

doi 10.18699/vjgb-26-55

Генетический анализ архитектуры колоса пшеницы и его компьютерное фенотипирование у F₂ гибридов тетраплоидных пшениц *Triticum aethiopicum* и *T. carthlicum*

Ю.В. Кручинина , Е.Г. Комышев^{1, 2}, М.А. Генаев ^{1, 2}, В.С. Коваль^{1, 2}, Д.А. Афонников ^{1, 2, 3}, Н.П. Гончаров¹¹ Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия² Курчатовский геномный центр ИЦИГ СО РАН, Новосибирск, Россия³ Новосибирский национальный исследовательский государственный университет, Новосибирск, Россия kruchinina2023@yandex.ru

Аннотация. Всестороннее описание фенотипов растений конкретных таксонов является важной задачей при описаниях родов, видов и построениях их естественных классификаций. Развитие современных технологий эффективного фенотипирования позволяет получать большое количество данных с количественным и/или качественным описанием различных признаков у растений, преимущественно на основе анализа их цифровых изображений. В исследовании проведено сравнение результатов оценки расщепления в F₂ гибридов двух эндемичных тетраплоидных ($2n = 4x = 28$) видов пшениц – пшеницы эфиопской (*Triticum aethiopicum* Jakubz.) и пшеницы карталинской (*T. carthlicum* Nevski), полученных визуально и с помощью методов машинного обучения. В последнем случае для анализа расщеплений предложено использовать метод смеси гауссовых (нормальных) распределений в морфометрии растений для того, чтобы выделить группы, которые различаются по значениям признаков. Ввиду того что большинство таксономически значимых (видообразующих) признаков у пшениц контролируется олигогенно и имеет четкое фенотипическое проявление, гибридологический анализ был незаменимым и основным видом анализа для последующего детального фенотипирования колосьев видов пшениц с использованием методов машинного обучения. По ряду признаков оценки характера наследования таких признаков, полученные разными методами, совпадают. На основании результатов проведенного исследования мы можем утверждать, что признак «тетраостость» (наличие остей одновременно на цветковой и колосковой чешуях) видоспецифический (таксономически значим) для *T. carthlicum* и он может быть эффективно использован исследователями в таксономических целях как при проведении гибридологического анализа, так и в экспериментах с использованием машинного обучения. Для *T. aethiopicum* таким видоспецифическим признаком является «характер (тип) остистости». Наша работа демонстрирует, что комбинация методов автоматического фенотипирования, модели смеси гауссовых распределений в принципе позволит проводить автоматический анализ выделения классов в F₂ гибридов, различающихся по величинам фенотипических признаков. Это позволит, в свою очередь, выявлять наличие генов, ассоциированных с видоспецифическими признаками растений. Тем не менее требуется совершенствование применяемых алгоритмов искусственного интеллекта.


Ключевые слова: тетраплоидные пшеницы; *Triticum aethiopicum*; *T. carthlicum*; генетический анализ; гибридизация; расщепление; цифровое фенотипирование; машинное обучение

Для цитирования: Кручинина Ю.В., Комышев Е.Г., Генаев М.А., Коваль В.С., Афонников Д.А., Гончаров Н.П. Генетический анализ архитектуры колоса пшеницы и его компьютерное фенотипирование у F₂ гибридов тетраплоидных пшениц *Triticum aethiopicum* и *T. carthlicum*. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2026;30(3):527-536. doi 10.18699/vjgb-26-55

Финансирование. Подготовка данных, разработка и верификация алгоритма выполнены при поддержке Российского научного фонда, проект № 23-14-00150.

Благодарности. Растения были выращены в Центре коллективного пользования по выращиванию растений ИЦИГ СО РАН в рамках бюджетного проекта FWNR-2022-0017.

Genetic analysis of wheat ear architecture in F₂ hybrid of tetraploid wheats *Triticum aethiopicum* and *T. carthlicum* and its computer phenotyping

Yu.V. Kruchinina , E.G. Komyshev^{1, 2}, M.A. Genaev ^{1, 2}, V.S. Koval^{1, 2}, D.A. Afonnikov ^{1, 2, 3}, N.P. Goncharov¹¹ Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia² Kurchatov Genomic Center of ICG SB RAS, Novosibirsk, Russia³ Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia kruchinina2023@yandex.ru

Abstract. A comprehensive description of plant phenotypes of certain taxa is an important task when describing genera and species, as well as when setting their natural taxonomies. The development of modern technologies of effective phenotyping makes it possible to obtain a large amount of data with a quantitative and/or qualitative description of various traits in plants, mainly based on the analysis of their digital images. The study compared the results of the F₂ hybrids assessment – visually and using machine learning methods – of two endemic tetraploid ($2n = 4x = 28$) wheat species which are Ethiopian wheat (*Triticum aethiopicum* Jakubz.) and Kartalian or Dika wheat (*T. carthlicum* Nevski). In the latter case, it is proposed to use the method of a mixture of Gaussian (normal) distributions in plant morphometry in order to identify groups that differ in character values. Most taxonomically important (species-specific) traits are controlled oligogenically and have a clear phenotypic manifestation, so hybridological analysis was an indispensable and basic type of analysis for subsequent detailed phenotyping of wheat spikes using machine-learning methods. According to a number of criteria, the estimates of patterns of inheritance obtained by different methods coincide. Based on the conducted research, we can state that the trait “tetraaristatum” (the presence of awns on both flower and spike glumes) is species-specific (taxonomically important) for *T. carthlicum* and it can be effectively used for taxonomic purposes both in carrying out hybridological analysis and in experiments using machine learning. Such a species-specific character is the “character (type) of awnedness” for *T. aethiopicum*. Our study demonstrates that a combination of automatic phenotyping methods and a model of a mixture of Gaussian distributions can, in principle, lead to an automatic analysis of the allocation of classes in F₂ hybrids. It allows, in turn, to detect the presence of genes associated with species-specific traits of wheat plants. Further, the improvement of the applied artificial intelligence (AI) algorithms is required.

Key words: tetraploid wheat; *Triticum aethiopicum*; *T. carthlicum*; genetic analysis; hybridization; cleavage; digital phenotyping; machine learning

For citation: Kruchinina Yu.V., Komyshev E.G., Genaev M.A., Koval V.S., Afonnikov D.A., Goncharov N.P. Genetic analysis of wheat ear architecture in F₂ hybrid of tetraploid wheats *Triticum aethiopicum* and *T. carthlicum* and its computer phenotyping. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii* = *Vavilov J Genet Breed.* 2026;30(3):527-536. doi 10.18699/vjgb-26-55

Введение

Всестороннее описание фенотипических признаков растений у конкретных таксонов – важная задача для эффективного описания видов и построения естественных классификаций (Hodač et al., 2023; Ran et al., 2024). Однако это и трудоемкая задача. В одних случаях сведений по конкретному виду крайне мало или вид очень редкий (Goncharov, Adonina, 2025). В других – информации, наоборот, настолько много, что исследователи расходятся во мнении по поводу классификации конкретных образцов (Ляпунова, 2021). Помимо этого, в ряде классификаций, использующихся и по сей день, информация по видам и объемам конкретных родов существенно различается. В качестве примеров можно привести картофель *Solanum* L. – систематики С.М. Букасова (1971) и J. Hawkes (1963) эгилопс *Aegilops* L. – П.М. Жуковский (1928) и А. Eig (1929); пшеницу *Triticum* L. – N.P. Goncharov (2011) и К. Hammer et al. (2011); и другие. Поэтому, даже несмотря на то что известно, какие видообразующие (таксономически значимые) признаки характерны для определенного таксона, могут возникнуть неточности при классификации видов. Выход из этой ситуации один – построение системы видообразующих признаков.

