

Казахский национальный университет имени аль-Фараби

УДК 577.21:633.112.1

На правах рукописи

ЭНУАРБЕК ШЫНАР НҰРЛАНҚЫЗЫ

Идентификация локусов количественных признаков компонентов урожайности твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.) на основе методологии полногеномного анализа ассоциаций

6D070100 – Биотехнология

Диссертация на соискание степени
доктора философии (PhD)

Научный консультант:
Туруспеков Е.К., к.б.н., профессор

Зарубежный научный консультант:
Roberto Tuberosa, PhD, профессор

Республика Казахстан
Алматы, 2021

СОДЕРЖАНИЕ

НОРМАТИВНЫЕ ССЫЛКИ	4
ОПРЕДЕЛЕНИЯ	5
ОБОЗНАЧЕНИЯ И СОКРАЩЕНИЯ	6
ВВЕДЕНИЕ	9
1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	13
1.1 Твердая пшеница (<i>Triticum durum</i> Desf.)	13
1.1.1 Ботаническое и морфологическое описание твердой пшеницы...	15
1.1.2 Происхождение и описание генома твердой пшеницы.....	17
1.1.2.1 Происхождение генома твердой пшеницы.....	17
1.1.2.2 Виды тетраплоидных пшениц.....	18
1.1.2.3 Геном твердой пшеницы.....	20
1.1.3 Урожайность твердой пшеницы и ее компоненты.....	21
1.1.3.1 Твердая пшеница в мире.....	23
1.1.3.2 Твердая пшеница в Казахстане.....	26
1.2 Молекулярные маркеры и их использование в селекции.....	30
1.3 Локусы количественных признаков (QTL).....	32
1.3.1 Картирование локусов количественных признаков.....	32
1.3.2 Методы картирования локусов количественных признаков.....	34
1.3.3 Полногеномный анализ ассоциаций (GWAS).....	37
2 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	40
2.1 Материалы исследований.....	41
2.2 Методы исследований	40
2.2.1 Полевые опыты.....	41
2.2.2 Выделение ДНК.....	42
2.2.3 Генотипирование с использованием SSR-маркеров.....	43
2.2.4 Анализ корреляций по методу Pearson.....	44
2.2.5 Анализ «генотип-среда».....	44
2.2.6 Анализ главных координат.....	44
2.2.7 Ассоциативное картирование.....	44
2.2.8 KASP-маркеры.....	45
3 РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ	46
3.1 Фенотипическое изучение коллекции твердой пшеницы, состоящей из отечественных и зарубежных образцов, в условиях Северо-Казахстанской и Алматинской области.....	46
3.1.1 Фенологическая оценка коллекции твердой пшеницы в двух регионах Казахстана.....	46
3.1.2 Анализ компонентов урожайности коллекции твердой пшеницы, выращенной в двух регионах Казахстана.....	49
3.2 Оценка генетического разнообразия твердой пшеницы с использованием SSR- и SNP-маркеров.....	56

3.2.1	Генотипирование, генетическое разнообразие коллекции твердой пшеницы на основе использования SNP-маркеров.....	56
3.2.2	Генетическое разнообразие коллекции твердой пшеницы с использованием SSR-маркеров	58
3.3	Полногеномный анализ ассоциаций между SNP-маркерами и хозяйственно-ценными признаками твердой пшеницы.....	62
3.3.1	Идентификация QTL признаков адаптивности твердой пшеницы на основе использования метода ассоциативного картирования генов.....	67
3.3.2	Идентификация QTL признаков урожайности твердой пшеницы на основе использования метода ассоциативного картирования генов.....	73
3.4	KASP-маркеры признаков адаптивности и урожайности твердой пшеницы	80
3.4.1	Конвертация идентифицированных SNP-маркеров хозяйственно-ценных признаков тетраплоидной пшеницы в KASP-маркеры	80
3.4.2	Генотипирование сортов и линий твердой пшеницы Казахстана с использованием SNP-маркеров по технологии KASP.....	81
3.4.3	Валидация значимости KASP-маркеров для повышения продуктивности отечественных образцов твердой пшеницы.....	90
	ЗАКЛЮЧЕНИЕ	92
	СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ	94
	ПРИЛОЖЕНИЕ А Список образцов тетраплоидной пшеницы, использованных в исследовании.....	112
	ПРИЛОЖЕНИЕ Б Расположение SNP, ассоциированных с хозяйственно-ценными признаками твердой пшеницы, на хромосомах....	122
	ПРИЛОЖЕНИЕ В Распределение аллелей 29 сортов твердой пшеницы и 15 линий конкурсного сортоиспытания (КСИ) по полиморфным KASP-маркерам.....	125

