15	Безенчукская степная			539.7
16	Безенчукская юбилейная			498.7
17	Безенчукский вектор*			–
18	Безенчукский подарок			517.0
19	Бурбон	ООО «Агролига Центр Селекции Растений» и ООО «Агролига Семена»	Яровая	468.0
20	Валентина	ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Юго-Востока»	Яровая	487.7
21	Вольнодонская	ФГБНУ «Федеральный Ростовский аграрный научный центр»	Яровая	407.3
22	Гала*	ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Юго-Востока»	Яровая	–
23	Гелиос	ФГБНУ «Аграрный научный центр «Донской»	Озимая	–
24	Донская элегия	ФГБНУ «Федеральный Ростовский аграрный научный центр»	Яровая	370.3
25	Дончанка	ФГБНУ «Аграрный научный центр «Донской»	Озимая	–
26	Жемчужина Сибири	ФГБНУ «Омский аграрный научный центр»	Яровая	572.0
27	Золотая*	ФГБУН Самарский федеральный исследовательский центр РАН	Яровая	553.0
28	Красноутка 13	ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Юго-Востока»	Яровая	383.0
29	Курант	ФГБНУ «Аграрный научный центр «Донской»	Озимая	–
30	Леукурум 21	ФГБНУ «Национальный центр зерна им. П.П. Лукьяненко»	Озимая	–
31	Луч 25	ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Юго-Востока»	Яровая	436.0
32	Людмила	ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Юго-Востока» и ООО «Саракташхлебопродукт»	Яровая	–
33	Марина	ФГБУН Самарский федеральный исследовательский центр РАН	Яровая	452.3
34	Николаша	ФГБНУ «Национальный центр зерна им. П.П. Лукьяненко» и ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Юго-Востока»	Яровая	383.7
35	Оазис	ФГБНУ «Федеральный Алтайский научный центр агробиотехнологий»	Яровая	458.3
36	Омский изумруд	ФГБНУ «Омский аграрный научный центр»	Яровая	539.7
37	Омский корунд			–
38	Омская степная			–
39	Оренбургская 21	ФГБНУ «Федеральный научный центр биологических систем и агротехнологий РАН»	Яровая	–
40	Памяти Чеховича*	ФГБУН Самарский федеральный исследовательский центр РАН	Яровая	649.0
41	Памяти Янченко	ФГБНУ «Федеральный Алтайский научный центр агробиотехнологий» и ООО «ЭкоНива-Семена»	Яровая	413.7

Окончание табл. 1

№ п/п	Сорт	Оригинатор**	Форма	Содержание желтых пигментов, мкг%***
42	Сладуница*	ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Юго-Востока» и ФГБНУ «Национальный центр зерна им. П.П. Лукьяненко»	Яровая	–
43	Салют Алтая	ФГБНУ «Федеральный Алтайский научный центр агробиотехнологий» и ООО «ЭкоНива-Семена»	Яровая	358.7
44	Саратовская золотистая	ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Юго-Востока»	Яровая	564.7
45	СИ Атланте	SYNGENTA CROP PROTECTION AG (Швейцария)	Яровая	446.3
46	Таганрог	ООО «Агролига Центр Селекции Растений» и ООО «Агролига Семена»	Яровая	606.7
47	Тессадур	SAATBAU LINZ EGEN (Австрия)	Яровая	492.3
48	Триада	ФГБУН Самарский федеральный исследовательский центр РАН и ООО «Агролига Центр Селекции Растений»	Яровая	415.7
49	Харьковская 46	Украинский НИИРСиГ	Яровая	433.3
50	Ядрица	ФГБНУ «Национальный центр зерна им. П.П. Лукьяненко»	Яровая	367.0
51	Ярина			442.0
52	Ясенка			540.3
53	Langdon*	США	Яровая	–
54	Giusto*	Италия	Яровая	–

* Не включены в Государственный реестр сортов и гибридов сельскохозяйственных растений, допущенных к использованию. Данные по оригинатору предоставлены Самарским федеральным исследовательским центром РАН.
** По данным Государственного реестра сортов и гибридов сельскохозяйственных растений, допущенных к использованию.
*** В среднем за 2021–2023 гг.