При использовании в качестве экспериментального материала злаковых (Poaceae Barnhart), а именно пшеницу (род *Triticum*) можно столкнуться со всем комплексом затруднений, описанных выше. Помимо этого, следует иметь в виду, что пшеница – полиморфная культура, что предполагает значительную как меж-, так и внутривидовую вариабельность (Дорофеев и др., 1979). Так, в процессе ее изучения можно столкнуться с тем, что, даже имея конкретный вид, фенотипически растения внутри него будут не похожи и потребуют проведения экспериментальной оценки их видовой принадлежности (Зуев и др., 2019). В таких случаях речь будет идти об однозначной классифи-

кации более низких таксонов – подвидов и разновидностей (Дорофеев и др., 1979; Гончаров, 2009).

В настоящее время существует ряд методов, позволяющих с высокой вероятностью отнести конкретный образец пшеницы к определенному виду. Используя цитологические методы, можно с точностью отнести образец к конкретной группе пloidности, посчитав у него число хромосом (Dolezel et al., 2007), применение молекулярно-биологических методов позволит отнести образец к конкретному виду (Golovnina et al., 2007). Однако использование молекулярных методов предполагает наличие по каждому виду большого объема информации, а именно описание конкретных видоспецифических генов, их локализацию и информацию об их нуклеотидной последовательности. У пшениц видоспецифические гены описаны только у всех гексаплоидов ($2n = 6x = 42$) (Goncharov, 2011). Собственно, здесь у таксономистов и начинаются проблемы. Во-первых, не у каждого описанного на данный момент вида пшеницы выявлен такой видоспецифический ген(ы). Во-вторых, даже если такие ген(-ы) известны (описаны), могут существовать затруднения с идентификацией их нуклеотидных последовательностей. В-третьих, в некоторых случаях ген известен, как и его последовательность, однако молекулярная функция и фенотипическое проявление оказываются не изучены. Кроме того, информация о том, как наследуется тот или иной ген, может отличаться у разных авторов (URL: <http://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/symbolClassList.jsp> Accepted 20 October 2025). Помимо этого, необходимо иметь в виду, что молекулярно-биологические методы анализа больших выборок предполагают значительный уровень затрат.

Существуют и другие методы, используя которые можно уточнить информацию о видоспецифических генах, например гибридологический анализ, позволяющий понять, как видоспецифические признаки наследуются у кон-

кретных видов пшеницы. С помощью этого метода, зная характер расщепления в гибридных популяциях, можно выяснить характер наследования признака.

Отметим, что развитие современных технологий эффективного фенотипирования способствует получению большого количества данных с количественным или качественным описанием различных признаков растений преимущественно на основе анализа цифровых изображений (Афонников и др., 2016; Awada et al., 2024). Извлеченные на основе анализа цифровых изображений данные могут быть успешно использованы в том числе и для систематики и классификации растений (Chouhan et al., 2024; Mulugeta et al., 2024).

Подходы, основанные на анализе больших объемов данных и машинном обучении, применяются и для анализа морфологических характеристик пшеницы. Показано, что данные, полученные методами анализа изображений и машинного обучения, могут успешно решать задачи для классификации видов пшеницы и ее сородичей (Martinek, Bednar, 2001; Пронозин и др., 2021; Artemenko et al., 2024; Komyshev et al., 2024). Это очень перспективное направление исследования гибридов с помощью методов биоинформатики находится в процессе разработки. Вопрос о том, насколько надежно можно использовать признаки, характеристика которых получена на основе анализа цифровых изображений, для видовой классификации и как они наследуются, остается открытым.

Цель работы – объединение возможностей гибридологического метода с анализом расщепления гибридной популяции вручную с анализом цифровых характеристик растений (колосьев) для решения задачи разделения растений на группы, несущие различные гены контроля признаков растений. Исследование проводится на гибридах растений, полученных в результате скрещивания двух эндемичных видов пшеницы – *T. aethiopicum* и *T. carthlicum*.

Материалы и методы

Гибридологический анализ. В работе выполнена идентификация генотипов тетраплоидных ($2n = 4x = 28$) пшениц и их F₂ гибридов по видоспецифическим (таксономически значимым) признакам (Приложение, табл. S1)¹. Ввиду того что большинство таких признаков контролируется олигоценно и имеет четкое фенотипическое проявление, гибридологический метод был незаменимым и основным видом анализа для последующего детального фенотипирования колосьев видов пшениц с использованием методов машинного обучения.

Растительный материал. Объектом изучения послужили межвидовые гибриды от скрещивания двух эндемичных тетраплоидных видов пшеницы ♀ *T. aethiopicum* Jakubz. (к-19301/2) с ♂ *T. carthlicum* Nevski (к-32496). Эксперимент проведен в яровом посеве в парниках селекционно-генетического комплекса (СГК) Института цитологии и генетики СО РАН (Новосибирск). F₁ гибридов выращивали и фенотипировали в теплице, F₂ – в парниках в 2022 г. Число изученных F₂ гибридов равнялось 185 растениям.

¹ Табл. S1–S3 и рис. S1 Приложения см. по адресу: <https://vavilovj-icg.ru/download/pict-2026-30/appx29.pdf>

Фенотипирование колосьев. Изображения колосьев получали по протоколу «на прищепке», описанному ранее (Генаев и др., 2018; Genaev et al., 2019). Колос фиксировали в вертикальном положении прищепкой на синем фоне. Съемку проводили цифровой камерой Canon 350D, объектив EF-S 18-55mm f/3.5-5.6. Для оценки масштаба и калибровки цвета использован маркер X-Rite Mini ColorChecker Classic (<http://xritephoto.com/colorchecker-targets>), который располагали в кадре. Колосья снимали в четырех проекциях. Первая соответствовала лицевой (наиболее широкой) стороне колоса, остальные проекции получены последовательным вращением колоса на прищепке на 90°: 2-я и 4-я – боковые, 3-я – обратная сторона.

