

DOI 10.18699/vjgb-24-59

## Перспективы биообогащения пшеницы минералами: классическая селекция и агрономия

И.Н. Леонова <sup>1</sup>, Е.В. Агеева <sup>2</sup>, В.К. Шумный<sup>1</sup><sup>1</sup> Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия<sup>2</sup> Сибирский научно-исследовательский институт растениеводства и селекции – филиал Федерального исследовательского центра Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, р.п. Краснообск, Новосибирская область, Россия leonova@bionet.nsc.ru

**Аннотация.** Недостаток потребления микро- и макроэлементов и витаминов в продуктах питания, который затрагивает более двух миллиардов человек на земном шаре, негативно сказывается на здоровье и приводит к развитию хронических заболеваний. Одним из источников полезных нутриентов является пшеница, которая обеспечивает пищевой энергией большинство населения мира. Создание современных высокоурожайных сортов привело к значительному обеднению минерального состава зерна и сокращению потребления минералов через продукты питания. Биофортификация – активно развивающееся направление, основной целью которого является улучшение питательных качеств сельскохозяйственных культур с помощью комплекса классических и современных методов. К числу основных технологий, используемых в программах биофортификации пшеницы, можно отнести традиционную селекцию, включающую методы гибридизации и отбора, современную селекцию с дополнительным привлечением методов картирования генов/QTL и биоинформатического анализа, трансгенез, мутагенез и геномное редактирование. Успехи в создании биообогащенных сортов были достигнуты в рамках различных международных программ, финансируемых HarvestPlus, CIMMYT, ICARDA, с помощью традиционной селекции и агрономических методов. Несмотря на перспективность методов трансгенеза и геномного редактирования для создания биообогащенных культур, они требуют значительных инвестиционных вложений и трудозатратны, поэтому данные технологии применительно к пшенице находятся в стадии разработки и не имеют пока практического выхода. В последние годы интерес к биообогащению пшеницы возрос в связи с успехами в области картирования генов и QTL для хозяйственно важных признаков. Разработка новых маркеров на основе результатов секвенирования генома пшеницы и привлечение биоинформатических методов анализа (GWAS, meta-QTL) расширили информацию по контролю признаков, определяющих содержание минералов в зерне, и выявили ключевые гены-кандидаты. В данном обзоре описано современное состояние исследований в области генетической биофортификации пшеницы в мире и в России. Приведены сведения об использовании гермоплазмы культурных и дикорастущих родственников для расширения генетического разнообразия современных сортов пшеницы.

**Ключевые слова:** пшеница; микроэлементы; макроэлементы; селекция; агрономия; биофортификация.

**Для цитирования:** Леонова И.Н., Агеева Е.В., Шумный В.К. Перспективы биообогащения пшеницы минералами: классическая селекция и агрономия. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2024;28(5):523-535. DOI 10.18699/vjgb-24-59

**Финансирование.** Обзор подготовлен при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда (проект № 23-16-00041, <https://rscf.ru/project/23-16-00041/>).

## Prospects for mineral biofortification of wheat: classical breeding and agronomy

I.N. Leonova <sup>1</sup>, E.V. Ageeva <sup>2</sup>, V.K. Shumny<sup>1</sup><sup>1</sup> Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia<sup>2</sup> Siberian Research Institute of Plant Production and Breeding – Branch of the Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Krasnoobsk, Novosibirsk region, Russia leonova@bionet.nsc.ru

**Abstract.** Low intake of micro- and macroelements and vitamins in food negatively affects the health of more than two billion people around the world provoking chronic diseases. For the majority of the world's population, these are soft and durum wheats that provide beneficial nutrients, however their modern high-yielding varieties have a significantly depleted grain mineral composition that have reduced mineral intake through food. Biofortification is a new research trend, whose main goal is to improve the nutritional qualities of agricultural crops using a set of classical (hybridization and selection) methods as well and the modern ones employing gene/QTL mapping, bioinformatic

analysis, transgenesis, mutagenesis and genome editing. Using the classical breeding methods, biofortified varieties have been bred as a part of various international programs funded by HarvestPlus, CIMMYT, ICARDA. Despite the promise of transgenesis and genome editing, these labor-intensive methods require significant investments, so these technologies, when applied to wheat, are still at the development stage and cannot be applied routinely. In recent years, the interest in wheat biofortification has increased due to the advances in mapping genes and QTLs for agronomically important traits. The new markers obtained from wheat genome sequencing and application of bioinformatic methods (GWAS, meta-QTL analysis) has expanded our knowledge on the traits that determine the grain mineral concentration and has identified the key gene candidates. This review describes the current research on genetic biofortification of wheat in the world and in Russia and provides information on the use of cultivated and wild-relative germplasms to expand the genetic diversity of modern wheat varieties.

**Key words:** wheat; microelements; macroelements; breeding; agronomy; biofortification.

**For citation:** Leonova I.N., Ageeva E.V., Shumny V.K. Prospects for mineral biofortification of wheat: classical breeding and agronomy. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2024;28(5):523-535. DOI 10.18699/vjgb-24-59

## Введение

Пшеница играет важную роль в мире как источник полноценного растительного белка, микро- и макроэлементов и витаминов. За счет потребления продукции, произведенной из пшеницы, население получает в среднем до 20–30 % калорий в день; в некоторых развивающихся странах эта цифра достигает 70 % (Shewry, 2009a; Shiferaw et al., 2013; Tadesse et al., 2019). Для удовлетворения растущих потребностей в зерне пшеницы начиная с 60-х гг. прошлого века основной акцент был сделан на повышении урожайности. В результате расширения посевных площадей и внедрения новых высокопродуктивных сортов мировое производство пшеницы постепенно растет. По данным ФАО, сбор зерна в 2023 г. составил 805.6 млн тонн по сравнению с ~ 600 млн тонн в 2000 г. (<https://www.fao.org/worldfoodsituation/csdb/ru>). По сравнению с началом 2000-х гг. отмечен значительный прирост урожайности – в 1.3–1.8 раза у основных стран-производителей пшеницы, таких как Китай, Индия, Россия и США (<https://www.fao.org/faostat/ru/#country/>).

Однако достигнутые успехи в повышении урожайности пшеницы за счет внедрения высокопродуктивных сортов сопровождаются ухудшением показателей качества зерна, снижением содержания белка, клейковины, минералов, которые обеспечивают питательную ценность конечного продукта (Митрофанова, Хакимова, 2016; Helguera et al., 2020). Опубликованные данные свидетельствуют о том, что содержание микро- и макроэлементов в зерне современных сортов значительно ниже по сравнению со стародавними сортами и дикорастущими сородичами (Salantur, Karaoğlu, 2021; Zeibig et al., 2022).

Микро- и макроэлементы участвуют во многих процессах развития растений с момента прорастания семян, при развитии корневой системы вплоть до формирования урожая (Marschner, 1995). Известна роль минеральных веществ в протекании процессов фотосинтеза и дыхания и регуляции устойчивости к стрессовым факторам (De Santis et al., 2021; Shoormij et al., 2022; Khan et al., 2023). Список макроэлементов, которые сегодня считаются необходимыми для здорового образа жизни и нормального функционирования организма, включает натрий (Na), калий (K), магний (Mg), кальций (Ca), хлор (Cl), фосфор (P) и серу (S). В качестве незаменимых микроэлементов принято выделять железо (Fe), цинк (Zn), медь (Cu), марганец (Mn), йод (I), селен (Se) (Jomova et al., 2022; Ali A.A.H.,

2023). Ряд специалистов в список необходимых минералов дополнительно включают бром (Br), ванадий (V), кремний (Si), никель (Ni) и хром (Cr), однако данные о положительном влиянии этих элементов на животных и человека в настоящее время противоречивы (Vincent, 2017; Genchi et al., 2020).

Недостаток потребления микро- и макроэлементов с продуктами питания, или так называемый скрытый голод, приводит к развитию хронических заболеваний, снижению умственного развития и даже повышенной смертности в большинстве развивающихся стран (Faber et al., 2014; Lockyer et al., 2018). Дефицит макроэлементов, таких как Na, K, Ca, Mg, P, нарушает функционирование нервной, сердечно-сосудистой, скелетно-мышечной систем. Среди необходимых микроэлементов особую опасность вызывает дефицит железа, цинка, йода, селена, которые участвуют в синтезе гемоглобина, регуляции функций ряда ферментов, включая инсулин, в обмене веществ, подавлении образования раковых клеток и др. (Prashanth et al., 2015; Islam et al., 2023).

В настоящее время актуальным и приоритетным направлением в области генетики и селекции пшеницы стало улучшение питательных свойств за счет повышения концентрации и биодоступности необходимых микро- и макроэлементов. Данное направление, для которого используют устоявшийся термин «биофортификация» (или биообогащение), решается с помощью различных подходов, основными из которых являются агрономия и генетическая биофортификация с применением методов традиционной селекции и современных молекулярно-генетических подходов. В обзоре кратко описаны результаты, полученные с помощью агрономических методов и классической селекции с применением технологий картирования генов, и перспективы их использования для создания сортов пшеницы с улучшенным содержанием минерального состава.

## Минеральный состав зерна пшеницы и ее сородичей

Концентрация минералов как в цельном зерне, так и в пшеничной муке имеет большой размах вариативности и определяется генотипом образца, влиянием факторов внешней среды, составом почвы, внесением минеральных удобрений и другими агротехническими подходами. Существенный вклад в фенотипическое проявление и

наследование признака вносит генотип, что позволяет использовать образцы с повышенным содержанием минералов для создания новых селекционных линий пшеницы.

Содержание минеральных элементов в зерне современных сортов мягкой пшеницы значительно варьирует: концентрация микроэлементов Zn, Fe, Cu, Mn находится в пределах до 40, 50, 4 и 38 мкг/г соответственно; содержание макроэлементов K, Mg и Ca не превышает в среднем 4200, 1150 и 370 мкг/г (Murphy et al., 2008; Zhao et al., 2009; Khokhar et al., 2018; Morgounov et al., 2022; Potarova et al., 2023). Несмотря на то что сорта твердой пшеницы незначительно отличаются от мягкой по концентрации основных минеральных элементов (Ficco et al., 2009; Shewry et al., 2023), некоторые авторы указывают на то, что содержание цинка и железа в зерне многих сортов твердой пшеницы достоверно выше (Cakmak et al., 2010; Rachón et al., 2012).

Современные сорта пшеницы имеют более низкие концентрации макро- и микроэлементов по сравнению со стародавними образцами и дикорастущими и культурными родичами. В ряде работ показано, что снижение содержания веществ не всегда связано с изменениями климатических факторов или характеристиками почвы (Garvin et al., 2006; Ficco et al., 2009). M.S. Fan с коллегами (Fan et al., 2008) провели масштабное исследование состава почвы и изменений в содержании цинка, железа, меди и магния в зернах пшеницы, произошедших за 160 лет. Содержание минералов оставалось стабильным в период с 1845 до 1960-х гг., после чего существенно снизилось в связи с внедрением урожайных короткостебельных сортов. Данная тенденция сохранялась независимо от изменения концентрации элементов в почве или внесения органических и неорганических удобрений. Наличие генов короткостебельности *Rht* в сортах твердой и мягкой пшеницы сопровождается понижением концентрации микроэлементов, при этом уровень сокращения варьирует и зависит от генетической основы сорта (Velu et al., 2017a). Некоторые авторы отмечают наличие отрицательных корреляций между урожайностью современных сортов и содержанием цинка и железа, что может быть причиной снижения концентрации данных минералов в зерне в связи с выращиванием высокопродуктивных сортов (Monasterio, Graham, 2000; Garvin et al., 2006).

