

Перевод на английский язык <https://vavilov.elpub.ru/jour>

Картирование локусов, ассоциированных с устойчивостью к полеганию у яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.)

И.Н. Леонова¹✉, Е.В. Агеева²

¹ Федеральное исследовательское учреждение Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

² Сибирский научно-исследовательский институт растениеводства и селекции – филиал Федерального исследовательского центра Института цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

✉ leonova@bionet.nsc.ru

Аннотация. Урожайность и качество зерна яровой и озимой пшеницы в значительной степени зависят от устойчивости сортов к полеганию. Генетический контроль устойчивости к полеганию носит количественный характер и контролируется большим числом генных локусов, поэтому изучение генетической архитектуры данного признака необходимо для создания и совершенствования современных сортов. В работе представлены результаты по выявлению геномных районов, ассоциированных с устойчивостью к полеганию и сопряженными с ним признаками «высота растения» и «диаметр верхнего междоузлия» у российских сортов яровой мягкой пшеницы. Фенотипический скрининг 97 яровых сортов и селекционных линий мягкой пшеницы был проведен в полевых условиях Западно-Сибирского региона в 2017–2019 гг. Установлено, что 54 % сортообразцов можно охарактеризовать как средне- и высокоустойчивые к полеганию, при этом отмечено варьирование признака по годам. Двенадцать сортов проявляли низкий уровень устойчивости во все годы проведения испытаний. Группировка растений по высоте показала, что 19 образцов относятся к полукарликам (60–84 см), остальные вошли в группу низкорослых растений (85–100 см). Картирование локусов было проведено с помощью полногеномного ассоциативного (GWA) анализа с использованием 9285 маркеров SNP. Для признаков «устойчивость к полеганию», «высота растения» и «диаметр верхнего междоузлия» найдено 26 значимых ассоциаций ($-\log p > 3$) в хромосомах 1B, 2A, 3A, 3D, 4A, 5A, 5B, 5D, 6A и 7B. Полученные результаты позволяют предположить, что районы 700–711 и 597–618 Мб хромосом 3A и 6A соответственно могут содержать кластеры генов, влияющих на устойчивость к полеганию и высоту растения. Не обнаружено районов хромосом с колокализацией локусов, ассоциированных с устойчивостью к полеганию и диаметром верхнего междоузлия. Данные GWA анализа могут иметь значение для разработки методов создания устойчивых к полеганию сортов с помощью маркер-ориентированной и геномной селекции.

Ключевые слова: яровая пшеница; полегание; высота растения; диаметр верхнего междоузлия; GWAS; QTL.

Для цитирования: Леонова И.Н., Агеева Е.В. Картирование локусов, ассоциированных с устойчивостью к полеганию у яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.). *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2022;26(7):675-683. DOI 10.18699/VJGB-22-82

Localization of the quantitative trait loci related to lodging resistance in spring bread wheat (*Triticum aestivum* L.)

I.N. Leonova¹✉, E.V. Ageeva²

¹ Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

² 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, Novosibirsk, Russia

✉ leonova@bionet.nsc.ru

Abstract. The yield and grain quality of spring and winter wheat significantly depends on varieties' resistance to lodging, the genetic basis of this trait being quantitative and controlled by a large number of loci. Therefore, the study of the genetic architecture of the trait becomes necessary for the creation and improvement of modern wheat varieties. Here we present the results of localization of the genomic regions associated with resistance to lodging, plant height, and upper internode diameter in Russian bread wheat varieties. Phenotypic screening of 97 spring varieties and breeding lines was carried out in the field conditions of the West Siberian region during 2017–2019. It was found that 54 % of the varieties could be characterized as medium and highly resistant to lodging. At the same time, it was noted that the trait varied over the years. Twelve varieties showed a low level of resistance in all years of evaluation. Plant height-based grouping of the varieties showed that 19 samples belonged to semi-dwarfs (60–84 cm), and the rest were included in the group of standard-height plants (85–100 cm). Quantitative trait loci (QTL) mapping was performed by means of genome-wide association study (GWAS) using 9285 SNP markers. For lodging resistance, plant height, and upper internode diameter, 26 significant associations ($-\log p > 3$) were found in chromosomes 1B, 2A, 3A, 3D, 4A, 5A, 5B, 5D, 6A, and 7B. The results obtained suggest that the regions of 700–711 and 597–618 Mb in chromosomes 3A and 6A, respectively, may contain clusters of genes that affect lodging resistance and plant height. No chromosome regions colocalized with the QTLs as-

sociated with lodging resistance or upper internode diameter were found. The present GWAS results may be important for the development of approaches for creating lodging-resistant varieties through marker-assisted and genomic selection. Key words: spring wheat; lodging; plant height; upper internode diameter; GWAS; QTL.

For citation: Leonova I.N., Ageeva E.V. Localization of the quantitative trait loci related to lodging resistance in spring bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2022;26(7): 675-683. DOI 10.18699/VJGB-22-82

Введение

Яровая мягкая пшеница (*Triticum aestivum* L.) относится к числу основных продовольственных культур, выращиваемых в Западно-Сибирском регионе. Под сортами яровой пшеницы занято не менее 40 % всех площадей, что составляет около 5.5 млн га. По данным Росстата, в последние годы урожайность пшеницы в регионе растет и в среднем варьирует от 21 до 28 ц/га¹. Полегание является одним из важных факторов, приводящих к серьезным потерям урожая и снижающих технологические качества зерна. В неблагоприятные годы потери урожая яровой мягкой пшеницы при раннем полегании, в фазе молочной спелости, доходят до 20–50 %, при позднем, в фазе восковой спелости – до 15 % (Stapper, Fischer, 1990; Жученко, 2004; Khobra et al., 2019). При полегании посевов возникают трудности механизированной уборки, что создает дополнительные потери при сборе урожая. Мониторинг погодных условий, проведенный в Западно-Сибирском регионе за период с 1976 по 2016 г., показал, что происходит изменение климата в сторону экстремальности, повышения частоты шквалистых ветров, ливней, гроз, наносящих значительный ущерб посевам зерновых (Харюткина и др., 2019). С учетом неблагоприятных климатических условий создание сортов с устойчивостью к полеганию стало особенно важной задачей.

Устойчивость пшеницы к полеганию зависит от комплекса признаков, наиболее важными из которых являются анатомо-морфологические особенности стебля. Установлено, что значительное влияние на устойчивость пшеницы к полеганию оказывает высота растения. Открытие генов короткостебельности *Rht* (Reduced height) и интродукция наиболее эффективных генов и их аллелей (*Rht-B1b*, *Rht-D1b*, *Rht8*) в геном пшеницы привели к созданию сортов с повышенной устойчивостью к полеганию (Khobra et al., 2019; Liu et al., 2022). Однако в ряде исследований было показано, что уменьшение длины стебля ниже оптимальной величины приводит к уменьшению размеров зерна, снижению массы 1000 зерен и урожайности в целом (Miralles, Slafer, 1995; Flintham et al., 1997; Li et al., 2006). В неблагоприятных климатических условиях аллели генов *Rht-B1b* и *Rht-D1b* могут негативно влиять на длину coleoptily и размеры корневой системы, препятствуя укоренению растений и снижая устойчивость к засухе (Rebetzke et al., 1999; Ellis et al., 2004; Yan, Zhang, 2017). К нежелательным эффектам аллелей генов *Rht* можно отнести также уменьшение содержания азота в зерне и удлинение сроков «всходы–колошение», что в итоге снижает урожайность и ухудшает качество зерна (Casebow et al., 2016; Sukhikh et al., 2021). Помимо высоты растения, немаловажную роль играют другие параметры стебля. Установлено, что диаметр соломины, ее

толстостенность и масса, количество сосудистых пучков и размеры механических тканей могут коррелировать с устойчивостью к полеганию (Berry et al., 2003; Захаров и др., 2014).

