УДК 633.111.1:631.524:575.2:575.167:575.116.4

КАРТИРОВАНИЕ QTL, ОПРЕДЕЛЯЮЩИХ ПРОЯВЛЕНИЕ АГРОНОМИЧЕСКИ И ХОЗЯЙСТВЕННО ЦЕННЫХ ПРИЗНАКОВ У ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ (*TRITICUM AESTIVUM* L.) В РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ РЕГИОНАХ РОССИИ*

© 2012 г. **Ю.В. Чесноков[1], Н.В. Почепня[1], Л.В. Козленко[1], М.Н. Ситников[1], О.П. Митрофанова[1], В.В. Сюков[2], Д.В. Кочетков[2], У. Ловассер[3], А. Бёрнер[3]**

[1] Всероссийский НИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: yu.chesnokov@vir.nw.ru;
[2] ГНУ Самарский НИИ сельского хозяйства им. Н.М. Тулайкова Россельхозакадемии, Безенчук, Россия;
[3] Лейбниц-Институт генетики растений и исследования возделываемых культур, Гатерслебен, Германия

Поступила в редакцию 2 августа 2011 г. Принята к публикации 22 февраля 2012 г.

Впервые набор из 110 рекомбинантных инбредных линий картирующей популяции яровой мягкой пшеницы был оценен в различных эколого-географических регионах России. На протяжении 5 лет в каждой эколого-географической точке проводили изучение 39 хозяйственно ценных признаков, проявляющихся на разных этапах вегетации. В общей сложности идентифицировано 186 локусов количественных признаков (QTL) с LOD-оценкой выше 2,5. У 97 установленных QTL LOD-оценка превышала 3,0. Выявленные и локализованные на 21 хромосоме QTL изучаемых признаков проявляли себя в контрастных условиях среды с различной степенью достоверности. Показано, что проявление идентифицированных QTL может быть зависимым или независимым от воздействия окружающей среды, а изученные количественные признаки взаимосвязаны и коррелируют между собой. Обсуждаются гомологичные и гомеологичные взаимоотношения выявленных QTL с известными основными генами или QTL, отвечающими за проявление изученных признаков у пшеницы или других представителей семейства Triticeae. Выявленные QTL могут представлять интерес для дальнейших экспериментов по изучению генетического контроля определяемых ими хозяйственно ценных признаков или для осуществления маркер-опосредованной селекции у пшеницы.

Ключевые слова: количественные хозяйственно ценные признаки, эколого-генетическое картирование, различные эколого-географические районы России, *Triticum aestivum*.

ВВЕДЕНИЕ

Большинство хозяйственно ценных признаков, представляющих интерес для генетики и селекции растений, являются количественными и, как правило, определяются алелльной структурой определенного числа хромосомных локусов. В связи с этим спектр генов, детерминирующих среднюю величину и генетическую дисперсию количественного признака, как правило, определяется лимитирующим фактором внешней среды (Жученко, Король, 1985). Смена лимитирующего фактора влечет за собой также смену спектра генетических локусов, определяющих изменчивость признака (Драгавцев, 2003). Тем не менее в дополнение к вышесказанному было установлено существование отдельных ключевых локусов хромосом (Tanksley, 1993), которые при любых условиях вносят свой вклад в формирование данного количественного признака, хотя мера этого вклада регламентируется внешней средой. Ло-

* Работа была представлена на Международной научной конференции «Экология, генетика, селекция на службе человечества», Ульяновск, 2011.

кусы количественных признаков, QTL (англ. quantitative trait loci), и составляют главный интерес современного молекулярного подхода к селекции полигенных признаков, в том числе маркер-опосредованной селекции – MAS (англ. marker assisted selection) (Tanksley, 1993). Одна из задач этого научного направления состоит в идентификации, изучении, картировании и клонировании QTL, влияющих на варьирование фенотипических признаков.

У злаков QTL, определяющие проявление таких хозяйственно ценных признаков, как урожай зерна, устойчивость к заболеваниям, устойчивость к пониженным температурам или даже способность к регенерации в культуре клеток и тканей *in vitro* были картированы у ячменя (Hayes *et al*., 1993; Mano *et al.*, 1996; Bezant *et al*., 1997), пшеницы (Galiba *et al*., 1995; Nelson *et al*., 1995a–c; Ben Amer *et al*., 1997), ржи (Börner *et al*., 1999, 2000) и некоторых других культур.

В начале 1990-х гг. начал действовать Международный проект по молекулярно-генетическому изучению гексаплоидной пшеницы, получивший название «International Triticeae Mapping Initiative» (ITMI). Созданная в рамках этого проекта картирующая популяция рекомбинантных инбредных линий (РИЛ) была насыщена молекулярными маркерами RFLP (Nelson *et al*., 1995a–c; Van Deynze *et al*., 1995; Marino *et al*., 1996) и SSR (Röder *et al*., 1998). Всего картировано около 800 RFLP и более 2 тыс. микросателлитных маркеров (Röder *et al*., 1998; Ganal, Röder, 2007). Однако, хотя такая картирующая, довольно хорошо насыщенная молекулярными маркерами, популяция и была получена, пока известно сравнительно небольшое число исследований, в которых ее использовали бы для идентификации и картирования локусов количественных признаков (Börner *et al*., 2002). Несмотря на это, посредством этой популяции для некоторых генов, контролирующих, например, красную окраску зерновки (*R1* и *R3*), красную окраску колеоптиле (*Rc1* и *Rc3*), ингибирование образования воскового налета на растении ($W2^1$), твердость зерна (*Ha*), реакцию на яровизацию (*Vrn1* и *Vrn3*) и устойчивость к листовой ржавчине (*Lr34*) с уже известной хромосомной локализацией, совершенно независимо было подтверждено их месторасположение в геноме (Nelson *et al*., 1995a–c; Khlestkina *et al*., 2002). Примерно в это же время были описаны и новые QTL, определяющие признаки устойчивости к стеблевой и листовой ржавчине (Nelson *et al*., 1995a), а также устойчивость к *Pyrenophora tritici-repentis* (Faris *et al*., 1996) и желтой ржавчине (Singh *et al*., 2000). В России исследования с использованием данной картирующей популяции связаны с лабораторным изучением и локализацией QTL, определяющих показатели качества зерна (Пшеничникова и др., 2006, 2008).

Установление природы эколого-генетического взаимодействия «генотип–среда» является одной из основных задач, решение которой возможно через установление механизмов наследования генетических компонентов данной системы. Очевидно, что фенотипическое проявление количественных признаков зависит как от генетических, так и негенетических составляющих, влияющих на формирование генотипа особи или популяции. Соотносительное ранжирование генотипов, как правило, варьирует в различных условиях окружающей среды, и их взаимодействие может быть комплексным (Allard, Bradshaw, 1964). Многие количественные признаки у пшеницы, включая урожай зерна, время цветения, устойчивость к различным заболеваниям, демонстрируют достоверную изменчивость своего проявления во взаимодействии «генотип–среда» (Börner *et al*., 2002). Классические исследования количественных признаков оценивают взаимодействие «генотип–среда» усредненно, в большей степени учитывают действие всего генома, чем отдельных его локусов или QTL (Мережко, 1994; Драгавцев, 2003). В то же время большинство современных исследований по молекулярно-генетическому изучению взаимодействия «генотип–среда» и картированию QTL ограничиваются измерением сезонных воздействий на ту или иную картирующую популяцию и не распространяются на их изучение в различных эколого-географических точках (Hayes *et al*., 1993; Mano *et al*., 1996; Bezant *et al*., 1997). Либо, как это сделано, например, на ячмене (Thomas, 2003), проводится работа по изучению различных картирующих популяций, но в сходных условиях произрастания.

В настоящем исследовании набор из 110 РИЛ картирующей популяции ITMI был оценен

в полевых условиях по ряду морфологических и хозяйственно ценных признаков в 2005–2009 гг. с целью идентификации и картирования QTL, впервые выявленных в различных эколого-географических регионах России. Рассматриваются гомологичные и гомеологичные взаимодействия установленных QTL, а также сопоставимые основные гены или QTL, ранее описанные у пшеницы или других членов семейства Triticeae.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Растительный материал. Картирующая популяция ITMI была получена скрещиванием яровой пшеницы сорта Opata 85 с синтетическим гексаплоидом W7984, созданным посредством скрещивания *Aegilops tauschii* (DD) образец CIGM86.940 и тетраплоидной пшеницы (AABB) сорта Altar 84. Межвидовое скрещивание проведено А. Муджиб-Кази (СИММИТ, Мексика). Однако результаты, полученные некоторыми авторами (Singh *et al*., 2000), показывают, что родословная синтетической пшеницы может быть более сложной. Из общего числа 150 рекомбинантных инбредных линий, полученных посредством односемянного отбора до F_8 или F_9 сотрудниками Корнельского университета (США) и Ф. Лерой (ИНРА, Клермон-Ферран, Франция), исключены 40 линий с пониженной жизнеспособностью, а оставшиеся 110 линий предложены для проведения исследований. Эти линии и были использованы в настоящей работе.