При создании биообогащенных сортов пшеницы возникает проблема сохранения высокого содержания минералов в конечной продукции, поскольку значительная часть микроэлементов сконцентрирована в оболочке зерна. Концентрации цинка, железа, меди в муке снижаются в 2–10 раз по сравнению с цельным зерном, тогда как в отрубях из зерновой оболочки они остаются на прежнем уровне (Peterson et al., 1986; Ciudad-Mulero et al., 2021). Хорошей альтернативой может быть использование цельнозерновой муки или добавки в муку отрубей, которые содержат на порядок больше необходимых минералов. Включение различных пропорций пшеничных отрубей в муку позволяет повысить содержание железа в выпечке, при этом наибольший эффект наблюдался при добавке 10 % отрубей, что сравнимо с хлебом, полученным из цельнозерновой муки (Butt et al., 2004).

Скрининг зародышевой плазмы диких и культурных сородичей пшеницы также выявил значительные генетические различия в концентрациях минеральных элементов. Несмотря на широкий диапазон изменчивости в содержании кальция, магния, калия, цинка, железа, марганца и меди у диплоидных и тетраплоидных предков *T. durum*, *T. dicoccum*, *T. monococcum*, *T. araraticum*, *T. timopheevii* и *Ae. tauschii*, ученые отмечают, что гексаплоидная пшеница *T. aestivum* в среднем уступает им по концентрации большинства элементов (Marschner, 1995; Cakmak et al., 2004; Gupta P.K. et al., 2021; Zeibig et al., 2024). Концентрации Zn и Fe в зерне различных представителей рода *Aegilops* (*Ae. searsii*, *Ae. umbellulata*, *Ae. caudata*, *Ae. geniculata* и др.) в 2–3 раза выше, чем у современных гексаплоидных сортов пшеницы (Gupta P.K. et al., 2021; Zeibig et al., 2022). Высокое генетическое разнообразие по минеральному составу обнаружено у дикой полбы *T. dicoccoides*; при этом для некоторых разновидностей наблюдалось сочетание высокого содержания цинка, железа и белка в зерне и высокой урожайности (Peleg et al., 2008; Chatzav et al., 2010).

Значительное внутривидовое разнообразие является основой для использования генетического потенциала дикорастущих и культурных родичей в качестве источников высокого содержания минеральных элементов в зерне. Наличие положительных корреляций между концентрациями некоторых элементов (Zn, Fe, Mg), содержанием белка и урожайностью позволяет проводить одновременное улучшение нескольких качественных параметров без снижения продуктивности (Oury et al., 2006; Chatzav et al., 2010).

Для улучшения минерального состава были созданы различные интрогрессивные, дополненные, замещенные линии, полученные на основе гибридизации современных сортов мягкой и твердой пшеницы с дикорастущими и культурными родичами (Wang S. et al., 2011; Farkas et al., 2014; Савин и др., 2018). Изучение таких линий позволило выделить образцы, обладающие лучшими характеристиками в сравнении с исходными коммерческими сортами пшеницы, выявить критические хромосомы, содержащие целевые генетические факторы, и создать основу для последующего картирования генов.

Обширным источником генетического разнообразия по минеральному составу являются синтетические гексаплоидные линии, полученные на основе гибридизации различных представителей *T. turgidum* ssp. *durum* и *Ae. tauschii* (Alvarez, Guzmán, 2018; Morgounov et al., 2022). С привлечением синтетических линий было картировано большое число благоприятных аллелей целевых генов, которые могут быть использованы в схемах генетической биофортификации (Bhatta et al., 2018; Morgounov et al., 2022). Однако детальный анализ продуктивности образцов, созданных с участием сородичей пшеницы, показывает, что большинство из них характеризуются снижением показателей урожайности и ее компонентов в зависимости от генетической основы сорта-реципиента и количества чужеродного генетического материала (Calderini, Ortiz-Monasterio, 2003; Velu et al., 2017b). Этот факт существенно усложняет перенос целевых генов в коммерческие сорта пшеницы.



## Генетическая биофортификация

Биофортификация путем традиционной селекции является наиболее распространенным и экономически эффективным методом для улучшения минерального состава зерна пшеницы. При использовании классических методов образцы-доноры высокого содержания питательных веществ скрещивают с сортом-реципиентом, обладающим комплексом необходимых хозяйственно важных признаков, с отбором по признаку в последующих поколениях. В том случае, если в качестве донора берется чужеродный вид, процесс может сопровождаться несколькими циклами беккроссирования для переноса целевого интрогрессированного фрагмента и снижения количества чужеродного генетического материала.

В рамках выполнения программ по биофортификации в крупных международных центрах, занимающихся изучением зерновых культур (CGIAR, CIMMYT, HarvestPlus, ICARDA), были использованы результаты скрининга коллекций современных сортов пшеницы, ландрасов и дикорастущих видов, позволившие определить вариабельность минерального состава, разработать рекомендации и создать селекционные пребридинговые линии (Monasterio, Graham, 2000; Peleg et al., 2008; Ficco et al., 2009).

Традиционные методы селекции для биообогащения зерна пшеницы стали применяться в Европе после реализации программы HEALTHGRAIN (2005–2010), в которой приняли участие 43 партнера из 17 стран. Благодаря этой программе на нескольких селекционных участках в европейских странах в течение трех лет проводилась оценка современных сортов и селекционных линий, староместных сортов мягкой пшеницы и других видов злаковых культур (рожь, ячмень, овес) на содержание фитохимических компонентов и минералов. Результаты показали, что значительная часть вариаций генетически детерминирована, поэтому отобранный материал может быть доступен для селекционных программ (Shewry, 2009b; Van Der Kamp et al., 2014).

Начиная с 2003 г. международный центр HarvestPlus инвестирует значительные средства для создания биофортифицированных сортов пшеницы, риса, кукурузы, проса, фасоли, батата и других культур с повышенным содержанием витамина А, железа и цинка. Биофортификация пшеницы в рамках данной программы ведется в странах Африки (Египет, Эфиопия, Мадагаскар, Нигерия, ЮАР, Замбия и Зимбабве), Азии (Афганистан, Бангладеш, Китай, Индия, Непал, Пакистан, Филиппины) и Латинской Америки (Боливия, Бразилия, Мексика) (<https://www.harvestplus.org/biofortification-hub>). К настоящему времени для стран Азии и Африки создано 37 биофортифицированных сортов пшеницы, из которых 12 отличаются высокой урожайностью и устойчивостью к грибным болезням (Andersson et al., 2017; Bouis, Saltzman, 2017; Kamble et al., 2022). Изучение сортов с повышенным содержанием Zn, созданных в Индии, позволило авторам эксперимента сделать заключение, что, несмотря на невысокий вклад генотипа в общую изменчивость концентрации Zn в зерне, биофортифицированные генотипы проявляли экологическую стабильность при выращивании на разных типах почв, в том числе с низкой доступностью цинка (Khokhar et al., 2018). Список биофортифицированных сортов мяг-

кой и твердой пшеницы, созданных крупными селекционными учреждениями Индии, Пакистана, Бангладеш, Непала и Боливии в сотрудничестве с CIMMYT и рекомендованных для коммерческого выращивания, представлен в статье (Gupta O.P. et al., 2022). Среди них можно отметить сорта твердой пшеницы HI8777 и MACS 4028 с содержанием железа 48.7 и 46.1 мг/кг и цинка 40.3 и 43.6 мг/кг соответственно, сорта мягкой пшеницы WB 02, HI 1633, DBW 187, DBW 332 и PBW 757, у которых концентрация данных микроэлементов превышает 40 мг/кг.

В последние годы пристальное внимание уделяется созданию биообогащенных генотипов пшеницы с нестандартной окраской зерна (синий, фиолетовый, черный), которые отличаются от обычных краснозерных и белозерных сортов высоким содержанием антоцианов, обладающих антиоксидантной, антимикробной и антиканцерогенной активностью. Изучение пигментированных образцов показало, что некоторые из них обладают дополнительными характеристиками, в том числе повышенным содержанием белка, микро- и макроэлементов (Sharma S. et al., 2018; Xia et al., 2020; Dhua et al., 2021; Liu Y. et al., 2021). Анализ муки из образцов пшеницы с голубыми, зелеными и черными зернами установил, что по содержанию белка и аминокислот пигментированные сорта превышают стандартные на 7–18 %; содержание цинка было выше почти в 2 раза, а железа и марганца – на 8–40 % (Tian et al., 2018). Имеются данные, что образцы голубозерной пшеницы характеризуются более высокой концентрацией железа и цинка по сравнению с сортами фиолетовой, красной и белой окраской (Ficco et al., 2014). Проведены эксперименты по поиску среди пигментированных сортов пшеницы образцов с высоким содержанием селена, который обладает противоопухолевой активностью. Согласно результатам Q. Xia с соавторами (2020), при опрыскивании растений селеном или при внесении его в почву фиолетовозерные сорта накапливают больше Se в зерне по сравнению с белозерными. Однако по данным других авторов, при отсутствии дополнительных обработок селеном голубо- и фиолетовозерные сорта уступают стандартным сортам пшеницы почти в 5 раз по концентрации Se в зерне (Phuong et al., 2017).

В связи с тем, что пигментированные образцы пшеницы могут содержать повышенное количество клейковины, антоцианов, минералов, их рассматривают в качестве перспективных источников полезных нутриентов при приготовлении хлебобулочных и макаронных изделий. Работ, в которых детально изучены качественные характеристики конечной продукции, полученной из муки пигментированной пшеницы, немного, и включают они в основном оценку содержания антоцианов, белка и клейковины, характеристику теста и органолептические свойства (Pasqualone et al., 2015; Василова и др., 2021; Sharma N. et al., 2022; Гордеева и др., 2023; Фитилева, Сибикеев, 2023). Тем не менее имеются обнадеживающие результаты, что продукция из пшеницы с окрашенным зерном сохраняет значительно больше полезных нутриентов в процессе переработки (Padhy et al., 2022). Так, A. Kumari с коллегами (Kumari et al., 2020), анализируя чапати, выпеченный из пигментированных сортов пшеницы, показали, что по содержанию фенольных веществ, антоцианов, антиокси-

дантной активности образцы располагались в следующем порядке: зерно черное > голубое > фиолетовое > белое. На данный момент пигментированные сорта пшеницы рассматриваются как многообещающий источник биологически активных веществ и высокой антиоксидантной активности.

### Картирование локусов количественных признаков

Важным этапом биофортификации является отбор потенциальных генотипов, содержащих целевые локусы, наличие которых будет сопровождаться повышением минеральных элементов в зерне. На этом этапе огромное значение имеют ДНК-маркеры, которые почти три десятка лет используются для картирования локусов количественных признаков (QTL) и в технологиях маркер-ориентированной и геномной селекции (Collard, Mackill, 2008). Определение хромосомной локализации и позиции локуса на хромосоме позволяет понять генетическую основу признака, определить локусы, контролирующие содержание минеральных элементов, выявить новые QTL и на основе полученной информации провести отбор генотипов, подходящих для селекционных программ.