Каждое изображение колоса было сегментировано на фон, цветовую палитру, тело колоса и ости с помощью метода глубокого машинного обучения, разработанного нами ранее (Artemenko et al., 2024). Полученные маски использовались программой WERecognizer (Genaev et al., 2019) для расчета морфометрических характеристик колосьев. Рассматривали сокращенный набор признаков, который включал описание колоса на основе модели двух четырехугольников, симметризованной относительно оси колоса, характеристики контура колоса (периметр, площадь, округлость и пр.) и площадь остей на изображении (Komyshev et al., 2024). Схема модели четырехугольников и использованных параметров колоса приведена на рис. S1. Всего анализировали 19 признаков размера и формы колосьев независимо для каждой проекции (табл. S2).

Статистический анализ признаков колоса. В нашей работе мы предположили, что популяция гибридных растений F₂ может расщепляться на классы не только по качественным (дискретным) (табл. 1), но и количественным признакам. Во втором случае считали, что каждый класс растений характеризуется распределением величины признака с отличными от другого матожиданием и дисперсией. Таким образом, распределение величины признака для всей выборки будет смесью двух гауссовых распределений с различными средними и дисперсиями (Мережко, 2005; Речкин, 2024). Отметим, что метод смеси гауссовых распределений используется в морфометрии растений, для того чтобы выделить группы, которые различаются значениями признаков, а также для классификации (Kim et al., 2024; Tiburtini et al., 2025).

Для выявления смесей двух гауссовых распределений использована функция `sklearn.mixture.GaussianMixture` пакета `scikit-learn v. 1.7` (<https://scikit-learn.org/stable/index.html>). Она позволяет проводить анализ модели смеси гауссовых распределений на основе метода максимального правдоподобия: оценить количество и параметры распределений в смеси, классифицировать образцы в выборке по принадлежности к этим распределениям. В настоящей работе для каждой проекции колоса мы предполагали, что распределение признака является смесью двух распределений. С помощью функции `sklearn.mixture.GaussianMixture` для каждого из распределений были оценены средние значения, дисперсии и число колосьев, принадлежащих каждому из них. После определения числа колосьев в каждом из классов проводили тест с ис-

Таблица 1. Фенотипическое описание родительских форм

Признак	Вид/образец	
	♀ <i>T. aethiopicum</i> (к-19301/2)	♂ <i>T. carthlicum</i> (к-32496)
Тетраостость (наличие остей одновременно на цветковой и колосковой чешуе), <i>ta</i>	–	+
Окраска колоса	–	+
Характер (тип) остистости	Ости направлены в стороны	Ости направлены вертикально
Зубец на верхушке колосковой чешуи	+	+
Опушение чешуи, <i>Hg</i>	–	+
Плешка в опушении колосковой чешуи, <i>Hg^C</i>	–	+/-

Примечание. Признак: – рецессивный, + доминантный.

пользованием критерия Пирсона χ^2 на соответствие теоретически ожидаемому отношению. Считали, что для признаков колоса наблюдаемые и полученные с использованием искусственного интеллекта расщепления соответствовали, если последнее было достоверно для всех четырех проекций колоса. Для статистической обработки (тесты на равенство средних, дисперсионный анализ) и визуализации данных использовали пакет Past v 5.3 (Hammer Ø. et al., 2001).

Результаты

Примеры изображений колосьев родительских видов, F₁ и F₂ гибридов (проекция 1) приведены на рис. 1.

Для оценки разнообразия по признакам «размер» и «форма» колосьев для четырех проекций был проведен анализ главных компонент (PCA), результаты которого представлены на рис. 2. Из 76 использованных для анализа переменных на две первые компоненты пришлось 45 % дисперсии: 35 % на PC1 и 10 % на PC2 (см. рис. 2). Основ-

ной вклад в изменчивость внесли признаки, связанные с размером колоса, – его длина и площадь. Вторая главная компонента изменчивости зависит от формы колоса и отражает его округлость. Из рис. 2 видно, что колосья материнских и отцовских растений и F₁ гибридов располагаются компактно, занимая отчасти перекрывающиеся области и демонстрируя близость признаков формы/размера колоса (см. рис. 1, а–в). Растения F₂ гибридов демонстрируют существенно большую вариабельность по признакам колоса, прежде всего размера. В ней представлено большое число растений, имеющих размер колоса больше, чем в среднем для первых трех линий.

На втором этапе исследований нами проведен анализ расщепления в F₂ гибридов по видоспецифическим признакам колосьев (см. табл. 1). Для каждого признака для оценки достоверности расщепления растений в популяции в пропорциях, отражающих тип генетического контроля (3:1, 13:3, 15:1, 61:3 и 63:1), подсчитано значение критерия Пирсона χ^2 (табл. 2).



Рис. 1. Колосья родительских видов, F₁ и F₂ гибридов, представленных в одинаковом масштабе и проекции. Материнская *T. aethiopicum* (к-19301/2) (а) и отцовская *T. carthlicum* (к-32496) (б) формы; F₁ (в) и F₂ (z) гибридов.

