

doi 10.18699/vjgb-25-56

Устойчивость к засухе фотосинтетического аппарата линий пшеницы *Triticum aestivum* L. с интрогрессиями от *Aegilops tauschii* Coss. в хромосоме 2D

С.В. Осипова ^{1,2} , А.В. Пермяков ¹, А.В. Рудиковский ¹, Е.Г. Рудиковская ¹, Т.А. Пшеничникова ³¹ Сибирский институт физиологии и биохимии растений Сибирского отделения Российской академии наук, Иркутск, Россия² Иркутский государственный университет, Иркутск, Россия³ Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия svetlanaosipova2@mail.ru

Аннотация. Улучшение эффективности фотосинтеза в изменяющихся климатических условиях является одним из способов повышения стабильности урожая сельскохозяйственных растений. Для этого применяют различные генетические стратегии, в частности маркер-ориентированную селекцию, а также привлекают генетический потенциал диких сородичей пшеницы. Ранее, используя интрогрессивные линии пшеницы, содержащие различные сегменты хромосомы 2D от *Aegilops tauschii* в генетическом фоне пшеницы *Triticum aestivum* сорта Чайниз Спринг (ЧС), мы картировали QTL, ассоциированные с вариабельностью биомассы побега и газообмена в контрастных условиях водоснабжения. В данной работе путем «дробления» первичных интрогрессий мы получили вторичные интрогрессивные линии пшеницы ЧС с более короткими сегментами интрогрессий от *Ae. tauschii*. Целью исследования было изучить устойчивость фотосинтетического аппарата к дефициту воды в почве у вторичных интрогрессивных линий, содержащих редуцированные интрогрессии от *Ae. tauschii* в коротком и длинном плечах хромосомы 2D. Мы оценили размер эффекта засухи на биомассу побега, параметры газообмена, содержание фотосинтетических пигментов, параметры медленной и быстрой флуоресценции хлорофилла и параметры быстрых световых кривых. Результаты показали, что у линии 1004 с участком интрогрессии в хромосоме 2DS, ограниченном микросателлитными локусами *Xgwm296* и *Xgwm261*, засуха незначительно влияла на соотношение хлорофиллы *a+b*/каротиноиды и первичные процессы фотосинтеза. У линии 1005 с участком интрогрессии в районе маркера *Xgwm261* при дефиците воды значительно снижались соотношение хлорофиллы *a+b*/каротиноиды и показатели функциональной активности фотосистем. У линии 1034 с интрогрессией в хромосоме 2DL в районе локусов *Xgwm1419* и *Xgwm157* соотношение хлорофиллы *a+b*/каротиноиды, скорость ассимиляции CO₂ и параметры флуоресценции хлорофилла при засухе оставались стабильными. У линии 1021 с участком интрогрессии в районе маркера *Xgwm539* на этой же хромосоме мы наблюдали сильное негативное влияние засухи на скорость ассимиляции CO₂ и показатели функциональной активности фотосистем. Маркеры *Xgwm1419* и *Xgwm296* можно рекомендовать для использования в маркер-ориентированной селекции на засухоустойчивость мягкой пшеницы в случаях, когда донором генетического материала выступает *Ae. tauschii*.

Ключевые слова: мягкая пшеница; почвенная засуха; биомасса побега; газообмен; флуоресценция хлорофилла; интрогрессии; молекулярные маркеры

Для цитирования: Осипова С.В., Пермяков А.В., Рудиковский А.В., Рудиковская Е.Г., Пшеничникова Т.А. Устойчивость к засухе фотосинтетического аппарата линий пшеницы *Triticum aestivum* L. с интрогрессиями от *Aegilops tauschii* Coss. в хромосоме 2D. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2025;29(4):530-538. doi 10.18699/vjgb-25-56

Финансирование. Работа выполнена в рамках базового проекта Сибирского института физиологии и биохимии растений СО РАН № 0277-2022-0006 и базового проекта Института цитологии и генетики СО РАН № FWNR-2022-0017.

Благодарности. Исследования проведены на оборудовании центра «Биоаналитика» СИФИБР СО РАН, г. Иркутск, Россия. Мы благодарны М.Д. Пермяковой за техническую помощь и Е.В. Морозовой за молекулярный анализ растений.

Drought tolerance of the photosynthetic apparatus of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) lines with introgressions in chromosome 2D from *Aegilops tauschii* Coss.

S.V. Osipova ^{1,2} , A.V. Permyakov ¹, A.V. Rudikovskii ¹, E.G. Rudikovskaya ¹, T.A. Pshenichnikova ³¹ Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Irkutsk, Russia² Irkutsk State University, Irkutsk, Russia³ Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia svetlanaosipova2@mail.ru

Abstract. One of the ways to increase yield stability of bread wheat under changing climatic conditions is through improving the photosynthesis efficiency. For this purpose, various genetic strategies are used. They include marker-assisted selection and the use of the genetic potential of wild wheat relatives. Previously, using introgression wheat lines carrying different segments of chromosome 2D from *Aegilops tauschii* in the genetic background of the wheat (*Triticum aestivum*) variety Chinese Spring (CS), we mapped QTLs associated with variability in shoot biomass and gas exchange under contrasting water supply conditions. In this work, by “splitting” the primary introgressions, we obtained secondary introgression CS lines with reduced segments of *Ae. tauschii* introgressions in the short and long arms of chromosomes 2D. The aim of this study was to investigate the tolerance of the photosynthetic apparatus to soil water deficit in these lines. We estimated the size of drought effect on shoot biomass, gas exchange parameters, photosynthetic pigment content, slow and fast chlorophyll fluorescence parameters, and fast light curve parameters. The results showed that line 1004 with an introgression in chromosome 2DS limited by microsatellite loci *Xgwm296* and *Xgwm261* was little affected by drought in respect of the chlorophyll (*a+b*)/carotenoid ratio and primary photosynthetic processes. In line 1005 with a single introgression in the region of the *Xgwm261* marker, the chlorophyll (*a+b*)/carotenoid ratio and indicators of the functional activity of photosystems significantly decreased under water deficiency. The chlorophyll (*a+b*)/carotenoid ratio, CO₂ assimilation rate, and chlorophyll fluorescence parameters remained stable in line 1034 with an introgression in chromosome 2DL near the *Xgwm1419* and *Xgwm157* loci. In line 1021 with an introgression in the region of the *Xgwm539* marker on the same chromosome, we observed a strong negative effect of drought on the rate of CO₂ assimilation and indicators of the functional activity of photosystems. The *Xgwm1419* and *Xgwm296* markers can be recommended for use in marker-assisted breeding for drought tolerance of bread wheat in the cases where *Ae. tauschii* acts as a donor of genetic material.

Key words: bread wheat; soil drought; shoot biomass; gas exchange; chlorophyll fluorescence; introgressions; molecular markers

For citation: Osipova S.V., Permyakov A.V., Rudikovskii A.V., Rudikovskaya E.G., Pshenichnikova T.A. Drought tolerance of the photosynthetic apparatus of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) lines with introgressions in chromosome 2D from *Aegilops tauschii* Coss. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii* = *Vavilov J Genet Breed.* 2025;29(4):530-538. doi 10.18699/vjgb-25-56

Введение

Улучшение эффективности фотосинтеза – одно из важнейших направлений селекционной работы по повышению продуктивности и устойчивости мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. к неблагоприятным факторам. Для достижения этой цели эффективны различные генетические стратегии, в том числе привлечение генетического потенциала диких сородичей пшеницы и маркер-ориентированная селекция (Reynolds et al., 2012).