Для локализации целевых локусов и выявления новых аллелей генов применяют два подхода: генетическое картирование с использованием популяций, основанных на двуродительских скрещиваниях, и полногеномный поиск ассоциаций (genome-wide association study, GWAS), главным преимуществом которого является использование панелей генотипов, характеризующихся большим генетическим разнообразием (Collard, Mackill, 2008; Tibbs Cortes et al., 2021).

За последние 15 лет было опубликовано много работ по картированию QTL, наличие которых определяет содержание необходимых минералов в зерне пшеницы. Надо отметить, что большинство исследований выполнялось преимущественно с целью выявления геномных районов, контролирующих концентрацию Zn и Fe, поскольку эти микроэлементы считаются наиболее важными для здоровья человека (Peleg et al., 2009; Tiwari et al., 2009; Wang S. et al., 2011; Hao et al., 2014; Pu et al., 2014). С использованием GWAS проведено более точное картирование геномных локусов, выявлены новые, ранее не опубликованные QTL и выполнен поиск функциональных генов-кандидатов в районах целевых локусов (Bhatta et al., 2018; Alomari et al., 2019; Rathan et al., 2022; Tadesse et al., 2023). Комплексная работа по выявлению ключевых геномных районов для биофортификации Zn и Fe у мягкой пшеницы была проведена Р. Juliana с коллегами (2022), которые, используя панель из 5585 пребридинговых линий продвинутых поколений, идентифицировали 141 маркер на всех хромосомах пшеницы, за исключением хромосом 3A и 7D. Результаты, суммирующие данные по хромосомной локализации QTL для содержания цинка и железа в зерне пшеницы, частично представлены в обзорных статьях (García-Oliveira et al., 2018; Gupta O.P. et al., 2022). В настоящее время идет процесс накопления информации о наиболее информативных локусах, их хромосомной локализации и валидации маркеров KASP, созданных на основе однонуклеотидных полиморфизмов. Сделаны первые

шаги в направлении создания маркеров KASP по результатам картирования QTL (Wang Y. et al., 2021; Sun M. et al., 2023), однако пока нет доступной информации об их специфичности и практическом использовании.

Ограниченное число работ имеется по генетическому и ассоциативному картированию QTL для других минеральных элементов (Alomari et al., 2017; Manickavelu et al., 2017; Wang P. et al., 2017; Qiao et al., 2021; Hao et al., 2024). С помощью сравнительного геномного и мета-QTL анализа, выполненного с использованием ранее опубликованных данных по картированию QTL для минералов, было идентифицировано более 400 стабильных локусов, для некоторых из которых показаны плеiotропные эффекты по отношению к разным минеральным элементам и компонентам урожайности (Shariatipour et al., 2021; Singh et al., 2022; Potapova et al., 2023; Cabas-Lühmann et al., 2024). GWAS, проведенный для 205 генотипов озимой мягкой пшеницы из Китая, выявил более 280 ассоциаций молекулярных маркеров с содержанием Ca, Mn, Cu и Se в различных хромосомах пшеницы. При этом было показано, что наиболее высокий вклад в содержание данных элементов вносят кластеры генов в хромосомах 3B и 5A (для Ca), 4B (для Cu) и 1B (для Mn) (Wang W. et al., 2021). На основе полногеномного анализа 252 сортов мягкой пшеницы по содержанию селена сделано заключение, что использование сцепленных с целевыми локусами SNP маркеров в хромосомах 5D и 1D может повысить концентрацию Se на 6.62 % при проведении геномной селекции (Tadesse et al., 2023). С помощью GWAS, выполненного на панели из 768 сортов, были идентифицированы геномные области, ассоциированные с концентрацией Cu, Fe, K, Mg, Mn, P, Se, Zn в мягкой пшенице, и стабильно экспрессирующиеся гены-кандидаты, расположенные в областях локализации QTL (Hao et al., 2024). В процессе идентификации генетических локусов, связанных с накоплением кальция, было детектировано 11 локусов в хромосомах 2A, 3A (2 локуса), 3B (2 локуса), 3D, 4A, 4B, 5B (2 локуса) и 6A, из которых четыре QTL стабильно проявлялись в разных условиях среды (Shi X. et al., 2022). Проведенный этими авторами анализ генов-кандидатов выделил в хромосоме 4A ген *TraesCS4A02G428900*, который высоко экспрессируется в зернах пшеницы и может быть связан с накоплением кальция.

Для поиска источников и доноров эффективных локусов, связанных с накоплением высоких концентраций минералов в зерне, выполнен поиск новых локусов с использованием родичей мягкой пшеницы и различных синтетических линий (synthetic hexaploid wheats, SHW) (см. таблицу). SHW, полученные от скрещивания тетраплоидных видов (*T. durum*, *T. dicoccum*) с *Ae. tauschii*, являются источниками новых аллелей генов для различных хозяйственно важных признаков пшеницы. По данным Z.E. Pu с соавторами (2014), 22 из 29 аллелей, ответственных за повышенную концентрацию Zn, Fe, Mn, Cu и Se в зерне рекомбинантных инбредных линий, происходят из генома синтетической линии, полученной от скрещивания *T. turgidum* ssp. *turgidum* с *Ae. tauschii* ssp. *tauschii*. Значительное число локусов, в том числе новых, было выявлено в хромосомах генома D, происходящих от разновидностей *Ae. tauschii*, что свидетельствует о высоком потенциале

## Хромосомная локализация локусов, ассоциированных с содержанием минералов в зерне синтетических гексаплоидных линий и родичей пшеницы, установленная с помощью генетического и ассоциативного картирования

Элемент	Картирующая популяция/ метод картирования	Хромосома	Концентрация*, мкг/г	Наследуемость ( $h^2$ )	Литературный источник
Zn	RIL ( <i>T. durum</i> × <i>Ae. tauschii</i> × <i>T. aestivum</i> )/ QTL картирование	2D, 3D, 4D, 5B	43.9	Н.д.**	Pu et al., 2014
	SHW ( <i>Triticum durum</i> × <i>Ae. tauschii</i> )/ GWAS	1A, 2A, 3A, 3B, 4A, 4B, 5A, 6B	23.1	0.65	Bhatta et al., 2018
	<i>Triticum boeoticum</i> × <i>T. monococcum</i> / QTL картирование	7A	32.4	Н.д.	Tiwari et al., 2009
	<i>T. aestivum</i> × <i>T. dicoccoides</i> /GWAS	1A, 2A	60.6	0.97	Liu J. et al., 2021
	RIL ( <i>T. durum</i> × <i>T. dicoccoides</i> )/ QTL картирование	2A, 5A, 6B, 7A, 7B	58.0	0.62	Peleg et al., 2009
	RIL ( <i>T. dicoccum</i> × <i>Ae. tauschii</i> × <i>T. aestivum</i> )/ QTL картирование	4B, 5A, 5B, 6B, 6D	54.9	0.79	Crespo-Herrera et al., 2016
	RIL ( <i>T. spelta</i> × <i>T. aestivum</i> )/ QTL картирование	2A, 2B, 3D, 6A, 6B	42.2	0.80	Srinivasa et al., 2014
	RIL (SHW × <i>T. spelta</i> )/QTL картирование	1A, 1B, 3B, 3D, 4A, 5B, 6A, 7B, 7D	57.2	0.65	Crespo-Herrera et al., 2017
	RIL ( <i>T. durum</i> × <i>T. dicoccum</i> )/ QTL картирование	1B, 5A, 6A, 6B	60.2	0.73	Velu et al., 2017c
	Пшенично-эгилопсные замещенные и добавочные линии/GWAS	1B, 2B, 3A, 3B, 5D, 6A, 6D, 7B	42.0	0.61	Kaur et al., 2023
RIL ( <i>T. aestivum</i> × <i>T. dicoccum</i> × <i>Ae. tauschii</i> )/ GWAS	2A, 2D, 7D	38.0	0.77	Krishnappa et al., 2021	
SHW ( <i>T. durum</i> × <i>Ae. tauschii</i> )/GWAS	1B, 2B, 2D, 3D	47.4	0.44	Morgounov et al., 2022	
Fe	RIL ( <i>T. aestivum</i> × <i>T. dicoccum</i> × <i>Ae. tauschii</i> )/ GWAS	1D, 2A, 3B, 6D, 7D	37.0	0.81	Krishnappa et al., 2021
	Пшенично-эгилопсные замещенные и добавочные линии/GWAS	1B, 2A, 2B, 3B, 3D, 5A, 5B, 5D, 6A, 6B, 6D, 7A, 7D	39.0	0.68	Kaur et al., 2023
	RIL ( <i>T. durum</i> × <i>T. dicoccum</i> )/ QTL картирование	1B, 3A, 3B, 5B	57.2	0.30	Velu et al., 2017c
	RIL (SHW × <i>T. spelta</i> )/QTL картирование	2A, 2B, 3A, 3B, 4A, 4B, 4D, 5B	34.3	0.35	Crespo-Herrera et al., 2017
	RIL ( <i>T. durum</i> × <i>Ae. tauschii</i> × <i>T. aestivum</i> )/ QTL картирование	2B, 5B, 5D, 7D	72.6	Н.д.	Pu et al., 2014
	RIL ( <i>T. dicoccum</i> × <i>Ae. tauschii</i> × <i>T. aestivum</i> )/ QTL картирование	2B, 2D, 4B, 5A, 5B, 6A, 6B, 6D, 7D	37.3	0.62	Crespo-Herrera et al., 2016
	SHW ( <i>T. durum</i> × <i>Ae. tauschii</i> )/GWAS	1A, 3A	39.4	0.78	Bhatta et al., 2018
	<i>T. boeoticum</i> × <i>T. monococcum</i> / QTL картирование	2A, 7A	31.6	Н.д.	Tiwari et al., 2009
	RIL ( <i>T. durum</i> × <i>T. dicoccoides</i> )/ QTL картирование	2A, 2B, 3A, 3B, 4B, 5A, 6A, 6B, 7A, 7B	33.8	0.69	Peleg et al., 2009
	<i>T. aestivum</i> × <i>T. dicoccoides</i> /GWAS	3B, 4A, 4B, 5A, 7B	98.3	0.97	Liu J. et al., 2021
RIL ( <i>T. spelta</i> × <i>T. aestivum</i> )/ QTL картирование	1A, 2A, 3B	41.1	0.79	Srinivasa et al., 2014	
SHW ( <i>T. durum</i> × <i>Ae. tauschii</i> )/GWAS	4A, 7B	35.9	0.38	Morgounov et al., 2022	
Cu	RIL ( <i>T. durum</i> × <i>Ae. tauschii</i> × <i>T. aestivum</i> )/ QTL картирование	2A, 3D, 4A, 4D, 5A, 6D, 7B	5.86	Н.д.	Pu et al., 2014
	SHW ( <i>T. durum</i> × <i>Ae. tauschii</i> )/GWAS	1B, 2A, 3A, 3B, 4B, 5A, 5B, 5D, 6A, 6B	6.6	0.63	Bhatta et al., 2018
	RIL ( <i>T. durum</i> × <i>T. dicoccoides</i> )/ QTL картирование	1A, 2A, 3B, 4A, 4B, 5A, 6A, 6B, 7A, 7B	6.9	0.76	Peleg et al., 2009
	SHW ( <i>T. durum</i> × <i>Ae. tauschii</i> )/GWAS	2B, 6D	4.25	0.40	Morgounov et al., 2022