Таблица 2. Маркеры генов фитоенсинтазы и липоксигеназы, использованные в работе

Маркер	Последовательность праймера	Ген/ Аллель	Размер фрагмента, п.н.	Температура отжига, °C	Литературный источник
PSY1-A1_STS	F-GTGGATATTCCTGTGTCAGCATC R-GCCTCCTCGAAGAACATCCTC	<i>Psy1-A1o</i> – <i>Psy1-A1l</i> – <i>Psy1-A1a</i>	897 – 1089 – 1776	56	Singh et al., 2009
YP7A-2	F-GCCAGCCCTTCAAGGACATG R-CAGATGTCGCCACTGCCA	<i>Psy1-A1d</i> – <i>Psy1-A1e</i>	1001 – 1686	60	He et al., 2009a
Lpx-B1.1a/1b	F-GCAGGCGCTGGAAAGCAACAGGC R-GCGCTCTAACTCCGCGTACTCG	<i>Lpx-B1.1a</i> – <i>Lpx-B1.1b</i>	1320 – 1246	68	Verlotta et al., 2010
Lpx-B1.1c	F-CCAAGATGATACTGGGCGGGC R-CGCCGCCTTGCCGTGGTTGG	<i>Lpx-B1.1c</i>	1558	67	Verlotta et al., 2010
Lpx-B1.2/1.3	F-GAACCGAGAGGTGAGAGCGTGCTGATC R-GTGGTCGGAGGTGTTGGGGTAGAGC	<i>Lpx-B1.2</i> – <i>Lpx-B1.3</i>	1785 – 1709	62	Parada et al., 2020

Маркер PSY1-A1_STS идентифицирует аллели *Psy-A1a* (1776 п. н.), *Psy-A1l* (1089 п. н.) и *Psy-A1o* (897 п. н.). В качестве контроля использовали сорт Langdon, у которого ранее был установлен аллельный вариант *Psy-A1l* (Singh et al., 2009).
С помощью маркера PSY1-A1_STS у 51 изучаемого образца, в том числе у контрольного сорта Langdon, выявлен аллельный вариант *Psy-A1l*. Аллель *Psy-A1o* идентифицирован у сортов Краснокутка 13 и Дончанка, а аллель *Psy-A1a* – у сорта Курант (рис. 1, табл. 3). Также у сортов Краснокутка 13, Дончанка и Курант с маркером PSY1-A1_STS амплифицировался дополнительный фрагмент ~1100 п. н., который не учитывался при дальнейшем анализе (см. рис. 1). Ранее было показано, что присутствие дополнительного фрагмента размером ~1100 п. н.

совместно с аллелями *Psy-A1o* или *Psy-A1a* возникает из-за перекрестной амплификации аллеля *Psy-B1n* локуса *Psy-B1* (Singh et al., 2009; Campos et al., 2016).
Маркер YP7A-2 позволяет выявлять аллели *Psy-A1d* (1001 п. н.) и *Psy-A1e* (1686 п. н.). У использованного в качестве контроля сорта Langdon ранее был идентифицирован аллельный вариант *Psy-A1d* (He et al., 2009b).
При изучении сортов твердой пшеницы с помощью маркера YP7A-2 у 51 образца, включая контрольный, идентифицирован аллель *Psy-A1d*, у сорта Курант – аллель *Psy-A1e*, а у сортов Краснокутка 13 и Дончанка продукты амплификации отсутствуют (см. рис. 1, табл. 3).
Проанализирована также вариабельность генов липоксигеназы *Lpx-B1.1*, *Lpx-B1.2* и *Lpx-B1.3* у 54 сортов твердой пшеницы. Анализ аллельного состояния гена

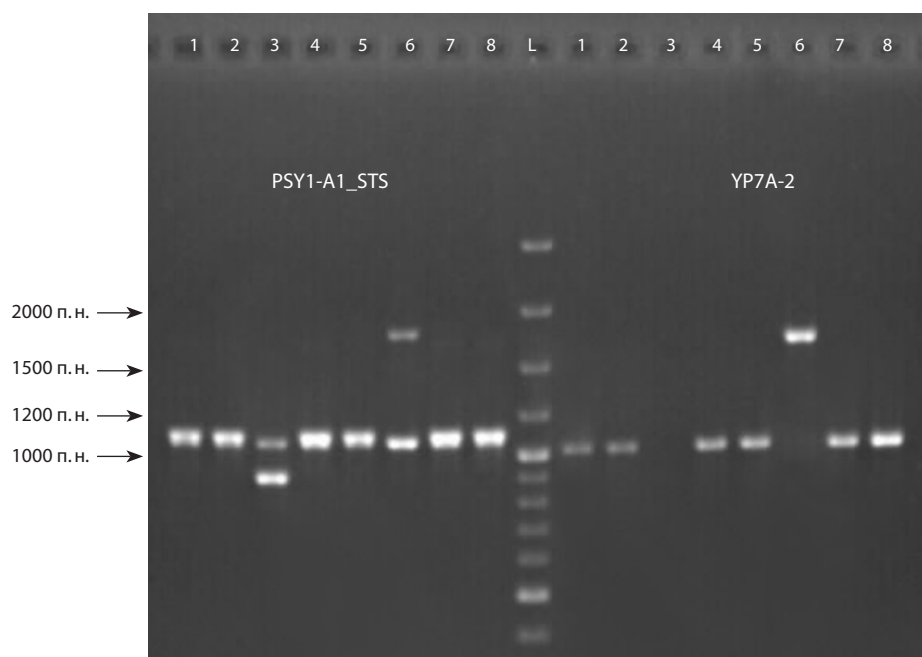


Рис. 1. Результаты идентификации аллелей гена *Psy-A1* с маркерами PSY1-A1_STS и YP7A-2 у образцов твердой пшеницы.