Мягкая пшеница имеет ограниченное генетическое разнообразие. Ценный генофонд для ее улучшения при решении задач современной селекции представляют дикие сородичи мягкой пшеницы. Различные виды рода *Aegilops* L., наиболее близкого к роду *Triticum* L., считаются источником полезных аллелей для повышения устойчивости мягкой пшеницы к абиотическим стрессам, вредителям и болезням (Przewieslik-Allen et al., 2019; Pour-Aboughadareh et al., 2021). Одним из таких видов является *Ae. tauschii*, известный как донор генома D в мягкую пшеницу и содержащий благоприятные аллельные вариации генов, связанных с реакциями на стресс (Jia et al., 2013). Его гомология с субгеномом D мягкой пшеницы упрощает процесс интрогрессии с целью селекционного и генетического анализа. Поэтому *Ae. tauschii* активно вовлекают в исследования, направленные на повышение продуктивности и стабильности пшениц в разнообразных климатических условиях (Nyine et al., 2021; Ma et al., 2023).

Промежуточным звеном в передаче генетического разнообразия из этого генома являются синтетические пшеницы-гексаплоиды с геномом ВВАADD, гомологичным мягкой пшенице. Первый такой синтетик под названием Synthetic 6x (Син6х) (McFadden, Sears, 1946) был использован для получения однохромосомных замещенных линий Чайниз Спринг (ЧС)(Син6х) (Nicholson et al., 1993).

Впоследствии на основе замещенных линий по хромосомам субгенома D были созданы интрогрессивные линии – носители сегментов хромосом от *Ae. tauschii* разных размеров (Pestsova et al., 2001). С помощью этого набора из восьмидесяти интрогрессивных линий ЧС(Син6х) мы картировали локусы количественных признаков (major QTL), ассоциированные с вариабельностью биомассы побега (БП) и параметров газообмена при дефиците воды в почве, в двух регионах хромосомы 2D пшеницы сорта ЧС (Osipova et al., 2016). Один из регионов был расположен на коротком плече между микросателлитными маркерами *Xgdm5* и *Xgwm296*, а второй фланкирован маркерами *Xgwm539* и *Xgwm1419* на длинном плече. Размеры первого района составляли 11.4 сМ, второго – 10.5 сМ (Röder et al., 1998).

Дальнейшее уточнение положения на хромосоме 2D локусов, ассоциированных с вариабельностью фотосинтеза, и поиск предполагаемых генов-кандидатов стали возможны путем получения линий, имеющих более короткие сегменты интрогрессий от *Ae. tauschii* в ранее выявленных районах этой хромосомы, и изучения стабильности функционирования фотосинтетического аппарата в новых генотипах. Надежным источником информации о физиологическом состоянии фотосинтетического аппарата растений считаются параметры флуоресценции хлорофилла (Хл) (Goltsev et al., 2016). Они успешно использовались при скрининге на засухоустойчивость взрослых растений мягкой пшеницы в полевых условиях и у проростков пшеницы в лабораторных условиях (Botyanszka et al., 2020; Peršić et al., 2022).

Целью нашего исследования было изучение устойчивости фотосинтетического аппарата к дефициту воды в почве у интрогрессивных линий, содержащих короткие интрогрессии от *Ae. tauschii*.

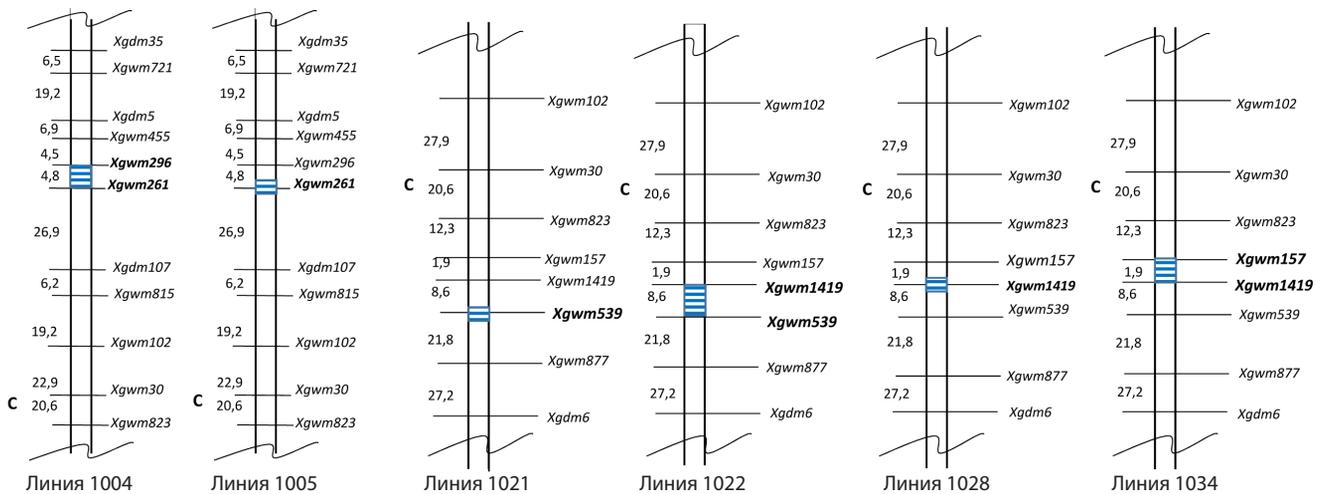


Рис. 1. Схематическое расположение участков интрогрессий в хромосоме 2D у вторичных интрогрессивных линий ЧС(Синбх 2D-4) (линии 1004 и 1005) и ЧС(Синбх 2D-6) (линии 1021, 1022, 1028 и 1034).

Полужирным шрифтом выделены микросателлитные маркеры хромосомы 2D, представленные аллельными вариантами от Синбх и маркирующие ранее выявленные районы локализации кластеров QTL, связанных с реакцией на засуху (Osipova et al., 2016). Последовательность расположения маркеров и расстояния между ними (без учета масштаба) представлены по картам из работ (Röder et al., 1998; Pestsova et al., 2001).

Материалы и методы

Генетический материал, молекулярный анализ и условия эксперимента. В работе использовали мягкую пшеницу сорта Чайниз Спринг и две группы вторичных интрогрессивных линий (ВИЛ), созданных на основе интрогрессивных замещенных линий ЧС(Синбх 2D-4) и ЧС(Синбх 2D-6) (Pestsova et al., 2001). Для сужения участков интрогрессий в этих линиях был использован подход «дробления», состоящий в гибридизации двух первичных интрогрессивных линий (ИЛ) с сортом-реципиентом Чайниз Спринг. Вторичные ИЛ были получены путем однократного беккроссирования на сорт-реципиент с последующим самоопылением в F₂. Далее растения анализировали по составу микросателлитных маркеров. Отбирали те растения, которые демонстрировали аллельные различия на участках хромосомы 2D, где ранее были обнаружены кластеры локусов QTL, ассоциированных с реакцией на засуху (Osipova et al., 2016).