Анализ признаков. Для получения нужного количества семян отобранные 110 линий выращивались в 2004 г. в полевых условиях в Институте генетики растений и исследования возделываемых культур (г. Гатерслебен, Германия). Собранные семена каждой линии были разделены на две равные части, которые в 2005 г. выращивались в двух различных эколого-географических точках Российской Федерации – на полях Пушкинского филиала Всероссийского НИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова (ВИР) (г. Пушкин, пригород Санкт-Петербурга) и Московской опытной станции растениеводства (п. Михнево, Московская область). Полученные в 2005 г. семена высевали снова в указанных эколого-географических районах, где в 2006–2009 гг. проводились основные испытания. В 2009 г. эксперименты проводили и на опытных полях Самарского НИИ сельского хозяйства им. Н.М. Тулайкова (г. Безенчук, Самарская область). Во всех трех эколого-географических регионах высевали по 50 семян каждой линии в два рядка с расстоянием между рядками 10 см. Расстояние между растениями в рядке составляло 5 см. Всего анализировали 39 различных признаков на протяжении всего периода вегетации (табл. 1). Анализ признаков проводили по принятым в ВИР методикам (Филатенко, Шитова, 1989). При проведении полевых экспериментов рассматривали только те признаки, которые проявляли достаточную для проведения оценки экспрессивность. По нескольку одинаковых признаков выявляли одновременно в двух или трех экологических регионах в течение нескольких лет.

Статистический анализ. QTL-анализ был выполнен с помощью компьютерной программы MAPMAKER/QTL (Paterson *et al*., 1988). Поскольку настоящая программа проводит вычисления, используя математическую формулу, выведенную Дж.Б.С. Холдейном (Haldane, 1919), то данные по картированию, опубликованные в базе данных GrainGenes (gopher:http://www.greengenes.cit.cornell.edu), были использованы для пересчета расстояний на карте с помощью программы MAPMAKER/EXP 3.0 (Lander *et al*., 1987). Полученные данные по фенотипическому анализу интегрировали в существующую базовую карту, созданную для популяции ITMI (Nelson, 1997; Ganal, Rqder, 2007). При локализации QTL были использованы только те маркеры, которые соответствовали функции картирования по Д.Д. Косамби (Kosambi, 1944). Локализацию QTL на генетической карте и сопоставление полученной с существующей картой хромосом проводили посредством компьютерной программы QGENE (Nelson, 1997).

Достоверность взаимосвязи между выявленными локусами и полиморфизмом по тому или иному признаку оценивали на основе порогового значения отношения правдоподобия логарифма шансов LOD-score (logarithm of odds) (Morton, 1955; Кочерина и др., 2011). Для каждого признака проводился отдельный QTL-анализ. Во внимание принимались только локусы с LOD $\geq$ 3,0 ($P < 0{,}001$) и LOD > 2,5, но < 3,0 ($P < 0{,}01$) (Lander, Botstein, 1989).

Таблица 1

Признаки, эксперименты и QTL, выявленные у картирующей популяции ITMI

Признак	Эксперименты									
	2005		2006		2007		2008	2009		
	П	М	П	М	П	М	М	П	М	Б
Продолжительность периода «всходы–кущение»								5A (*74,4*)	5B (96,3)	
Продолжительность периода «всходы–выход в трубку»					**5A** (*54,4*)	**5A** (*54,4*)		**5A** (*89,0*)	3D (*240,3*) 2D (4,1)	
Продолжительность периода «всходы–колошение»	**5A** (*54,4*)		**5A** (*54,4*)		**5A** (*25,8*)	**5D** (66,5)		**7B** (341,3) 5A (*89,0*)	**5D** (115,3)	
Продолжительность периода «всходы–цветение»	**5A** (*54,4*) **5D** (78,9)	5A (*54,4*) **5D** (78,9)	**5A** (*54,4*)	5D (78,9)	5D (78,9)	**5D** (66,5) **7D** (255,8)	5D (66,5)	**7B** (341,3)	**5D** (115,3)	
Продолжительность периода «всходы–созревание»						**5A** (*54,4*)	5D (55,5)	**7B** (341,3)		
Форма куста				**6B** (15,7)		**6B** (133,0)			**5A** (*89,0*)	7D (154,3) 5A (*89,0*)
Высота растения	**5A** (156,2)		**5A** (156,2) 2A (*123,6*)		4B (38,6)	1A (*117,0*) 2A (*0,0*)	**4B** (38,6)	**5A** (172,1)	6D (*160,1*)	3A (*56,3*) 1A (*205,7*) 2A (*233,2*) 1D (100,7)
Длина верхнего междоузлия					**4B** (38,6)			**3B** (256,9)		
Стеблевой узел – размер								**6B** (*180,8*) **4A** (*237,9*)	6B (*39,5*)	**4D** (*53,4*) 2A (*190,8*)
Положение флагового листа в начале колошения					**3A** (90,2) 3D (0,0) 1A (141,0)	**1B** (32,2) 3A (103,8)			**5B** (34,4) **2A** (190,8)	**2A** (*190,8*) 6A (97,9)
Длина флагового листа					5A (105,4) 5D (78,9)	5A (105,4)	**5A** (17,3) 2A (*58,6*)	1D (*42,6*)	4D (*153,7*)	

Продолжение таблицы 1

Признак	Эксперименты									
	2005		2006		2007		2008	2009		
	П	М	П	М	П	М	М	П	М	Б
Ширина флагового листа					**5A** (*156,2*) 7D (73,5)		**2D** (*13,2*) 5A (*156,2*)	4A (*248,6*) 5A (*190,8*) 6B (*180,8*)	**5A** (*190,8*) 1D (*128,7*)	
Восковой налет на внутренней стороне листа					**2D** (*152,7*)			**2D** (*295,8*) 5D (*193,0*)	**2D** (*300,0*)	
Восковой налет на внешней стороне листа						**2D** (*152,7*)		**2D** (*300,0*)		
Восковой налет на стебле					**2D** (*152,7*)	**2D** (*152,7*)	**2D** (*152,7*)	**2D** (*300,0*)	**2D** (*300,0*) 2A (164,0)	**2D** (*271,3*)
Восковой налет на колосе					**2D** (*152,7*)	**2D** (*152,7*)	**2D** (*152,7*)	**2D** (*300,0*) **1D** (*236,2*)	**2D** (*263,1*)	7D (*151,9*) 1D (*238,4*)
Лист – окраска ушек							6B (106,1)		3B (28,3)	
Пыльники – окраска в начале цветения								1D (236,2) 2B (0,0)		
Текстура колоса							**5A** (46,5)		**2A** (*98,4*) 2B (164,7)	5D (319,6)
Остистость						6B (41,2)			1D (109,0)	
Форма колосковой/ цветковой чешуи							**2B** (*116,0*)	**7D** (249,1)	5D (*194,3*)	
Окраска колосковой чешуи					**1D** (166,7)	**1D** (171,2)	**1D** (173,2) 5D (78,9)		**1D** (236,2)	
Окраска зерновки					**3B** (66,0)					
Трудность обмолота					5A (25,8)		5A (25,8)			
Устойчивость к мучнистой росе					7D (174,0)				**7D** (218,1)	