Полегание носит количественный характер, проявление данного признака контролируется большим числом генов, что осложняет создание и отбор селекционных линий методами классической селекции и фенотипирования. По мнению многих исследователей, фенотипическая оценка устойчивости к полеганию может давать противоречивые результаты, поскольку полегание возникает на разных стадиях развития и под воздействием определенных условий внешней среды (Atkins, 1938; Hai et al., 2005). Методы маркерного анализа и идентификация геномных районов, ассоциированных с полеганием, могут быть использованы для непрямой селекции неполегающих сортов.

Современные технологии для картирования генов и локусов количественных признаков (Quantitative Trait Loci, QTL) позволяют определить хромосомную и геномную локализацию целевых локусов и генетическую архитектуру количественных признаков. В настоящее время полногеномный поиск ассоциаций (Genome-Wide Associated Study, GWAS) – это один из активно применяемых подходов при картировании QTL хозяйственно важных признаков. Эффективность метода была показана для выявления и локализации генов устойчивости к биотическим (Aoun et al., 2021; Kokhmetova et al., 2021) и абиотическим (Wang N. et al., 2019; Pshenichnikova et al., 2021) стрессовым факторам и локусов, контролирующим компоненты урожайности (Luján Basile et al., 2019; Gahlaut et al., 2021), содержание белка в зерне и хлебопекарные качества (Battenfield et al., 2018; Leonova et al., 2022).

На данный момент имеется незначительное число работ, в которых использованы подходы полногеномного ассоциативного (GWA) анализа для картирования локусов, коррелирующих с устойчивостью к полеганию либо сопряженными с полеганием характеристиками стебля пшеницы (Cericola et al., 2017; Malik et al., 2019; Akram et al., 2021). Целью нашей работы были сравнительный скрининг коллекции сортов яровой мягкой пшеницы по устойчивости к полеганию, высоте растения и диаметру верхнего междоузлия (ДВМУ) и выявление потенциальных геномных районов, ассоциированных с полеганием и сопряженными с ним признаками с помощью ассоциативного картирования.

Материалы и методы

Растительный материал и фенотипирование. В работе была использована коллекция из 97 сортов и селекционных линий яровой мягкой пшеницы (*T. aestivum* L.), созданных в различных селекционных центрах Российской Федерации и рекомендованных для выращивания в регионах Западной Сибири. Подробная информация о

¹ Сельское хозяйство России. <https://rosstat.gov.ru/folder/210/document/13226>

происхождении растительного материала представлена в Прил. 1².

Растительный материал выращивали на поле СибНИИРС – филиала ИЦиГ СО РАН (Новосибирская область, 54.9191° N, 82.9903° E) в течение трех сезонов вегетации (2017–2019 гг.). Образцы высевали вручную систематическим методом в двух повторностях на делянках шириной 1 м, по 60 зерен в ряду, расстояние между рядами 25 см. Полегание оценивали на стадии восковой спелости по методическим указаниям (Шаманин, Трущенко, 2006) по 5-балльной шкале, где балл 1 означает очень сильное полегание, механизированная уборка невозможна; 2 – сильное полегание; 3 – среднее полегание, наклон стебля к поверхности почвы под углом 45°; 4 – слабое полегание, стебли слегка наклонены; 5 – полегание отсутствует. Группировку растений по высоте проводили согласно методическим указаниям ВИР (Методические указания..., 1987). Для измерения диаметра верхнего междоузлия поперечные срезы стебля фиксировали в 96 % этиловом спирте, окрашивали 1 % раствором сафранина (Safranin O, ООО «Диаэм») и фотографировали с помощью стереоскопического микроскопа Альтами СМ0655 (ООО «Альтами»), оборудованного камерой Альтами UCOS5100KPA. Для статистической обработки результатов использовали не менее 10 растений каждого образца.

Погодные условия в изучаемые годы в целом сложились благоприятно для формирования урожая (Прил. 2). В 2017 г. за летний период выпало 278 мм осадков, в 2018 г. – 380.3 мм, а в 2019 г. – 194.7 мм, тогда как среднееголетнее значение составляет 220.0 мм. По данным агрометеорологической станции «Огурцово», вегетационный период 2017 г. был неустойчивым по температурному режиму, с частыми осадками. В мае и июне отмечено превышение температурного режима над его многолетним значением, с недостатком осадков в третьей декаде мая и второй декаде июня 10.5 мм (65 % нормы). Количество осадков в июле составило 101 мм, наиболее дождливой (49 мм) была первая декада месяца. Гидротермический коэффициент Г.Т. Селянинова (ГТК) равен 0.9. Метеоусловия августа были в пределах нормы, в третьей декаде наблюдался недостаток осадков 9.3 мм (40 % нормы). Средняя температура воздуха в летние месяцы составила 18.2 °С, что выше средней многолетней на 0.6 °С. Вегетационный период 2018 г. отличался низкими температурами в мае (на 5 °С ниже нормы) и большим переувлажнением в мае–июне по сравнению с другими сезонами. За эти два месяца выпало 211.4 мм осадков, что составило более 80 % от общего количества осадков за сезон. В мае ГТК = 10.2, а в июне ГТК = 2.8. Температурный режим и количество осадков июля были на уровне многолетних значений, лишь в августе отмечен дефицит осадков – 33.3 мм (ГТК = 0.4). Погодные условия вегетационного периода 2019 г. были нестабильными из-за неравномерного выпадения осадков и колебания температуры во второй половине вегетации. В мае и июле наблюдалась дождливая погода (ГТК 2.3 и 1.4 соответственно), а в июне и августе – небольшая засуха (ГТК 0.7 и 0.5).

² Приложения 1–4 см. по адресу:
<https://sites.icgbio.ru/vogis/download/pict-2022-26/appx12.pdf>

Выделение ДНК, генотипирование и полногеномный поиск ассоциаций. Экстракцию геномной ДНК проводили из 5–7-дневных проростков по модифицированному протоколу, как описано ранее (Kiseleva et al., 2016). Для генотипирования ДНК очищали на микроколонках Bio-Silica согласно протоколу производителя. Концентрацию ДНК определяли на приборе NanoDrop M2000 (Thermo Scientific). Генотипирование осуществляли с помощью чипа Illumina Infinium 15K, состоящего из 13006 маркеров SNP, в компании TraitGenetics (Германия, www.traitgenetics.com).

Число полиморфных маркеров, использованных для проведения GWAS, составило 9235. Предварительно выполняли фильтрацию: маркеры с частотой аллелей меньше 5 % и маркеры, которые не амплифицировали фрагменты у 20 % образцов и более, в анализ не включали. Ассоциации маркер–признак анализировали с помощью смешанной линейной модели (MLM) в программе TASSEL v. 5.2.70 (Bradbury et al., 2007), с учетом структуры популяции (Q-матрикс) и генетического родства (K-матрикс). Q-матрикс рассчитывали по байесовскому алгоритму, реализованному в программе STRUCTURE 2.3.4 (Pritchard et al., 2000). Вероятное число субкластеров подсчитано на основании Delta K (ΔK) статистики (Evanno et al., 2005) с помощью web-программы Structure Harvester (Earl, vonHoldt, 2012). Генетическое родство (K-матрикс) рассчитано в программе TASSEL v. 5.2.70. Для выявления достоверных ассоциаций использовали метод Бенджамини–Хохберга (Benjamini, Hochberg, 1995) и FDR-контроль при $p < 0.001$. Хромосомную локализацию маркеров SNP определяли согласно аннотации IWGSC v. 1.0 (<https://triticeaetoolbox.org>) и консенсусным генетическим картам хромосом пшеницы (Wang S. et al., 2014).