Выделение ДНК проводили согласно протоколу (Plaschke et al., 1995). Полученные продукты ПЦР разделяли в 3 % агарозном геле и фотографировали в УФ-свете с использованием системы Molecular Imager® Gel Doc™ XR+ (Bio-Rad Laboratories, Inc., Калифорния, США). Две линии под номерами 1004 и 1005 были отобраны среди растений F₂ от скрещивания ЧС с ИЛ ЧС(Синбх 2D-4) (рис. 1). Эти линии отличались только по аллельному состоянию маркера *Xgwm296*. Аллельные варианты данного маркера, полученные с помощью ПЦР-реакции, представлены на рис. S1 Приложения¹.

Четыре линии под номерами 1021, 1022, 1028 и 1034 были отобраны среди растений F₂ от скрещивания ЧС с ИЛ ЧС(Синбх 2D-6). Они различаются аллельным состоянием маркеров *Xgwm1419*, *Xgwm157* и *Xgwm539* (рис. S2). Растения росли в контролируемых условиях климатической камеры CLF PlantMaster (CLF Plant Climatic GmbH,

Германия), установленной на фитотроне СИФИБР СО РАН, с 16-часовым фотопериодом, температурой 23 °С днем и 16 °С ночью, влажностью воздуха 60 % и интенсивностью света 300 мкмоль·м⁻²·с⁻¹. По десять зерен каждого генотипа высевали в два сосуда Митчерлиха, наполненные смесью перегноя, песка и торфа (1:1:1). Содержание влаги в почве в одном сосуде поддерживалось на оптимальном уровне (60 % от полной влагоемкости почвы). Во втором сосуде начиная со стадии третьего листа полив снижали в два раза, до 30 % от полной влагоемкости почвы. Водный режим поддерживали гравиметрическим методом. На стадии цветения у растений измеряли параметры газообмена и флуоресценции хлорофилла, а также массу главного побега и отбирали навески для определения содержания фотосинтетических пигментов.

Газообмен, флуоресценция хлорофилла и содержание фотосинтетических пигментов. Скорость нетто-фотосинтеза (A), устьичную проводимость (Gs) и скорость транспирации (E) измеряли с помощью портативной системы изучения газообмена листьев GFS-3000 (Heinz Walz, Германия). Были установлены следующие значения: интенсивность света 800 мкмоль·м⁻²·с⁻¹, концентрация CO₂ 400 мкмоль·моль⁻¹, относительная влажность 60 %, температура 26 °С, скорость воздушного потока 750 мкмоль/с. Эффективность использования воды (ЭИВ) рассчитывали как A/E. Средние значения и стандартные отклонения для параметров газообмена приведены в табл. S1.

С помощью флуориметра PAM 2500 (Heinz Walz, Германия), интегрированного с программным обеспечением PamWin 3.50, измеряли: кинетику индукции медленной флуоресценции Хл; параметры быстрых световых кривых; кинетику индукции быстрой флуоресценции Хл (ОЖР тест). Для регистрации минимального выхода флуоресценции Хл в адаптированном к темноте состоянии (F₀) листья затемняли на 30 мин, а затем освещали модулированным измерительным светом низкой частоты

¹ Рис. S1–S3 и табл. S1, S2 Приложения см. по адресу: <https://vavilovj-icg.ru/download/pict-2025-29/appx18.xlsx>

(5 Гц) и низкой интенсивности (630 нм). Интенсивность флуоресценции Хл в условиях закрытых реакционных центров (F_m) измеряли после воздействия импульса света высокой интенсивности: $25\,000 \text{ мкмоль фотонов} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$, длина волны 630 нм, 0.1 с. Для поддержания фотосинтеза и достижения устойчивого состояния (F) использовали красный актиничный свет ($677 \text{ мкмоль фотонов} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$). На основании измеренных значений параметров флуоресценции хлорофилла программа PamWin 3.50 рассчитывала другие параметры. Мы оценивали реакцию на быстрое увеличение освещенности (каждые 30 с), подвергая листья воздействию света интенсивностью от 0 до $1935 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ фотонов ФАР, и учитывали начальный наклон кривой быстрого светового отклика (α), максимальную скорость переноса электронов (ETR_{max}) и минимальное насыщающее излучение (I_k). Флуоресценцию Хл, индуцированную сильным световым импульсом, оцифровывали в диапазоне от 0.1 до 300 мс в режиме прибора «Просмотр» на вкладке «Быстрая кинетика» (Chen K. et al., 2013; Srivastava et al., 2021). Все параметры флуоресценции Хл, измеренные и рассчитанные в ходе исследования, а также размер эффекта засухи на каждый параметр, приведены и описаны в табл. S2.

Определение содержания фотосинтетических пигментов. Получение и измерение оптической плотности экстрактов, содержащих фотосинтетические пигменты, проводили по описанной ранее методике (Osipova et al., 2024). Для расчетов содержания хлорофилла *a* (Хл *a*), хлорофилла *b* (Хл *b*) и каротиноидов (Кар) в листьях пользовались формулами, приведенными в работе (Wettstein, 1957).

Поиск координат маркеров на хромосоме 2D и генов-кандидатов, которые могут участвовать в формировании засухоустойчивости пшеницы. Для поиска координат маркеров *Xgwm261* и *Xgwm157* использовали доступные на информационном ресурсе GrainGenes (<https://wheat.pw.usda.gov/GG3>) последовательности праймеров. Для маркера *Xgwm1419* последовательности праймеров были предоставлены М. Ганалом (TraitGenetics GmbH). С помощью программы BLASTN для них определяли координаты в геномной сборке пшеницы Chinese Spring IWGSC RefSeq v2. Координаты маркеров *Xgwm296* и *Xgwm539* указаны в этой сборке (<https://wheat.pw.usda.gov>, послед-

нее обращение 05.02.2025). В регионах, ограниченных данными маркерами, проводили поиск наиболее вероятных кандидатных генов. Рассматривали кандидатные гены, аннотированные Международным консорциумом по секвенированию генома пшеницы (IWGSC, 2018) с высокой степенью надежности.

Статистика. За биологическую повторность принимали отдельное растение. На стадии цветения у шести растений каждого генотипа на каждом водном режиме измеряли параметры газообмена и у трех растений каждого генотипа – параметры флуоресценции Хл, после чего у девяти растений каждого генотипа надземную часть главного побега срезали и взвешивали. По три навески, отобранные с флаговых листьев трех растений, замораживали жидким азотом и хранили при $-70 \text{ }^\circ\text{C}$ для дальнейшего определения содержания пигментов (в мг/г сырой массы листа). Результаты представлены как средние значения \pm стандартные отклонения. Влияние дефицита воды в почве на флуоресценцию хлорофилла, содержание пигментов и биомассу побега оценивали с помощью показателя «размер эффекта засухи» (РЭЗ) (Hedges, Olkin, 1985). Формулы расчета РЭЗ приведены в работе (Osipova et al., 2024). Чем выше величина эффекта, тем больше увеличение показателя в условиях засухи по сравнению с контролем. Отрицательные значения свидетельствуют об уменьшении показателя по сравнению с контролем.