## Окончание таблицы

Элемент	Картирующая популяция/ метод картирования	Хромосома	Концентрация*, мкг/г	Наследуемость ( $h^2$ )	Литературный источник
Mn	RIL ( <i>T. durum</i> × <i>Ae. tauschii</i> × <i>T. aestivum</i> )/ QTL картирование	1A, 2A, 2D, 4D, 5D	26.99	Н.д.	Pu et al., 2014
	SHW ( <i>T. durum</i> × <i>Ae. tauschii</i> )/GWAS	2D, 3A, 4B, 5D, 6B	43.1	0.67	Bhatta et al., 2018
	<i>T. aestivum</i> × <i>T. dicoccoides</i> /GWAS	1B	33.4	0.94	Liu J. et al., 2021
	RIL ( <i>T. durum</i> × <i>T. dicoccoides</i> )/ QTL картирование	2B, 7B	41.6	0.41	Peleg et al., 2009
	SHW ( <i>T. durum</i> × <i>Ae. tauschii</i> )/GWAS	2A, 3A, 4B, 7B	42.5	0.41	Morgounov et al., 2022
Ca	SHW ( <i>T. durum</i> × <i>Ae. tauschii</i> )/GWAS	1B, 2B, 2D, 3A, 3B, 3D, 6A, 6B, 7A	73.7	0.41	Bhatta et al., 2018
	RIL ( <i>T. durum</i> × <i>T. dicoccoides</i> )/ QTL картирование	1A, 2B, 4A, 4B, 5B, 6A, 6B, 7B	435.5	0.79	Peleg et al., 2009
	SHW ( <i>T. durum</i> × <i>Ae. tauschii</i> )/GWAS	3B, 5A, 5D, 6D	389.5	0.50	Morgounov et al., 2022
Mg	SHW ( <i>T. durum</i> × <i>Ae. tauschii</i> )/GWAS	1B, 1D, 2D, 3A, 3B, 4A, 4B, 4D, 5B, 5D, 7A	1424.5	0.62	Bhatta et al., 2018
	RIL ( <i>T. durum</i> × <i>T. dicoccoides</i> )/ QTL картирование	1B, 2A, 3A, 5B, 6A, 6B, 7A, 7B	1534.5	0.74	Peleg et al., 2009
	SHW ( <i>T. durum</i> × <i>Ae. tauschii</i> )/GWAS	1B, 2A, 4B, 5A, 5B, 6D, 7B	1203.5	0.59	Morgounov et al., 2022
K	RIL ( <i>T. durum</i> × <i>T. dicoccoides</i> )/ QTL картирование	1A, 2A, 1A, 2B, 5B, 6A, 6B, 7B	4568.4	0.58	Peleg et al., 2009
	SHW ( <i>T. durum</i> × <i>Ae. tauschii</i> )/GWAS	3A, 7A	3924.5	0.44	Morgounov et al., 2022
Cd	SHW ( <i>T. durum</i> × <i>Ae. tauschii</i> )/GWAS	1A, 2A, 2D, 3A, 6D	0.07	0.28	Bhatta et al., 2018
	SHW ( <i>T. durum</i> × <i>Ae. tauschii</i> )/GWAS	1A, 1B, 2A, 2B, 3D, 4A, 4D, 5D, 7A, 7B	0.033	0.44	Morgounov et al., 2022
Se	RIL ( <i>T. durum</i> × <i>Ae. tauschii</i> × <i>T. aestivum</i> )/ QTL картирование	3D, 4A, 5B, 7D	0.55	Н.д.	Pu et al., 2014

\* Приведены средние значения за годы проведения полевых экспериментов; \*\* н.д. – нет данных.

этого вида для улучшения содержания таких элементов в зерне, как Ca, Co, Cu, Li, Mg, Mn и Ni (Bhatta et al., 2018; Krishnappa et al., 2021; Morgounov et al., 2022).

В некоторых работах было показано, что наличие чужеродных хромосом в геномах замещенных, интрогрессивных и добавочных линий пшеницы приводит к повышению концентрации цинка, железа и других минералов (Wang S. et al., 2011; Velu et al., 2017c; Gupta P.K. et al., 2020; Potarova et al., 2023). У диплоидных видов пшеницы (*T. monoccum*, *T. boeoticum*) было идентифицировано два локуса в хромосомах 2A и 7A, отвечающих за содержание железа, и один – в хромосоме 7A для цинка (Tiwari et al., 2009) (см. таблицу). Использование различных популяций культурных и дикорастущих тетраплоидных видов, рекомбинантных инбредных линий, а также синтетических линий, полученных с их участием, выявило много QTL, происходящих из A и B геномов *T. durum*, *T. dicoccum*, *T. dicoccoides* и ассоциированных с содержанием железа и цинка (Peleg et al., 2009; Crespo-Herrera et al., 2016, 2017; Cabas-Lühmann et al., 2024). Надо отметить, что у ряда картированных QTL для Zn, Fe, Mn и других минералов отсутствуют негативные эффекты по отношению к содержанию белка в зерне, массе 1000 зерен и урожайности в целом, что позволяет улучшать сорта по нескольким

признакам одновременно (Uauy et al., 2006; Liu J. et al., 2021; Cabas-Lühmann et al., 2024). Также во многих исследованиях показан высокий уровень наследуемости изученных признаков, свидетельствующий о значительном вкладе генотипа, что позволяет использовать образцы с чужеродными транслокациями в качестве источников целевых генетических факторов в селекционных программах (см. таблицу).

### Агрономические методы

Наиболее простым и доступным из всех методов биофортификации является применение удобрений, обогащенных микро- и макроэлементами, при внесении в почву или в качестве внекорневых подкормок. Ряд данных свидетельствует, что применение азотных удобрений различных концентраций отдельно или в сочетании с минеральными добавками может оказывать положительный эффект на содержание микроэлементов в зерне (Shi R. et al., 2010; Kutman et al., 2011; Niyigaba et al., 2019). По степени эффективности разных методов (обработка семян, внесение удобрений в почву, листовое опрыскивание) и их влияния на урожайность, содержание белка и концентрацию минералов наиболее действенным способом считается внекорневая листовая обработка (Stepien, Wojtkowiak,



2016; Hassan et al., 2019; Saquee et al., 2023). Анализ эффективности листовых обработок пшеницы растворами соединений цинка, проведенных на 23 экспериментальных участках в семи странах (Китай, Индия, Казахстан, Мексика, Пакистан, Турция и Замбия), показал повышение концентрации цинка в зерне на 80–90 % при отсутствии снижения урожайности (Zou et al., 2012).

Обеспечение запаса Zn в вегетативных тканях во время налива зерна с помощью опрыскивания листьев растворами цинка является важным приемом повышения концентрации Zn в зерне (Сакмак et al., 2010; Velu et al., 2014). Эффективность листовых обработок была продемонстрирована в экспериментах по биофортификации образцов твердой пшеницы с целью насыщения зерна селеном (De Vita et al., 2017). Концентрация Se после помола, а также в макаронных изделиях повысилась на 11 %, при этом не произошло снижения остальных показателей качества, урожайности и органолептических характеристик готовой пасты.

Надо отметить, что данные по влиянию различных удобрений на концентрацию минеральных веществ в зерне достаточно противоречивы. Некоторые исследователи отмечают отсутствие корреляций между применением удобрений и накоплением минералов в зерне, указывая на сложные взаимодействия нескольких факторов, таких как условия среды, генотип, нормы внесения удобрений, механизированная обработка почвы и др. (Jaskulska et al., 2018; Caldelas et al., 2023).

К основным недостаткам агрономической биофортификации можно отнести применение минеральных обработок каждый сезон вегетации и необходимость учитывать ряд дополнительных факторов, таких как структура почвы и концентрация в ней необходимых минералов, недостаток или избыток осадков, температурные условия, степень биологического поглощения минералов из почвы растениями, а также влияние генотипа сорта (Костин и др., 2020). По мнению I. Sakmak с соавторами (Sakmak et al., 2010), отсутствие достаточной влагообеспеченности, высокий pH почвы, большое содержание CaCO<sub>3</sub> и малое количество органических веществ значительно снижают доступность и поглощение Zn и Fe из почвы, что не позволяет достичь оптимальной концентрации минералов в зерне.

Еще одним направлением агрономической биофортификации является возможность применения почвенных микроорганизмов (*Bacillus*, *Azotobacter*, *Acinetobacter*, *Pseudomonas*, *Rhizobium* и др.) для солубилизации минеральных веществ и их подвижности из почвы в съедобные части растений. Показано, что различные способы инокуляции семенного материала или внесение микроорганизмов непосредственно в почву сопровождаются повышением концентрации таких элементов, как Zn, Fe, Mn, Cu и Se, в зерне и побегах пшеницы (Rana et al., 2012; Голубкина и др., 2017; Sun Z. et al., 2021; Ali M. et al., 2023). Механизмы микробной биофортификации и эффективность метода для поглощения Fe и Zn различными сельскохозяйственными растениями подробно описаны в обзоре (Verma et al., 2021).

Кроме ризосферных микроорганизмов, внимание исследователей обращено на использование арбускулярных микоризных грибов в качестве дополнительного агента

для улучшения хозяйственно важных характеристик сельскохозяйственных культур. Использование штаммов арбускулярной микоризы отдельно или в сочетании с ризосферными микроорганизмами повышает концентрацию макроэлементов (азот и фосфор), микроэлементов (цинк и железо) в зерне пшеницы, а также параметры продуктивности (масса 1000 зерен, число зерен в колосе и число продуктивных побегов) (Ma et al., 2019; Yadav et al., 2020).

Несмотря на обнадеживающие результаты по привлечению ризосферных микроорганизмов для биофортификации, пока в этой области достигнуты ограниченные успехи из-за сложности механизмов взаимодействия микроорганизмов с растением-хозяином и влияния абиотических факторов внешней среды (минеральный состав почвы, температура, влияние фитиновой кислоты на биодоступность Zn и Fe). Эффективность микробной биофортификации значительно зависит также от генотипа, что предполагает проведение дополнительных экспериментов для оценки отзывчивости генотипа и подбора эффективных штаммов микроорганизмов (Garg et al., 2018).

### Биофортификация в России

В России работы по изучению сортообразцов пшеницы с целью создания генотипов с повышенным содержанием минеральных элементов практически не ведутся. К настоящему времени опубликовано ограниченное число данных по скринингу сортов и селекционных линий отечественной селекции по содержанию некоторых микро- и макроэлементов и по отработке технологий применения удобрений, регуляторов роста и микроорганизмов для улучшения минерального состава зерна (Голубкина и др., 2017; Аристархов и др., 2018; Чикишев и др., 2020). В Институте биологии Карельского научного центра РАН разрабатываются методы повышения содержания меди в корневой системе и побегах *Triticum aestivum* L. и *Hordeum vulgare* L. (Казнина и др., 2022).

В рамках комплексной Казахстано-Сибирской программы (КАСИБ) регулярно проводится скрининг новых сортов и селекционных линий на урожайность, параметры качества зерна и муки и хлебопекарные качества. Что касается содержания минерального состава, то работы в этой области только начаты и опубликованы первые данные по анализу больших коллекций сортообразцов и синтетических линий гексаплоидной пшеницы различного географического происхождения (Шаманин и др., 2021; Morgounov et al., 2022). Согласно результатам анализа российских сортов по программе КАСИБ, содержание цинка в зерне сортов российской селекции выше, чем у сортов, созданных в рамках международной программы HarvestPlus (Шаманин и др., 2021; Shepelev et al., 2022). Однако по содержанию Fe, Ca, Mo, Mg российско-казахстанские образцы уступают генотипам из США и Японии.