Окончание таблицы 1

Признак	Эксперименты									
	2005		2006		2007		2008	2009		
	П	М	П	М	П	М	М	П	М	Б
Устойчивость к желтой ржавчине								**2B** (210,1)		
Устойчивость к бурой ржавчине	**4B** (30,5)	4B (34,1)						**4B** (110,1)		
Длина колоса	**4A** (*28,5*)	**4A** (*28,5*)	**4A** (*28,5*)	**4A** (*28,5*)	4A (*28,5*)	**4A** (*80,9*)	**4A** (*71,9*) 7A (160,9)	5B (96,3) 4A (*258,1*)	**4A** (*120,7*) **5D** (115,3) 6A (99,6) 1B (35,5)	**4A** (*120,7*) 1B (35,5)
Число колосков в колосе					**4A** (*28,5*)	4A (*62,9*)	**4A** (*28,5*)	**4A** (*120,7*) 5A (*47,3*) 7A (*65,8*) 3B (0,0)	**4A** (*120,7*) **5A** (*191,8*) 2A (67,2)	**4A** (*208,9*) 5A (145,2)
Число зерен в колосе	**4A** (*19,3*)		**4A** (*14,7*)	4A (*14,7*) 2D (160,5			4A (*28,5*)	7A (*11,2*) 2D (285,7)	4A (*99,2*) 2D (319,2)	2D (21,9)
Масса зерна с колоса			4A (*14,7*)	4A (*14,7*)				7A (*11,2*)	**4A** (*99,2*)	
Масса 1000 зерен	**1D** (108,2)			**1B** (*92,6*)			1B (*135,2*) 3B (247,2)		**2D** (229,6) 4A (0,0)	
Стекловидность зерна								**7B** (203,2)	**4A** (*233,9*)	7B (318,9)
Число стеблей с колосьями (колосьев с делянки)									6A (37,4)	3B (*198,2*) 1D (35,0)
Число растений на делянке (к уборке)									5D (240,7)	
Всего	**10**+0	**3**+2	**6**+3	**3**+4	**11**+10	**12**+6	10+10	**18**+17	**19**+20	**5**+17

Примечание. Полужирный шрифт – основные QTL (LOD ≥ 3), с подчеркиванием – существенные QTL (LOD много больше 3); нормальный шрифт – минорные QTL (LOD ≥ 2,5: < 3); пустые клетки – нет достоверного выявления признака (LOD < 2,5) или он не оценивался. В круглых скобках под номером хромосомы, приведенных с соответствующим буквенным обозначением, указана дистанция на данной хромосоме (курсив – QTL привнесен материнской формой Opata 85, обычный шрифт – QTL привнесен отцовской формой Synthetic). Референтные карты приведены у Ganal, Röder (2007). П – г. Пушкин, М – п. Михнево, Б – п. Безенчук.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Всего было проведено 1170 измерений 39 идентифицированных признаков. Из них только 282 и 219 привели к выявлению и локализации на хромосомах как минимум одного QTL с LOD-оценкой выше 3,0 или 2,5 соответственно. В общей сложности было выявлено 186 QTL, из которых 97 имели LOD ≥ 3,0 и 89 с LOD > 2,5 (табл. 1). Для 20 идентифицированных QTL был установлен LOD > 4,0. Выявленные QTL оказались рассредоточенными по разным хромосомам.

Признаки вегетативного роста/развития и цветения. В результате проведенного анализа хромосомные локусы, определяющие проявление признаков вегетативного роста и цветения, оказались локализованными преимущественно в 5A- и 5D-хромосомах. Несколько QTL было выявлено также в 7B и в 7D. По одному минорному QTL установлено в 2D- и 3D-хромосомах. Следует отметить, что QTL признаков вегетативного роста и цветения, локализованные в 5A- и 3D-хромосомах, привнесены материнской формой Opata 85, а QTL этих же признаков, привнесенные отцовской формой W7984, оказались сосредоточенными в 2D-, 5B-, 7B- и 7D-хромосомах. Признаки вегетативного роста и развития были установлены в 5 экспериментах в двух различных эколого-географических точках – Пушкине и Михнево, а признаки цветения и колошения – в трех экспериментах, в тех же эколого-географических точках. Отметим, что большинство QTL-признаков вегетативного роста и цветения, расположенных на хромосоме 5A, оказались сосредоточенными в одном районе хромосомы, и, по-видимому, являются одним и тем же хромосомным локусом.

Признаки морфологии растений. QTL признаков морфологии растения оказались рассредоточенными по разным хромосомам, полученных в различных экспериментах и экологических регионах, где проводились полевые эксперименты. Так, для признака «высота растения» QTL, выявленные в Пушкине, сосредоточились в 5A-хромосоме, а в случае экспериментов в Михнево и Безенчуке QTL определялись не только различными по своей силе QTL – основными и минорными, но и различными хромосомными локусами разных хромосом. Во всех случаях, за исключением локусов, расположенных на хромосомах 1D, 5A и 4B, признак «высота растения» контролировался аллелями, полученными от Opata 85.

Признак длины верхнего (колосоносного) междоузлия был выявлен только в одной экологической точке в двух различных экспериментах. В обоих вариантах этот признак контролировался основными QTL, полученными от W7984, но располагавшимися в каждом случае в различных хромосомах.

Размер стеблевого узла определялся активностью только QTL, полученных от Opata 85, располагавшихся в различных хромосомах, для трех различных эколого-географических точек проведения экспериментов. Исключение составили QTL, выявленные в 6B-хромосоме как в Пушкине, так и в Михнево.

Длина и ширина флагового листа контролировались QTL, расположенными преимущественно в 5A-хромосоме. Эти признаки установлены в пяти различных экспериментах в двух различных экологических регионах на протяжении трех лет. Для 5A-хромосомы длина флагового листа определялась экспрессией локусов, полученных от W7984, а ширина – от Opata 85. Причем месторасположение на хромосоме выявленных QTL для обоих признаков варьировало в зависимости от места и года проведения эксперимента. Следует отметить, что LOD-оценка в данном случае была довольно высока и в отдельных случаях превышала 4.

Положение флагового листа устанавливалось в четырех экспериментах в трех географических регионах. Несмотря на то что признак контролировался сильными QTL с LOD выше 3, месторасположение на хромосомах выявленных QTL для каждого эксперимента и каждой экологической точки было различным. Как в Пушкине, так и в Михнево проявление данного признака определялось QTL, полученными от W7984, а в случае Безенчука – как основным QTL, привнесенным Opata 85, так и минорным, полученным от W7984.

Окраска ушек листа и пыльников в начале цветения определялась минорными QTL с LOD-оценкой больше 2, но меньше 3. В трех экспериментах выявлено всего 4 QTL. Во всех случаях QTL получены от W7984. Иначе

обстояло дело с окраской колосковой чешуи и окраской зерновки. Для этих признаков не наблюдалось такого разброса QTL по хромосомам, как для предыдущих признаков. Определенные для двух различных экологических регионов в 5 различных экспериментах QTL оказались преимущественно сосредоточены всего в двух хромосомах – 1D и 3B. Все локусы хромосом, контролирующие проявление обоих этих признаков, получены от отцовской формы. Необходимо отметить, что для признака окраски колосковой чешуи LOD-оценка достигала 20 и более, а для окраски зерновки превышала 3.

Аналогичным образом выглядело распределение QTL, определяющих проявление признаков воскового налета на внешней и внутренней стороне листа, а также на стебле и на колосе. Восковой налет на внутренней и внешней стороне листа был установлен в пяти экспериментах в двух различных экологических точках в течение двух лет. Во всех случаях эти признаки определялись основными QTL, расположенными в 2D-хромосоме. Исключение составил эксперимент, проведенный в Пушкине в 2009 г., когда в дополнение к основному QTL признака наличия воскового налета на внутренней стороне листа был найден один минорный, расположенный в 5D-хромосоме. Во всех случаях оба признака контролировались аллелями, привнесенными Opata 85.

Восковой налет на стебле и на колосе отмечался на протяжении трех лет в 6 экспериментах, проведенных в трех различных эколого-географических точках. Во всех экспериментах, за одним исключением (Михнево, 2009 г.), признак «восковой налет на стебле» определялся действием основных QTL, полученных от Opata 85 и имеющих LOD-оценку от 9,7 до 15,9. Признак «восковой налет на колосе» также определялся преимущественно основными QTL, полученными от Opata 85 и имеющими высокую LOD-оценку. Однако данный признак контролировался также QTL, расположенными и на 1D-, и на 7D-хромосомах. Причем в двух случаях, по одному на 7D- и на 1D-хромосомах, это были минорные QTL, также привнесенные материнской формой.

Признаки текстуры колоса и его остистости были определены в 4 экспериментах, проведенных на двух различных опытных станциях в течение трех лет. Выявленные QTL расположились на хромосомах 2A, 5A (по одному основному локусу), а также 1D, 2B, 5D и 6B (по одному минорному). Признак «текстура колоса» контролировался аллелями, полученными как от материнской (2A), так и от отцовской (2B, 5A, 5D) форм, а признак остистости – только от материнской (1D и 6B).