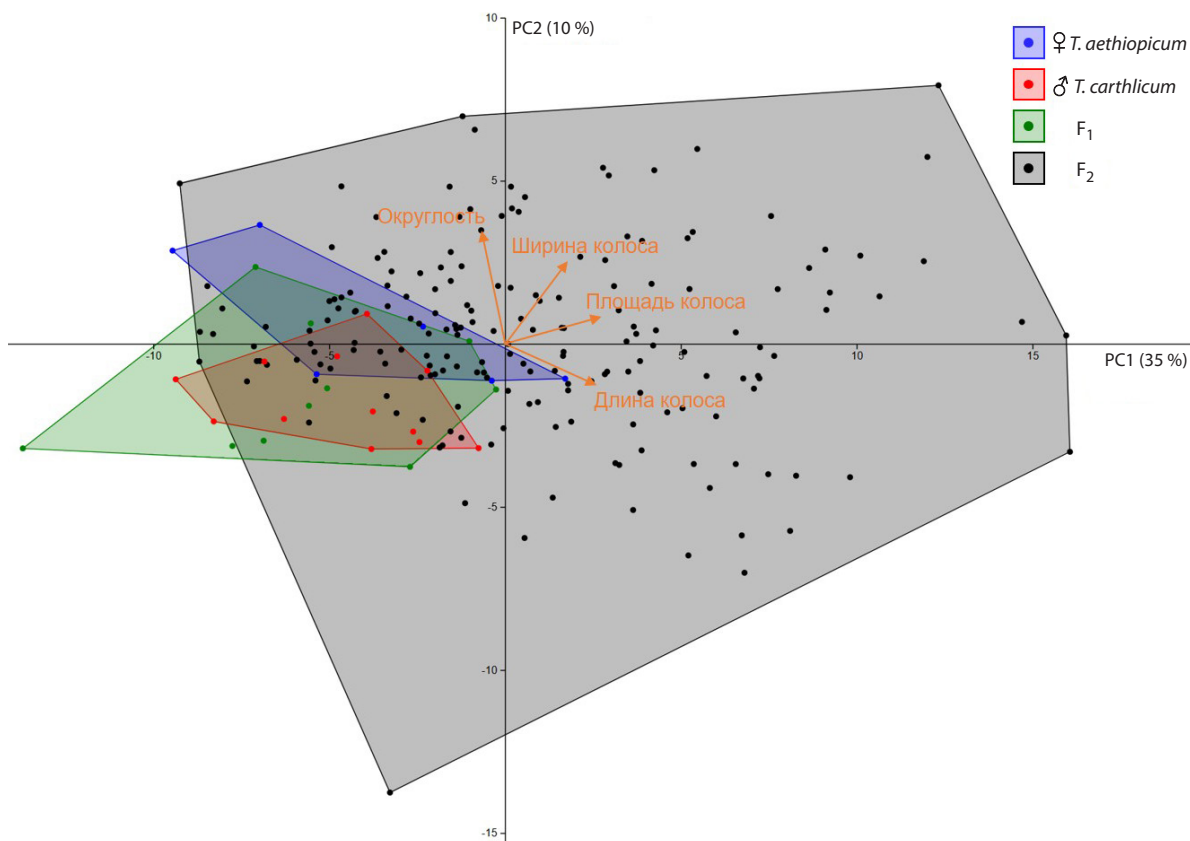


Рис. 2. Диаграмма рассеяния в пространстве двух первых главных компонент (PC1, PC2) для колосьев, параметры размера и формы которых были независимо оценены для четырех проекций. Обозначения в верхнем правом углу. Доля дисперсии, приходящейся на первую (PC1, горизонтальная ось) и вторую (PC2, вертикальная ось), дана в скобках. Усредненные направления проекции основных групп признаков колоса обозначены оранжевыми стрелками.

Таблица 2. Значения статистики χ^2 для различных пропорций встречаемости категорий видоспецифических признаков колоса в F₂ гибридов *T. aethiopicum* и *T. carthlicum*

Признак с указанием категорий	Число растений по категориям 1, 2		Характер наследования и соответствующие им значения χ^2				
	1	2	3:1	13:3	15:1	61:3	63:1
Тетраостость, нет (1), есть (2)	125	54	2.549	15.317	174.758	260.114	952.268
Окраска колоса, нет (1), есть (2)	28	144	6.977	0.689	29.526	51.728	242.193
Тип остистости, <i>T. aethiopicum</i> (1), <i>T. carthlicum</i> (2)	46	133	0.047	5.673	115.549	176.868	677.948
Зубец, нет (1), есть (2)	10	175	37.883	21.626	0.225	0.213	17.763
Опушение колосковой чешуи, нет (1), есть (2)	69	116	14.921	41.774	304.346	440.328	1535.938
Плешка, нет (1), есть (2)	120	65	10.135	32.602	263.432	383.873	1355.695

Примечание. В левой колонке указаны признаки колоса и номера соответствующих категорий (в скобках). $\chi^2_{0,05} = 3.84$. Значения χ^2 соотношений, которые достоверно не отличаются от теоретически ожидаемых пропорций, выделены полужирным начертанием.

На основании полученных результатов (см. табл. 2) можно сделать заключение, что тетраостость и тип (характер) остистости расщепляются в F₂ гибридов в отношении 3:1 (моногенное наследование), наличие окраски колоса в отношении 13:3 (дигенное наследование с неполным доминированием), а наличие зубца на колосковой чешуе в отношении 15:1 (дигенное наследование). Для таких при-

знаков, как опушение колосковой чешуи и наличие плешки, для исследованных нами пропорций достоверного сходства для F₂ гибридов не выявлено.

Нами были оценены 19 признаков колоса для F₂ гибридов, представляющих интерес для выявления среди них тех, которые могут давать расщепление, соответствующее конкретным типам наследования. Для изучения этого во-

Таблица 3. Характеристики расщепления колосьев в F₂ гибридов по признаку «площадь остей» на изображении (SAA). Для каждой проекции колоса приведены оценки средних значений (SAA₁ и SAA₂) и дисперсий для двух групп колосьев – Var(SAA₁), Var(SAA₂), идентифицированных на основе модели смеси двух гауссовых распределений

Проекция изображения колоса	SAA ₁	Var(SAA ₁)	SAA ₂	Var(SAA ₂)	N ₁	N ₂	χ ²	p
1	792.3	151092.6	244.6	32393.1	41	146	0.80	0.37
2	574.1	119803.5	147.5	12517.7	42	145	0.53	0.47
3	759.0	136893.6	229.9	30079.3	48	139	0.09	0.76
4	578.4	127534.0	133.5	11256.2	51	136	0.66	0.42

Примечание. N₁, N₂ – выборки групп колосьев, p – вероятность.

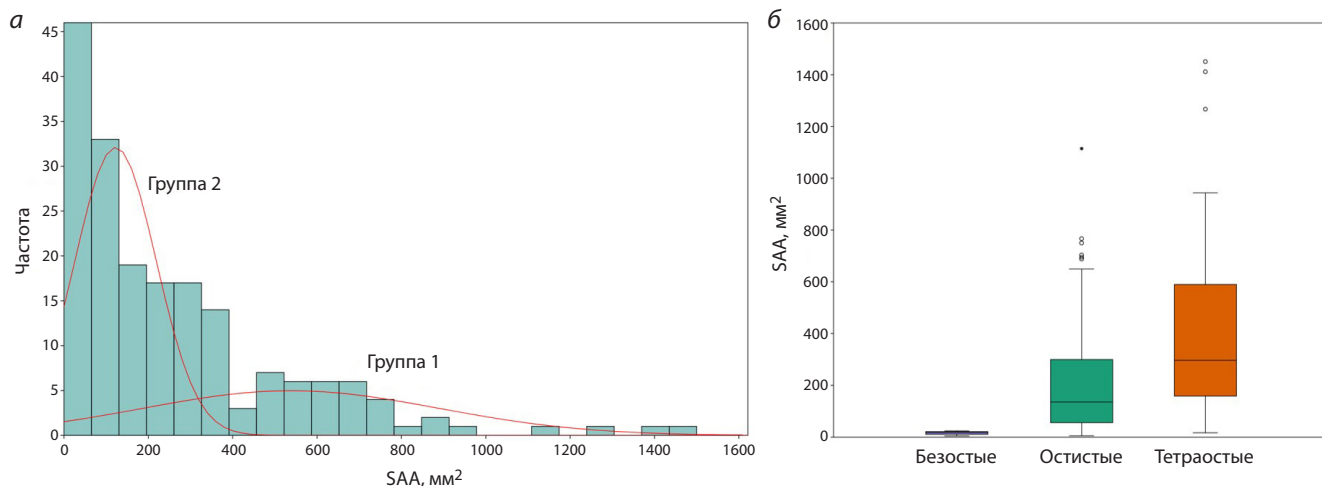


Рис. 3. Распределение площади остей: а – гистограмма распределения площади остей на изображении (SAA) колосьев в F₂ гибридов (проекция 4). По оси X отложено значение признака, по оси Y – число колосьев. Красными линиями показаны распределения плотности вероятности для двух групп колосьев: с большим (группа 2) и меньшим (группа 1) количеством остей; б – распределение площади остей на изображении колосьев в проекции 4 для безостых, остистых и тетраостых колосьев, показанное в виде диаграмм. По оси X приведены типы остистости, по оси Y – площадь остей.