Сорта: 1 – Аксинит, 2 – Алейская, 3 – Дончанка, 4 – Жемчужина Сибири, 5 – Золотая, 6 – Курант, 7 – Леукурум 21, 8 – Langdon; L – маркер GeneRuler 100 bp Plus.

Lpx-B1.1 проводили с использованием двух маркеров, один из которых (*Lpx-B1.1a/1b*) позволяет различить аллели *Lpx-B1.1a* (1320 п. н.) и *Lpx-B1.1b* (1246 п. н.), а другой (*Lpx-B1.1c*) – выявлять аллель *Lpx-B1.1c* (1558 п. н.) (Verlotta et al., 2010). Для идентификации генов *Lpx-B1.2* (1785 п. н.) и *Lpx-B1.3* (1709 п. н.) использовали маркер *Lpx-B1.2/1.3* (Parada et al., 2020) (см. табл. 2). В качестве контроля был выбран сорт *Giusto*, у которого ранее выявлены ген *Lpx-B1.2* и аллельный вариант *Lpx-B1.1c* (Verlotta et al., 2010).

В исследуемой выборке аллельный вариант *Lpx-B1.1a* идентифицирован у 45 образцов, аллель *Lpx-B1.1b* – у пяти образцов (Безенчукская золотистая, Безенчукский вектор, Безенчукский подарок, Памяти Чеховича и Саратовская золотистая), а аллель *Lpx-B1.1c* – у четырех образцов (Гелиос, Дончанка, Леукурум 21 и контрольный сорт *Giusto*) (рис. 2, табл. 4).

С помощью маркера *Lpx-B1.2/1.3* у 47 образцов из коллекции выявлен ген *Lpx-B1.2*, а у семи образцов (Алейская, Алтайская нива, Безенчукская золотистая, Безенчукский вектор, Безенчукский подарок, Памяти Чеховича и Саратовская золотистая) – ген *Lpx-B1.3* (см. рис. 2, табл. 4).

При использовании маркеров локуса *Lpx-B1* для анализа зарубежных сортов и линий твердой пшеницы было идентифицировано пять гаплотипов с различными комбинациями аллелей гена *Lpx-B1.1* и одного из генов *Lpx-B1.2* или *Lpx-B1.3* (Verlotta et al., 2010; Parada et al., 2020).

Из пяти известных гаплотипов локуса *Lpx-B1* в изучаемой выборке нами выявлены четыре гаплотипа. Гаплотип I (*Lpx-B1.1b* + *Lpx-B1.3*) идентифицирован у сортов Безенчукская золотистая, Безенчукский вектор, Безенчукский подарок, Памяти Чеховича и Саратовская золо-

Таблица 3. Аллельные варианты гена *Psy-A1*, идентифицированные в изучаемой выборке

Аллель	Число образцов	Частота, %	Сорта
Маркер PSY1-A1_STS			
<i>Psy-A1a</i> (1776 п. н.)	1	1.85	Курант
<i>Psy-A1l</i> (1089 п. н.)	51	94.45	51 сорт
<i>Psy-A1o</i> (897 п. н.)	2	3.70	Краснокутка 13, Дончанка
Маркер YP7A-2			
<i>Psy-A1d</i> (1001 п. н.)	51	94.45	51 сорт
<i>Psy-A1e</i> (1686 п. н.)	1	1.85	Курант
Отсутствие амплификации	2	3.70	Краснокутка 13, Дончанка

тистая; гаплотип III (*Lpx-B1.1c* + *Lpx-B1.2*) – у сортов Гелиос, Дончанка, Леукурум 21 и контрольного сорта *Giusto*; гаплотип V (*Lpx-B1.1a* + *Lpx-B1.3*) – у сортов Алейская и Алтайская нива, а гаплотип II (*Lpx-B1.1a* + *Lpx-B1.2*) – у оставшихся 43 образцов (см. табл. 4).

Для 38 исследуемых образцов яровой твердой пшеницы было определено содержание желтых пигментов в зерне. Значения данного показателя варьировали от 334.7 до 687.7 мкг% при среднем значении 475.1 мкг%. В изученной выборке 14 сортов имели высокое содержание желтых пигментов (более 500 мкг%), 15 сортов – среднее (400–500 мкг%), а 9 сортов – низкое (200–400 мкг%) (см. табл. 1).



Рис. 2. Результаты идентификации генов и аллелей локуса *Lpx-B1* с маркерами *Lpx-B1.1a/1b*, *Lpx-B1.1c* и *Lpx-B1.2/1.3* у образцов твердой пшеницы.
Сорта: 1 – Безенчукская 209, 2 – Безенчукская золотистая, 3 – Безенчукская 210, 4 – Алейская, 5 – Дончанка, 6 – Жемчужина Сибири, 7 – Памяти Чеховича, 8 – Giusto; L – маркер GeneRuler 100 bp Plus.