Признаки урожая и качества. Признаки урожая и качества составили еще одну группу признаков, которые оценивались на протяжении пяти лет. Так, признак «длина колоса» формировался преимущественно за счет активности основных QTL, расположенных в 4A-хромосоме. Все эти QTL были получены от Opata 85. Однако, помимо этих аллелей, для данного признака были локализованы дополнительные QTL и на других хромосомах: 5D (основной QTL), 1B, 5B, 6A и 7A (все минорные). Все они были привнесены отцовской формой. Схожим образом определялось проявление признака «число колосков в колосе». Распределение выявленных для данного признака QTL было схожим с распределением аллелей QTL, формирующих проявление признака длины колоса. Следует отметить, что проявление признака числа колосков в колосе определяли QTL, привнесенные Opata 85, два из которых имели LOD-оценку выше 5.

Два признака, обусловливающие урожайность, число зерен в колосе и массу зерна с колоса, имели практически идентичное количество выявленных и локализованных QTL. Они располагались в 4A- и 7A-хромосомах. Дополнительно в 4 экспериментах, выполненных на трех различных станциях, на 2D-хромосоме были выявлены минорные QTL. Подчеркнем, что, несмотря на то что все четыре минорных QTL были привнесены W7984, они располагались в разных частях хромосомы. То же самое относится и к QTL, идентифицированным на 4A-хромосоме.

Еще один признак, определяющий урожай, – масса 1000 зерен – не проявил стабильность локализации контролирующих его QTL. Несмотря на то что в 4 экспериментах, проведенных в двух различных экологических регионах, было локализовано 6 QTL, 3 из которых основные, все они располагались в различных хромосо-

мах (1B, 1D, 2D, 3B и 4A), что практически не коррелировало с расположением QTL признаков числа и массы зерен с колоса.

Стекловидность зерна и трудность обмолота оценивали в 5 экспериментах на трех различных опытных станциях в течение трех лет. Всего было локализовано 5 QTL, 2 из которых – основные. В одном случае этот признак контролировался материнскими аллелями (4A), а в остальных – отцовскими (5A, 7B). Такое же «некоррелирующее» расположение на хромосомах выявленных QTL было установлено для признаков числа стеблей с колосьями (с делянки) и числа растений на делянке к уборке. Всего выявлено 4 минорных QTL, локализованных на хромосомах 1D, 3B и 6A, для признака «число стеблей с колосьями» и 5D для признака «число растений на делянке к уборке». Донорами аллелей идентифицированных QTL были как Opata 85 (3B), так и W7984 (1D, 5D, 6A).

Признаки устойчивости к заболеваниям. Для всех трех заболеваний, обнаруженных в процессе полевых испытаний, было установлено как минимум по одному основному QTL. Для признака устойчивости к мучнистой росе локализованы два QTL (один из которых основной), располагавшиеся на хромосоме 7D. Для признака устойчивость к желтой ржавчине идентифицирован один основной QTL, но уже на хромосоме 2B. В то же время 3 аллеля QTL, определяющие устойчивость к бурой ржавчине, локализовались на хромосоме 4B. Все хромосомные локусы, предопределяющие устойчивость к выявленным заболеваниям, были привнесены синтетической формой W7984. Следует отметить, что 3 аллеля QTL, характеризующие устойчивость к бурой ржавчине, идентифицированные в различные годы и в различных экологических точках, располагались на 4B-хромосоме в разных местах. Хотя в случае выявления этой болезни в полевых условиях Пушкина и Михнево установленные QTL локализовались практически в одном сайте хромосомы, но все же совпадение пиков их локализации было неидентичным. Разница составляла 4 cM. Разница же в локализации пиков, выявленных в Пушкине в 2005 и в 2009 гг., составила 79,8 cM. Следует отметить, что в обоих случаях LOD-оценка была выше 4, что говорит о достоверной локализации выявленных QTL. То же самое можно сказать и в отношении QTL устойчивости к мучнистой росе.

ОБСУЖДЕНИЕ

Признаки вегетативного роста/развития и цветения. Информация о генах вегетативного роста и цветения является критической для понимания процессов адаптивности растений к условиям окружающей среды (Жученко, Король, 1985). У злаков признаки вегетативного роста/развития и цветения регулируются генами яровизации и фотопериодической чувствительности, действующими в ответ на такие воздействия окружающей среды, как пониженные температуры и продолжительность светового дня соответственно (Börner, 2002). Существует еще одна группа так называемых генов раннеспелости, которые, как правило, действуют вне зависимости от воздействия факторов среды произрастания. Генетический контроль времени цветения и связанных с ним признаков в ответ на яровизацию у большинства коммерческих сортов пшеницы контролируется 4 генами: *Vrn-A1* (в прошлом *Vrn1*), *Vrn-B1* (*Vrn2*), *Vrn-D1* (*Vrn3*) и *Vrn-B3* (*Vrn5*) (Goncharov, 1998; McIntosh *et al*., 2008, 2010; Zhang *et al*., 2008). Три основных гена яровизации *Vrn-A1*, *Vrn-B1* и *Vrn-D1* расположены у пшеницы на гомеологичных длинных плечах хромосом 5A, 5B и 5D (Börner, 2002; McIntosh *et al*., 2008). В наших экспериментах по идентификации признаков вегетативного роста/развития и цветения выявленные QTL, определяющие проявление данных признаков, оказались сосредоточенными преимущественно в 5A- и 5D-хромосомах, несущих основные гены отзывчивости на яровизацию как у пшеницы (McIntosh *et al*., 2008), так и у других родов трибы Triticeae (Börner, 2002). На хромосоме 2D, как известно, располагается ген *Ppd1*, а на хромосоме 7B – ген *Vrn5*, обозначенный *Vrn-B3* (McIntosh *et al*., 2008). Выявленные нами QTL оказались локализованными и на 2D-хромосоме, причем практически в тех же местах, где ранее с использованием этой же картирующей популяции в условиях Германии были картированы QTL, отвечающие за проявление признака колошения (Börner *et al*., 2002).

Один из трех локусов яровизации, *Vrn1*, был картирован на хромосоме 5A (Galiba *et al*.,

1995), его месторасположение на генетической карте подтверждено в независимом исследовании Korzun с соавт. (1997). Однако до сих пор не выявлено ни одного молекулярного маркера, с которыми оказались бы сцепленными гены *Vrn4* на хромосоме 5BL и *Vrn3* на хромосоме 5DL. Тем не менее, можно предположить, что оба гена, *Vrn4* и *Vrn3*, будут картированы на хромосомах 5BL и 5DL в позициях, сопоставимых с позицией гена *Vrn1* на хромосоме 5A. Наши данные по картированию признаков вегетативного роста/развития и цветения и идентифицированные на хромосомах 5A, 5B и 5D QTL позволяют надеяться, что такие маркеры будут найдены. Тем более что полученные нами результаты подтверждаются данными немецких исследователей (Börner *et al*., 2002).

Кроме QTL признаков цветения и колошения в наших исследованиях картированы QTL, отвечающие за вегетативный рост и развитие растений во временны́х периодах от появления всходов до кущения и до периода «всходы–созревание». Большинство выявленных для этих признаков QTL располагались на хромосомах 5A, 5D и 7B в местах расположения *Vrn*- и *Wx*-генов. Исключение составляли минорные QTL на 5B-, 2D- и 3D-хромосомах. Если QTL на 3D-хромосоме может быть объяснен расположением генов раннеспелости *per se* (*Eps-A1*), что следует из полученных первоначальных данных (Pestsova *et al*., 2000; Börner *et al*., 2002), то в отношении расположения QTL периода «всходы–выход в трубку» на 2D-хромосоме пока нет информации. QTL признака «продолжительности всходы–кущение» может быть объяснен колокализацией в этой хромосоме *Vrn*-генов.

Как известно, генетические детерминанты признаков цветения и плодоношения, проявляющихся на поздних стадиях развития высших растений, нередко оказываются сцепленными с генами, влияющими на рост и жизнеспособность организма на ранних стадиях развития, – системы M-V. Такие системы обнаружены в гомологичных хромосомных сегментах у родственных видов в пределах родов *Gossypium*, *Lycopersicon*, *Triticum*, *Phaseolus* и у ряда других (Жученко, 2008). Кроме того, как было показано ранее, ряд генов контролирующих один и тот же признак, может быть сцеплен в блок или локализован в разных хромосомах или разных плечах, а их активация контролироваться геномкоординатором (Жученко, 1990). Поэтому хромосомные локусы следует рассматривать не в качестве чисто механического сцепления генов, а как определенную степень их органического упорядочения, как группу функционально взаимосвязанных генов или как блоки коадаптированных генов (Жученко, 1988). По-видимому, то же самое можно сказать и в отношении QTL признаков вегетативного роста и цветения, проявление которых контролируется локусами хромосом 5A, 5D и 7B.