Статистическую обработку результатов проводили в программе STATISTICA v. 10 (<http://statsoft.ru/>). Для оценки достоверности различий между средними значениями двух выборочных совокупностей использовали *t*-критерий Стьюдента. Связь между устойчивостью к полеганию, высотой растения и ДВМУ определяли с помощью коэффициентов корреляции Спирмена. Сравнение вклада генотипов, внешней среды и их взаимодействия в проявление признаков выполняли с помощью дисперсионного анализа, достоверность различий оценивали по критерию Фишера (F). Коэффициент наследуемости (H^2) рассчитывали по формуле

$$H^2 = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_G^2 + \frac{\sigma_{G \times E}^2}{n_E} + \frac{\sigma_e^2}{n_E}}$$

где σ_G^2 , $\sigma_{G \times E}^2$, σ_e^2 – среднеквадратичные отклонения для генотипа, взаимодействия генотипа и среды и остаточной дисперсии соответственно; n_E – число сезонов вегетации.

Результаты

Фенотипическая оценка признаков

Оценка устойчивости сортов к полеганию в течение трех лет показала, что 53 сорта из 97 проявляли умеренный и устойчивый тип (балл > 3.5), при этом отмечалось варьирование признака по годам (табл. 1, рис. 1, а). Наиболее

Таблица 1. Характеристика сортов яровой мягкой пшеницы по устойчивости к полеганию, высоте растения и диаметру верхнего междоузлия, основанная на результатах оценки признаков в 2017–2019 гг.

Признак	2017		2018		2019	
	Среднее ± SD	Диапазон	Среднее ± SD	Диапазон	Среднее ± SD	Диапазон
Устойчивость к полеганию	4.7 ± 0.75	1–5	2.6 ± 1.0	1–4	4.1 ± 0.86	2–5
Высота растения, см	82.5 ± 9.4	54.0–101.4	81.8 ± 7.91	62.0–97.3	91.0 ± 6.85	71.9–104.6
ДВМУ, мм	1.68 ± 0.17	1.26–2.32	1.71 ± 0.17	1.37–2.46	1.79 ± 0.12	1.48–2.17

Примечание. SD – среднеквадратичное отклонение.

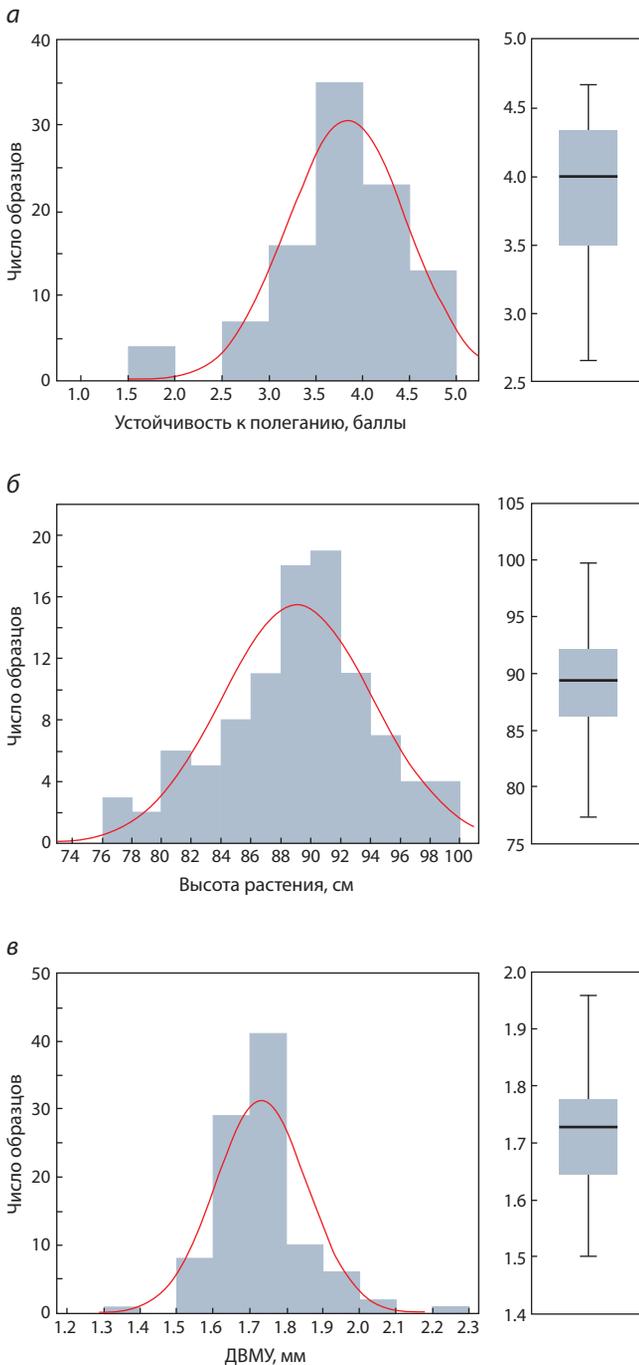


Рис. 1. Гистограммы и боксплоты, иллюстрирующие распределение сортов яровой мягкой пшеницы по устойчивости к полеганию (а), высоте растения (б) и диаметру верхнего междоузлия (в).

высокая полегаемость наблюдалась в 2018 г., что связано с выпадением большого количества осадков в летний период. По результатам 2018 г. не отмечено сортов с максимальным уровнем устойчивости (балл 5). Восемь сортов (Новосибирская 29, Новосибирская 67, Новосибирская 91, Красноярская 90, Веснянка 8, Мариинка, Салимовка, Алешина) проявляли высокий уровень устойчивости (балл 4–5) во все годы проведения испытаний. Двенадцать сортов (Саратовская 29, Саратовская 42, Лютесценс 62, Алтайский простор, Росинка 2, Тулайковская степная, Лютесценс 85, Сурента 6, Лютесценс 840, Кинельская 40, Латона и Волгоуральская), наоборот, характеризовались низкой устойчивостью к полеганию (балл 1–3) по данным трехлетних наблюдений.

Высота растения и ДВМУ варьировали от 54 до 105 см и от 1.26 до 2.46 мм соответственно в зависимости от полевого сезона (см. табл. 1, рис. 1, б, в). В 2018 и 2019 гг. вариация по высоте растения была меньше, чем в 2017 г., что говорит о зависимости данного признака от почвенно-климатических условий. Группировка растений по высоте, проведенная согласно методическим указаниям ВИР, показала, что 19 сортообразцов относятся к полукарликам (60–84 см), а остальные вошли в группу низкорослых растений (85–100 см).