проса мы использовали модель смеси двух гауссовых (нормальных) распределений. Для каждой проекции оценка проводилась независимо. Поскольку достоверная оценка параметров гауссового распределения обусловлена объемом выборки (числом изученных образцов), мы решили в данной работе ограничиться проверкой расщепления 3:1; для общей выборки из 187 колосьев теоретически ожидаемая численность групп растений будет 140 к 47. В табл. S3 для каждого признака и проекции колоса приведены средние значения и дисперсии для первой и второй групп колосьев (колонки mean1, var1, mean2, var2), предположительная численность колосьев в первой и второй группах (num1, num2), соотношение числа колосьев (numratio_1vs2), значение χ² и уровня значимости (chisq, chisq_p). Из результатов, представленных в табл. S3, видно, что для от двух до семи признаков в каждой проекции выполняется соотношение численности колосьев в двух группах, близкое к 3:1. Например, для первой проекции – это признак площади остей (SAA) и цельность (SSO) колоса. Для второй проекции – ширина модели колоса и ее площадь (q_{ym}, q_S), периметр контура проекции колоса (SP), ее площадь (SA), площадь остей (SAA) и округлость (SRO) и так далее. Важно отметить, что лишь для одного

признака, а именно «площади остей» на изображении (SAA) достоверное расщепление в пропорции близкой к 3:1 наблюдается для всех четырех проекций колоса. Характеристики расщепления по этому признаку для четырех проекций и оценки числа колосьев для двух групп, χ² и вероятность гипотезы о равенстве соотношения с моногенным наследованием 3:1 приведены в табл. 3.

Из представленных в табл. 3 результатов видно, что средние значения площади колосьев несколько больше для проекции лицевой (1) и обратной (тыльной) сторон (3), чем для их двух боковых проекций (2, 4), как для первой, так и второй изученных групп. Для группы колосьев с большей площадью остей (и большим их числом, первая группа) их число меньше и варьирует в пределах 41–51. Для группы растений с меньшей площадью остей число колосьев варьирует от 136 до 146. Гистограмма распределения значений SAA для 4-й проекции с отображением двух гауссовых распределений приведена на рис. 3, а.

Область гистограммы визуально разбивается на две части: правую с меньшим числом растений и большим значением SAA и левую с меньшими значениями SAA (число таких растений больше) (см. рис. 3, а). Это хорошо согласуется с данными табл. 3. Данные, представленные в

Таблица 4. Сравнение статистик распределений колосьев по среднему значению площади остей (мм²) на четырех проекциях

Статистика	Безостые	Остистые	Тетраостые
Число колосьев	6	127	54
SAA	13.79	280.13	481.03
Var(SAA)	25.59	73082.20	129227.80
Стандартное отклонение	5.06	270.34	359.48
Стандартная ошибка	2.07	23.99	48.92

Примечание. SAA – площадь остей на изображении; Var – дисперсия.

табл. 3 и на рис. 3, а, находятся в согласии с результатами ручной оценки расщепления колосьев в F₂ гибридов по признаку «тетраостость» (см. табл. 2). Хотя на основе только такого параметра, как площадь остей, нельзя определить тетраостость колоса (наличие остей одновременно на цветковой и на колосковой чешуе); тетраостые колосья в целом имеют большее число остей, что приводит к возрастанию у них параметра SAA. Это подтверждается смещением площади остей у тетраостых колосьев в сторону больших значений по сравнению с обычными остистыми (см. рис. 3, б). Мы также рассчитали средние значения параметра SAA для четырех проекций колосьев на изображениях F₂ гибридов и провели тест на равенство средних в трех группах растений: безостых, остистых и тетраостых (табл. 4).

Отметим, что среднее значение площади остей наименьшее у безостых растений, максимально у тетраостых и промежуточное у остистых, в согласии с результатами распределения (см. табл. 4), представленными на рис. 3, б. Дисперсионный анализ демонстрирует значимые различия средних для трех групп колосьев ($p < 10^{-4}$). Попарное сравнение средних с использованием парного теста Манна–Уитни также показывает значимые различия между всеми тремя группами колосьев по признаку «площадь остей» ($p < 0.001$). Таким образом, расщепление колосьев в F₂ гибридов по площади остей связано с тем, что тетраостые колосья в среднем имеют на изображении большую площадь остей (см. рис. 3, б).

Что касается других признаков колосьев, которые демонстрируют моногенное расщепление 3:1 не для всех проекций, то значение соответствия выше у признака, связанного с площадью контура колоса на изображении (SA), который дает расщепление для трех из четырех проекций. Периметр контура колоса (SP), его длина (SL), площадь модели четырехугольников (q_S) и длина (q_L) демонстрируют близость расщепления к пропорции 3:1 для двух из четырех проекций колосьев. Возможно, эти признаки также контролируются моногенно, однако неточность (неоднозначность) определения параметров признаков колоса на изображении может давать их неполное соответствие для разных проекций и затруднять анализ.

Обсуждение

Наиболее важным результатом нашей работы является ответ на вопрос, насколько результаты, полученные разными методами: гибридологического анализа и машинного

обучения – совпадают и можно ли судить о том, на какой стадии находится возможность использования методов машинного обучения в контексте работы с видоспецифическими признаками.

Анализ тетраостости. Среди изученных гибридных растений получаем расщепление 125 (норма) к 54 (тетраостость), $\chi^2 3:1 = 2.549$, $p < 0.05$. Результаты согласуются с гипотезой моногенного наследования признака «тетраостость» по рецессивному типу. Ранее в работах (Мигушова, Жуковский, 1969; Haque et al., 2011; Рожков и др., 2014; Добровольская и др., 2020) также был показан рецессивный характер наследования этого признака. Ген, контролирующий признак тетраостости – *ta*, локализован на длинном плече хромосомы 5A (Haque et al., 2011). Несмотря на тот факт, что В.Ф. Дорофеев и его коллеги (1979) отмечали наличие тетраостых форм колоса, помимо *T. carthlicum*, и у ряда разновидностей тетраплоидного вида *T. aethiopicum*, большинство исследователей сходятся в том, что признак «тетраостость» является видоспецифическим только для одного тетраплоидного вида пшеницы, а именно для *T. carthlicum* (Haque et al., 2011; Гончаров, 2012; Добровольская и др., 2020).

Помимо тетраплоидных видов, признак, фенотипически похожий на тетраостость, характерен для гексаплоидного вида пшеницы *T. petropavlovskyi* Udacz. et Migusch., однако в этом случае речь идет о слегка удлинённых остевидных придатках на колосковой чешуе (Гончаров, 2009). Тем не менее мы можем утверждать, что «тетраостость» является видоспецифическим признаком только для *T. carthlicum* и может быть эффективно использована в таксономических целях.