Признаки морфологии растений. QTL признаков морфологии растений оказались самыми многочисленными в наших исследованиях.

Признак высоты растения и сопутствующий ему признак длины верхнего (колосоносного) междоузлия, а также размер стеблевого узла, как известно, детерминируются многими генами (Börner *et al*., 1996) или блоками коадаптированных генов (Жученко, 1988, 1990, 2008). Поэтому не удивительно, что в настоящем исследовании были выявлены различные QTL в различных экспериментах, проведенных в разные годы и в различных эколого-географических регионах. Хотя и отмечалось некоторое периодическое совпадение локализации на хромосомах QTL, определяющих высоту растения в одной и той же эколого-географической точке, и даже совпадения месторасположения QTL двух разных признаков, высоты растения и длины верхнего (колосоносного) междоузлия, на одной хромосоме идентифицированных в разные годы, но в основном QTL располагались на хромосомах случайным образом, что подтверждает наши предыдущие выводы о перераспределении активности генов, детерминирующих проявление признаков высоты растения под воздействием лимитирующих факторов среды (Чесноков и др., 2008). По-видимому, смена спектра генов, определяющих данные количественные признаки при смене лим-фактора внешней среды, – это верхний уровень эпигенетических явлений в онтогенезе растений. Лим-факторы среды из большого пула продуктов экспрессии генов дифференциально отбирают те, которые обеспечивают адаптивность генотипа к данному лим-фактору в данной фазе онтогенеза (Драгавцев, 2003). Не исключено, что эффект высоты может вызы-

ваться плейотропным действием локуса *Ppd*, как это описано ранее (Börner *et al*., 1993). В других исследованиях уже проводили идентификацию и локализацию на хромосомах (Cadalen *et al*., 1998; Börner *et al*., 2002) QTL высоты растения. При этом в трех случаях позиции QTL высоты растения на хромосомах 1A, 3A и 4B совпадали с определенными нами. Следует отметить, что как в настоящем исследовании, так и в более раннем (Börner *et al*., 2002) локусы хромосом 1A, 2A, 3A и 6D, определяющие проявление этого признака, оказались привнесеными материнской формой Opata 85. Основные QTL высоты растения, привнесенные отцовской формой W7984 и расположенные на хромосоме 5A, не были идентифицированы ранее и могут стать предметом отдельного исследования.

Для признака «длина колоса», который имеет отношение как к признаку «высота растения», так и к признаку «урожайность» было найдено 9 основных QTL. Они стабильно отмечались на протяжении 5 лет в различных эколого-географических регионах, причем 8 из них располагались на хромосоме 4A, а один – на 5D. По литературным данным локусы, определяющие проявление длины колоса, располагаются в хромосомах 1B, 4A, 5A и 5D (Börner *et al*., 2002), что совпадает с позициями QTL, установленными нами для данного признака. Интересно, что в тех же позициях в наших исследованиях локализованы QTL признаков числа колосков в колосе, числа зерен в колосе и массы зерна с колоса, определяющие такой хозяйственно важный признак, как «урожайность». Ранее опубликованы результаты работы, в которой изучались эффекты 1BL/1RS- и 7BL/7AG-транслокаций у яровой пшеницы (*Triticum aestivun* L.) (Крупнов и др., 2009), влияющие на урожайность и качество зерна в Поволжье. В этой связи информация об идентифицированных на хромосомах 1B и 7A минорных QTL признаков длины колоса, числа колосков в колосе, числа зерен в колосе и массы зерна с колоса, сцепленных с определенными молекулярными маркерами, могут стать для селекционеров важным инструментом при изучении и переносе в селекционные сорта или линии локусов хромосом, определяющих эти признаки посредством маркер-опосредованной селекции. К тому же данные QTL отличаются стабильностью проявления и не зависят от эколого-географических условий выращивания растений.

Нами оценивался еще один признак урожайности – «масса 1000 зерен». Он так же, как и признак длины колоса, определялся активностью QTL, локализованных на хромосомах 1B и 4A, но, помимо этого, еще и на хромосомах 1D, 2D и 3B. Поскольку установлено всего 6 QTL массы 1000 зерен, то это не дает возможности в полной мере оценить вклад идентифицированных QTL в формирование общего признака урожайности. Однако локализованные на генетической карте QTL могут в перспективе способствовать изучению генетики данного признака.

Первые QTL урожайности и составляющих ее компонентов у пшеницы были локализованы лишь на хромосоме 4A (Araki *et al*., 1999). Авторы описывают QTL массы зерна с колоса в центромерном участке хромосомы 4A, что не вполне соответствовало хромосомному району, выявленному несколько позднее немецкой группой исследователей (Börner *et al*., 2002). Наши результаты полностью совпадают с данными немецких коллег, полученными на той же популяции. Исключение составляет QTL числа колосков в колосе, который был выявлен в центромерном районе 4A-хромосомы в 2009 г. в Безенчуке, что адекватно данным Araki с соавт. (1999). В то же время идентифицированные QTL длины колоса, выявленные в Пушкине и в Михнево, совпадали по своему месторасположению с QTL числа колосков в колосе, установленными там же. Для тех же районов наблюдалось совпадение локализации QTL числа зерен в колосе и массы зерна с колоса. Последнее было аналогично найденному Araki с соавт. (1999). Согласно данным немецкой группы исследователей, QTL длины колоса может совпадать с QTL числа зерен (Börner *et al*., 2002). Эффекты проявления выявленных нами на хромосоме 2D минорных QTL числа зерен в колосе, а также основного QTL массы 1000 зерен могут быть результатом плейотропного эффекта *Ppd-D1*-гена, который, как установлено Börner с соавт. (1993), может влиять на признак урожайности.

Следует отметить, что признаки массы 1000 зерен и стекловидности зерна на этой же популяции изучались и российскими коллегами

(Пшеничникова и др., 2006, 2008). Но если в случае признака массы 1000 зерен наши эксперименты по своим результатам совпадали с данными российских коллег, то QTL признака стекловидности по своему месторасположению отличались от идентифицированных нами локусов, а в случае признака массы 1000 зерен нами были выявлены и дополнительные локусы (на хромосомах 1D и 4A). Такие различия вызваны, по-видимому, тем, что выращивание и идентификация QTL производились в Германии, т. е. в другой эколого-географической зоне (Пшеничникова и др., 2006, 2008). Кроме того, следует отметить, что в изучение QTL были вовлечены не более 60 линий данной картирующей популяции, что, согласно разработанным ранее принципам определения QTL (Tanksley, 1993), может сказываться на установлении точного месторасположения QTL на хромосомах.

Гены, детерминирующие окраску колосковой чешуи, пыльников в начале цветения и зерновки, как известно, расположены на коротком плече гомеологичных групп хромосомы 1 (McIntosh *et al.*, 2008). QTL, определяющие проявление этих признаков, были установлены и в наших экспериментах. Вполне вероятно, что основные QTL признака окраски колосковой чешуи, локализованные на хромосоме 1D, содержат ген *Rg2* (*red glume*). Тем более что LOD-оценка для данного признак была максимальной в наших экспериментах вне зависимости от года и места проведения опыта и достигала 20,02. Это говорит о стабильности QTL признака окраски колосковой чешуи, включая его независимость от воздействия окружающей среды. Так же на дистальном плече хромосомы 1DS находится ген *Gli-D1*, тесно сцепленный с геном *Brg* (*brown glume*), локализованным в 1994 г. (Koval, 1994). Автор предполагает, что гены *Brg* и *Rg2* могут быть аллельными. Основные QTL окраски колосковой чешуи, как оказалось, тесно сцеплены с минорным QTL окраски пыльников в начале цветения, также расположенным на дистальном плече 1D-хромосомы, а минорный QTL окраски ушек листа, расположенный на 3B-хромосоме, тесно сцеплен с основным QTL окраски зерновки. Окраска зерновки, как следует из литературных данных, обычно связана с окраской колосковой чешуи. Согласно опубликованным ранее результатам исследований (Панин, Нецветаев, 1986), темная окраска зерновки детерминируется тремя комплементарными генами, обозначенными *Bla1*, *Bla2* и *Bla3*. Ген *Bla1*, локализованный на хромосоме 1AS, сцеплен с *Gli-A1*. Все основные QTL окраски были найдены на хромосоме 1D и поэтому могут соответствовать *Bla*-генам. Аналогичные результаты получены Börner с соавт. (2002), причем для этой же популяции.