По данным дисперсионного анализа, достоверный вклад в фенотипическое проявление изученных признаков оказывали генотип (G), факторы внешней среды (E) и их взаимодействие (G × E) (Прил. 3). Величина коэффициента наследуемости для высоты растения составила 78 %, тогда как для устойчивости к полеганию и для ДВМУ – 51 и 59 % соответственно, что свидетельствует о высоком влиянии факторов внешней среды на фенотипическое проявление этих признаков. Поскольку для всех признаков отсутствовал нормальный характер распределения, анализ корреляционных связей был проведен с применением ранговых корреляций Спирмена. Показаны достоверные отрицательные корреляции полегания с высотой растения ($r = -0.48^{***}$) и положительные – с диаметром верхнего междоузлия ($r = 0.35^{***}$), при этом корреляции между высотой растения и ДВМУ были слабыми ($r = 0.20^{**}$).

Полногеномный поиск ассоциаций

Обработка результатов генотипирования с помощью программы STRUCTURE позволила разделить коллекцию сортов на пять предполагаемых субкластеров, включающих 22, 7, 20, 25 и 23 генотипа соответственно (рис. 2). При этом группировка образцов не совпадала с их происхождением от организаций-оригинаторов (см. Прил. 1).

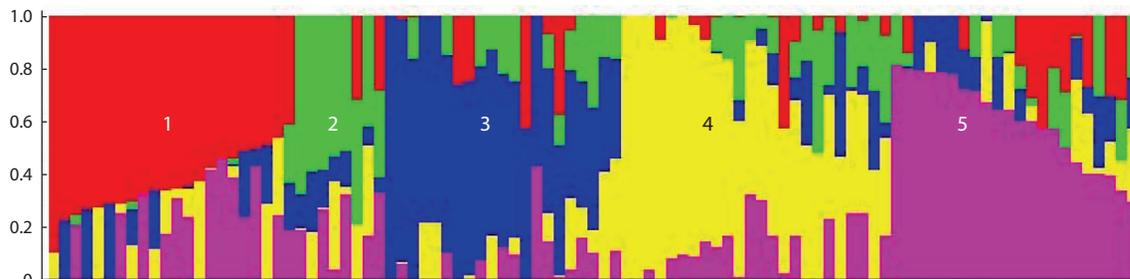


Рис. 2. Популяционная структура сортов яровой мягкой пшеницы, рассчитанная на основании генотипирования маркерами SNP.

На вертикальной оси обозначены коэффициенты принадлежности образцов к субкластеру. Состав кластеров представлен в Прил. 1.

Для выявления ассоциаций маркер–признак было использовано 9235 полиморфных SNP-маркеров. Количество маркеров, картированных в хромосомах геномов А, В и D, значительно различалось, наименьшее их число было отмечено для хромосом 4-й гомеологической группы (Прил. 4). Для 607 маркеров данные о локализации на генетических и физических картах хромосом пшеницы отсутствуют. GWAS, выполненный по результатам оценок трех сезонов вегетаций, выявил 26 маркеров SNP, значимо ($p < 0.001$) ассоциированных с устойчивостью к полеганию, высотой растения и ДВМУ (табл. 2). Одиннадцать маркеров (GENE-3066_157, BS00076772_51, RAC875_c103443_475, BS00011514_51, Tdurum_contig97342_274, BS00068710_51, Excalibur_c96921_206, Ex_c69054_723, Ra_c6429_1217, BobWhite_c12261_130, Excalibur_c8931_432) проявляли ассоциации с изучаемыми признаками по результатам нескольких полевых сезонов (см. табл. 2).

Для признака «устойчивость к полеганию» было найдено восемь достоверных SNP в пяти локусах, расположенных в хромосомах 1В, 2А, 3А, 3D и 6А согласно данным физического картирования референсного генома пшеницы IWGSC RefSeq v1.0. Высокодостоверные ассоциации ($p < 0.00002$) показаны для локусов *QLdg.icg-1B* и *QLdg.icg-2A*, находящихся в хромосомах 1В и 2А соответственно (см. табл. 2). Наличие благоприятных аллелей повышало устойчивость к полеганию в среднем на 0.4–0.8 балла в зависимости от локуса (табл. 3). Для локусов в хромосоме 3А в районе 711.20 Mb и в хромосоме 6А в диапазоне 596.90–598.63 Mb отмечено, что повышение устойчивости сортов, содержащих благоприятные аллели, сопровождается снижением высоты растения на 3 см. Локус *QLdg.icg-3D* был картирован в диапазоне 1.25–1.27 Mb хромосомы 3D, при этом у восьми сортов (Саратовская 29, Саратовская 42, Лютеценс 62, Тулайковская белозерная, Волгоуральская, Лютеценс 80, Альбидум 73, Ильинская) выявлены неблагоприятные аллели маркеров Excalibur_c19658_127 и Kukri_c24488_1603. Присутствие данных аллелей сопровождалось достоверным снижением устойчивости к полеганию и уменьшением ДВМУ (см. табл. 3).

Девять SNP, значимо ассоциированных с признаком «диаметр верхнего междоузлия», входят в состав четырех локусов в хромосомах 5В, 5D, 4А и 7В (см. табл. 2). GWA анализ свидетельствует о том, что благоприятные аллели локусов с положительным эффектом содержатся в геноме не более чем у 10 % изученных сортов. Для признака «высота растения» наиболее значимые ассоциации

были идентифицированы в хромосомах 3А, 5А, 6А и 7В (см. табл. 2). В хромосоме 3А определены два локуса, один из которых (*Qht.icg-3A-1*) находится в районе 577.58 Mb, другой (*Qht.icg-3A-2*) – 700.94 Mb. Интерес представляет локус *Qht.icg-3A-2*, который одновременно со значительным снижением высоты, в среднем на 7.3 см, повышает устойчивость к полеганию. Благоприятные аллели локусов в хромосомах 5А, 6А и 7В содержатся в геномах 11, 90 и 12 % сортов соответственно и вызывают снижение высоты растения в среднем на 4–5 см.

Обсуждение

В исследовании проведен поиск генетических факторов, определяющих устойчивость к полеганию коллекции яровых сортов мягкой пшеницы российской селекции. На сегодняшний день лишь немногие работы посвящены выявлению генетических детерминант для устойчивости пшеницы к полеганию, в связи с тем, что данный признак имеет мультигенный характер и в значительной степени зависит от факторов внешней среды и стадии развития растения. Тем не менее за последние два десятилетия опубликованы результаты по идентификации QTL как для устойчивости к полеганию, так и для морфологических и анатомических параметров стебля, которые могут влиять на полегаемость пшеницы.

С помощью классического генетического картирования главные и минорные локусы для устойчивости к полеганию были обнаружены в большинстве хромосом мягкой пшеницы: 1В, 2А, 2D, 3А, 4А, 4В, 4D, 5А, 5В, 6А, 6В, 6D, 7В, 7D (Keller et al., 1999; Hai et al., 2005; Berry P.M., Berry S.T., 2015; Drecser et al., 2022). Определены маркеры, расположенные вблизи целевого локуса. Однако следует отметить значительную протяженность найденных районов локализации целевых QTL из-за ограниченного числа использованных для картирования маркеров (Börner et al., 2002; Verma et al., 2005).