Все расчеты, включая средние значения, объединенное стандартное отклонение, скорректированное значение РЭЗ и построение диаграмм, выполнялись в Microsoft Excel, версия 14.0.7268.5000 (Microsoft Corporation, 2010). Значимость различий оценивали с помощью коэффициента Стьюдента. Пул флуоресцентных данных был обработан методом неметрического многомерного шкалирования в программе Past, версия 3.01 (Hammer et al., 2001).

Результаты

Биомасса побега и содержание фотосинтетических пигментов в листьях

Биомасса главного побега у линий варьировала от 2.6 до 3.5 г в контроле и от 1.5 до 2.0 г в условиях почвенной засухи (табл. 1). В условиях нормального полива только одна линия, 1005, превышала сорт-реципиент по этому

Таблица 1. Биомасса побега (г) в фазе цветения у сорта Чайниз Спринг и изученных линий пшеницы в контроле и при водном дефиците, размер эффекта засухи на биомассу побега

Генотип	Номер линии	Контроль	Засуха	Размер эффекта засухи
Чайниз Спринг		3.0 ± 0.3	$1.7 \pm 0.1^{***}$	-4.74
Вторичные интрогрессивные линии				
ЧС(Син6х 2D-4)	1004	2.8 ± 0.7	$1.6 \pm 0.4^{***}$	-1.96
	1005	3.5 ± 0.3^{a}	$1.6 \pm 0.3^{***}$	-7.06
ЧС(Син6х 2D-6)	1021	2.6 ± 0.6	$1.5 \pm 0.1^{***}$	-1.69
	1022	2.9 ± 0.5	$1.5 \pm 0.1^{***}$	-3.82
	1028	2.7 ± 0.3	$2.0 \pm 0.2^{a**}$	-2.85
	1034	2.9 ± 0.5	$1.9 \pm 0.1^{a***}$	-3.04

** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$ – значимость различий между БП каждого генотипа в контроле и на засухе; ^a $p < 0.05$, ^{aa} $p < 0.01$ – значимость различий между БП у ЧС и линий.

Таблица 2. Содержание фотосинтетических пигментов (мг/г сырой массы) в листьях сорта Чайниз Спринг и изученных линий пшеницы ($n = 9$) в контроле и при водном дефиците, размер эффекта засухи на содержание пигментов

Показатель	Чайниз Спринг	1004	1005	1021	1022	1028	1034
Контроль							
Хлорофилл <i>a</i>	2.4 ± 0.2	2.9 ± 0.1	2.9 ± 0.1	2.7 ± 0.2	2.6 ± 0.1	–	2.3 ± 0.1
Хлорофилл <i>b</i>	1.1 ± 0.1	1.3 ± 0.1	1.2 ± 0.0	1.2 ± 0.1	1.2 ± 0.1	–	1.1 ± 0.1
Каротиноиды	0.7 ± 0.1	0.6 ± 0.1	0.5 ± 0.0	0.6 ± 0.0	0.7 ± 0.0	–	0.4 ± 0.1
Хлорофиллы <i>a+b</i> /Каротиноиды	5.6 ± 0.3	11.6 ± 4.4	7.8 ± 0.3 ^a	6.9 ± 0.2 ^a	5.8 ± 0.3	–	10.6 ± 3.7
Засуха							
Хлорофилл <i>a</i>	2.2 ± 0.1	3.4 ± 0.2 ^{**a}	2.9 ± 0.1	3.1 ± 0.1 ^a	2.9 ± 0.2	3.1 ± 0.2 ^a	2.8 ± 0.2*
Хлорофилл <i>b</i>	1.0 ± 0.0	1.4 ± 0.1	1.3 ± 0.0 ^a	1.4 ± 0.1 ^a	1.0 ± 0.1	1.4 ± 0.1 ^a	1.2 ± 0.1
Каротиноиды	0.6 ± 0.0*	0.7 ± 0.0 ^a	0.6 ± 0.0*	0.7 ± 0.1	0.7 ± 0.0	0.7 ± 0.0	0.6 ± 0.0**
Хлорофиллы <i>a+b</i> /Каротиноиды	5.7 ± 0.1	6.9 ± 0.1 ^a	6.6 ± 0.2**	7.1 ± 0.7 ^a	5.8 ± 0.4	6.3 ± 0.5	7.2 ± 0.1 ^a
Размер эффекта засухи							
Хлорофилл <i>a</i>	–1.2	3.2	0	2.2	2.2	–	3.0
Хлорофилл <i>b</i>	–1.3	1.2	2.1	1.8	–2.0	–	1.2
Каротиноиды	–3.3	1.7	3.8	1.4	–0.5	–	5.3
Хлорофиллы <i>a+b</i> /Каротиноиды	0.3	–0.1	–4.4	0.4	0.0	–	–0.1

* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$ – значимость различий между содержанием пигментов в листьях каждого генотипа на засухе и в контроле; ^a $p < 0.05$ – значимость различий между содержанием пигментов в листьях пшеницы сорта ЧС и линий.

признаку, а самое низкое значение БП было у линии 1021. В условиях дефицита воды биомасса побега у двух линий, 1028 и 1034, превышала значения этого признака у ЧС, тогда как у линий 1021 и 1022, напротив, не достигала значений БП у ЧС. Размер эффекта засухи был отрицательным у всех изученных генотипов, однако величина этого показателя варьировала от –1.69 у линии 1021 до –7.06 у линии 1005. Линия 1021 выделялась сниженными значениями БП как при оптимальных условиях полива, так и в условиях засухи. У линии 1005 высокая биомасса побега в контроле существенно снижалась при засухе. Линия 1004 была стабильнее линии 1005 по этому признаку.

В условиях засухи содержание Хл *a*, Хл *b* и Кар у ЧС снижалось, а влияние засухи на отношение Хл *a+b*/Кар было близким к нулю (табл. 2). Количество пигментов в листьях линий изменялось по-разному. У линий 1004 и 1034 содержание Хл *a* на засухе значимо повышалось. У всех линий, за исключением 1022, повышался также уровень Кар. Наибольшее положительное влияние засухи на Кар в листьях наблюдалось (в порядке увеличения) у линий 1004, 1005 и 1034. Отношение Хл *a+b*/Кар незначительно изменялось у всех генотипов, за исключением линии 1005. Негативное влияние засухи на этот признак у линии 1005 было обусловлено тем, что содержание Хл *a* оставалось стабильным в разных условиях, а количество Кар увеличивалось.

Газообмен и флуоресценция хлорофилла

На рис. 2 показаны значения РЭЗ на параметры газообмена для сорта ЧС и шести вторичных интрогрессивных линий. Из всех изученных генотипов наиболее стабильным по параметрам газообмена был реципиент ЧС, у которого, тем не менее, значимо снижалась при засухе скорость нетто-фотосинтеза. Линии с интрогрессиями в коротком

плече хромосомы 2D показали сходные изменения параметров газообмена. У них значимо снижались *E* и *G*_s, в меньшей степени скорость нетто-фотосинтеза, в результате чего ЭИВ на засухе повышалась. Линии с интрогрессиями в длинном плече хромосомы 2D отличались разнообразными изменениями параметров газообмена. У линии 1021 все параметры газообмена, как и ЭИВ, были существенно снижены. Линии 1022 и 1028 демонстрировали нетипичные устьичные эффекты, повышенные значения *E*, *G*_s и скорости нетто-фотосинтеза в условиях засухи. Линия 1034 показала классическую адаптивную реакцию на дефицит воды. У нее снижались *E* и *G*_s, при этом скорость нетто-фотосинтеза была стабильной, в результате ЭИВ на засухе существенно повышалась.