Анализ окраски колоса. Среди изученных гибридных растений получаем расщепление 144 (черный + красный колос) к 28 (белый колос), $\chi^2 13:3 = 0.689$, $p < 0.05$. Такие результаты иллюстрируют явление доминантного эпистаза. Гены, контролирующие окраску колоса – *Bg* и *Rg1*, локализованы в хромосоме 1AS, а *Rg2* – 2BS. Дигенный контроль красной окраски колоса у пшениц был ранее показан в работах (Собко, Созинов, 1993; Кудрявцев, Попова, 1994; и др.).

Анализ типа (характера) остистости. По характеру остистости в изученной комбинации F₂ гибридов наблюдалось расщепление 46 растений с остями «по типу *T. aethiopicum*» к 133 растениям с остями «по типу *T. carthlicum*», что согласуется с гипотезой моногенного наследования по рецессивному типу ($\chi^2 = 0.047$). Признак «тип

остей» наследуется моногенно, а ген, контролирующий его, расположен в хромосоме 3A (Гончаров и др., 2003). Наблюдаемый в нашей работе разброс по выраженности признака «остистость» (см. рис. 3) обусловлен наличием значительного числа генов-модификаторов, контролирующих его выраженность (Sourdille et al., 2002; Wang et al., 2019). Известно, что у некоторых видов пшеницы модификаторы приводят к «частичной остистости» (полустистость и др.) или изменению длины остей (от коротких до очень длинных, превышающих длину колоса).

Анализ формы зубца на колосковой чешуе. Наличие/отсутствие зубца на колосковой чешуе характерно для всех тетраплоидных видов пшеницы, и признак у них не является видоспецифическим. Однако он может иметь разную выраженность у ряда разновидностей. Согласно полученным данным расщепление 175 (зубец есть) к 10 (зубца нет) соответствует гипотезе дигенного наследования признака 15:1 ($\chi^2 = 0.225$). В «Определителе пшеницы» (1980) указано, что как для *T. aethiopicum*, так и *T. carthlicum* характерно наличие зубца, причем у обоих видов форма зубца варьирует от короткой до длинной, от тупой до острой. Однако только у *T. aethiopicum* зубец может быть настолько длинным, что переходит в остевидный придаток.

Анализ опушения колосковой чешуи и наличие на ней плешки. Опушение колосковой чешуи – важный таксономический признак (Goncharov et al., 2007). Оно контролируется у тетраплоидных видов пшениц моногенно – геном *Hg*, локализованным в хромосоме 1AS (Гончаров, 2012). Кроме того, для *T. carthlicum* показано отсутствие сплошного опушения колосковой чешуи, а именно – наличие плешки в ее нижней части (Гандилян, 1972). В связи с разным типом опушения колосковой чешуи для вида *T. carthlicum* опушение с плешкой является видоспецифическим признаком, и для их отличия гену *Hg* нами присвоен символ «С» по названию вида: *Hg^C*. Рассматривая эти признаки, мы не получили достоверных результатов для гипотезы наследования 3:1, поэтому требуется проведение дополнительных исследований, поскольку выраженность затруднена как для визуальной оценки, так и при использовании искусственного интеллекта.

Тем не менее цифровые методы позволили нам оценить разнообразие колосьев по 19 признакам и продемонстрировали гораздо большее их разнообразие у растений F₂, чем в родительских и F₁ гибридов. Это может быть связано с наличием генов-модификаторов (Берсимбаев, Шулембаева, 2005). С исследованными нами видоспецифическими признаками (см. табл. 1), тетраостостью можно связать напрямую лишь один из количественных признаков – площадь остей на изображении (SAA). Остальные 18 признаков характеризуют форму колоса и его размер и не связаны с признаками окраски и колосковой чешуи. Примененный нами анализ смеси гауссовых распределений показал, что по признаку площади остей растения F₂ гибридов демонстрируют расщепление на два класса в пропорции 3:1, в согласии с признаком тетраостости. Сходные эффекты расщепления популяции на классы по распределению

массы зерен описаны у тритикале \times *Triticosecale* Wittm. ex A. Camus. (= син. \times *Triticale* Tscherm.-Seys. ex Müntzing) (Kim et al., 2024). Следует отметить, что тритикале является результатом межродовой гибридизации пшеницы *Triticum* spp. и ржи *Secale cereale* L. Расщепление различных сортов тритикале по массе зерен наблюдалось в разные дни сбора колосьев (2–5 дней после колошения) для различной плотности посева (150–300 кг/га). Однако авторы не проверяли соотношение числа растений в классах по массе зерна. Наша работа демонстрирует, что комбинация методов автоматического фенотипирования, модели смеси гауссовых распределений в принципе может позволить проводить автоматический анализ выделения классов в F₂ гибридов, различающихся по величинам фенотипических признаков, имеющих расщепление в зависимости от модели наследования. Это позволит, в свою очередь, выявлять наличие генов, ассоциированных с видоспецифическими признаками растений.

Заключение

На основании проведенного исследования мы можем утверждать, что «тетраостость» является видоспецифическим признаком только для *T. carthlicum* и может быть эффективно использована как в таксономических целях, так и в экспериментах с применением машинного обучения, равно как и характер остистости для *T. aethiopicum*.

Продолжен поиск алгоритмов для решения задачи автоматизированного разделения фенотипов в гибридных популяциях на классы (Мережко, 2005; Речкин, 2024). Предложенный в настоящей работе метод использования двух гауссовских (нормальных) распределений эффективен для распределения на классы при олигогенном (моно- и дигенном) наследовании признаков.

Список литературы / References

- Афонников Д.А., Генаев М.А., Дорошков А.В., Комышев Е.Г., Пшенникова Т.А. Методы высокопроизводительного фенотипирования растений для массовых селекционно-генетических экспериментов. *Генетика*. 2016;52(7):788-803. doi 10.7868/S001667581607002X
- [Afonnikov D.A., Genaev M.A., Doroshkov A.V., Komyshev E.G., Pshenichnikova T.A. Methods of high-throughput plant phenotyping for large-scale breeding and genetic experiments. *Russ J Genet*. 2016;52(7):688-701. doi 10.1134/S1022795416070024]
- Берсимбаев Р.И., Шулембаева К.К. Цитогенетические исследования мягкой пшеницы в Казахстане. *Информационный вестник ВОВУС*. 2005;9(3):317-323
- [Bersimbaev R.I., Shulembaeva K.K. Cytogenetic studies of common wheat in Kazakhstan. *Informatsionny Vestnik VOGiS*. 2005; 9(3):317-323 (in Russian)]
- Букасов С.М. Система видов картофеля секции *Tuberarium* (Dum.) Buk. рода *Solanum* L. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1971;46(1):3-44
- [Bukasov S.M. Potato species system of section *Tuberarium* (Dum.) Buk. genus *Solanum* L. *Proc Appl Bot Genet Breed*. 1971;46(1):3-44 (in Russian)]
- Гандилян П.А. Спонтанная гибридизация, мутации и вопросы филогении пшеницы. *Генетика*. 1972;8(8):5-19
- [Gandilian P.A. Spontaneous hybridization, mutations, and phylogeny issues in wheat. *Genetika (Moscow)*. 1972;8(8):5-19 (in Russian)]