По признаку воскового налета ITMI популяция уже оценивалась американскими (Nelson *et al.*, 1995a) и немецкими группами ученых (Börner *et al.*, 2002). Американские исследователи нашли один локус, определяющий проявление признака воскового налета на хромосоме 2DS, и предположили, что картирующая популяция сегрегирует по гену $W2^1$, который, как известно, располагается в этой позиции. В исследованиях немецких коллег этот результат не был подтвержден. Вместо одного основного локуса 2D на хромосоме они обнаружили минорные QTL на хромосомах 1DL, 2D и 4AL и высказали предположение, что наследование данного признака носит более сложный характер, чем ожидалось. В наших экспериментах признак воскового налета определялся на внешней и внутренней стороне листа, на стебле и на колосе в течение трех лет в 6 различных экспериментах в трех различных эколого-географических регионах России. Результаты наших исследований подтверждают информацию американских ученых о существовании основного локуса на 2DS, определяющего проявление данного признака на стебле, колосе, а также внешней и внутренней стороне листа. Однако, помимо основного QTL на 2D-хромосоме, нами дополнительно обнаружены один основной и один минорный QTL на 1D-хромосоме для признака воскового налета на колосе и один минорный QTL на 5D для признака воскового налета на внутренней стороне листа. Кроме того, еще один минорный QTL локализован на 7D-хромосоме также для признака воскового налета на колосе. Все отличающие от основной позиции QTL признака воскового налета были идентифицированы в Михнево и в Безенчуке в один год, при этом в случае Михнево в том же эксперименте был выявлен и основной локус на 2D-хромосоме. Такие результаты говорят в поддержку высказанного немецкими коллегами предположения

о бóльшей сложности формирования и неоднозначности наследования данного признака, чем это предполагалось ранее.

Признаки устойчивости к заболеваниям. По трем болезням, изученным в полевых условиях на двух экспериментальных станциях в Пушкине и Михневе в течение трех лет, было получено очень незначительное количество данных о локализации выявленных QTL. Всего идентифицировано 6 QTL, 4 из которых основные (на хромосомах 2B, 4B, 7D) и 2 минорных (4B, 7D). Ранее изучение признаков устойчивости к заболеванию желтой и бурой ржавчиной, а также выявление устойчивости к мучнистой росе в полевых условиях на ITMI популяции проводилось в нескольких работах (Nelson *et al*., 1995a, c, 1997; Singh *et al*., 2000; Börner *et al*., 2002).

Всего описано примерно 48 генов, определяющих устойчивость к желтой ржавчине (McIntosh *et al*., 2008, 2010). 4 из них, *Yr27*, *Yr31*, *Yr41* и *YrP-81*, располагаются на хромосоме 2BS. Нами идентифицирован один основной QTL устойчивости к желтой ржавчине, локализованный на указанной хромосоме 2BS в прицентромерном районе. Вполне возможно, что это один из перечисленных выше локусов, однако для подтверждения этого предположения необходимо провести отдельный тест на аллелизм. В экспериментах Börner с соавт. (2002) также были выявлены основные QTL устойчивости к желтой ржавчине, которые располагались на этой же хромосоме. Однако ни один из QTL устойчивости к желтой ржавчине, найденных американскими исследователями (Singh *et al*., 2000) на плечах хромосом 3BS, 3DS, 4DS и 5DS, не был установлен ни в наших экспериментах, ни в экспериментах немецких коллег (Börner *et al*., 2002).

Устойчивость к бурой ржавчине была выявлена в 3 экспериментах и определялась двумя основными и одним минорным QTL, которые располагались так же, как и в экспериментах, проведенных ранее (Börner *et al*., 2002) на хромосоме 4B. Следует отметить, что оба выявленных нами основных QTL имели LOD-оценку выше 4. Никаких других QTL, относящихся к данному признаку, установлено не было.

Выявленный на 7D хромосоме основной QTL признака устойчивости к мучнистой росе может быть ассоциирован с *Pm15*, описанным японской группой исследователей (Tosa, Sakai, 1990). Немецкие коллеги локализовали QTL признака устойчивости к мучнистой росе на той же хромосоме и в том же районе, однако в дополнение к нему они обнаружили еще два дополнительных локуса на хромосомах 2D и 4B, второй из которых, как они предполагают, может соответствовать гену *Mld* (Börner *et al*., 2002).

Необходимо отметить, что идентифицированные QTL признаков устойчивости к трем изученным нами заболеваниям были выявлены в ограниченном числе экспериментов. Кроме того, устанавливалась только естественная инфекция, что, безусловно, требует проведения дополнительных уточняющих опытов, как лабораторных, так и полевых. Проведение дополнительных исследований и испытаний может пролить свет не только на уточнение локализации QTL признаков устойчивости, но и на идентификацию расы и штаммы патогенов, вызывающих изучаемые нами заболевания.

Стабильность выявленных QTL и достоверность их локализации. Молекулярно-генетическое картирование QTL является одним из основных подходов, позволяющих идентифицировать и осуществлять контролируемый перенос локусов хромосом, определяющих проявление хозяйственно ценных признаков (Tanksley, 1993). Особый интерес для селекционеров, как правило, представляет необычный и не характерный для данного региона материал, который можно было бы перенести в местные сорта и селекционные линии с целью их генетического улучшения. В настоящем исследовании была задействована картирующая популяция яровой мягкой пшеницы, родительские формы которой являются для условий Российской Федерации таким необычным и нехарактерным материалом (Nelson *et al*., 1995a–c; Börner, 2002; Van Beem *et al*., 2005). В этом отношении сама по себе картирующая популяция ITMI уже представляет определенный селекционный интерес. В то же время, как известно, селекционеры могут использовать информацию по QTL-анализу только в том случае, если результаты будут воспроизводимы, что наблюдалось для части QTL в наших исследованиях. В то же время, если проявление активности QTL будет зависеть от условий окружающей среды, что

также отмечалось нами, то, например, в ходе реализации программы «точного земледелия» селекционер сможет скоординировать условия выращивания растений таким образом, чтобы в определенных условиях проявились нужные ему признаки. Таким образом, выявленные QTL условно можно разделить на две группы: зависимые и не зависимые от воздействия окружающей среды.

В настоящем исследовании выявление и локализация QTL были осуществлены при испытании одного и того же набора линий картирующей популяции в различных эколого-географических районах РФ и в различные годы проведения полевых испытаний. Следует отметить, что не во всех экспериментах и не во всех эколого-географических регионах, в которых проводили эксперименты, можно было выявить QTL, определяющие проявление изученных количественных признаков. Основная причина этого, по-видимому, заключается в характере проявления взаимодействия «генотип–среда». Так, например, если локализация на хромосомах QTL признаков воскового налета оставалась стабильной вне зависимости от года и от места проведения экспериментов, то QTL признаков периодов роста и высоты растения, наоборот, проявляли нестабильность и меняли свое месторасположение на хромосомах в зависимости не только от года, но и от места проведения испытаний. Очевидно, что это связано с реализацией адаптивного потенциала растений в определенных условиях их произрастания (Жученко, 1988, 2008; Iwaki *et al*., 2001). Возможно, комплексный характер действия факторов внешней среды во многом определяет особенности сформировавшихся в процессе эволюции блоков коадаптированных генов адаптации у каждого вида растений, в том числе и у пшеницы, а также специфику коадаптации ее генетической системы в целом. На такой же основе, как известно, формируется и специфичная для каждого вида растений эволюционная и онтогенетическая «память» генетических систем *F* и *R* (Жученко, Король, 1985; Жученко, 1988, 1990, 2008).

В соответствии с теорией метода QTL могут быть выявлены только в тех случаях, если родительские формы несут различные аллели. «Желаемый» аллель может оказаться очень специфичным для одного родителя и может быть не найден в других генотипах, например, составляющих картирующую популяцию. Тем не менее выявленные QTL указывают, что улучшение селекционного материала возможно, если хромосомные районы с нужными позитивными эффектами будут сгруппированы или объединены.