Таблица 4. Гены и аллели локуса *Lpx-B1*, идентифицированные в изучаемой выборке

Аллель/ген	Число образцов	Частота, %	Сорта
Ген <i>Lpx-B1.1</i>			
Маркеры <i>Lpx-B1.1a/1b</i> , <i>Lpx-B1.1c</i>			
<i>Lpx-B1.1a</i> (1320 п.н.)	45	83.33	45 сортов
<i>Lpx-B1.1b</i> (1246 п.н.)	5	9.26	Безенчукская золотистая, Безенчукский вектор, Безенчукский подарок, Памяти Чеховича, Саратовская золотистая
<i>Lpx-B1.1c</i> (1558 п.н.)	4	7.41	Гелиос, Дончанка, Леукурум 21, Giusto
Гены <i>Lpx-B1.2</i> и <i>Lpx-B1.3</i>			
Маркер <i>Lpx-B1.2/1.3</i>			
<i>Lpx-B1.2</i> (1785 п.н.)	47	87.04	47 сортов
<i>Lpx-B1.3</i> (1709 п.н.)	7	12.96	Алейская, Алтайская нива, Безенчукская золотистая, Безенчукский вектор, Безенчукский подарок, Памяти Чеховича, Саратовская золотистая
Гаплотипы <i>Lpx-B1</i>			
Гаплотип I (<i>Lpx-B1.1b</i> + <i>Lpx-B1.3</i>)	5	9.26	Безенчукская золотистая, Безенчукский вектор, Безенчукский подарок, Памяти Чеховича, Саратовская золотистая
Гаплотип II (<i>Lpx-B1.1a</i> + <i>Lpx-B1.2</i>)	43	79.63	43 сорта
Гаплотип III (<i>Lpx-B1.1c</i> + <i>Lpx-B1.2</i>)	4	7.41	Гелиос, Дончанка, Леукурум 21, Giusto
Гаплотип V (<i>Lpx-B1.1a</i> + <i>Lpx-B1.3</i>)	2	3.70	Алейская, Алтайская нива

Определение относительного влияния генотипа, условий среды (в данном эксперименте – условий года) и их взаимодействия на накопление желтых пигментов в зерне выполнено на материале яровой твердой пшеницы (38 генотипов) в трехлетнем (2021–2023) эксперименте в Самарском федеральном исследовательском центре РАН. В результате методом двухфакторного дисперсионного анализа были установлены значимые эффекты всех факторов. Вклады в общую дисперсию генотипа, среды и их взаимодействия составили 65.3, 28.0 и 6.3 % соответственно (Приложение, табл. S1)¹.

¹ Табл. S1 и S2 Приложения см. по адресу: <https://vavilovj-icg.ru/download/pict-2025-29/appx11.pdf>

Параметры общей и специфической адаптивности (ОАС_г, САС_г), отзывчивости на среду (по коэффициенту регрессии b_г) признака «содержание желтых пигментов в зерне» в среднем по группам сортов со средним и высоким значением заметно превосходили аналогичные параметры по группе с низким значением признака. Если судить по коэффициенту регрессии, то наиболее эффективную оценку фенотипа можно дать в благоприятных для формирования признака условиях среды. В то же время по параметру относительной стабильности (S_{gi}) существенных различий между группами не наблюдалось (табл. S2).

Ранговые коэффициенты корреляции между расположением сортов в рядах изменчивости по содержанию желтых

пигментов по годам и между рангами сортов по средним значениям за три года и по каждому году варьировали в пределах 0.83–0.96, что значимо на 1.0 % уровне. Эти результаты позволяют сделать заключение, что исследуемый набор генотипов яровой твердой пшеницы значительно различается по накоплению желтых пигментов в зерне. Различия между сортами стабильны в разных условиях среды, дифференциация сортовой популяции по признаку является результатом функционирования соответствующих генетических систем.

Обсуждение

Проведенный с помощью маркеров гена фитоенсинтазы *Psy-A1* и локуса липоксигеназы *Lpx-B1* анализ 54 сортов твердой пшеницы позволил оценить их вариабельность у образцов коллекции.

Используемые маркеры были впервые применены для анализа отечественных образцов твердой пшеницы. В ходе работы по всем маркерам были получены фрагменты ожидаемого размера и выявлены аллельные варианты, ранее описанные в литературе при анализе зарубежных образцов. Полученные результаты были четкими, воспроизводимыми и совпадали для двух изученных образцов каждого сорта, что говорит об эффективности данных маркеров для анализа отечественных образцов твердой пшеницы.

Анализ полиморфизма гена фитоенсинтазы *Psy-A1*

Для анализа гена фитоенсинтазы *Psy-A1*, кодирующего ключевой фермент синтеза каротиноидов, было использовано два SCAR-маркера PSY1-A1_STS и YP7A-2, которые выявляют различия, связанные с инсерциями/делециями в третьем и четвертом интронах, между аллелями, ассоциированными с уровнем содержания желтых пигментов (He et al., 2009a; Singh et al., 2009).