Работы по выведению сортов пшеницы, перспективных для функционального питания, включают создание и изучение фиолетовозерных сортов. Показано, что наличие антоцианов не влияет на технологические свойства хлеба. Добавление при выпечке хлеба отрубей из фиолетовозерных образцов обогащает продукцию пищевыми волокнами и антоцианами (Фисенко и др., 2020). Получен фиолетовозерный сорт яровой мягкой пшеницы Надира



с повышенной антиоксидантной активностью, устойчивостью к болезням и высокой урожайностью (Василова и др., 2021).

Начаты работы по выявлению генетических факторов и картированию генов/QTL в сортах российского происхождения, синтетических, рекомбинантных и интрогрессивных линиях пшеницы (Morgounov et al., 2022; Potarova et al., 2023). Сделаны первые шаги по разработке моделей геномной селекции для улучшения минерального состава зерна пшеницы (Потапова и др., 2024).

## Заключение

Биофортификация – один из современных и эффективных подходов, направленных на обогащение пшеницы необходимыми витаминами и минеральными веществами. Биообогащение помогает не только преодолеть дефицит минеральных элементов в зерне, но и повысить качество зерна, урожайность и устойчивость ко многим заболеваниям. В разработанных программах по биофортификации для создания новых генотипов пшеницы с улучшенными свойствами используются различные подходы, основными из которых являются методы традиционной селекции с привлечением современных технологий генетического картирования и агрономические приемы.

Технологии трансгенеза и геномного редактирования находятся в стадии разработки и не имеют на данный момент практического выхода. Генетическая биофортификация считается более эффективной с экономической точки зрения и имеет более длительный период действия по сравнению с агрономической. В настоящее время поиск перспективных источников и доноров улучшения минерального состава зерна пшеницы предполагается вести в нескольких направлениях: 1) изучение вариативности концентрации микро- и макроэлементов среди стародавних сортов пшеницы, обладающих большим генетическим разнообразием по сравнению с современными сортами; 2) поиск новых генетических локусов в гермоплазме сородичей пшеницы и создание с их участием доноров целевых генов; 3) разработка и использование новых ДНК-маркеров, полученных на основе данных секвенирования геномов злаков; 4) усовершенствование методов картирования генов/QTL с привлечением биоинформатических подходов для выявления ключевых генов-кандидатов, связанных с накоплением минералов; 5) разработка программ геномной селекции для целенаправленного создания генотипов с биообогащенным минеральным составом. Использование комплекса методов генетической фортификации в сочетании с оптимальными агротехнологическими приемами позволит решить проблему дефицита минеральных нутриентов в продуктах питания.

## Список литературы / References

Аристархов А.Н., Бусыгин А.С., Яковлева Т.А. Влияние селеновых удобрений на продуктивность и элементный состав яровой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) в почвенно-климатических условиях Северо-Восточного Нечерноземья. *Пробл. агрохимии и экологии*. 2018;1:3-12  
[Aristarkhov A.N., Busygin A.S., Yakovleva T.A. Selenium fertilizer effect on the yield and elemental composition of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) in the soil and climatic conditions of the north-east

of Non-Chernozem zone. *Problemy Agrokhimii i Ekologii = Agrochemistry and Ecology Problems*. 2018;1:3-12 (in Russian)]

Василова Н.З., Асхадуллин Д.Ф., Асхадуллин Д.Ф., Багавиева Э.З., Тазутдинова М.Р., Хусаинова И.И. Фиолетовозерный сорт яровой мягкой пшеницы Надира. *Зернобобовые и крупяные культуры*. 2021;4(40):66-75. DOI 10.24412/2309-348X-2021-4-66-75  
[Vasilova N.Z., Askhadullin D.F., Askhadullin D.F., Bagavieva E.Z., Tazutdinova M.R., Khusainova I.I. Violet-green variety of spring soft wheat Nadira. *Zernobobovye i Krupyanye Kultury = Legumes and Groat Crops*. 2021;4(40):66-75. DOI 10.24412/2309-348X-2021-4-66-75 (in Russian)]

Голубкина Н.А., Соколова А.Я., Синдирева А.В. Роль ростоформирующих бактерий в аккумуляции селена растениями. *Овощи России*. 2017;2:81-85. DOI 10.18619/2072-9146-2017-2-81-85

[Golubkina N.A., Sokolova A.J., Sindireva A.V. The role of growth promoting bacteria in selenium accumulation by plants. *Ovoshchi Rossii = Vegetable Crops of Russia*. 2017;2:81-85. DOI 10.18619/2072-9146-2017-2-81-85 (in Russian)]

Гордеева Е.И., Шоева О.Ю., Шаманин В.П., Хлесткина Е.К. Использование молекулярных маркеров в селекции мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) с различной антоциановой окраской зерновок. *Письма в Вавилонский журнал генетики и селекции*. 2023;9(2):86-99. DOI 10.18699/LettersVJ-2023-9-11

[Gordeeva E.I., Shoeva O.Y., Shamanin V.P., Khlestkina E.K. The molecular markers applying in breeding of spring bread wheat (*Triticum aestivum* L.) lines with different anthocyanin coloration of the grains. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2023;9(2):86-99. DOI 10.18699/LettersVJ-2023-9-11 (in Russian)]

Казнина Н.М., Игнатенко А.А., Батова Ю.В. Содержание меди в корнях и побегах культурных злаков при разных способах обработки салициловой кислотой. *Тр. Карел. науч. центра РАН*. 2022;7:92-99. DOI 10.17076/eb1701

[Kaznina N.M., Ignatenko A.A., Batova Yu.V. Copper content in roots and shoots of cereals under different types of salicylic acid treatment. *Trudy Karelskogo Nauchnogo Tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2022;7:92-99. DOI 10.17076/eb1701 (in Russian)]

Костин В.И., Мударисов Ф.А., Исайчев В.А. Роль микроэлементов в повышении урожайности яровой и озимой пшеницы и улучшении мукомольных и хлебопекарных качеств зерна. Ульяновск: УлГАУ, 2020

[Kostin V.I., Mudarisov F.A., Isaychev V.A. The Role of Microelements in Increasing the Yield of Spring and Winter Wheat and Improving the Milling and Baking Qualities of Grain. Ulyanovsk: UIGAU Publ., 2020 (in Russian)]

Митрофанова О.П., Хакимова А.Г. Новые генетические ресурсы в селекции пшеницы на увеличение содержания белка в зерне. *Вавилонский журнал генетики и селекции*. 2016;20(4):545-554. DOI 10.18699/VJ16.177

[Mitrofanova O.P., Khakimova A.G. New genetic resources in wheat breeding for an increased grain protein content. *Russ. J. Genet. Appl. Res.* 2017;7(4):477-487. DOI 10.1134/S2079059717040062]

Потапова Н.А., Злобин А.С., Леонова И.Н., Салина Е.А., Цепилов Я.А. Использование метода BLUP для оценки селекционной ценности образцов мягкой яровой пшеницы по содержанию микро- и макроэлементов в зерне. *Вавилонский журнал генетики и селекции*. 2024;28(4):456-462. DOI 10.18699/vjgb-24-51

[Potapova N.A., Zlobin A.S., Leonova I.N., Salina E.A., Tsepilov Ya.A. The BLUP method in evaluation of breeding value of Russian spring wheat lines using micro- and macroelements in seeds. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2024;28(4):456-462. DOI 10.18699/vjgb-24-51]

Савин Т.В., Аbugалиева А.И., Чакмак И., Кожакметов К. Минеральный состав зерна диких сородичей и интрогрессивных форм в селекции пшеницы. *Вавилонский журнал генетики и селекции*. 2018;22(1):88-96. DOI 10.18699/VJ18.335