Чтобы выявить влияние интрогрессий на изменения параметров флуоресценции Хл в условиях дефицита воды, мы применили многомерное неметрическое шкалирование показателей РЭЗ на 39 параметров флуоресценции Хл (рис. S3). Три линии (1004, 1022 и 1028) образовали вместе с ЧС плотный кластер, что свидетельствует о незначительных различиях в РЭЗ на флуоресценцию Хл у этих генотипов. Это предполагает незначительное влияние имеющихся интрогрессий на структурные и функциональные характеристики фотосинтетического аппарата под влиянием засухи. Три другие линии (1005, 1021 и 1034) располагались на значительном расстоянии от ЧС, что указывало на существенные отличия в реакциях фотосинтетического аппарата этих линий от генотипов, включенных в кластер.

Далее мы сравнили размер эффекта засухи на параметры флуоресценции Хл у сорта-реципиента ЧС и линий 1004 и 1005 с интрогрессиями в коротком плече хромосомы 2D (рис. 3, *a*) и линий 1021 и 1034 с интрогрессиями в длинном плече той же хромосомы (см. рис. 3, *b*). У сорта

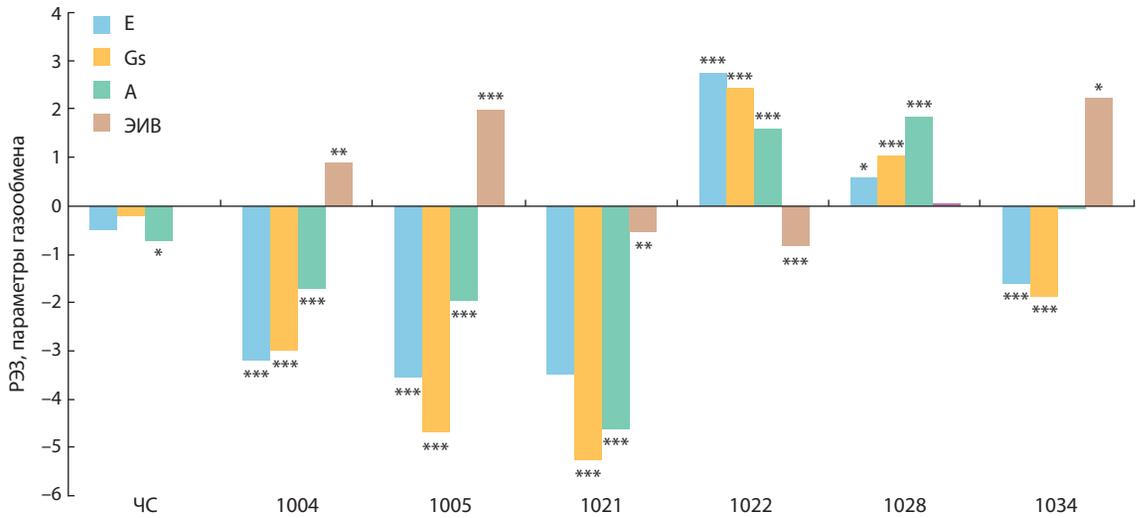


Рис. 2. Влияние засухи (РЭЗ) на скорость транспирации (E), устьичную проводимость (Gs), скорость фотосинтеза (A) и эффективность использования воды (ЭИВ) у пшеницы ЧС и вторичных рекомбинантных интрогрессивных линий.

* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$ – значимость различий между средними значениями признаков в контроле и в опыте.

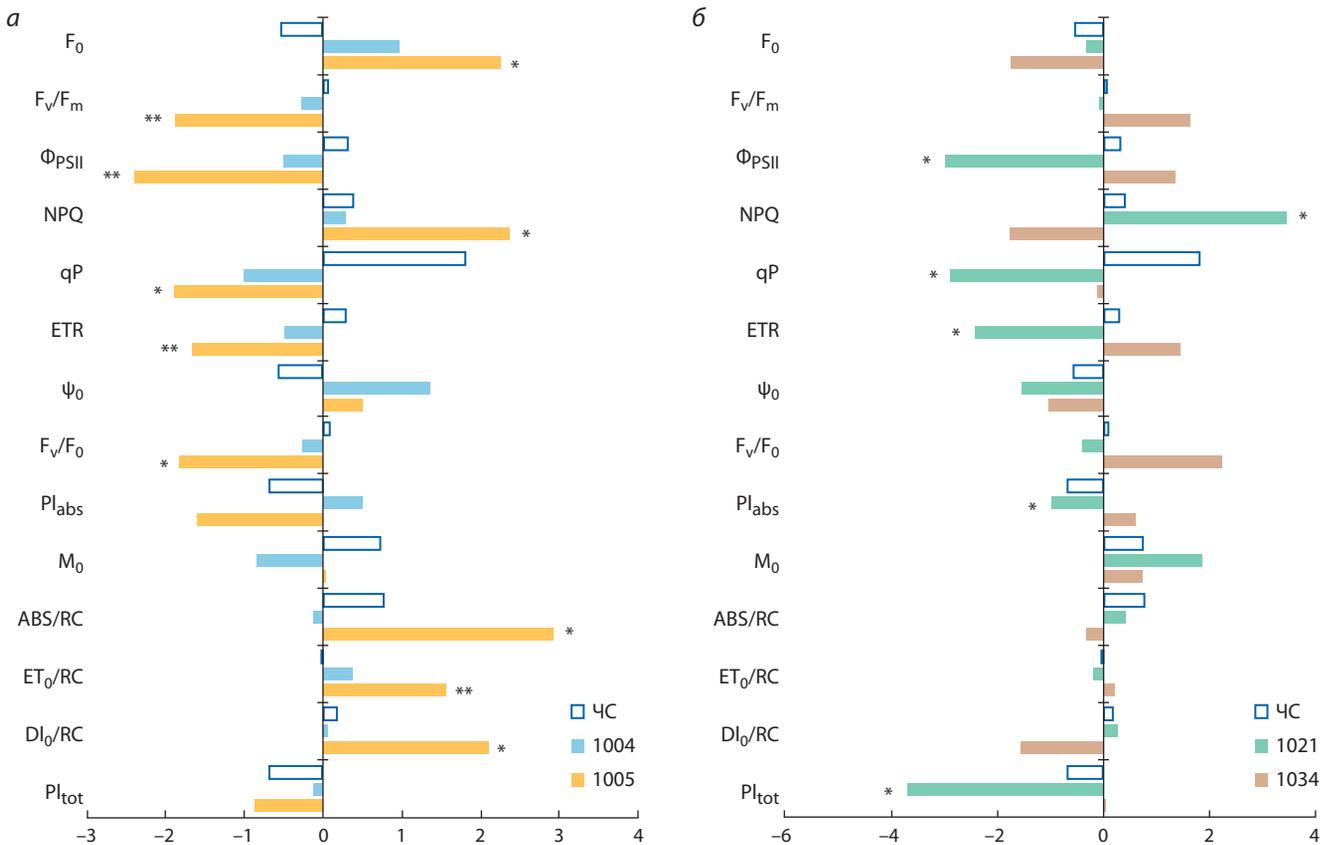


Рис. 3. Влияние засухи на параметры флуоресценции Хл у сорта-реципента Чайниз Спринг (ЧС) и вторичных интрогрессивных линий 1004 и 1005 (а), 1021 и 1034 (б).