Изучение коллекции с помощью данных маркеров показало крайне низкий уровень ее разнообразия. Так, по маркеру PSY1-A1_STS преобладал аллельный вариант *Psy-A11*, по маркеру YP7A-2 – аллельный вариант *Psy-A1d*. Эти аллели отмечены у 51 взятого в анализ сорта, частота их встречаемости составила 94.45 %. Всего три сорта имели другие аллельные варианты гена *Psy-A1*. У сортов Краснокутка 13 и Дончанка идентифицированы аллель *Psy-A1o* по маркеру PSY1-A1_STS и отсутствие амплификации с маркером YP7A-2, а у сорта Курант выявлены аллельный вариант *Psy-A1a* по маркеру PSY1-A1_STS и аллель *Psy-A1e* по маркеру YP7A-2 (см. табл. 3).

Совместное использование маркеров PSY1-A1_STS и YP7A-2 показало соответствие аллельных вариантов, выявляемых с их помощью, что ранее было отмечено в других исследованиях (Campos et al., 2016; Patil et al., 2018). Так, образцы, для которых идентифицирован аллельный вариант *Psy-A11* по маркеру PSY1-A1_STS, имели аллельный вариант *Psy-A1d* по маркеру YP7A-2, а образцы с аллелем *Psy-A1a* по маркеру PSY1-A1_STS имели аллельный вариант *Psy-A1e* по маркеру YP7A-2. При выявлении у сорта аллельного варианта *Psy-A1o* с помощью маркера PSY1-A1_STS наблюдается отсутствие амплификации с маркером YP7A-2. Таким образом, оба маркера позволяют определить наличие индели 688 п. н. в

четвертом интроне гена *Psy-A1*, по которой можно различить аллели *Psy-A11* и *Psy-A1d* от *Psy-A1a* и *Psy-A1e*. С помощью маркера PSY1-A1_STS можно идентифицировать дополнительный аллель *Psy-A1o*, который не выявляется с помощью маркера YP7A-2 из-за делеции 198 п. н. в третьем интроне, в результате которой отсутствует сайт связывания прямого праймера маркера YP7A-2 (Campos et al., 2016).

Ранее при изучении коллекций иностранных сортов и линий твердой пшеницы с помощью используемых в данной работе маркеров была показана ассоциация идентифицируемых аллелей с уровнем содержания желтых пигментов. Так, аллельные варианты *Psy-A1d* и *Psy-A1e*, идентифицируемые с помощью маркера YP7A-2, ассоциированы с высоким и низким индексом желтизны соответственно (He et al., 2009b). Аллели *Psy-A11* и *Psy-A1o* по маркеру PSY1-A1_STS связаны с высоким или же средним содержанием желтых пигментов, а аллель *Psy-A1a* – с низким (Singh et al., 2009; Campos et al., 2016).

Таким образом, в рассматриваемой нами коллекции преобладают аллельные варианты, ассоциированные с высоким и средним содержанием желтых пигментов (*Psy-A11*, *Psy-A1o* и *Psy-A1d*). Только у одного сорта идентифицированы аллели, связанные с низким индексом желтизны (*Psy-A1a* и *Psy-A1e*).

Сходные результаты были получены при изучении зарубежного генофонда твердой пшеницы. Например, в коллекциях иностранных сортов, созданных в разные периоды, а также селекционных линий по маркеру PSY1-A1_STS преобладал аллель *Psy-A11* с частотой встречаемости от 68 до 97 % (Singh et al., 2009; Campos et al., 2016; Parada et al., 2020). При изучении 100 селекционных линий твердой пшеницы из коллекции CIMMYT с помощью маркера YP7A-2 выявлено преобладание аллеля *Psy-A1d* (частота 99 %). Аллель *Psy-A1o* по маркеру PSY1-A1_STS часто присутствовал у средиземноморских сортов народной селекции, однако в современных сортах данный аллель встречается редко, несмотря на взаимосвязь с высоким или же средним индексом желтизны (Campos et al., 2016). В зарубежном генофонде также редко встречаются аллели, которые ассоциированы с низким индексом желтизны (Singh et al., 2009; Campos et al., 2016; Parada et al., 2020).

Преобладание аллельных вариантов, связанных с высоким содержанием желтых пигментов, можно объяснить длительным процессом отбора, который привел к выбраковке образцов, несущих аллельные варианты, негативно влияющие на признак.

Анализ полиморфизма локуса липоксигеназы *Lpx-B1*

С использованием трех SCAR-маркеров *Lpx-B1.1a/1b*, *Lpx-B1.1c* и *Lpx-B1.2/1.3* для всех изучаемых образцов были определены гаплотипы локуса *Lpx-B1*. Ранее было показано, что из пяти известных для твердой пшеницы гаплотипов данного локуса только гаплотип III связан с низкой активностью липоксигеназы (Verlotta et al., 2010; Parada et al., 2020).