- [Savin T.V., Abugaliyeva A.I., Cakmak I., Kozhakhmetov K. Mineral composition of wild relatives and introgressive forms in wheat selection. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2018;22(1):88-96. DOI 10.18699/VJ18.335 (in Russian)]
- Фисенко А.В., Калмыкова Л.П., Кузнецова Н.Л., Кузьмина Н.П., Ермоленко О.И., Упельник В.П. Селекция фиолетовозерной мягкой пшеницы и ее технологические свойства. *Аграр. Россия*. 2020;10:43-48. DOI 10.30906/1999-5636-2020-10-43-48 [Fisenko A.V., Kalmykova L.P., Kuznetsova N.L., Kuz'mina N.P., Yermolenko O.I., Upel'nik V.P. Selection of purple-grain common wheat and its technological properties. *Agrarnaya Rossiya = Agricultural Russia*. 2020;10:43-48. DOI 10.30906/1999-5636-2020-10-43-48 (in Russian)]
- Фитилева З.Е., Сибикеев С.Н. Селекция мягкой пшеницы на продукты функционального питания. *Аграр. науч. журн.* 2023;7:48-55. DOI 10.28983/asj.y2023i7pp48-55 [Fitileva Z.E., Sibikeev S.N. Bread wheat breeding for functional nutrition products. *Agrarnyi Nauchnyi Zhurnal = The Agrarian Scientific Journal*. 2023;7:48-55. DOI 10.28983/asj.y2023i7pp48-55 (in Russian)]
- Чикишев Д.В., Абрамов Н.В., Ларина Н.С., Шерстобитов С.В. Формирование химического состава зерна яровой пшеницы при различном уровне минерального питания. *Изв. вузов. Прикл. химия и биотехнология*. 2020;10(3):496-505. DOI 10.21285/2227-2925-2020-10-3-496-505 [Chikishev D.V., Abramov N.V., Larina N.S., Sherstobitov S.V. Chemical composition of spring wheat at different levels of mineral nutrition. *Izvestiya Vuzov. Prikladnaya Khimiya i Biotekhnologiya = Proceedings of Universities. Applied Chemistry and Biotechnology*. 2020;10(3):496-505. DOI 10.21285/2227-2925-2020-10-3-496-505 (in Russian)]
- Шаманин В.П., Флис П., Савин Т.В., Шепелев С.С., Кузьмин О.Г., Чурсин А.С., Потоцкая И.В., Лихенко И.Е., Кушниренко И.Ю., Казак А.А., Чудинов В.А., Шелаева Т.В., Моргунов А.И. Генотипическая и экологическая изменчивость содержания цинка в зерне сортов яровой мягкой пшеницы международного питомника КАСИБ. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2021;25(5):543-551. DOI 10.18699/VJ21.061 [Shamanin V.P., Flis P., Savin T.V., Shepelev S.S., Kuzmin O.G., Chursin A.S., Pototskaya I.V., Likhenco I.E., Kushnirenko I.Yu., Kazak A.A., Chudinov V.A., Shelaeva T.V., Morgounov A.I. Genotypic and ecological variability of zinc content in the grain of spring bread wheat varieties in the international nursery KASIB. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2021;25(5):543-551. DOI 10.18699/VJ21.061]
- Ali A.A.H. Overview of the vital roles of macro minerals in the human body. *J. Trace Elem. Miner.* 2023;4:100076. DOI 10.1016/j.jtemin.2023.100076
- Ali M., Ahmed I., Tariq H., Abbas S., Zia M.H., Mumtaz A., Sharif M. Growth improvement of wheat (*Triticum aestivum*) and zinc biofortification using potent zinc-solubilizing bacteria. *Front. Plant Sci.* 2023;14:1140454. DOI 10.3389/fpls.2023.1140454
- Alomari D.Z., Eggert K., Von Wirén N., Pillen K., Röder M.S. Genome-wide association study of calcium accumulation in grains of European wheat cultivars. *Front. Plant Sci.* 2017;8:1797. DOI 10.3389/fpls.2017.01797
- Alomari D.Z., Eggert K., Von Wirén N., Polley A., Plieske J., Ganal M.W., Liu F., Pillen K., Röder M.S. Whole-genome association mapping and genomic prediction for iron concentration in wheat grains. *Int. J. Mol. Sci.* 2019;20(1):76. DOI 10.3390/ijms20010076
- Alvarez J.B., Guzmán C. Interspecific and intergeneric hybridization as a source of variation for wheat grain quality improvement. *Theor. Appl. Genet.* 2018;131(2):225-251. DOI 10.1007/s00122-017-3042-x
- Andersson M.S., Saltzman A., Virk P.S., Pfeiffer W.H. Progress update: crop development of biofortified staple food crops under HarvestPlus. *Afr. J. Food Agric. Nutr. Dev.* 2017;17(2):11905-11935. DOI 10.18697/ajfand.78.HarvestPlus05
- Bhatta M., Stephen Baenziger P., Waters B.M., Poudel R., Belamkar V., Poland J., Morgounov A. Genome-wide association study reveals novel genomic regions associated with 10 grain minerals in synthetic hexaploid wheat. *Int. J. Mol. Sci.* 2018;19(10):3237. DOI 10.3390/ijms19103237
- Bouis H.E., Saltzman A. Improving nutrition through biofortification: a review of evidence from HarvestPlus, 2003 through 2016. *Glob. Food Sec.* 2017;12:49-58. DOI 10.1016/j.gfs.2017.01.009
- Butt M.S., Ihsanullah Qamar M., Anjum F.M., Aziz A., Randhawa M.A. Development of minerals-enriched brown flour by utilizing wheat milling by-products. *Nutr. Food Sci.* 2004;34(4):161-165. DOI 10.1108/00346650410544855
- Cabas-Lühmann P., Schwember A.R., Arriagada O., Marcotuli I., Matus I., Alfaro C., Gadaleta A. Meta-QTL analysis and candidate genes for quality traits, mineral content, and abiotic-related traits in wild emmer. *Front. Plant Sci.* 2024;15:1305196. DOI 10.3389/fpls.2024.1305196
- Cakmak I., Torun A., Özkan H., Millet E., Feldman M., Fahima T., Korol A., Nevo E., Braun H.J. *Triticum dicoccoides*: an important genetic resource for increasing zinc and iron concentration in modern cultivated wheat. *Soil Sci. Plant Nutr.* 2004;50(7):1047-1054. DOI 10.1080/00380768.2004.10408573
- Cakmak I., Pfeiffer W.H., McClafferty B. Biofortification of durum wheat with zinc and iron. *Cereal Chem.* 2010;87(1):10-20. DOI 10.1094/CCHEM-87-1-0010
- Caldelas C., Rezzouk F.Z., Aparicio Gutiérrez N., Diez-Fraile M.C., Araus Ortega J.L. Interaction of genotype, water availability, and nitrogen fertilization on the mineral content of wheat grain. *Food Chem.* 2023;404:134565. DOI 10.1016/j.foodchem.2022.134565
- Calderini D.F., Ortiz-Monasterio I. Are synthetic hexaploids a means of increasing grain element concentrations in wheat? *Euphytica*. 2003;134(2):169-178. DOI 10.1023/B:EUPH.0000003849.10595.ac
- Chatzav M., Peleg Z., Ozturk L., Yazici A., Fahima T., Cakmak I., Saranga Y. Genetic diversity for grain nutrients in wild emmer wheat: potential for wheat improvement. *Ann. Bot.* 2010;105(7):1211-1220. DOI 10.1093/aob/mcq024
- Ciudad-Mulero M., Matallana-González M.C., Callejo M.J., Carrillo J.M., Morales P., Fernández-Ruiz V. Durum and bread wheat flours. Preliminary mineral characterization and its potential health claims. *Agronomy*. 2021;11:108. DOI 10.3390/agronomy11010108
- Collard B.C.Y., Mackill D.J. Marker-assisted selection: an approach for precision plant breeding in the twenty-first century. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 2008;363(1491):557-572. DOI 10.1098/rstb.2007.2170
- Crespo-Herrera L.A., Velu G., Singh R.P. Quantitative trait loci mapping reveals pleiotropic effect for grain iron and zinc concentrations in wheat. *Ann. Appl. Biol.* 2016;169(1):27-35. DOI 10.1111/aab.12276
- Crespo-Herrera L.A., Govindan V., Stangoulis J., Hao Y., Singh R.P. QTL mapping of grain Zn and Fe concentrations in two hexaploid wheat RIL populations with ample transgressive segregation. *Front. Plant Sci.* 2017;8:01800. DOI 10.3389/fpls.2017.01800
- De Santis M.A., Soccio M., Laus M.N., Flagella Z. Influence of drought and salt stress on durum wheat grain quality and composition: a review. *Plants*. 2021;10(12):2599. DOI 10.3390/plants10122599
- De Vita P., Platani C., Fragasso M., Ficco D.B.M., Colecchia S.A., Del Nobile M.A., Padalino L., Di Gennaro S., Petrozza A. Selenium-enriched durum wheat improves the nutritional profile of pasta without altering its organoleptic properties. *Food Chem.* 2017;214:374-382. DOI 10.1016/j.foodchem.2016.07.015
- Dhua S., Kumar K., Kumar Y., Singh L., Sharanagat V.S. Composition, characteristics and health promising prospects of black wheat: a review. *Trends Food Sci. Technol.* 2021;112:780-794. DOI 10.1016/j.tifs.2021.04.037
- Faber M., Berti C., Smuts M. Prevention and control of micronutrient deficiencies in developing countries: current perspectives. *Nutr. Diet. Suppl.* 2014;6:41-57. DOI 10.2147/nds.s43523

- Fan M.S., Zhao F.J., Fairweather-Tait S.J., Poulton P.R., Dunham S.J., McGrath S.P. Evidence of decreasing mineral density in wheat grain over the last 160 years. *J. Trace Elem. Med. Biol.* 2008;22(4):315-324. DOI 10.1016/j.jtemb.2008.07.002
- Farkas A., Molnár I., Dulai S., Rapi S., Oldal V., Cseh A., Kruppa K., Molnár-Láng M. Increased micronutrient content (Zn, Mn) in the 3M<sup>b</sup>(4B) wheat-*Aegilops biuncialis* substitution and 3M<sup>b</sup>.4BS translocation identified by GISH and FISH. *Genome*. 2014;57(2):61-67. DOI 10.1139/gen-2013-0204
- Ficco D.B.M., Riefolo C., Nicasato G., De Simone V., Di Gesù A.M., Beleggia R., Platani C., Cattivelli L., De Vita P. Phytate and mineral elements concentration in a collection of Italian durum wheat cultivars. *Field Crop. Res.* 2009;111(3):235-242. DOI 10.1016/j.fcr.2008.12.010
- Ficco D.B.M., De Simone V., Colecchia S.A., Pecorella I., Platani C., Nigro F., Finocchiaro F., Papa R., De Vita P. Genetic variability in anthocyanin composition and nutritional properties of blue, purple, and red bread (*Triticum aestivum* L.) and durum (*Triticum turgidum* L. ssp. *turgidum* convar. *durum*) wheats. *J. Agric. Food Chem.* 2014;62(34):8686-8695. DOI 10.1021/jf5003683
- Garcia-Oliveira A.L., Chander S., Ortiz R., Menkir A., Gedil M. Genetic basis and breeding perspectives of grain iron and zinc enrichment in cereals. *Front. Plant Sci.* 2018;9:937. DOI 10.3389/fpls.2018.00937
- Garg M., Sharma N., Sharma S., Kapoor P., Kumar A., Chunduri V., Arora P. Biofortified crops generated by breeding, agronomy, and transgenic approaches are improving lives of millions of people around the world. *Front. Nutr.* 2018;5:12. DOI 10.3389/fnut.2018.00012
- Garvin D.F., Welch R.M., Finley J.W. Historical shifts in the seed mineral micronutrient concentration of US hard red winter wheat germplasm. *J. Sci. Food Agric.* 2006;86(13):2213-2220. DOI 10.1002/jsfa.2601
- Genchi G., Carocci A., Lauria G., Sinicropi M.S., Catalano A. Nickel: human health and environmental toxicology. *Int. J. Environ. Res. Public Health.* 2020;17(3):679. DOI 10.3390/ijerph17030679
- Gupta O.P., Singh A.K., Singh A., Singh G.P., Bansal K.C., Datta S.K. Wheat biofortification: utilizing natural genetic diversity, genome-wide association mapping, genomic selection, and genome editing technologies. *Front. Nutr.* 2022;9:826131. DOI 10.3389/fnut.2022.826131
- Gupta P.K., Balyan H.S., Sharma S., Kumar R. Genetics of yield, abiotic stress tolerance and biofortification in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor. Appl. Genet.* 2020;133:1569-1602. DOI 10.1007/s00122-020-03583-3
- Gupta P.K., Balyan H.S., Sharma S., Kumar R. Biofortification and bioavailability of Zn, Fe and Se in wheat: present status and future prospects. *Theor. Appl. Genet.* 2021;134:1-35. DOI 10.1007/s00122-020-03709-7
- Hao Y., Velu G., Peña R.J., Singh S., Singh R.P. Genetic loci associated with high grain zinc concentration and pleiotropic effect on kernel weight in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Mol. Breed.* 2014;34(4):1893-1902. DOI 10.1007/s11032-014-0147-7
- Hao Y., Kong F., Wang L., Zhao Yu, Li M., Che N., Li S., Wang M., Hao M., Zhang X., Zhao Y. Genome-wide association study of grain micronutrient concentrations in bread wheat. *J. Integr. Agric.* 2024; 23(5):1468-1480. DOI 10.1016/j.jia.2023.06.030
- Hassan M.U., Chattha M.U., Ullah A., Khan I., Qadeer A., Aamer M., Khan A.U., Nadeem F., Khan T.A. Agronomic biofortification to improve productivity and grain Zn concentration of bread wheat. *Int. J. Agric. Biol.* 2019;21:615-620. DOI 10.17957/IJAB/15.0936
- Helguera M., Abugalieva A., Battenfield S., Békés F., Branlard G., Cuniberti M., Hüskén A., Johansson E., Morris C.F., Nurit E., Sissons M., Vazquez D. Grain quality in breeding. In: Igrejas G., Ikeda T.M., Guzmán C. (Eds.) *Wheat Quality for Improving Processing and Human Health*. Switzerland: Springer, 2020;273-308. DOI 10.1007/978-3-030-34163-3
- Islam M.R., Akash S., Jony M.H., Alam M.N., Nowrin F.T., Rahman M.M., Rauf A., Thiruvengadam M. Exploring the potential function of trace elements in human health: a therapeutic perspective. *Mol. Cell. Biochem.* 2023;478(10):2141-2171. DOI 10.1007/s11010-022-04638-3
- Jaskulska I., Jaskulski D., Gałęzewski L., Knapowski T., Kozera W., Waclawowicz R. Mineral composition and baking value of the winter wheat grain under varied environmental and agronomic conditions. *J. Chem.* 2018;2018:5013825. DOI 10.1155/2018/5013825
- Jomova K., Makova M., Alomar S.Y., Alwasel S.H., Nepovimova E., Kuca K., Rhodes C.J., Valko M. Essential metals in health and disease. *Chem. Biol. Interact.* 2022;367:110173. DOI 10.1016/j.cbi.2022.110173
- Juliana P., Govindan V., Crespo-Herrera L., Mondal S., Huerta-Espino J., Shrestha S., Poland J., Singh R.P. Genome-wide association mapping identifies key genomic regions for grain zinc and iron biofortification in bread wheat. *Front. Plant Sci.* 2022;13:903819. DOI 10.3389/fpls.2022.903819
- Kamble U., Mishra C.N., Govindan V., Sharma A.K., Pawar S., Kumar S., Krishnappa G., Gupta O.P., Singh G.P., Singh G. Ensuring nutritional security in India through wheat biofortification: a review. *Genes*. 2022;13(12):2298. DOI 10.3390/genes13122298
- Kaur H., Sharma P., Kumar J., Singh V.K., Vasistha N.K., Gahlaut V., Tyagi V., Verma S.K., Singh S., Dhaliwal H.S., Sheikh I. Genetic analysis of iron, zinc and grain yield in wheat-*Aegilops* derivatives using multi-locus GWAS. *Mol. Biol. Rep.* 2023;50(11):9191-9202. DOI 10.1007/s11033-023-08800-y
- Khan M.I.R., Nazir F., Maheshwari C., Chopra P., Chhillar H., Sreenivasulu N. Mineral nutrients in plants under changing environments: a road to future food and nutrition security. *Plant Genome*. 2023;16(4):e20362. DOI 10.1002/tpg2.20362
- Khokhar J.S., Sareen S., Tyagi B.S., Singh G., Wilson L., King I.P., Young S.D., Broadley M.R. Variation in grain Zn concentration, and the grain ionome, in field-grown Indian wheat. *PLoS One*. 2018; 13(1):e0192026. DOI 10.1371/journal.pone.0192026
- Krishnappa G., Rathan N.D., Sehgal D., Ahlawat A.K., Singh Santosh K., Singh Sumit K., Shukla R.B., Jaiswal J.P., Solanki I.S., Singh G.P., Singh A.M. Identification of novel genomic regions for biofortification traits using an SNP marker-enriched linkage map in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Front. Nutr.* 2021;8:669444. DOI 10.3389/fnut.2021.669444
- Kumari A., Sharma S., Sharma N., Chunduri V., Kapoor P., Kaur S., Goyal A., Garg M. Influence of biofortified colored wheats (purple, blue, black) on physicochemical, antioxidant and sensory characteristics of chapatti (Indian flatbread). *Molecules*. 2020;25:5071. DOI 10.3390/molecules25215071
- Kutman U.B., Yildiz B., Cakmak I. Improved nitrogen status enhances zinc and iron concentrations both in the whole grain and the endosperm fraction of wheat. *J. Cereal Sci.* 2011;53(1):118-125. DOI 10.1016/j.jcs.2010.10.006
- Liu J., Huang L., Li T., Liu Y., Yan Z., Tang G., Zheng Y., Liu D., Wu B. Genome-wide association study for grain micronutrient concentrations in wheat advanced lines derived from wild emmer. *Front. Plant Sci.* 2021;12:651283. DOI 10.3389/fpls.2021.651283
- Liu Y., Huang S., Jiang Z., Wang Y., Zhang Z. Selenium biofortification modulates plant growth, microelement and heavy metal concentrations, selenium uptake, and accumulation in black-grained wheat. *Front. Plant Sci.* 2021;12:748523. DOI 10.3389/fpls.2021.748523
- Lockyer S., White A., Buttriss J.L. Biofortified crops for tackling micronutrient deficiencies – what impact are these having in developing countries and could they be of relevance within Europe? *Nutr. Bull.* 2018;43(4):319-357. DOI 10.1111/nbu.12347
- Ma X., Luo W., Li J., Wu F. Arbuscular mycorrhizal fungi increase both concentrations and bioavailability of Zn in wheat (*Triticum aestivum* L.) grain on Zn-spiked soils. *Appl. Soil Ecol.* 2019;135:91-97. DOI 10.1016/j.apsoil.2018.11.007