Параметры флуоресценции Хл приведены по (Goltsev et al., 2016): F_0 – минимальная флуоресценция адаптированных к темноте листьев; F_v/F_m – максимальная фотохимическая активность фотосистемы II (ФСII); Φ_{PSII} – эффективный квантовый выход ФСII; NPQ – нефотохимическое тушение флуоресценции; qP – фотохимическое тушение флуоресценции; ETR – скорость линейного транспорта электронов через фотосистемы; Ψ_0 – эффективность, с которой экситон, захваченный реакционным центром, перемещает электрон по цепочке после QA; F_v/F_0 – соотношение констант скоростей первичной фотохимической реакции и общей скорости нефотохимических потерь; Pl_{abs} – показатель функциональной активности ФСII, отнесенный к поглощаемой энергии; M_0 – параметр отражает скорость закрывания реакционных центров ФСII; ABS/RC – поток энергии, поглощаемой одним реакционным центром (RC); ET_0/RC – поток электронов, проходящих через один RC; DI_0/RC – общее количество энергии, рассеиваемой одним RC; Pl_{tot} – показатель функциональной активности ФСII, ФСI и цепи переноса электронов между ними.

* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$ – значимость различий между средними значениями признаков в контроле и в опыте.

ЧС параметры флуоресценции Хл в разных условиях полива были относительно стабильными. Это же верно для линии 1004. У линии 1005, напротив, наблюдались большие различия между флуоресценцией Хл в контроле и на засухе, свидетельствующие о стрессовом состоянии фотосинтетического аппарата при дефиците воды. Такой вывод следует из статистически значимого повышения на засухе F_0 и NPQ, снижения F_v/F_m , Φ_{PSII} , F_v/F_0 и ETR, а также индексов производительности PI_{abs} и PI_{tot} . Линии 1021 и 1034 с интрогрессиями от *Ae. tauschii* в длинном плече хромосомы 2D значительно различались реакциями на засуху параметров флуоресценции Хл (см. рис. 3, б). Фотосинтетический аппарат линии 1034 хорошо адаптировался к дефициту воды, на что указывала незначительная разница между средними значениями параметров в контроле и на засухе и нулевое значение РЭЗ на PI_{tot} . У линии 1021 на засухе существенно снижались Φ_{PSII} , qP, ETR и оба индекса производительности (PI_{abs} и PI_{tot}), что говорит о стрессовом состоянии фотосинтетического аппарата при дефиците воды.

Обсуждение

Влияние интрогрессий от *Ae. tauschii* в коротком плече хромосомы 2D на устойчивость фотосинтеза и биомассы побега. Линия 1004 имела участок интрогрессии в сегменте хромосомы 2DS, фланкированном маркерами *Xgwm296* и *Xgwm261*, который ограничен координатами 2D:18085000–19623173 п. н. Линия 1005 имела интрогрессию на участке, прилегающем к маркеру *Xgwm261*. Линии значительно различались по размеру эффекта засухи на содержание хлорофиллов и каротиноидов. Изменения содержания фотосинтетических пигментов и отношения Хл *a+b*/Кар у линии 1004 были более благоприятны для адаптации к засухе, чем у 1005. У обеих линий увеличивался на засухе размер светособирающей антенны ФСII, однако у линии 1005 эта адаптация не приводила к эффективному использованию энергии. Поток энергии, поглощаемый на засухе одним реакционным центром ФСII (ABS/RC), у этой линии увеличивался по сравнению с сортом-реципиентом, вместе с тем возрастало рассеивание энергии (параметр DI_0/RC). У линии 1005 на засухе существенно повышался параметр F_0 , что указывало на нарушения в передаче энергии возбуждения в антенне и от антенны к реакционному центру ФСII (Goltsev et al., 2016). Подобный эффект мы наблюдали ранее на другом генетическом материале, у линий пшеницы Саратовская 29 с модификациями в дистальном участке короткого плеча хромосомы 2A (Osipova et al., 2023), что говорит о вовлеченности этого сегмента хромосом второй гомеологической группы в контроль первичных процессов фотосинтеза.

Единственным различием между линиями 1004 и 1005 была интрогрессия от *Ae. tauschii* в район маркера *Xgwm296*, выявленная у линии 1004 (см. рис. 1). Ассоциированные с этим маркером гены, скорее всего, определяют наблюдаемые нами различия в засухоустойчивости двух линий. Наиболее вероятным геном-кандидатом для объяснения различий между линиями может быть ген *TraesCS2D03G0092600*, кодирующий специфический для растений фактор транскрипции (ТФ) TCP. Координа-

ты этого гена 2D:18667052–18667318 п. н. (<https://wheat.pw.usda.gov/cgi-bin/GG3>). ТФ семейства TCP регулируют деление клеток и влияют на рост меристемы (Cubas et al., 1999), а также участвуют в регуляции ответных реакций на внешние сигналы (Danisman, 2016). Ген *TraesCS2D03G0092600*, видимо, участвовал в формировании характерной для линии 1005 высокой биомассы побега при оптимальном поливе – преимущества, которое линия теряла на засухе. С этим же геном, предположительно, связаны особенности в накоплении Хл *a* у линий 1004 и 1005 при дефиците воды, так как было показано, что ТФ TCP регулируют биосинтез хлорофилла у арабидопсиса (Zheng et al., 2022). В целом физиологические различия между линиями сводились к тому, что у линии 1005 наблюдался дисбаланс между процессами роста и адаптации к дефициту воды, тогда как линия 1004 характеризовалась относительной устойчивостью.

Влияние интрогрессий от *Ae. tauschii* в длинном плече хромосомы 2D на устойчивость фотосинтеза.

Мы изучили четыре линии с интрогрессиями в участке длинного плеча хромосомы 2D, ограниченными маркерами *Xgwm157*, *Xgwm1419* и *Xgwm539*. Наиболее контрастными по устойчивости были линия 1034 с интрогрессией в районе маркеров *Xgwm1419* и *Xgwm157* и линия 1021 с интрогрессией в районе маркера *Xgwm539*. Линия 1034 отличалась стабильностью нетто-фотосинтеза и показателей флуоресценции хлорофилла, а также относительной устойчивостью биомассы побега. У линии 1021, напротив, устойчивость показателей фотосинтеза и биомасса побега были снижены по сравнению с ЧС. Район локализации маркера *Xgwm539* с координатами 2D:515210161–515210309 п. н. имеет очень высокую плотность генов. Мы полагаем, что наиболее вероятным геном-кандидатом для объяснения негативного эффекта интрогрессии у линии 1021 является ген под номером *TraesCS2D03G008700*, который имеет координаты 2D:515214093–515217180 п. н. (<https://wheat.pw.usda.gov/cgi-bin/GG3>). Один из двух транскриптов этого гена аннотирован как соответствующий гомеодомен-подобному Myb-содержащему белку. Его последовательность сходна с последовательностью белков специфического для растений семейства факторов транскрипции GARP (Hosoda et al., 2002). Члены этого семейства, среди которых белки Golden2-like, играют важную физиологическую роль на протяжении всего жизненного цикла растений (Ohama, Yanagisawa, 2024), в том числе регулируют развитие хлоропластов и определяют количественные характеристики фотосинтеза (Chen M. et al., 2016). Наши результаты предполагают активное участие этого гена в адаптации пшеницы ЧС к почвенной засухе, поскольку генетическая модификация сегмента хромосомы в районе его локализации привела к существенному снижению устойчивости фотосинтеза и биомассы побега у линии 1021. Факторы транскрипции Golden2-like в последнее время рассматриваются как идеальные кандидаты для улучшения фотосинтеза в сельскохозяйственных культурах (Hernández-Verdeja, Lundgren, 2024). Наши данные поддерживают идею о том, что гены *GLK* могут быть перспективным биотехнологическим инструментом для улучшения засухоустойчивости мягкой пшеницы при условии правильного подбора донорного генотипа.