В рассматриваемой выборке выявлено четыре из пяти ранее идентифицированных гаплотипов, при этом гаплотип II, ассоциированный со средним уровнем активности

липоксигеназы, был наиболее распространен и встречался с частотой 79.63 % (см. табл. 4). Среди зарубежных образцов твердой пшеницы этот гаплотип тоже распространен. Так, у средиземноморских сортов народной селекции частота его встречаемости составила 54 % (Parada et al., 2020), а у созданных в разные периоды времени сортов, выращиваемых в Италии, – 42 % (Verlotta et al., 2010).

Наиболее ценен для селекции гаплотип III, включающий аллельный вариант *Lpx-B1.1c* и ген *Lpx-B1.2*. Из-за перемещения мобильного элемента группы MITE в последовательности аллеля *Lpx-B1.1c* возникла крупная делеция, которая привела к потере функции гена и значительному снижению активности липоксигеназы (Cargera et al., 2007; Verlotta et al., 2010). Данный гаплотип идентифицирован всего у трех озимых сортов выборки (Гелиос, Дончанка и Леукурум 21), а среди изученных яровых сортов гаплотип III не встречался. Ранее при исследовании 85 преимущественно итальянских сортов твердой пшеницы разных периодов селекции (до 1971 г., 1971–1990, 1991–2005 гг.) этот гаплотип был отмечен у 41 сорта, причем 32 из них созданы после 1991 г. (Verlotta et al., 2010). Среди итальянских сортов более раннего периода селекции гаплотип III встречался намного реже (Verlotta et al., 2010), и у средиземноморских сортов народной селекции частота данного гаплотипа также была низкой (Parada et al., 2020).

Гаплотип I, ассоциированный с высокой активностью липоксигеназы, выявлен у четырех сортов Самарского федерального исследовательского центра РАН: Безенчукская золотистая, Безенчукский подарок, Безенчукский вектор, Памяти Чеховича и у сорта Саратовская золотистая Федерального аграрного научного центра Юго-Востока. Среди средиземноморских сортов народной селекции частота встречаемости гаплотипа I составила 39 % (Parada et al., 2020). У сортов, выращиваемых в Италии, данный гаплотип присутствовал преимущественно в образцах периода селекции до 1970-х годов, а в современных сортах не обнаружен (Verlotta et al., 2010).

Сорта Алейская и Алтайская нива Федерального Алтайского научного центра агробиотехнологий имели гаплотип V. Этот гаплотип связан с высокой активностью липоксигеназы и достаточно редко встречается у зарубежных сортов (Parada et al., 2020).

В целом, как видно из литературных данных, в зарубежном генофонде доля ценного для селекции гаплотипа III локуса *Lpx-B1* возрастает у современных сортов и линий, что свидетельствует о целенаправленной селекции сортов с низким уровнем активности липоксигеназы. При этом в отечественном генофонде частота встречаемости гаплотипа III все еще низкая. Использование маркеров локуса *Lpx-B1* для анализа отечественного селекционного материала будет способствовать эффективному отбору образцов с ценным гаплотипом III.

Взаимосвязь содержания желтых пигментов и идентифицированных аллелей гена *Psy-A1* и гаплотипов локуса *Lpx-B1*

Изученные образцы значительно различались по накоплению желтых пигментов в зерне (см. табл. 1). В проанализированной выборке преобладали образцы со средним

и высоким содержанием желтых пигментов. При этом, согласно полученным с помощью молекулярных маркеров данным, у большинства сортов, в том числе у сортов с низким содержанием желтых пигментов, обнаружены аллели гена *Psy-A1*, определяющие их высокое содержание (*Psy-A1d* по маркеру YP7A-2 и *Psy-A1l* по маркеру PSY1-A1_STS), а также гаплотип II локуса *Lpx-B1*, ассоциированный со средним уровнем активности липоксигеназы. Подобное несоответствие может быть связано с тем, что индекс желтизны является сложным, полигенным признаком, зависящим от взаимодействия различных ферментов как синтеза, так и деградации каротиноидов (Colasuonno et al., 2019). Кроме того, гаплотип образца по локусу липоксигеназы оказывает большее влияние на признак на стадиях после сбора урожая и во время изготовления макаронных изделий (индекс желтизны муки и пасты) (Parada et al., 2020).

Следует отметить, что по полученным данным основная часть дисперсии признака (65.3 %) определялась влиянием генотипа. Значительное превалирование эффектов генотипа над влиянием среды и взаимодействием генотип–среда подтверждает многочисленные литературные данные о высокой наследуемости процессов накопления желтых пигментов в зерне твердой пшеницы с преобладанием аддитивных эффектов генов (Blanco et al., 2011; Roncallo et al., 2012; Schulthess, Schwember, 2013).