В наших исследованиях установлено, что количественные признаки были взаимосвязанными и коррелировали между собой. Это вытекало из наличия более чем одного QTL для двух и более признаков в одном и том же локусе на хромосоме и характера их проявления. Однако полученные результаты не позволяют разделить эффекты действия тесно сцепленных локусов и плейотропию.

Согласно литературным данным, LOD-оценку ниже 3 зачастую относят к низкому уровню достоверности, поскольку QTL-анализ сталкивается с необходимостью многократного тестирования повторений (тест пермутации) (Lander, Botstein, 1989). По сути, LOD-оценка представляет собой установление десятичного логарифма вероятности того, что нуль-гипотеза, утверждающая, что между двумя классами рекомбинантных линий, несущих отцовский (AA) и материнский (aa) аллели, нет достоверных фенотипических различий, неверна. Так, например, LOD = 2 означает, что гипотеза, альтернативная нулевой, является в $10^2 = 100$ раз более вероятной, LOD = 3 – в $10^3 = 1000$ раз и т. д. (Кочерина и др., 2011). Ранее было проведено исследование, в котором сравнивали уровни значений χ^2-теста со значениями $1/A = 1/10^{-\text{LOD значение}}$, где A – граница функции ошибки I рода (Morton, 1955). В работе Gerber и Rodolphe (1994) показано, что при высоких LOD-значениях 1/A близка к ошибке I рода и, наоборот, при низких LOD-значениях ошибка стабильно меньше 1/A, что говорит о достаточной консервативности LOD-оценки. В этом случае критическое значение 3 будет соответствовать максимальному значению ошибки I рода (при $p < 0{,}001$). В то же время, если выбрана очень высокая частная (индивидуальная) ошибка I рода, например 5 %, то высокий уровень сцепления будет достоверно найден случайным образом (Кочерина и др., 2011). В то же время, как следует из полученных нами данных, основные

и минорные QTL могут локализоваться в одних и тех же позициях в различных экспериментах и в различные годы, поэтому в повторяющихся экспериментах выбранная нами LOD-оценка ниже 3 может приниматься во внимание.

Исходя из всей совокупности полученных нами данных в настоящем исследовании не было выявлено QTL с эффектами, проявившими себя во всех экспериментах. Этому есть две причины. Во-первых, не все признаки можно было оценивать во всех проведенных экспериментах, что сказывалось на результатах исследований, и, как следствие, результаты разных испытаний по разным признакам могут быть сравнены между собой только на основе изучения результатов одного опыта. Во-вторых, при проведении исследований, сфокусированных на взаимодействии «генотип–среда», необходимо проверять, позволяют ли результаты одного эксперимента делать заключения относительно результатов, полученных в другом эксперименте. Для того чтобы это осуществить, опыты должны проводиться отдельно. Это значит, что необходимо накапливать дополнительные данные в повторных экспериментах. Однако отдельные QTL могут быть уже сегодня установлены в независимых испытаниях, что позволяет использовать для этого полученные в настоящем исследовании результаты, а выявленные основные QTL могут быть использованы в дальнейших экспериментах по изучению генетического контроля признаков, определяемых установленными QTL у пшеницы.

ЛИТЕРАТУРА

Драгавцев В.А. К проблеме генетического анализа полигенных количественных признаков растений. СПб.: ВИР, 2003. 35 с.

Жученко А.А. Адаптивный потенциал культурных растений: эколого-генетические основы. Кишинев: Штиинца, 1988.

Жученко А.А. Адаптивное растениеводство (эколого-генетические основы). Кишинев: Штиинца, 1990. 432 с.

Жученко А.А. Адаптивное растениеводство (эколого-генетические основы). Теория и практика. В 3 т. М.: Изд-во «Агрорус», 2008. 2880 с.

Жученко А.А., Король А.Б. Рекомбинация в эволюции и селекции. М.: Наука, 1985. 400 с.

Кочерина Н.В., Артемьева А.М., Чесноков Ю.В. Использование лод-оценки в картировании локусов количественных признаков у растений // Докл. Россельхозакадемии. 2011. № 3. С. 14–17.

Крупнов В.А., Воронина С.А., Крупнова О.В. Эффекты 7DL-7AG- и 1BL-1RS-транслокаций на урожайность и качество зерна мягкой пшеницы в Поволжье // Информ. вестник ВОГиС. 2009. Т. 13. № 4. С. 751–758.

Мережко А.Ф. Генетический анализ количественных признаков для решения задач селекции растений // Генетика. 1994. Т. 30. № 10. С. 1317–1325.

Панин В.М., Нецветаев В.П. Генетический контроль глиадинов и некоторые морфологические признаки колоса у твердой озимой пшеницы // Науч.-тех. бюл. ВСГИ. Одесса, 1986. Т. 2. С. 31–36.

Пшеничникова Т.А., Ермакова М.Ф., Чистякова А.К. и др. Молекулярное картирование локусов, связанных с показателями качества зерна мягкой пшеницы // С.-х. биология. 2006. № 5. С. 41–47.

Пшеничникова Т.А., Ермакова М.Ф., Чистякова А.К. и др. Картирование локусов количественных признаков (QTL), ассоциированных с показателями качества зерна мягкой пшеницы, выращенной в различных условиях среды // Генетика. 2008. Т. 44. С. 90–101.

Филатенко А.А., Шитова И.П. Широкий унифицированный классификатор СЭВ рода *Triticum* L. Л.: ВИР, 1989. 44 с.

Чесноков Ю.В., Почепня Н.В., Бёрнер А. и др. Эколого-генетическая организация количественных признаков растений и картирование локусов, определяющих агрономически важные признаки у мягкой пшеницы // Докл. АН. 2008. Т. 418. С. 693–696.

Allard R.W., Bradshaw A.D. Implications of genotype-environment interactions in applied plant breeding // Crop Sci. 1964. V. 4. P. 503–508.

Araki E., Miura H., Sawada S. Identification of genetic loci affecting amylose content and agronomic traits on chromosome 4A of wheat // Theor. Appl. Genet. 1999. V. 98. P. 977–984.

Ben Amer I.M., Korzun V., Worland A.J., Börner A. Genetic mapping of QTLs controlling tissue culture response on chromosome 2B of wheat (*Triticum aestivum* L.) in relation to major genes and RFLP markers // Theor. Appl. Genet. 1997. V. 94. P. 1047–1052.

Bezant J., Laurie D., Pratchett N. *et al*. Mapping QTLs controlling yield and yield components in spring barley (*Hordeum vulgare* L.) cross using marker regression // Mol. Breed. 1997. V. 3. P. 29–38.

Börner A. Gene and genome mapping in cereals // Cell. Mol. Biol. Lett. 2002. V. 7. P. 423–429.

Börner A., Korzun V., Voylokov A.V., Weber W.E. Detection of quantitative trait loci on chromosome 5R of rye (*Secale cerelale* L.) // Theor. Appl. Genet. 1999. V. 98. P. 1087–1090.

Börner A., Korzun V., Voylokov A.V. *et al.* Genetic mapping of quantitative trait loci in rye (*Secale cereale* L.) // Euphytica. 2000. V.116. P. 203–209.

Börner A., Plaschke J., Korzun V., Worland A.J. The relationships between dwarfing genes of wheat and rye // Euphytica. 1996. V. 89. P. 69–75.

Börner A., Schumann E., Fürste A. *et al.* Mapping of quantitative trait loci determining agronomic important characters in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) // Theor. Appl. Genet. 2002. V. 105. P. 921–936.