Три линии (1022, 1028 и 1034) имели в хромосоме 2D сегменты от *Ae. tauschii* в районе маркера *Xgwm1419*. Дополнительно линия 1034 несла интрогрессию в районе маркера *Xgwm157* (см. рис. 1). По данным GrainGenes, в районе маркера *Xgwm157* на хромосоме 2D не локализованы гены, функционально значимые для устойчивости к засухе. Возможно, поэтому линии 1028 и 1034 были похожи по устойчивости биомассы побега. Вместе с тем линии 1022 и 1028 отличались от линий 1034 и 1021 по реакции устьичного аппарата на дефицит воды. Мы предполагаем, что данный феномен связан с геном под номером *TraesCS2D03G0081400* (2D:494675291–494678461 п. н.), локализованным относительно близко к маркеру *Xgwm1419*. Этот ген кодирует белок – член семейства факторов транскрипции GTL1. Известно, что GTL1 участвуют в регуляции плотности устьиц, транспирации, устьичной проводимости и, как следствие, влияют на эффективность использования воды (Yoo et al., 2011). С помощью RT-PCR была показана его значительная экспрессия во многих органах растения пшеницы на стадии цветения, а также немедленный, в пределах 3 ч, ответ на осмотический стресс (Zheng et al., 2016). Повышение транспирации и устьичной проводимости у линий 1022 и 1028 и снижение ЭИВ, особенно у линии 1022, могло быть связано с изменением функциональности гена *GTL1*.

Линии 1021 и 1034 контрастно различались по устойчивости показателей флуоресценции хлорофилла (см. рис. 3). У линии 1021, в отличие от 1034, при дефиците воды снижались реальная эффективность ФСП, скорость транспорта электронов, показатель функциональной активности ФСП (PI_{abs}) и интегральный показатель функциональной активности ФСП и ФСП (PI_{tot}). Эти различия, предположительно, обусловлены интрогрессиями от *Ae. tauschii* в хромосому 2D. Линия 1034 имела интрогрессию в районе маркера *Xgwm1419*, который находится в координатах 2D:472226450–472226470 п. н. и близко расположен к гену *TraesCS2D03G0058100* (координаты 2D:480941598–481111682 п. н.), кодирующему белок PsbQ. Функции этого белка связаны с координацией активности донорной и акцепторной сторон ФСП и стабилизацией активной формы светособирающего комплекса ФСП (Ifuku et al., 2011). Интрогрессия от *Ae. tauschii* в район маркера *Xgwm1419* могла положительно повлиять на функционирование фотосистемы II, которая вносит основной вклад в флуоресценцию хлорофилла.

Заключение

Сравнительное изучение устойчивости фотосинтеза и биомассы побега у пшеницы ЧС и вторичных интрогрессивных линий ЧС(Синбх) показало значительное разнообразие по этим признакам. С учетом того, что генотипы выращивались в контролируемых условиях, обнаруженные нами различия в устойчивости к почвенной засухе определяются интрогрессиями от *Ae. tauschii*. По результатам исследования можно заключить, что единичная интрогрессия в короткое плечо хромосомы 2D, ограниченная маркерами *Xgwm296* и *Xgwm261*, была благоприятна для устойчивости к засухе. Интрогрессия в длинное плечо хромосомы 2D в районе маркера *Xgwm1419* также поддерживала засухоустойчивость. Интрогрессия в это

же плечо хромосомы от *Ae. tauschii*, ограниченная маркером *Xgwm539*, была неблагоприятна для устойчивости фотосинтеза и биомассы побега. Маркеры *Xgwm296* и *Xgwm1419* можно рекомендовать для использования в маркер-ориентированной селекции пшеницы в случаях, когда донором генетического материала выступает *Ae. tauschii*.

Список литературы / References

- Botyanszka L., Zivcak M., Chovancek E., Sytar O., Berek V., Hauptvogel P., Halabuk A., Brestic M. Chlorophyll fluorescence kinetics may be useful to identify early drought and irrigation effects on photosynthetic apparatus in field-grown wheat. *Agronomy*. 2020;10(9):1275. doi 10.3390/agronomy10091275
- Chen K., Chen L., Fan J.B., Fu J. Alleviation of heat damage to photosystem II by nitric oxide in tall fescue. *Photosynth Res*. 2013;116(1):21-31. doi 10.1007/s11120-013-9883-5
- Chen M., Ji M., Wen B., Liu L., Li S., Chen X., Gao D., Li L. GOLDEN 2-LIKE transcription factors of plants. *Front Plant Sci*. 2016;7:1509. doi 10.3389/fpls.2016.01509
- Cubas P., Lauter N., Doebley J., Coen E. The TCP domain: a motif found in proteins regulating plant growth and development. *Plant J*. 1999;18(2):215-222. doi 10.1046/j.1365-313x.1999.00444.x
- Danisman S. TCP transcription factors at the interface between environmental challenges and the plant's growth responses. *Front Plant Sci*. 2016;7:1930. doi 10.3389/fpls.2016.01930
- Goltsev V.N., Kalaji H.M., Paunov M., Bąba W., Horaczek T., Mojski J., Kocie H., Allakhverdiev S.I. Variable chlorophyll fluorescence and its use for assessing physiological condition of plant photosynthetic apparatus. *Russ J Plant Physiol*. 2016;63(6):869-893. doi 10.1134/S1021443716050058
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: PAleontological STatistics software package for education and data analysis. *Palaeontol Electronica*. 2001;4(1):1-9. https://palaeo-electronica.org/2001_1/past/past.pdf
- Hedges L.V., Olkin I. Estimation of a single effect size: parametric and nonparametric methods. In: *Statistical Methods for Meta-Analysis*. Amsterdam: Elsevier Academic Press, 1985;75-106. doi 10.1016/B978-0-08-057065-5.50010-5
- Hernández-Verdeja T., Lundgren M.R. GOLDEN2-LIKE transcription factors: a golden ticket to improve crops? *Plants People Planet*. 2024;6(1):79-93. doi 10.1002/ppp3.10412
- Hosoda K., Imamura A., Katoh E., Hatta T., Tachiki M., Yamada H., Mizuno T., Yamazaki T. Molecular structure of the GARP family of plant Myb-related DNA binding motifs of the Arabidopsis response regulators. *Plant Cell*. 2002;14(9):2015-2029. doi 10.1105/tpc.002733
- Ifuku K., Ido K., Sato F. Molecular functions of PsbP and PsbQ proteins in the photosystem II supercomplex. *J Photochem Photobiol B*. 2011;104(1-2):158-164. doi 10.1016/j.jphotobiol.2011.02.006
- IWGSC. Shifting the limits in wheat research and breeding using a fully annotated reference genome. *Science*. 2018;361(6403):eaar7191. doi 10.1126/science.aar7191
- Jia J., Zhao S., Kong X., Li Y., Zhao G., He W., Appels R., ... Yang H., Liu X., He Z., Mao L., Wang J. *Aegilops tauschii* draft genome sequence reveals a gene repertoire for wheat adaptation. *Nature*. 2013;496(7443):91-95. doi 10.1038/nature12028
- Ma F., Li R., Guo G., Nie F., Zhu L., Liu W., Lyu L., Bai S., Zhao X., Li Z., Zhang D., Li H., Li S., Zhou Y., Song C.-P. Introgression of QTL from *Aegilops tauschii* enhances yield-related traits in common wheat. *Crop J*. 2023;11(5):1521-1532. doi 10.1016/j.cj.2023.05.001
- McFadden E.S., Sears E.R. The origin of *Triticum spelta* and its free threshing hexaploid relative. *J Hered*. 1946;37(3):81-89. doi 10.1093/oxfordjournals.jhered.a105590
- Nicholson P., Rezannor H.N., Worland A.J. Chromosomal location of resistance to *Septoria nodorum* in a synthetic hexaploid wheat de-