Заключение

С использованием молекулярных маркеров впервые изучено аллельное разнообразие отечественных сортов твердой пшеницы по генам фитоенсинтазы *Psy-A1* и липоксигеназы *Lpx-B1*, которое оказалось достаточно низким. В рассмотренной выборке преобладают аллельные варианты гена *Psy-A1*, ассоциированные с повышенным содержанием желтых пигментов в зерне, как и у большинства современных зарубежных сортов твердой пшеницы. Ценный для селекции гаплотип III локуса *Lpx-B1*, ассоциированный с низкой активностью липоксигеназы, выявлен только у трех озимых сортов (Гелиос, Дончанка и Леукурум 21), тогда как среди зарубежных сортов, особенно современных, доля этого гаплотипа значительно выше. Полученные результаты еще раз подтвердили зависимость содержания желтых пигментов от генотипа, однако наличие аллелей генов *Psy-A1* и *Lpx-B1*, ассоциированных с повышенным содержанием каротиноидов, не всегда определяло их высокое содержание в зерне изученных образцов, что, по всей видимости, связано с влиянием на признак и других генов метаболизма желтых пигментов. Тем не менее выбранные для анализа маркеры могут быть использованы для селекции новых сортов твердой пшеницы с высоким индексом желтизны.

Список литературы / References

- Васильчук Н.С. Селекция яровой твердой пшеницы. Саратов: Новая газета, 2001
[Vasil'chuk N.S. Spring Durum Wheat Breeding. Saratov: Novaya Gazeta Publ., 2001 (in Russian)]
Государственный реестр сортов и гибридов сельскохозяйственных растений, допущенных к использованию: официальное издание. М.: Росинформагротех, 2024; 19-21