Börner A., Worland A.J., Plaschke J. *et al*. Pleiotropic effects of genes for reduced height (*Rht*) and day length intensivity (*Ppd1*) on yield and its components for wheat grown in

middle Europe // Plant Breed. 1993. V. 111. P. 204–216.
Cadalen T., Soudrille P., Charmet G. *et al.* Molecular markers linked to genes affecting plant height in wheat using a double-haploid population // Theor. Appl. Genet. 1998. V. 96. P. 933–940.
Faris J.D., Anderson J.A., Francl L.J., Jordahl J.C. RFLP mapping of tan spot resistance genes in wheat // Proc. 5th, 6th Public Workshop Int. Triticeae Mapping Initiative, Genetic Resources Conservation Program, Division of Agriculture and Natural Resources / Eds P.E. McGuire, C.O. Qualset. University of California, 1996. P. 179.
Galiba G., Quariie S.A., Sutka J. *et al*. RFLP mapping of the vernalisation (*Vrn1*) and frost resistance (*Fr1*) genes on chromosome 5A of wheat // Theor. Appl. Genet. 1995. V. 90. P. 1174–1179.
Ganal M.W., Rцder M.S. Microsattelite and SNP markers in wheat breeding // Genomics Assisted Crop Improvement: Genomics Applications in Crops / Eds R.K. Varshney, R. Tuberosa. Springer, 2007. V. 2. P. 1–24.
Gerber S., Rodolphe F. Estimation and test for linkage between markers: a comparison of lod score and χ^2 test in a linkage study of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) // Theor. Appl. Genet. 1994. V. 88. P. 293–297.
Goncharov N.P. Genetic resources of wheat related species: The *Vrn* genes controlling growth habit (spring vs. winter) // Euphytica. 1998. V. 100. P. 371–376.
Haldane J.B.S. The recombination of linkage values and the calculation of distance between the loci of linkage factors // J. Genet. 1919. V. 8. P. 299–309.
Hayes P.M., Blake T., Chen T.H.H. *et al*. Quantitative trait loci on barley (*Hordeum vulgare* L.) chromosome 7 associated with components of winter hardiness // Genome. 1993. V. 36. P. 66–71.
Iwaki K., Haruna S., Niwa T., Kato K. Adaptation and ecological differentiation in wheat with special reference to geographical variation of growth habit and *Vrn* genotype // Plant Breed. 2001. V. 120. P. 107–114.
Khlestkina E.K., Pestsova E.G., Röder M.S., Börner A. Molecular mapping, phenotypic expression and geographical distribution of genes determining anthocyanin pigmentation of coleoptiles in wheat (*Triticum aestivum* L.) // Theor. Appl. Genet. 2002. V. 104. P. 632–637.
Korzun V., Röder M.S., Worland A.J., Börner A. Mapping of the dwarfing (*Rth12*) and vernalization response (*Vrn1*) genes in wheat by using RFLP and microsatellite markers // Plant Breed. 1997. V. 116. P. 227–232.
Kosambi D.D. The estimation of map distances from recombination values // Ann. Eugen. 1944. V. 12. P. 172–175.
Koval S.F. Genetic analysis of isogenic lines of spring wheat variety Novosibirskaya 67. I. Location of the gene determining the brown colour of the glume in chromosome 1D // Genetica. 1994. V. 30. P. 569–570.
Lander E.S., Botstein D. Mapping Mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps // Genetics. 1989. V. 129. P. 185–199.
Lander E.S., Green P., Abrahamson J. *et al.* MAPMAKER: an interactive computer package for constructing primary genetic linkage maps of experimental and natural populations // Genomics. 1987. V. 1. P. 174–181.
Mano Y., Takahashi H., Sato K., Takeda K. Mapping genes for callus growth and shoot regeneration in barley (*Hordeum vulgare* L.) // Breed. Sci. 1996. V. 46. P. 137–142.
Marino C.L., Nelson J.C., Lu Y.H. *et al*. Molecular genetic maps of the group 6 chromosomes of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L. em. Thell.) // Genome. 1996. V. 39. P. 359–366.
McIntosh R.A. Catalogue of gene symbols for wheat / R.A. McIntosh, Y. Yamazaki, J. Dubcovsky *et al.* // Proc. 11th Intern. Wheat Genet. Symp. Brisbane, Qld, Australia, 2008. V. 4.
McIntosh R.A. Catalogue of gene symbols for wheat. 2010 supplement / R.A. McIntosh, Y. Yamazaki, J. Dubcovsky *et al*. // Annu. Wheat Newslett. 2010. V. 56. P. 273–282.
Morton N.E. Sequential test for the detection of linkage // Am. J. Hum. Genet. 1955. V. 7. P. 277–318.
Nelson J.C., Singh R.P., Autrique J.E., Sorrels M.E. Mapping genes conferring and suppressing leaf rust resistance in wheat // Crop Sci. 1997. V. 38. P. 231–236.
Nelson J.C., Sorrels M.E., Van Denze A.E. *et al.* Molecular mapping in wheat: Major genes and rearrangements in homoelogous groups 4, 5 and 7 // Genetics. 1995c. V. 141. P. 721–731.
Nelson J.C., Van Deynze A.E., Autrique E. *et al.* Molecular mapping of wheat. Homoeologous group 2 // Genome. 1995a. V. 38. P. 516–524.
Nelson J.C., Van Deynze A.E., Autrique E. *et al*. Molecular mapping of wheat. Homoeologous group 3 // Genome. 1995b. V. 38. P. 525–533.
Nelson J.C. QGENE: software for mapping – based genomic analysis and breeding // Mol. Bred. 1997. V. 3. P. 239–245.
Paterson A.H., Lander E.S., Hewitt J.D. *et al.* Resolution of quantitative traits into Mendelian factors by using a complete linkage map of restriction fragment length polymorphisms // Nature. 1988. V. 335. P. 721–726.
Pestsova E., Ganal M.W., Röder M.S. Isolation and mapping of microsatellite markers specific for the D genome of bread wheat // Genome. 2000. V. 43. P. 689–697.
Röder M.S., Korzun V., Wendehake K. *et al*. A microsatellite map of wheat // Genetics. 1998. V. 149. P. 2007–2023.
Singh R.P., Nelson J.C., Sorrels M.E. Mapping *Yr28* and other genes for resistance to stripe rust in wheat // Crop Sci. 2000. V. 40. P. 1148–1155.
Tanksley S.D. Mapping polygenes // Annu. Rev. Genet. 1993. V. 27. P. 205–233.
Thomas W.T.B. Prospects for molecular breeding of barley // Ann. Appl. Biol. 2003. V. 142. P. 1–12.
Tosa Y., Sakai K. The genetics of resistance of hexaploid wheat to the wheatgrass powdery mildew fungus // Genome. 1990. V. 33. P. 225–230.
Van Beem J., Mohler V., Lukman R. *et al.* Analysis of genetic factors influencing the developmental rate of globally important CIMMYT wheat cultivars // Crop Sci. 2005. V. 45. P. 2113–2119.
Van Deynze A.E., DubcovskyJ., Gill K.S. *et al.* Molecular-genetic maps for group I chromosomes of Tritiaceae species and their relation to chromosomes in rice and oat // Genome. 1995. V. 38. P. 45–59.
Zhang X.K., Xiao Y.G., Zhang Y. *et al*. Allelic variation at the vernalization genes *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, and *Vrn-B3* in Chinese wheat cultivars and their association with growth habit // Crop Sci. 2008. V. 48. P. 458–470.

MAPPING OF QTLS DETERMINING THE EXPRESSION OF AGRONOMICALLY AND ECONOMICALLY VALUABLE FEATURES IN SPRING WHEAT (*Triticum aestivum* L.) GROWN IN ENVIRONMENTALLY DIFFERENT RUSSIA REGIONS

Yu.V. Chesnokov[1], N.V. Pochepnya[1], L.V. Kozlenko[1], M.N. Sitnikov[1], O.P. Mitrofanova[1], V.V. Syukov[2], D.V. Kochetkov[2], U. Lovasser[3], A. Börner[3]

[1] N.I. Vavilov Institute of Plant Industry, St. Petersburg, Russia,
e-mail: yu.chesnokov@vir.nw.ru;
[2] Tulaikov Samara Research Scientific Institute of Agriculture, Bezenchuk, Russia;
[3] Leibniz Institute of Plant Genetics and Crop Plant Research, Gatersleben, Germany

Summary

For the first time a set of 110 recombinant inbred lines of a spring wheat mapping population was evaluated in different ecogeographical regions of Russia. Thirty-nine economically important traits that manifest themselves at different stages of growth have been examined in each ecogeographical locality under study for five years. A total of 186 quantitative trait loci (QTL) with LOD scores above 2,5 were identified. We have determined 97 QTLs with LOD scores exceeding 3,0. QTLs for traits studied, mapped on 21 chromosomes, manifested themselves under contrasting environmental conditions with varying degrees of reliability. It has been shown that manifestation of identified QTLs can depend or not depend on the environment, but the evaluated quantitative traits interact and correlate with each other. Relationships of identified homologous and homoeologous QTLs with known major genes or QTLs responsible for the manifestation of the studied traits in wheat or other Triticeae genera are discussed. The identified QTLs may be of interest for further experiments on the genetic control of the corresponding agriculturally valuable traits and for marker assisted selection in wheat breeding.

Key words: quantitative economically valuable traits, ecological and genetic mapping, ecogeographical regions of Russia, *Triticum aestivum*.