- Manickavelu A., Hattori T., Yamaoka S., Yoshimura K., Kondou Y., Onogi A., Matsui M., Iwata H., Ban T. Genetic nature of elemental contents in wheat grains and its genomic prediction: toward the effective use of wheat landraces from Afghanistan. *PLoS One*. 2017; 12(1):e0169416. DOI 10.1371/journal.pone.0169416
- Marschner H. Mineral Nutrition of Higher Plants. Acad. Press, 1995. DOI 10.1016/C2009-0-02402-7
- Monasterio I., Graham R.D. Breeding for trace minerals in wheat. *Food Nutr. Bull.* 2000;21(4):392-396. DOI 10.1177/156482650002100409
- Morgounov A., Li H., Shepelev S., Ali M., Flis P., Koxsel H., Savin T., Shamanin V. Genetic characterization of spring wheat germplasm for macro-, microelements and trace metals. *Plants*. 2022;11(16): 2173. DOI 10.3390/plants11162173
- Murphy K.M., Reeves P.G., Jones S.S. Relationship between yield and mineral nutrient concentrations in historical and modern spring wheat cultivars. *Euphytica*. 2008;163(3):381-390. DOI 10.1007/s10681-008-9681-x
- Niyigaba E., Twizerimana A., Mugenzi I., Ngnadong W.A. Winter wheat grain quality, zinc and iron concentration affected by a combined foliar spray of zinc and iron fertilizers. *Agronomy*. 2019;9(5):250. DOI 10.3390/agronomy9050250
- Oury F.X., Leenhardt F., Rémésy C., Chanliaud E., Duperrier B., Balfourier F., Charmet G. Genetic variability and stability of grain magnesium, zinc and iron concentrations in bread wheat. *Eur. J. Agron.* 2006;25(2):177-185. DOI 10.1016/j.eja.2006.04.011
- Padhy A.K., Kaur P., Singh S., Kashyap L., Sharma A. Colored wheat and derived products: key to global nutritional security. *Crit. Rev. Food Sci. Nutr.* 2022;64(7):1894-1910. DOI 10.1080/10408398.2022.2119366
- Pasqualone A., Bianco A.M., Paradiso V.M., Summo C., Gambacorta G., Caponio F., Blanco A. Production and characterization of functional biscuits obtained from purple wheat. *Food Chem.* 2015; 180:64-70. DOI 10.1016/j.foodchem.2015.02.025
- Peleg Z., Saranga Y., Yazici A., Fahima T., Ozturk L., Cakmak I. Grain zinc, iron and protein concentrations and zinc-efficiency in wild emmer wheat under contrasting irrigation regimes. *Plant Soil*. 2008;306(1-2):57-67. DOI 10.1007/s11104-007-9417-z
- Peleg Z., Cakmak I., Ozturk L., Yazici A., Jun Y., Budak H., Korol A.B., Fahima T., Saranga Y. Quantitative trait loci conferring grain mineral nutrient concentrations in durum wheat × wild emmer wheat RIL population. *Theor. Appl. Genet.* 2009;119(2):353-369. DOI 10.1007/s00122-009-1044-z
- Peterson C.J., Jonson V.A., Mattern P.J. Influence of cultivar and environment on mineral and protein concentration of wheat flour, bran, and grain. *Cereal Chem.* 1986;63(3):183-186
- Phuong L.M., Lachman J., Kotíková Z., Orsák M., Michlová T., Martinek P. Selenium in colour-grained winter wheat and spring tritordeum. *Plant Soil Environ.* 2017;63(7):315-321. DOI 10.17221/259/2017-PSE
- Potapova N.A., Timoshchuk A.N., Tiys E.S., Vinichenko N.A., Leonova I.N., Salina E.A., Tsepilov Y.A. Multivariate genome-wide association study of concentrations of seven elements in seeds reveals four new loci in Russian wheat lines. *Plants*. 2023;12(17): 12173019. DOI 10.3390/plants12173019
- Prashanth L., Kattapagari K., Chitturi R., Baddam V.R., Prasad L. A review on role of essential trace elements in health and disease. *J. Dr. NTR Univ. Heal. Sci.* 2015;4(2):75-85. DOI 10.4103/2277-8632.158577
- Pu Z.E., Yu M., He Q.Y., Chen G.Y., Wang J.R., Liu Y.X., Jiang Q.T., Li W., Dai S.F., Wei Y.M., Zheng Y.L. Quantitative trait loci associated with micronutrient concentrations in two recombinant inbred wheat lines. *J. Integr. Agric.* 2014;13(11):2322-2329. DOI 10.1016/S2095-3119(13)60640-1
- Qiao L., Wheeler J., Wang R., Isham K., Klassen N., Zhao W., Su M., Zhang J., Zheng J., Chen J. Novel quantitative trait loci for grain cadmium content identified in hard white spring wheat. *Front. Plant Sci.* 2021;12:756741. DOI 10.3389/fpls.2021.756741
- Rachoń L., Palys E., Szumiło G. Comparison of the chemical composition of spring durum wheat grain (*Triticum durum*) and common wheat grain (*Triticum aestivum* ssp. *vulgare*). *J. Elem.* 2012;17(1): 105-114. DOI 10.5601/jelem.2012.17.1.10
- Rana A., Joshi M., Prasanna R., Shivay Y.S., Nain L. Biofortification of wheat through inoculation of plant growth promoting rhizobacteria and cyanobacteria. *Eur. J. Soil Biol.* 2012;50:118-126. DOI 10.1016/j.ejsobi.2012.01.005
- Rathan N.D., Krishna H., Ellur R.K., Sehgal D., Govindan V., Ahlawat A.K., Krishnappa G., Jaiswal J.P., Singh J.B., Sv S., Ambati D., Singh S.K., Bajpai K., Mahendru-Singh A. Genome-wide association study identifies loci and candidate genes for grain micronutrients and quality traits in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Sci. Rep.* 2022;12(1):7037. DOI 10.1038/s41598-022-10618-w
- Salantur A., Karaoğlu C. Macro-microelements in wheat landraces and their use in breeding. In: Zencirci N., Baloch F.S., Habyarimana E., Chung G. (Eds.) *Wheat Landraces*. Cham: Springer, 2021;83-91. DOI 10.1007/978-3-030-77388-5\_5
- Saquee F.S., Diakite S., Kavhiza N.J., Pakina E., Zargar M. The efficacy of micronutrient fertilizers on the yield formulation and quality of wheat grains. *Agronomy*. 2023;13(2):566. DOI 10.3390/agronomy13020566
- Shariatipour N., Heidari B., Tahmasebi A., Richards C. Comparative genomic analysis of quantitative trait loci associated with micronutrient contents, grain quality, and agronomic traits in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Front. Plant Sci.* 2021;12:709817. DOI 10.3389/fpls.2021.709817
- Sharma N., Kumari A., Chunduri V., Kaur S., Banda J., Goyal A., Garg M. Anthocyanin biofortified black, blue and purple wheat exhibited lower amino acid cooking losses than white wheat. *LWT – Food Sci. Technol.* 2022;154:112802. DOI 10.1016/j.lwt.2021.112802
- Sharma S., Chunduri V., Kumar A., Kumar R., Khare P., Kondepudi K.K. Anthocyanin bio-fortified colored wheat: nutritional and functional characterization. *PLoS One*. 2018;13:e0194367. DOI 10.1371/journal.pone.0194367
- Shepelev S., Morgounov A., Flis P., Koxsel H., Li H., Savin T., Sharma R., Wang J., Shamanin V. Variation of macro- and microelements, and trace metals in spring wheat genetic resources in Siberia. *Plants*. 2022;11(2):149. DOI 10.3390/plants11020149
- Shewry P.R. Wheat. *J. Exp. Bot.* 2009a;60(6):1537-1553. DOI 10.1093/jxb/erp058
- Shewry P.R. The HEALTHGRAIN programme opens new opportunities for improving wheat for nutrition and health. *Nutr. Bull.* 2009b; 34(2):225-231. DOI 10.1111/j.1467-3010.2009.01747.x
- Shewry P.R., Brouns F., Dunn J., Hood J., Burridge A.J., America A.H.P., Gilissen L., Proos-Huijsmans Z.A.M., van Straaten J.P., Jonkers D., Lazzeri P.A., Ward J.L., Lovegrove A. Comparative compositions of grain of tritordeum, durum wheat and bread wheat grown in multi-environment trials. *Food Chem.* 2023;423:136312. DOI 10.1016/j.foodchem.2023.136312
- Shi R., Zhang Y., Chen X., Sun Q., Zhang F., Römheld V., Zou C. Influence of long-term nitrogen fertilization on micronutrient density in grain of winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *J. Cereal Sci.* 2010; 51(1):165-170. DOI 10.1016/j.jcs.2009.11.008
- Shi X., Zhou Z., Li W., Qin M., Yang P., Hou J., Huang F., Lei Z., Wu Z., Wang J. Genome-wide association study reveals the genetic architecture for calcium accumulation in grains of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). *BMC Plant Biol.* 2022;22(1):229. DOI 10.1186/s12870-022-03602-z
- Shiferaw B., Smale M., Braun H.J., Duveiller E., Reynolds M., Muricho G. Crops that feed the world 10. Past successes and future challenges to the role played by wheat in global food security. *Food Secur.* 2013;5(3):291-317. DOI 10.1007/s12571-013-0263-y
- Shoormij F., Mirlohi A., Saeidi G., Shirvani M. Combined foliar application of Zn and Fe increases grain micronutrient concentrations and alleviates water stress across diverse wheat species and ploidal levels. *Sci. Rep.* 2022;12(1):20328. DOI 10.1038/s41598-022-24868-1