- [State Register of Varieties and Hybrids of Agricultural Plants Admitted for Usage (National list): official publication. Moscow: Rosinformagrotech Publ., 2024;19-21 (in Russian)]
- Кильчевский А.В., Хотылева Л.В. Экологическая селекция растений. Минск: Тэхналогія, 1997
- [Kilchevsky A.V., Khotyleva L.V. Environment-oriented Plant Breeding. Minsk: Tekhnologiya Publ., 1997 (in Russian)]
- Мальчиков П.Н., Мясникова М.Г. Содержание желтых пигментов в зерне твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.): биосинтез, генетический контроль, маркерная селекция. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2020;24(5):501-511. doi 10.18699/VJ20.642
- [Malchikov P.N., Myasnikova M.G. The content of yellow pigments in durum wheat (*Triticum durum* Desf.) grains: biosynthesis, genetic control, marker selection. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii* = *Vavilov J Genet Breed*. 2020;24(5):501-511. doi 10.18699/VJ20.642 (in Russian)]
- Методы оценки технологических качеств зерна. М.: Научный совет по качеству зерна, 1971
- [Methods for Assessing Technological Qualities of Grain. Moscow: Academic Council for Grain Quality, 1971 (in Russian)]
- Шевченко С.Н., Мальчиков П.Н., Мясникова М.Г., Натолі В., Де Вита П., Джулиани М. Генетические методы улучшения качества пшеницы твердых сортов, адаптированных к климатическим условиям России с особым акцентом на коммерческие характеристики зерна. *Известия Самарского научного центра Российской академии наук*. 2018;20(2/2):220-230. doi 10.24411/1990-5378-2018-00064
- [Shevchenko S.N., Malchikov P.N., Myasnikova M.G., Natoli V., De Vita P., Giuliani M. Genetic methods of improving wheat quality of durum cultivars adapted to climate conditions of Russia with special accent on commercial characteristics of grain. *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2018;20(2/2):220-230. doi 10.24411/1990-5378-2018-00064 (in Russian)]
- Blanco A., Colasuonno P., Gadaleta A., Mangini G., Schiavulli A., Simeone R., Digesu A.M., De Vita P., Mastrangelo A.M., Cattivelli L. Quantitative trait loci for yellow pigment concentration and individual carotenoid compounds in durum wheat. *J Cereal Sci*. 2011;54(2):255-264. doi 10.1016/j.jcs.2011.07.002
- Campos K.M., Royo C., Schulthess A., Villegas D., Matus I., Ammar K., Schwember A.R. Association of phytoene synthase *Psy1-A1* and *Psy1-B1* allelic variants with semolina yellowness in durum wheat (*Triticum turgidum* L. var. *durum*). *Euphytica*. 2016;207:109-117. doi 10.1007/s10681-015-1541-x
- Carrera A., Echenique V., Zhang W., Helguera M., Manthey F., Schragger A., Picca A., Cervigni G., Dubcovsky J. A deletion at the *Lpx-B1* locus is associated with low lipoxygenase activity and improved pasta color in durum wheat (*Triticum turgidum* ssp. *durum*). *J Cereal Sci*. 2007;45(1):67-77. doi 10.1016/j.jcs.2006.07.001
- Colasuonno P., Marcotuli I., Blanco A., Maccaferri M., Condorelli G.E., Tuberosa R., Parada R., de Camargo A.C., Schwember A.R., Gadaleta A. Carotenoid pigment content in durum wheat (*Triticum turgidum* L. var. *durum*): an overview of quantitative trait loci and candidate genes. *Front Plant Sci*. 2019;10:1347. doi 10.3389/fpls.2019.01347
- Digesu A.M., Platani C., Cattivelli G., Blanco A. Genetic variability in yellow pigment components in cultivated and wild tetraploid wheats. *J Cereal Sci*. 2009;50(2):210-218. doi 10.1016/j.jcs.2009.05.002
- Doyle J.J., Doyle J.L. Isolation of plant DNA from fresh tissue. *Focus*. 1990;12(1):13-15
- Ficco D.B.M., Mastrangelo A.M., Trono D., Borrelli G.M., De Vita P., Fares C., Beleggia R., Platani C., Papa R. The colours of durum wheat: a review. *Crop Pasture Sci*. 2014;65(1):1-15. doi 10.1071/CP13293
- Gallagher C.E., Matthews P.D., Li F., Wurtzel E.T. Gene duplication in the carotenoid biosynthetic pathway preceded evolution of the grasses. *Plant Physiol*. 2004;135(3):1776-1783. doi 10.1104/pp.104.039818
- He X.Y., Zhang Y.L., He Z.H., Wu Y.P., Xiao Y.G., Ma C.X., Xia X.C. Characterization of phytoene synthase 1 gene (*Psy1*) located on common wheat chromosome 7A and development of a functional marker. *Theor Appl Genet*. 2008;116(2):213-221. doi 10.1007/s00122-007-0660-8
- He X.Y., He Z.H., Ma W., Appels R., Xia X.C. Allelic variants of phytoene synthase 1 (*Psy1*) genes in Chinese and CIMMYT wheat cultivars and development of functional markers for flour colour. *Mol Breed*. 2009a;23:553-563. doi 10.1007/s11032-009-9255-1
- He X., Wang J., Ammar K., Pena R.J., Xia X., He Z. Allelic variants at the *Psy-A1* and *Psy-B1* loci in durum wheat and their associations with grain yellowness. *Crop Sci*. 2009b;49(6):2058-2064. doi 10.2135/cropsci2008.11.0651
- Hessler T.G., Thomson M.J., Benscher D., Nachit M.M., Sorrells M.E. Association of a lipoxygenase locus, *Lpx-B1*, with variation in lipoxygenase activity in durum wheat seeds. *Crop Sci*. 2002;42(5):1695-1700. doi 10.2135/cropsci2002.1695
- Natoli V., Malchikov P., De Vita P., Shevchenko S., Dolaberidze S. Genetic improvement for gluten strength in Russian spring durum wheat genotypes. In: Antipova T. (Ed.) *Comprehensible Science. ICCS 2020. Lecture Notes in Networks and Systems*. Vol. 186. Springer, 2021;301-312. doi 10.1007/978-3-030-66093-2_29
- Parada R., Royo C., Gadaleta A., Colasuonno P., Marcotuli I., Matus I., Castillo D., de Camargo A.C., Araya-Flores J., Villegas D., Schwember A.R. Phytoene synthase 1 (*Psy1*) and lipoxygenase 1 (*Lpx1*) genes influence on semolina yellowness in wheat Mediterranean germplasm. *Int J Mol Sci*. 2020;21(13):4669. doi 10.3390/ijms21134669
- Patil R., Oak M., Deshpande A., Tamhankar S. Development of a robust marker for *Psy1* homologs and its application in improvement of yellow pigment content in durum wheat. *Mol Breed*. 2018;38(11):136. doi 10.1007/s11032-018-0895-x
- Requena-Ramirez M.D., Rodríguez-Suarez C., Flores F., Hornero-Méndez D., Atienza S.G. Marker-trait associations for total carotenoid content and individual carotenoids in durum wheat identified by genome-wide association analysis. *Plants*. 2022;11(15):2065. doi 10.3390/plants11152065
- Roncallo P.F., Cervigni G.L., Jensen C., Miranda R., Carrera A.D., Helguera M., Echenique V. QTL analysis of main and epistatic effects for flour color traits in durum wheat. *Euphytica*. 2012;185:77-92. doi 10.1007/s10681-012-0628-x
- Schulthess A., Schwember A.R. Improving durum wheat (*Triticum turgidum* L. var. *durum*) grain yellow pigment content through plant breeding. *Cienc Inv Agr*. 2013;40(3):475-490. doi 10.4067/S0718-16202013000300002
- Singh A., Reimer S., Pozniak C.J., Clarke F.R., Clarke J.M., Knox R.E., Singh A.K. Allelic variation at *Psy1-A1* and association with yellow pigment in durum wheat grain. *Theor Appl Genet*. 2009;118(8):1539-1548. doi 10.1007/s00122-009-1001-x
- Verlotta A., De Simone V., Mastrangelo A.M., Cattivelli L., Papa R., Trono D. Insight into durum wheat *Lpx-B1*: a small gene family coding for the lipoxygenase responsible for carotenoid bleaching in mature grains. *BMC Plant Biol*. 2010;10:263. doi 10.1186/1471-2229-10-263

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 02.10.2024. После доработки 16.01.2025. Принята к публикации 12.02.2025.