Полногеномное ассоциативное картирование считается более эффективным методом для поиска целевых локусов, поскольку в анализе используются образцы с большим генетическим разнообразием в сравнении с двуродительскими картирующими популяциями. Кроме того, высокое покрытие маркерами SNP позволяет более точно картировать локусы и сузить интервалы их локализации. В нашей работе с помощью GWA анализа выявлено пять локусов в хромосомах 1В, 2А, 3А, 3D и 6А, ассоциированных с устойчивостью сортов российской селекции к полега-

Таблица 2. Список маркеров SNP, ассоциированных с устойчивостью к полеганию, диаметром верхнего междоузлия и высотой растения у сортов яровой мягкой пшеницы

Признак	Маркер	Хромосома	Позиция, Mb	Аллель**	Локус	<i>p</i>	R ² (%)
Полегание	wsnp_JD_rep_c63201_40318622	1B	613.413276	T/C	<i>QLdg.icg-1B</i>	1.69E-06	14.8
	GENE-3066_157*	2A	726.025003	C/T	<i>QLdg.icg-2A</i>	1.87E-06	22.8
	GENE-0638_1119	2A	728.071406	A/C		5.07E-05	20.6
	BS00076772_51*	3A	711.202928	C/A	<i>QLdg.icg-3A</i>	8.68E-05	15.8
	Excalibur_c19658_127	3D	1.253733	A/G	<i>QLdg.icg-3D</i>	2.30E-04	18.7
	Kukri_c24488_1603	3D	1.270574	G/A		3.91E-04	15.8
	Tdurum_contig75700_411	6A	598.635440	G/A	<i>QLdg.icg-6A</i>	2.41E-04	13.2
	RAC875_c103443_475*	6A	596.903227	A/G		1.32E-04	14.2
	ДВМУ	BS00011514_51*	5B	572.547199	T/C	<i>QSd.icg-5B</i>	3.01E-06
Tdurum_contig97342_274*		5B	558.118788	T/C		1.49E-05	22.3
BS00068710_51*		5B	558.120029	T/C		2.30E-04	16.1
D_GDS7LZN0213554_251		5D	548.942211	A/G	<i>QSd.icg-5D</i>	8.01E-05	15.1
BS00022267_51		5D	550.511075	C/T		9.67E-05	14.0
BS00025017_51		5D	551.059358	T/C		1.57E-04	10.8
Kukri_c15823_196		4A	615.446891	T/C	<i>QSd.icg-4A</i>	2.80E-04	12.5
Excalibur_c30378_344		4A	615.437250	G/T		5.01E-04	12.1
RAC875_c21489_908		7B	634.387709	T/C	<i>QSd.icg-7B</i>	1.72E-04	17.6
Высота растения		TA001128-1276	3A	577.576777	C/T	<i>QHT.icg-3A-1</i>	3.25E-04
	Excalibur_c5977_440	3A	577.576266	G/T		2.67E-04	16.7
	Excalibur_c96921_206*	3A	700.946020	A/G	<i>QHT.icg-3A-2</i>	2.02E-04	12.8
	BS00022299_51	5A	679.740028	T/G	<i>QHT.icg-5A</i>	4.36E-04	16.7
	Ex_c69054_723*	6A	609.452924	C/T	<i>QHT.icg-6A</i>	4.91E-04	16.2
	Ra_c6429_1217*	6A	614.164297	C/T		5.37E-04	16.1
	BobWhite_c12261_130*	6A	617.482504	C/T		5.37E-04	16.1
	Excalibur_c8931_432*	7B	638.710248	C/T	<i>QHT.icg-7B</i>	6.68E-04	17.5
	wsnp_Ex_c45195_51056617	7B	645.131391	G/A		5.37E-04	17.3

* Маркеры, для которых установлены ассоциации по данным не менее двух сезонов вегетации.

** Жирным выделен благоприятный аллель.

Таблица 3. Устойчивость к полеганию, высота растения и диаметр верхнего междоузлия у яровых сортов мягкой пшеницы в зависимости от аллельного состояния локусов

Локус	SNP	Аллель	Устойчивость к полеганию, баллов	Высота растения, см	Диаметр верхнего междоузлия, мм
<i>QLdg.icg-1B</i>	wsnp_JD_rep_c63201_40318622	T	4.4 ± 0.28**	89.7 ± 4.8	1.73 ± 0.13
		C	3.7 ± 0.65	85.6 ± 5.3	1.75 ± 0.12
<i>QLdg.icg-2A</i>	GENE-3066_157	C	4.1 ± 0.44**	89.2 ± 5.1	1.75 ± 0.10
		T	3.7 ± 0.73	89.5 ± 5.2	1.73 ± 0.13
<i>QLdg.icg-3A</i>	BS00076772_51	C	3.9 ± 0.53**	87.2 ± 3.6*	1.74 ± 0.13**
		A	3.1 ± 0.78	90.4 ± 4.1	1.63 ± 0.07
<i>QLdg.icg-3D</i>	Excalibur_c19658_127	A	3.8 ± 0.56***	89.8 ± 4.8	1.74 ± 0.13**
		G	3.1 ± 0.93	88.4 ± 4.8	1.64 ± 0.10
<i>QLdg.icg-6A</i>	Tdurum_contig75700_411	G	3.8 ± 0.67***	87.1 ± 4.5*	1.72 ± 0.12
		A	3.3 ± 0.71	90.2 ± 3.8	1.73 ± 0.13

Примечание. Указаны средние значения со стандартным отклонением ($\bar{X} \pm SD$), рассчитанные по результатам оценок в 2017–2019 гг. Достоверность отличий между показателями признака для различных аллелей: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

нию. К настоящему времени известно всего несколько публикаций, в которых данный подход применялся для детекции генетических факторов, ассоциированных как с устойчивостью пшеницы к полеганию, так и с анатомическими параметрами стебля. С использованием полногеномных исследований генетические детерминанты для устойчивости к полеганию обнаружены в хромосомах 1B, 2A, 3A, 3D, 4B, 5B, 6D и 7A (Cericola et al., 2017; Singh et al., 2019; Akram et al., 2021). По данным (Malik et al., 2019), проявление QTL и их хромосомная локализация зависели также от стадии развития растения: на ранних стадиях (колошение) ассоциации маркер–признак были обнаружены в хромосомах 1B, 4B, 5B и 7A, на поздних (созревание) – в хромосомах 1B, 2A, 3D, 4B, 5B и 6D.

Суммируя опубликованную информацию по генетическому и ассоциативному картированию, можно сделать вывод, что наиболее значимые ассоциации для устойчивости к полеганию выявляются в хромосомах 3A, 2A и 1B, что совпадает с нашими данными. Различия заключаются только в позиции локусов на хромосомах, которые зависят от генетического бекграунда использованного сортового материала. Исходя из полученных нами результатов, сделано предположение, что районы 700–711 и 597–618 Мб физических карт хромосом 3A и 6A соответственно могут содержать кластеры генов, ответственных за высоту растения и устойчивость к полеганию (см. табл. 2).

О том, что локусы, ответственные за устойчивость к полеганию, могут совпадать по локализации с локусами для анатомических параметров, известно из публикаций. По данным Р.М. Berry и С.Т. Berry (2015), район 53–82 сМ генетической карты хромосомы 3A содержит кластер генов, определяющих полегание, высоту растения, длину междоузлий, диаметр и толщину стебля. Другие авторы обнаружили колокализацию локусов для устойчивости к полеганию и для высоты растения (Keller et al., 1999; Verma et al., 2005; Malik et al., 2019). В настоящее время в каталоге генных символов задокументировано 25 генов *Rht*, детерминирующих высоту растений (<https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/symbolClassList.jsp>). Гены *Rht-B1*, *Rht-D1*, *Rht-8* и их аллели, приводящие к значительному снижению высоты растения, картированы в хромосомах 4BS, 4DS, 2DS соответственно (Gale et al., 1975; Korzun et al., 1998; Peng et al., 1999; Черноок и др., 2019). В нашем исследовании наиболее значимые ассоциации для признака «высота растения» были выявлены в хромосомах 3A, 5A, 6A и 7B, что позволяет предположить отсутствие высокоэффективных генов короткостебельности в геноме изученных сортов.