- Singh R., Saripalli G., Gautam T., Kumar A., Jan I., Batra R., Kumar J., Kumar R., Balyan H.S., Sharma S., Gupta P.K. Meta-QTLs, ortho-MetaQTLs and candidate genes for grain Fe and Zn contents in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Physiol. Mol. Biol. Plants*. 2022; 28(3):637-650. DOI 10.1007/s12298-022-01149-9
- Srinivasa J., Arun B., Mishra V.K., Singh G.P., Velu G., Babu R., Vasishta N.K., Joshi A.K. Zinc and iron concentration QTL mapped in a *Triticum spelta* × *T. aestivum* cross. *Theor. Appl. Genet.* 2014; 127(7):1643-1651. DOI 10.1007/s00122-014-2327-6
- Stepien A., Wojtkowiak K. Effect of foliar application of Cu, Zn, and Mn on yield and quality indicators of winter wheat grain. *Chil. J. Agric. Res.* 2016;76(2):220-227. DOI 10.4067/S0718-58392016000200012
- Sun M., Luo Q., Zheng Q., Tong J., Wang Y., Song J., Zhang Y., Pu Z., Zheng J., Liu L., Zhou A., Rasheed A., Li M., Cao S., Xia X., He Z., Hao Y. Molecular characterization of stable QTL and putative candidate genes for grain zinc and iron concentrations in two related wheat populations. *Theor. Appl. Genet.* 2023;136:217. DOI 10.1007/s00122-023-04467-y
- Sun Z., Yue Z., Liu H., Ma K., Li C. Microbial-assisted wheat iron biofortification using endophytic *Bacillus altitudinis* WR10. *Front. Nutr.* 2021;8:704030. DOI 10.3389/fnut.2021.704030
- Tadesse W., Sanchez-Garcia M., Assefa S.G., Amri A., Bishaw Z., Ogbonnaya F.C., Baum M. Genetic gains in wheat breeding and its role in feeding the world. *Crop Breed. Genet. Genom.* 2019;1:e190005. DOI 10.20900/cbagg20190005
- Tadesse W., Gataa Z.E., Rachdad F.E., Baouchi A.E., Kehel Z., Alemu A. Single- and multi-trait genomic prediction and genome-wide association analysis of grain yield and micronutrient-related traits in ICARDA wheat under drought environment. *Mol. Genet. Genomics.* 2023;298(6):1515-1526. DOI 10.1007/s00438-023-02074-6
- Tian S.Q., Chen Z.C., Wei Y.C. Measurement of colour-grained wheat nutrient compounds and the application of combination technology in dough. *J. Cereal Sci.* 2018;83:63-67. DOI 10.1016/j.jcs.2018.07.018
- Tibbs Cortes L., Zhang Z., Yu J. Status and prospects of genome-wide association studies in plants. *Plant Genome.* 2021;14(1):20077. DOI 10.1002/tpg2.20077
- Tiwari V.K., Rawat N., Chhuneja P., Neelam K., Aggarwal R., Randhawa G.S., Dhaliwal H.S., Keller B., Singh K. Mapping of quantitative trait loci for grain iron and zinc concentration in diploid A genome wheat. *J. Hered.* 2009;100(6):771-776. DOI 10.1093/jhered/esp030
- Uauy C., Distelfeld A., Fahima T., Blechl A., Dubcovsky J. A NAC gene regulating senescence improves grain protein, zinc, and iron content in wheat. *Science.* 2006;314(5803):1298-1301. DOI 10.1126/science.1133649
- Van Der Kamp J.W., Poutanen K., Seal C.J., Richardson D.P. The HEALTHGRAIN definition of “whole grain”. *Food Nutr. Res.* 2014; 58(10):22100. DOI 10.3402/fnr.v58.22100
- Velu G., Ortiz-Monasterio I., Cakmak I., Hao Y., Singh R.P. Biofortification strategies to increase grain zinc and iron concentrations in wheat. *J. Cereal Sci.* 2014;59(3):365-372. DOI 10.1016/j.jcs.2013.09.001
- Velu G., Singh R.P., Huerta J., Guzmán C. Genetic impact of *Rht* dwarfing genes on grain micronutrients concentration in wheat. *Field Crop. Res.* 2017a;214:373-377. DOI 10.1016/j.fcr.2017.09.030
- Velu G., Singh R.P., Cardenas M.E., Wu B., Guzman C., Ortiz-Monasterio I. Characterization of grain protein content gene (*GPC-B1*) introgression lines and its potential use in breeding for enhanced grain zinc and iron concentration in spring wheat. *Acta Physiol. Plant.* 2017b;39(9):212. DOI 10.1007/s11738-017-2509-3
- Velu G., Tutus Y., Gomez-Becerra H.F., Hao Y., Demir L., Kara R., Crespo-Herrera L.A., Orhan S., Yazici A., Singh R.P., Cakmak I. QTL mapping for grain zinc and iron concentrations and zinc efficiency in a tetraploid and hexaploid wheat mapping populations. *Plant Soil.* 2017c;411(1-2):81-99. DOI 10.1007/s11104-016-3025-8
- Verma S., Chakdar H., Kumar M., Varma A., Saxena A.K. Microorganisms as a sustainable alternative to traditional biofortification of iron and zinc: status and prospect to combat hidden hunger. *J. Soil Sci. Plant Nutr.* 2021;21(2):1700-1717. DOI 10.1007/s42729-021-00473-5
- Vincent J.B. New evidence against chromium as an essential trace element. *J. Nutr.* 2017;147(12):2212-2219. DOI 10.3945/jn.117.255901
- Wang P., Wang H., Liu Q., Tian X., Shi Y., Zhang X. QTL mapping of selenium content using a RIL population in wheat. *PLoS One.* 2017;12(9):e0184351. DOI 10.1371/journal.pone.0184351
- Wang S., Yin L., Tanaka H., Tanaka K., Tsujimoto H. Wheat-*Aegilops* chromosome addition lines showing high iron and zinc contents in grains. *Breed. Sci.* 2011;61(2):189-195. DOI 10.1270/jsbbs.61.189
- Wang W., Guo H., Wu C., Yu H., Li X., Chen G., Tian J., Deng Z. Identification of novel genomic regions associated with nine mineral elements in Chinese winter wheat grain. *BMC Plant Biol.* 2021; 21(1):311. DOI 10.1186/s12870-021-03105-3
- Wang Y., Xu X., Hao Y., Zhang Y., Liu Y., Pu Z., Tian Y., Xu D., Xia X., He Z., Zhang Y. QTL mapping for grain zinc and iron concentrations in bread wheat. *Front. Nutr.* 2021;8:680391. DOI 10.3389/fnut.2021.680391
- Xia Q., Yang Z., Shui Y., Liu X., Chen J., Khan S., Wang J., Gao Z. Methods of selenium application differentially modulate plant growth, selenium accumulation and speciation, protein, anthocyanins and concentrations of mineral elements in purple-grained wheat. *Front. Plant Sci.* 2020;11:1114. DOI 10.3389/fpls.2020.01114
- Yadav R., Ror P., Rathore P., Ramakrishna W. Bacteria from native soil in combination with arbuscular mycorrhizal fungi augment wheat yield and biofortification. *Plant Physiol. Biochem.* 2020;150:222-233. DOI 10.1016/j.plaphy.2020.02.039
- Zeibig F., Kilian B., Frei M. The grain quality of wheat wild relatives in the evolutionary context. *Theor. Appl. Genet.* 2022;135(11):4029-4048. DOI 10.1007/s00122-021-04013-8
- Zeibig F., Kilian B., Özkan H., Pantha S., Frei M. Grain quality traits within the wheat (*Triticum* spp.) gene pool: prospects for improved nutrition through de novo domestication. *J. Sci. Food Agric.* 2024; 104(7):4400-4410. DOI 10.1002/jsfa.13328
- Zhao F.J., Su Y.H., Dunham S.J., Rakszegi M., Bedo Z., McGrath S.P., Shewry P.R. Variation in mineral micronutrient concentrations in grain of wheat lines of diverse origin. *J. Cereal Sci.* 2009;49(2):290-295. DOI 10.1016/j.jcs.2008.11.007
- Zou C.Q., Zhang Y.Q., Rashid A., Ram H., Savasli E., Arisoy R.Z., Ortiz-Monasterio I., Simunji S., Wang Z.H., Sohu V., Hassan M., Kaya Y., Onder O., Lungu O., Mujahid M.Y., Joshi A.K., Zelenkiy Y., Zhang F.S., Cakmak I. Biofortification of wheat with zinc through zinc fertilization in seven countries. *Plant Soil.* 2012; 361(1-2):119-130. DOI 10.1007/s11104-012-1369-2

**Конфликт интересов.** Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 26.04.2024. После доработки 23.05.2024. Принята к публикации 27.05.2024.