- Генаев М.А., Комышев Е.Г., Фу Хао, Коваль В.С., Гончаров Н.П., Афонников Д.А. SpikeDroidDB – информационная система для аннотации морфометрических характеристик колоса пшеницы. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2018;22(1):132-140. doi 10.18699/VJ18.340
- [Genaev M.A., Komyshev E.G., Fu Hao, Koval V.S., Goncharov N.P., Afonnikov D.A. SpikeDroidDB: an information system for annotation of morphometric characteristics of wheat spike. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov J Genet Breed*. 2018; 22(1):132-140. doi 10.18699/VJ18.340 (in Russian)]
- Гончаров Н.П. Определитель разновидностей мягкой и твердой пшениц. Новосибирск: СО РАН, 2009
- [Goncharov N.P. Manual book of common and durum wheat. Novosibirsk: RAS SB Publ. House, 2009 (in Russian)]
- Гончаров Н.П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей. Новосибирск: Гео, 2012
- [Goncharov N.P. Comparative genetics of wheat and its relatives. Novosibirsk: Geo Publ., 2012 (in Russian)]
- Гончаров Н.П., Митина Р.Л., Анфилова Н.А. Наследование безостости у тетраплоидных видов пшениц. *Генетика*. 2003;39(4): 565-569
- [Goncharov N.P., Mitina R.L., Anfilova N.A. Inheritance of awnlessness in tetraploid wheat species. *Russ J Genet*. 2003;39(4):463-466. doi 10.1023/A:1023326202320]
- Добровольская О.Б., Дресвянникова А.Е., Бадаева Е.Д., Попова К.И., Травничкова М., Мартинек П. Изучение генетических факторов, определяющих признак «тетраостость» мягкой пшеницы. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2020;24(6): 568-574. doi 10.18699/VJ20.650
- [Dobrovolskaya O.B., Dresvyannikova A.E., Badaeva E.D., Popova K.I., Travnickova M., Martinek P. The study of genetic factors that determine the awned glume trait in bread wheat. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov J Genet Breed*. 2020;24(6):568-574. doi 10.18699/VJ20.650 (in Russian)]
- Дорофеев В.Ф. Культурная флора СССР. Т.1. Пшеница. Л.: Колос, 1979
- [Dorofeev V.F. Cultural flora of the USSR. Vol. 1. Wheat. Leningrad, Kolos, 1979 (in Russian)]
- Жуковский П.М. Критико-систематический обзор видов рода *Aegilops*. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1928;18(1):417-609
- [Zhukovsky P.M. A critical and systematic review of the species of the genus *Aegilops*. *Proc Appl Bot Genet Breed*. 1928;18(1):417-609 (in Russian)]
- Зуев Е.В., Брыкова А.Н., Кудрявцева Е.Ю. Результаты анализа паспортной базы данных «Местные сорта яровой мягкой пшеницы в коллекции ВИР». *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2019;180(1):7-11. doi 10.30901/2227-8834-2019-1-7-11
- [Zuev E.V., Brykova A.N., Kudryavtseva E.Yu. Results of analyzing the passport database 'Spring bread wheat landraces in the VIR collection'. *Proc Appl Bot Genet Breed*. 2019;180(1):7-11. doi 10.30901/2227-8834-2019-1-7-11 (in Russian)]
- Кудрявцев А.М., Попова Т.А. Генетическое сцепление между глиадинкодирующими генами и генами окраски и опушения колоса у яровой твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.). *Генетика*. 1994;30(12):1587-1592
- [Kudryavtsev A.M., Popova T.A. Genetic linkage between gliadin-coding genes and genes for color and pubescence of the ear in spring durum wheat (*Triticum durum* Desf.). *Genetika (Moscow)*. 1994; 30(12):1587-1592 (in Russian)]
- Ляпунова О.А. Внутривидовое разнообразие твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.): унифицированная классификация. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2021;25(3):260-268. doi 10.18699/VJ21.029
- [Lyapunova O.A. Intraspecific diversity of durum wheat (*Triticum durum* Desf.): a unified classification. *Vavilovskii Zhurnal Gene-*
- tiki i Seleksii = Vavilov J Genet Breed*. 2021;25(3):260-268. doi 10.18699/VJ21.029]
- Мережко А.Ф. Использование менделевских принципов в компьютерном анализе наследования варьирующих признаков. В: Экологическая генетика культурных растений. Краснодар: ВНИИ риса, 2005;107-117
- [Merezhko A.F. The use of Mendelian principles in computer analysis of the inheritance of varying traits. In: Ecological genetics of cultivated plants. Krasnodar: All-Russian Research Institute of Rice Publ., 2005;107-117 (in Russian)]
- Мигушова Э.Ф., Жуковский П.М. К познанию пшеницы *T. ispahanicum* Heslot. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1969;39(3):71-90
- [Migushova E.F., Zhukovsky P.M. Towards the knowledge of wheat *T. ispahanicum* Heslot. *Proc Appl Bot Genet Breed*. 1969;39(3): 71-90 (in Russian)]
- Определитель пшеницы (Методические указания) / Сост. В.Ф. Дорофеев, А.А. Филатенко, Э.Ф. Мигушова. Л.: ВИР, 1980.
- [Wheat manual book / Eds V.F. Dorofeev, A.A. Filatenko, E.F. Migushova. Leningrad: VIR, 1980 (in Russian)]
- Прозозин А.Ю., Паулиш А.А., Заварзин Е.А., Приходько А.Ю., Прохосин Н.М., Кручинина Ю.В., Гончаров Н.П., Комышев Е.Г., Генаев М.А. Автоматическое фенотипирование морфологии колоса тетра- и гексаплоидных видов пшеницы методами компьютерного зрения. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2021;25(1):71-81. doi 10.18699/VJ21.009
- [Pronozin A.Yu., Paulish A.A., Zavarzin E.A., Prikhodko A.Yu., Prokoshin N.M., Kruchina Y.V., Goncharov N.P., Komyshev E.G., Genaev M.A. Automatic phenotyping of ear morphology of tetra- and hexaploid wheat species by computer vision methods. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov J Genet Breed*. 2021;25(1): 71-81. doi 10.18699/VJ21.009]
- Речкин Д.В. Анализ расщеплений количественных признаков, основанный на фундаментальных свойствах нормального распределения. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2024;10(4):199-203. doi 10.18699/letvjgb-2024-10-25
- [Rechkin D.V. Analysis of quantitative traits segregation based on fundamental properties of the normal distribution. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Lett Vavilov J Genet Breed*. 2024; 10(4):199-203. doi 10.18699/letvjgb-2024-10-25 (in Russian)]
- Рожков Р.В., Криворученко Р.В., Коваленко И.В. Генетический контроль тетраостости у пшеницы. *Вестник Харьковского национального аграрного университета*. 2014;2(32):70-76
- [Rozhkov R.V., Krivoruchenko R.V., Kovalenko I.V. Genetic control of the awned glume trait in wheat. *Vestnik Khar'kovskogo Natsional'nogo Agrarnogo Universiteta = Herald of the Kharkiv National Agrarian University*. 2014;2(32):70-76 (in Russian)]
- Собко Т.А., Созинов А.А. Генетический контроль морфологических признаков колоса и взаимосвязь аллельной изменчивости маркерных локусов хромосом 1А и 1В озимой мягкой пшеницы. *Цитология и генетика*. 1993;27(5):15-22
- [Sobko T.A., Sozinov A.A. Genetic control of morphological features of the ear and the relationship of allelic variability of marker loci of chromosomes 1A and 1B of winter soft wheat. *Tsitologiya i Genetika = Cytology and Genetics*. 1993;27(5):15-22 (in Russian)]
- Artemenko N.V., Genaev M.A., Epifanov R.U., Komyshev E.G., Kruchina Y.V., Koval V.S., Goncharov N.P., Afonnikov D.A. Image-based classification of wheat spikes by glume pubescence using convolutional neural networks. *Front Plant Sci*. 2024;14:1336192. doi 10.3389/fpls.2023.1336192
- Awada L., Phillips P.W.B., Bodan A.M. The evolution of plant phenomics: global insights, trends, and collaborations (2000-2021). *Front Plant Sci*. 2024;15:1410738. doi 10.3389/fpls.2024.1410738
- Chouhan S.S., Singh U.P., Sharma U., Jain S. Classification of different plant species using deep learning and machine learning algorithms. *Wireless Pers Commun*. 2024;136(4):2275-2298. doi 10.1007/s11277-024-11374-y