С использованием генетического картирования и GWA анализа показано, что в хромосомах 3A, 5A и 7B есть локусы, контролирующие высоту растения (Ain et al., 2015; Gao et al., 2015; Akram et al., 2021; Muhammad et al., 2021). Несколько генов было идентифицировано в хромосоме 6A; часть из них (*Rht14*, *Rht16*, *Rht18*, *Rht25*) находится в коротком плече, ген *Rht24* – в длинном плече (Vikhe et al., 2017; Würschum et al., 2017; Ford et al., 2018; Mo et al., 2018). Полногеномное картирование *Rht* локусов в хромосоме 6A свидетельствует о том, что в районе 416–550 Мб физической карты псевдомолекулы находятся гены *Rht18* (Ford et al., 2018) и *Rht24* (Würschum et al.,

2017), что соответствует приблизительному расположению локуса *Qht.icg-6A* в нашей работе. Детальные сведения об аллельном составе генов короткостебельности в геноме российских сортов яровой пшеницы отсутствуют. Для выявления связи между отдельными аллелями генов *Rht* и полеганием необходимы дополнительные исследования, в том числе тестирование коллекций на присутствие генов *Rht* с привлечением специфических молекулярных маркеров.

Данные о связи между диаметром междоузлий и устойчивостью к полеганию неоднозначны. Некоторые авторы утверждают, что длина и диаметр как верхнего, так и нижнего междоузлия злаковых культур играют роль в устойчивости к полеганию (Berry Р.М., Berry С.Т., 2015; Раска et al., 2015; Дёмина, 2019). По другим сведениям, корреляции выявляются только для нижнего междоузлия либо не обнаруживаются вообще (Захаров и др., 2014; Зайцева, Щенникова, 2020). Нами не найдено районов хромосом с колокализацией локусов, ответственных за диаметр верхнего междоузлия и устойчивость к полеганию. Можно также отметить, что корреляционные связи между устойчивостью к полеганию и ДВМУ были слабыми. По всей видимости, диаметр верхнего междоузлия изученных сортов не влияет существенно на устойчивость к полеганию.

Заключение

Проведенное исследование показало, что GWA анализ может эффективно использоваться для изучения генетической архитектуры сложных признаков. С помощью этого подхода был идентифицирован ряд маркеров, ассоциированных с устойчивостью к полеганию, высотой растения и диаметром верхнего междоузлия у коллекции российских сортов яровой пшеницы. С одной стороны, полученные данные подтверждают выводы, сделанные предыдущими исследователями, о наиболее критических хромосомах, в которых содержатся локусы для устойчивости к полеганию. С другой стороны, результаты могут иметь значение для выявления образцов, обладающих желательным сочетанием аллелей по нескольким признакам, с последующим включением этих образцов в селекционные программы.

Список литературы / References

- Дёмина И.Ф. Селекционная ценность сортов пшеницы мягкой яровой разных эколого-географических групп по устойчивости к полеганию. *Сурский вестн.* 2019;2(6):27-30.
[Demina I.F. Breeding value of varieties of soft spring wheat of different ecological and geographical groups in terms of resistance to lodging. *Surskiy Vestnik = Sura Herald.* 2019;2(6):27-30. (in Russian)]
- Жученко А.А. Ресурсный потенциал производства зерна в России. М., 2004.
[Zhuchenko A.A. Resource Potential of Grain Production in Russia. Moscow, 2004. (in Russian)]
- Зайцева И.Ю., Щенникова И.Н. Сопряженность морфологических признаков с устойчивостью к полеганию ярового ячменя в условиях Волго-Вятского региона. *Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции.* 2020;181(3):32-40. DOI 10.30901/2227-8834-2020-3-32-40.
[Zaytseva I.Yu., Shchennikova I.N. Association of morphological traits with lodging resistance in spring barley under the conditions