- terminated by the study of chromosomal substitution lines in 'Chinese Spring' wheat. *Plant Breed.* 1993;110(3):177-184. doi 10.1111/j.1439-0523.1993.tb00575.x
- Nyine M., Adhikari E., Clinesmith M., Aiken R., Betzen B., Wang W., Davidson D., Yu Z., Guo Y., He F., Akhunova A., Jordan K.W., Fritz A.K., Akhunov E. The haplotype-based analysis of *Aegilops tauschii* introgression into hard red winter wheat and its impact on productivity traits. *Front Plant Sci.* 2021;12:716955. doi 10.3389/fpls.2021.716955
- Ohama N., Yanagisawa S. Role of GARP family transcription factors in the regulatory network for nitrogen and phosphorus acquisition. *J Plant Res.* 2024;137(3):331-341. doi 10.1007/s10265-023-01513-0
- Osipova S., Permyakov A., Permyakova M., Pshenichnikova T., Verkhotur V., Rudikovskiy A., Rudikovskaya E., Shishparenok A., Doroshkov A., Börner A. Regions of the bread wheat D genome associated with variation in key photosynthesis traits and shoot biomass under both well-watered and water deficient conditions. *J Appl Genet.* 2016;57:151-163. doi 10.1007/s13353-015-0315-4
- Osipova S., Permyakov A., Konstantinov D., Shchukina L., Rudikovskaya E., Permyakova M., Pshenichnikova T. Variability of photosynthesis parameters and yield in recombinant lines of bread wheat with introgressions from *Triticum timopheevii* into 2A chromosome under different water supply conditions. *Cereal Res Commun.* 2023; 52:101-113. doi 10.1007/s42976-023-00372-8
- Osipova S.V., Rudikovskii A.V., Permyakov A.V., Rudikovskaya E.G., Pomortsev A.V., Musalevskaya O.V., Pshenichnikova T.A. Using chlorophyll fluorescence parameters and antioxidant enzyme activity to assess drought tolerance of spring wheat. *Photosynthetica.* 2024;62(2):147-157. doi 10.32615/ps.2024.014
- Peršić V., Ament A., Antunović Dunić J., Drezner G., Cesar V. PEG-induced physiological drought for screening winter wheat genotypes sensitivity – integrated biochemical and chlorophyll *a* fluorescence analysis. *Front Plant Sci.* 2022;13:987702. doi 10.3389/fpls.2022.987702
- Pestsova E.G., Börner A., Röder M.S. Development of a set of *Triticum aestivum*-*Aegilops tauschii* introgression lines. *Hereditas.* 2001; 135(2-3):139-143. doi 10.1111/j.1601-5223.2001.00139.x
- Plaschke J., Ganal M.W., Röder M.S. Detection of genetic diversity in closely related bread wheat using microsatellite markers. *Theor Appl Genet.* 1995;91:1001-1007. doi 10.1007/BF00223912
- Pour-Aboughadareh A., Kianersi F., Pocza P., Moradkhani H. Potential of wild relatives of wheat: ideal genetic resources for future breeding programs. *Agronomy.* 2021;11(8):1656. doi 10.3390/agronomy11081656
- Przewieslik-Allen A.M., Burrige A.J., Wilkinson P.A., Winfield M.O., Shaw D.S., McAusland L., King J., King I.P., Edwards K.J., Barker G.L.A. Developing a high-throughput SNP-based marker system to facilitate the introgression of traits from *Aegilops* species into bread wheat (*Triticum aestivum*). *Front Plant Sci.* 2019;9:1993. doi 10.3389/fpls.2018.01993
- Reynolds M., Foulkes J., Furbank R., Griffiths S., King J., Murchie E., Parry M., Slaffer G. Achieving yield gains in wheat. *Plant Cell Environ.* 2012;35(10):1799-1823. doi 10.1111/j.1365-3040.2012.02588.x
- Röder M.S., Korzun V., Wendehake K., Plaschke J., Tixier M.H., Leroy P., Ganal M.W. A microsatellite map of wheat. *Genetics.* 1998;149(4):2007-2023. doi 10.1093/genetics/149.4.2007
- Srivastava A., Biswas S., Yadav S., Kumar A., Rajaram H., Srivastava V., Mishra Y. Physiological and thylakoid proteome analyses of *Anabaena* sp. PCC 7120 for monitoring the photosynthetic responses under cadmium stress. *Algal Res.* 2021;54:102225. doi 10.1016/j.algal.2021.102225
- Wettstein D. Chlorophyll-letale und der submikroskopische form wechsel der plastiden. *Exp Cell Res.* 1957;12(3):427-506. doi 10.1016/0014-4827(57)90165-9
- Yoo C.Y., Hasegawa P.M., Mickelbart M.V. Regulation of stomatal density by the GTL1 transcription factor for improving water use efficiency. *Plant Signal Behav.* 2011;6(7):1069-1071. doi 10.4161/psb.6.7.15254
- Zheng X., Liu H., Ji H., Wang Y., Dong B., Qiao Y., Liu M., Li X. The wheat GT factor TaGT2L1D negatively regulates drought tolerance and plant development. *Sci Rep.* 2016;6:27042. doi 10.1038/srep27042
- Zheng X., Lan J., Yu H., Zhang J., Zhang Y., Qin Y., Su X.-D., Qin G. *Arabidopsis* transcription factor TCP4 represses chlorophyll biosynthesis to prevent petal greening. *Plant Commun.* 2022;3(4):100309. doi 10.1016/j.xplc.2022.100309

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 25.07.2024. После доработки 21.02.2025. Принята к публикации 02.03.2025.