- Dolezel J., Greilhuber J., Suda J. Estimation of nuclear DNA content in plants using flow cytometry. *Nat Protoc.* 2007;2(9):2233-2244. doi 10.1038/nprot.2007.310
- Eig A. Monographisch-kritische Übersicht der Gattung *Aegilops*. Repertorium specierum novarum regni vegetabilis. Beihefte, Berlin, 1929
- Genaev M.A., Komyshev E.G., Kruchinina Y.V., Goncharov N.P., Afonnikov D.A., Smirnov N.V. Morphometry of the wheat spike by analyzing 2D images. *Agronomy.* 2019;9(7):390. doi 10.3390/agronomy9070390
- Golovnina K.A., Glushkov S.A., Blinov A.G., Mayorov V.I., Adkison L.R., Goncharov N.P. Molecular phylogeny of the genus *Triticum* L. *Plant Syst Evol.* 2007;264:195-216. doi 10.1007/s00606-006-0478-x
- Goncharov N.P. Genus *Triticum* L. taxonomy: The present and the future. *Plant Syst Evol.* 2011;295(1):1-11. doi 10.1007/s00606-011-0480-9
- Goncharov N.P., Adonina I.G. A new hexaploid wheat species *Triticum aminovii*. *Cereal Res Comm.* 2025;53:2159-2165. doi 10.1007/s42976-025-00677-w
- Goncharov N.P., Bannikova S.V., Kawahara T. Wheat artificial amphiploids involving *Triticum timopheevii* genome: their studies, preservation and reproduction. *Genet Resour Crop Evol.* 2007;54(7):1507-1516. doi 10.1007/s10722-006-9141-1
- Hammer K., Filatenko A.A., Pistrick K. Taxonomic remarks on *Triticum* L. and *×Triticosecale* Wittm. *Genet Resour Crop Evol.* 2011;58:3-10. doi 10.1007/s10722-010-9590-4
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica.* 2001;4(1):1-9
- Haque M.A., Takayama A., Watanabe N., Kuboyama T. Cytological and genetic mapping of the gene for four-awned phenotype in *Triticum carthlicum* Nevski. *Genet Resour Crop Evol.* 2011;58:1087-1093. doi 10.1007/s10722-010-9644-7
- Hawkes J. A revision of the tuber-bearing Solanums. In: Record Scottish Plant Breeding Station. 1963;76-181
- Hodač L., Karbstein K., Tomasello S., Wäldchen J., Bradican J.P., Hörandl E. Geometric morphometric versus genomic patterns in a large polyploid plant species complex. *Biology.* 2023;12(3):418. doi 10.3390/biology12030418
- Kim B.H., Kwon H., Kim W. Deciphering individual triticale grain weight patterns: A gaussian mixture model approach. *PloS One.* 2024;19(11):e0313942. doi 10.1371/journal.pone.0313942
- Komyshev E.G., Genaev M.A., Kruchinina Yu.V., Koval V.S., Goncharov N.P., Afonnikov D.A. Evaluation of the spike diversity of seven hexaploid wheat species and an artificial amphidiploid using a quadrangle model obtained from 2D images. *Plants.* 2024;13(19):2736. doi 10.3390/plants13192736
- Martinek P., Bednar J. Changes of spike morphology (multirow spike – MRS, long glumes – LG) in wheat (*Triticum aestivum* L.) and their importance for breeding. In: Proc. Intern. Conf. “Genetic collections, isogenic and alloplasmic lines”. Novosibirsk, 2001;192-194
- Mulugeta A.K., Sharma D.P., Mesfin A.H. Deep learning for medicinal plant species classification and recognition: a systematic review. *Front Plant Sci.* 2024;14:1286088. doi 10.3389/fpls.2023.1286088
- Ran Z., Xiao X., Zhou L., Yan C., Bai X., Ou J., Li Z. Phenotypic diversity analysis in the Sect. *Tuberculata* (*Camellia* L.) population, an endemic taxon in China. *Plants.* 2024;13(22):3210. doi 10.3390/plants13223210
- Sourdille P., Cadalen T., Gay G., Bernard M. Molecular and physical mapping of genes affecting awning in wheat. *Plant Breeding.* 2002;121(4):320-324. doi 10.1046/j.1439-0523.2002.728336.x
- Tiburtini M., Scrucca L., Peruzzi L. Using Gaussian Mixture Models in plant morphometrics. *Perspect Plant Ecol Evol Syst.* 2025;69:125902. doi 10.1016/j.ppees.2025.125902
- Wang D., Yu K., Jin D., Sun L., Chu J., Wu W., Xin P., Gregová E., Li X., Sun J., Yang W., Zhan K., Zhang A., Liu D. Natural variations in the promoter of Awn Length Inhibitor 1 (ALI-1) are associated with awn elongation and grain length in common wheat. *Plant J.* 2019;101(5):1075-1090. doi 10.1111/tpj.14575

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 24.11.2025. После доработки 22.12.2025. Принята к публикации 22.12.2025.