- of the Volga-Vyatka region. *Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Seleksii = Proceedings on Applied Botany, Genetics, and Breeding*. 2020;181(3):32-40. DOI 10.30901/2227-8834-2020-3-32-40. (in Russian)]
- Захаров В.Г., Сюков В.В., Яковлева О.Д. Сопряженность анатомо-морфологических признаков с устойчивостью к полеганию яровой мягкой пшеницы в условиях Среднего Поволжья. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2014;18(3):506-510. [Zakharov V.G., Syukov V.V., Yakovleva O.D. Correlation of morphoanatomical traits with lodging resistance in spring wheat in the Middle Volga region. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2014;18(3):506-510. (in Russian)]
- Методические указания по изучению мировой коллекции пшеницы. Л.: ВИР, 1987. [Guidelines for Studying the World Wheat Collection. Leningrad: VIR Publ., 1987. (in Russian)]
- Харюткина Е.В., Логинов С.В., Усова Е.И., Мартынова Ю.В., Пустовалов К.Н. Тенденции изменения экстремальности климата Западной Сибири в конце XX–начале XXI веков. *Фундам. и прикл. климатология*. 2019;2:45-65. DOI 10.21513/2410-8758-2019-2-45-65. [Kharyutkina E.V., Loginov S.V., Usova E.I., Martynova Yu.V., Pustovalov K.N. Tendencies in changes of climate extremality in Western Siberia at the end of the XX century and the beginning of the XXI century. *Fundamentalnaya i Prikladnaya Klimatologiya = Basic and Applied Climatology*. 2019;2:45-65. DOI 10.21513/2410-8758-2019-2-45-65. (in Russian)]
- Черноок А.Г., Крупин П.Ю., Беспалова Л.А., Панченко В.В., Ковтуненко В.Я., Баженов М.С., Назарова Л.А., Карлов Г.И., Крупина А.Ю., Дивашук М.Г. Фенотипическое проявление аллеля низкостебельности *Rht-B1p (Rht-17)* у яровой твердой пшеницы в двух климатических условиях. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2019;23(7):916-925. DOI 10.18699/VJ19.567. [Chernook A.G., Kroupin P.Yu., Bepalova L.A., Panchenko V.V., Kovtunenkov V.Ya., Bazhenov M.S., Nazarova L.A., Karlov G.I., Kroupina A.Yu., Divashuk M.G. Phenotypic effects of the dwarfing gene *Rht-17* in spring durum wheat under two climatic conditions. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2019;23(7):916-925. DOI 10.18699/VJ19.567. (in Russian)]
- Шаманин В.П., Трущенко А.Ю. Общая селекция и сортоведение полевых культур. Омск: Изд-во Ом. гос. аграрн. ун-та, 2006;39-41. [Shamanin V.P., Trushchenko A.Yu. General Breeding and Variety Science of Field Crops. Omsk: OmGAU Publ., 2006;39-41. (in Russian)]
- Ain Q., Rasheed A., Anwar A., Mahmood T., Imtiaz M., Mahmood T., Xia X., He Z., Quraishi U.M. Genome-wide association for grain yield under rainfed conditions in historical wheat cultivars from Pakistan. *Front. Plant Sci.* 2015;6:743. DOI 10.3389/fpls.2015.00743.
- Akram S., Arif M.A.R., Hameed A.A. GBS-based GWAS analysis of adaptability and yield traits in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) *J. Appl. Genet.* 2021;62(1):27-41. DOI 10.1007/s13353-020-00593-1.
- Aoun M., Rouse M.N., Kolmer J.A., Kumar A., Elias E.M. Genome-wide association studies reveal all-stage rust resistance loci in elite durum wheat genotypes. *Front. Plant Sci.* 2021;12:640739. DOI 10.3389/fpls.2021.640739.
- Atkins I.M. Relation of certain plant characters to strength of straw and lodging in winter wheat. *J. Agricult. Res.* 1938;56:99-120.
- Battenfield S.D., Sheridan J.L., Silva L.D.C.E., Miclaus K.J., Dreisigacker S., Wolfinger R.D., Peña R.J., Singh R.P., Jackson E.W., Fritz A.K., Guzmán C., Poland J.A. Breeding-assisted genomics: applying meta-GWAS for milling and baking quality in CIMMYT wheat breeding program. *PLoS One*. 2018;13(11):e0204757. DOI 10.1371/journal.pone.0204757.
- Benjamini Y., Hochberg Y. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *J. R. Stat. Soc. Ser. B*. 1995;57:289-300. DOI 10.1111/j.2517-6161.1995.tb02031.x.
- Berry P.M., Berry S.T. Understanding the genetic control of lodging-associated plant characters in winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica*. 2015;205:671-689. DOI 10.1007/s10681-015-1387-2.
- Berry P., Spink J., Gay A., Craigen J. A comparison of root and stem lodging risks among winter wheat cultivars. *J. Agricult. Sci.* 2003; 141:191-202. DOI 10.1017/S002185960300354X.
- Börner A., Schumann E., Fürste A., Cöster H., Leithold B., Röder S., Weber E. Mapping of quantitative trait loci determining agronomic important characters in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor. Appl. Genet.* 2002;105(6-7):921-936. DOI 10.1007/s00122-002-0994-1.
- Bradbury P.J., Zhang Z., Kroon D.E., Casstevens T.M., Ramdoss Y., Buckler E.S. TASSEL: software for association mapping of complex traits in diverse samples. *Bioinformatics*. 2007;23:2633-2635. DOI 10.1093/bioinformatics/btm308.
- Casebow R., Hadley C., Uppal R., Addisu M., Loddo S., Kowalski A., Griffiths S., Gooding M. Reduced height (*Rht*) alleles affect wheat grain quality. *PLoS One*. 2016;11(5):e0156056. DOI 10.1371/journal.pone.0156056.
- Cericola F., Jahoor A., Orabi J., Andersen J.R., Janss L.L., Jensen J. Optimizing training population size and genotyping strategy for genomic prediction using association study results and pedigree information. A case of study in advanced wheat breeding lines. *PLoS One*. 2017;12(1):e0169606. DOI 10.1371/journal.pone.0169606.
- Dreecer M.F., Macdonald B., Farnsworth C.A., Paccapelo M.V., Awasi M.A., Condon A.G., Forrest K., Long I.L., McIntyre C.L. Multi-donor × elite-based populations reveal QTL for low-lodging wheat. *Theor. Appl. Genet.* 2022;135:1685-1703. DOI 10.1007/s00122-022-04063-6.
- Earl D.A., vonHoldt B.M. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conserv. Genet. Resour.* 2012;4:359-361. DOI 10.1007/s12686-011-9548-7.
- Ellis M., Rebetzke G., Chandler P., Bonnett D., Spielmeier W., Richards R. The effect of different height reducing genes on the early growth of wheat. *Funct. Plant Biol.* 2004;31:583-589. DOI 10.1071/FP03207.
- Evanno G., Regnaut S., Goudet J. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Mol. Ecol.* 2005;14:2611-2620. DOI 10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x.
- Flintham J.E., Börner A., Worland A.J., Gale M.D. Optimizing wheat grain yield effects of *Rht* (gibberellin-insensitive) dwarfing genes. *J. Agricult. Sci.* 1997;128:11-25. DOI 10.1017/S0021859696003942.
- Ford B.A., Foo E., Sharwood R., Karafiatova M., Vrána J., MacMillan C., Nichols D.S., Steuernagel B., Uauy C., Dolezel J., Chandler P.M., Spielmeier W. *Rht18* semidwarfism in wheat is due to increased GA 2-oxidase A9 expression and reduced GA content. *Plant Physiol.* 2018;177:168-180. DOI 10.1104/pp.18.00023.
- Gahlaut V., Jaiswal V., Balyan H.S., Joshi A.K., Gupta P.K. Multi-locus GWAS for grain weight-related traits under rain-fed conditions in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Front. Plant Sci.* 2021;12: 758631. DOI 10.3389/fpls.2021.758631.
- Gale M.D., Law C.N., Worland A.J. The chromosomal location of a major dwarfing gene from Norin 10 in new British semi-dwarf wheats. *Heredity*. 1975;35:417-421.
- Gao F., Wen W., Liu J., Rasheed A., Yin G., Xia X., Wu X., He Z. Genome-wide linkage mapping of QTL for yield components, plant height and yield-related physiological traits in the Chinese wheat cross Zhou 8425B/Chinese Spring. *Front. Plant Sci.* 2015;6:1099. DOI 10.3389/fpls.2015.01099.
- Hai L., Guo H., Xiao S., Jiang G., Zhang X., Yan C., Xin Z., Jia J. Quantitative trait loci (QTL) of stem strength and related traits in a doubled-haploid population of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica*. 2005;141:1-9. DOI 10.1007/s10681-005-4713-2.
- Keller M., Karutz Ch., Schmid J.E., Stamp P., Winzeler M., Keller B., Messmer M.M. Quantitative trait loci for lodging resistance in a segregating wheat × spelt population. *Theor. Appl. Genet.* 1999;98: 1171-1182. DOI 10.1007/s001220051182.

- Khobra R., Sareen S., Meena B.K., Kumar A., Tiwari V., Singh G.P. Exploring the traits for lodging tolerance in wheat genotypes: a review. *Physiol. Mol. Biol. Plants*. 2019;25(3):589-600. DOI 10.1007/s12298-018-0629-x.
- Kiseleva A.A., Shcherban A.B., Leonova I.N., Frenkel Z., Salina E.A. Identification of new heading date determinants in wheat 5B chromosome. *BMC Plant Biol*. 2016;16:8. DOI 10.1186/s12870-015-0688-x.
- Kokhmetova A., Sehgal D., Ali S., Atishova M., Kumarbayeva M., Leonova I., Dreisigacker S. Genome-wide association study of tan spot resistance in a hexaploid wheat collection from Kazakhstan. *Front. Genet*. 2021;11:581214. DOI 10.3389/fgene.2020.581214.
- Korzun V., Roder M.S., Ganal M.W., Worland A.J., Law C.N. Genetic analysis of the dwarfing gene (*Rht8*) in wheat. Part I. Molecular mapping of *Rht8* on the short arm of chromosome 2D of bread wheat (*Triticum aestivum*). *Theor. Appl. Genet*. 1998;96:1104-1109. DOI 10.1007/s001220050845.
- Leonova I.N., Kiseleva A.A., Berezhnaya A.A., Stasyuk A.I., Likhenko I.E., Salina E.A. Identification of QTLs for grain protein content in Russian spring wheat varieties. *Plants*. 2022;11:437. DOI 10.3390/plants11030437.
- Li X.-P., Lan S.-Q., Liu Y.-P., Gale M.D., Worland T.J. Effects of different *Rht-B1b*, *Rht-D1b* and *Rht-B1c* dwarfing genes on agronomic characteristics in wheat. *Cereal Res. Commun*. 2006;34(2/3):919-924. DOI 10.1556/CRC.34.2006.2-3.220.
- Liu J., Yao Y., Xin M., Peng H., Ni Z., Sun Q. Shaping polyploid wheat for success: origins, domestication, and the genetic improvement of agronomic traits *J. Integr. Plant Biol*. 2022;64:536-563. DOI 10.1111/jipb.13210.
- Luján Basile S.M., Ramírez I.A., Crescente J.M., Conde M.B., Demichelis M., Abbate P., Rogers W.J., Pontaroli A.K., Helguera M., Vanzetti L.S. Haplotype block analysis of an Argentinean hexaploid wheat collection and GWAS for yield components and adaptation. *BMC Plant Biol*. 2019;19:553. DOI 10.1186/s12870-019-2015-4.
- Malik P.L., Janss L., Nielsen L.K., Borum F., Jørgensen H., Eriksen B., Schjoerring J.K., Rasmussen S.K. Breeding for dual-purpose wheat varieties using marker-trait associations for biomass yield and quality traits. *Theor. Appl. Genet*. 2019;132:3375-3398. DOI 10.1007/s00122-019-03431-z.
- Miralles D.J., Slafer G.A. Yield, biomass and yield components in dwarf, semi-dwarf and tall isogenic lines of spring wheat under recommended and late sowing dates. *Plant Breed*. 1995;114(5):392-396. DOI 10.1111/j.1439-0523.1995.tb00818.x.
- Mo Y., Vanzetti L.S., Hale I., Spagnolo I.J., Guidobaldi F., Al-Oboudi J., Odle N., Pearce S., Helguera M., Dubcovsky J. Identification and characterization of *Rht25*, a locus on chromosome arm 6AS affecting wheat plant height, heading time, and spike development *Theor. Appl. Genet*. 2018;131:2021-2035. DOI 10.1007/s00122-018-3130-6.
- Muhammad A., Li J., Hu W., Yu J., Khan S.U., Khan M.H.U., Xie G., Wang J., Wang L. Uncovering genomic regions controlling plant architectural traits in hexaploid wheat using different GWAS models. *Sci. Rep*. 2021;11(1):6767. DOI 10.1038/s41598-021-86127-z.
- Packa D., Wiwart M., Suchowilska E., Bieńkowska T. Morpho-anatomical traits of two lowest internodes related to lodging resistance in selected genotypes of *Triticum*. *Int. Agrophys*. 2015;29(4):475-483. DOI 10.1515/intag-2015-0053.
- Peng J.R., Richards D.E., Hartley N.M., Murphy G.P., Devos K.M., Flintham J.E., Beales J., Fish L.J., Worland A.J., Pelica F., Sudhakar D., Christou P., Snape J.W., Gale M.J., Harberd N.P. 'Green revolution' genes encode mutant gibberellin response modulators. *Nature*. 1999;400(6741):256-261. DOI 10.1038/22307.
- Pritchard J., Stephens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*. 2000;155:945-959. DOI 10.1534/genetics.116.195164.
- Pshenichnikova T.A., Osipova S.V., Smirnova O.G., Leonova I.N., Permyakova M.D., Permyakov A.V., Rudikovskaya E.G., Konstantinov D.K., Verkhoturov V.V., Lohwasser U., Börner A. Regions of chromosome 2A of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) associated with variation in physiological and agronomical traits under contrasting water regimes. *Plants*. 2021;10:1023. DOI 10.3390/plants10051023.
- Rebetzke G., Richards R., Fischer V.M., Mickelson B.J. Breeding long coleoptile, reduced height wheats. *Euphytica*. 1999;106:159-168. DOI 10.1023/A:1003518920119.
- Singh D., Wang X., Kumar U., Gao L., Noor M., Imtiaz M., Singh R.P., Poland J. High-throughput phenotyping enabled genetic dissection of crop lodging in wheat. *Front. Plant Sci*. 2019;10:394. DOI 10.3389/fpls.2019.00394.
- Stapper M., Fischer R.A. Genotype, sowing date and plant spacing influence on high-yielding irrigated wheat in Southern New South Wales. I. Potential yields and optimum flowering dates. *Aust. J. Agric. Res*. 1990;41:1043-1056.
- Sukhikh I.S., Vavilova V.J., Blinov A.G., Goncharov N.P. Diversity and phenotypical effect of allelic variants of *Rht* dwarfing genes in wheat. *Russ. J. Genet*. 2021;57(2):127-138. DOI 10.31857/S0016675821020107.
- Verma V., Worland A.J., Savers E.J., Fish L., Caligari P.D.S., Snape J.W. Identification and characterization of quantitative trait loci related to lodging resistance and associated traits in bread wheat. *Plant Breed*. 2005;124(3):234-241. DOI 10.1111/j.1439-0523.2005.01070.x.
- Vikhe P., Patil R., Chavan A., Oak M., Tamhankar S. Mapping gibberellin-sensitive dwarfing locus *Rht18* in durum wheat and development of SSR and SNP markers for selection in breeding. *Mol. Breed*. 2017;37:28. DOI 10.1007/s11032-017-0641-9.
- Wang N., Liu B., Liang X., Zhou Y., Song J., Yang J., Yong H., Weng J., Zhang D., Li M., Nair S., Vicente F.S., Hao Z., Zhang X., Li X. Genome-wide association study and genomic prediction analyses of drought stress tolerance in China in a collection of off-PVP maize inbred lines. *Mol. Breed*. 2019;39:113. DOI 10.1007/s11032-019-1013-4.
- Wang S., Wong D., Forrest K., Allen A., Chao S., Huang B.E., Maccaferri M., Salvi S., Milner S.G., Cattivelli L., Mastrangelo A.M., Whan A., Stephen S., Barker G., Wieseke R., Plieske J., International Wheat Genome Sequencing Consortium, Lillemo M., Mather D., Appels R., Dolferus R., Brown-Guedira G., Korol A., Akhunova A.R., Feuillet C., Salse J., Morgante M., Pozniak C., Luo M.-C., Dvorak J., Morell M., Dubcovsky J., Ganal M., Tuberosa R., Lawley C., Mikoulitch I., Cavanagh C., Edwards K.J., Hayden M., Akhunov E. Characterization of polyploid wheat genomic diversity using a high-density 90,000 single nucleotide polymorphism array. *Plant Biotechnol. J*. 2014;12:787-796. DOI 10.1111/pbi.12183.
- Würschum T., Langer S.M., Longin C.F.H., Tucker M.R., Leiser W.L. A modern Green Revolution gene for reduced height in wheat. *Plant J*. 2017;92:892-903. DOI 10.1111/tpj.13726.
- Yan J., Zhang S. Effects of dwarfing genes on water use efficiency of bread wheat. *Front. Agr. Sci. Eng*. 2017;4:126-134. DOI 10.15302/J-FASE-2017134.

ORCID ID

I.N. Leonova orcid.org/0000-0002-6516-0545
E.V. Ageeva orcid.org/0000-0002-7714-5609

Благодарности. Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда (проект № 21-76-30003). Размножение семенного материала и полевые испытания проведены в ЦКП репродукции растений в рамках бюджетного проекта FWNr-2022-0017.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 26.05.2022. После доработки 12.07.2022. Принята к публикации 12.07.2022.