НОРМАТИВНЫЕ ССЫЛКИ

В настоящей диссертации использованы ссылки на следующие стандарты:
Закон Республики Казахстан «О науке» от 18.02.2011 г. №407-IVЗРК;
ГОСО РК 5.04.034-2011. Государственный общеобразовательный стандарт образования Республики Казахстан. Послевузовское образование. Докторантура. Основные положения (изменения от 23 августа 2012 г. №1080);
ГОСТ 7.1-2003. Библиографическая запись. Библиографическое описание. Общие требования и правила составления.

ОПРЕДЕЛЕНИЯ

В настоящей диссертации применяются следующие термины с соответствующими определениями:

Ассоциативное картирование	– биоинформационный инструмент для идентификации геномных вариаций, связанных с количественными признаками
Ген	– участок молекулы ДНК, кодирующий синтез белка (-ов), детерминирующий (-ие) определенный признак
Генотип	– совокупность аллелей гена или группы генов, контролирующей какой-либо признак
ДНК-маркер	– генетический маркер (конкретный ген или последовательность ДНК)
Локус	– местоположение определённого гена на генетической карте хромосомы
Локусы количественных признаков	– локусы, наследование которых детерминируется комбинированным эффектом многих генов (полигенов)
Неравновесное сцепление	– существование корреляции между полиморфизмами, неслучайная ассоциация аллелей в разных локусах
Пирамидирование аллелей	– процесс объединения в одном генотипе нескольких желательных аллелей
Плейотропия	– способность одного гена воздействовать на несколько признаков
Полигены	– совокупность генов, отвечающих за развитие одного количественного признака
Полиморфизм	– разнообразие популяций по признакам или маркерам генетической природы
Полногеномный анализ ассоциаций	– исследование ассоциаций между геномными вариантами и фенотипическими признаками
Сорт	– совокупность растений, созданная в результате селекционной работы и обладающая ценными биологическими и хозяйственными свойствами, передающимися по наследству
Фенотип	– совокупность всех признаков и свойств организма, которые выявляются в процессе индивидуального развития в конкретных условиях и являются результатом взаимодействия генотипа с комплексом факторов внутренней и внешней среды

ОБОЗНАЧЕНИЯ И СОКРАЩЕНИЯ

AAFC SPARC	– (<i>Agriculture and Agri-Food Canada Semiarid Prairie Agriculture Research Centre</i>) – Сельскохозяйственный и агропродовольственный канадский научно-исследовательский центр полузасушливых прерий
ANOVA	– (<i>Analysis of variances</i>) – дисперсионный анализ
CIMMYT	– (<i>Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo</i>) – Международный центр улучшения кукурузы и пшеницы (Мексика)
CAPS	– (<i>Cleaved Amplified Polymorphic Sequences</i>) – полиморфизм рестрикционных фрагментов амплифицированной ДНК
CIM	– (<i>composite interval mapping</i>) составное интервальное картирование
cM	– (сантиморган) единица измерения генетической сцепленности между полиморфными фрагментами генома, которая определена как дистанция, на которой вероятность рекомбинации генов в мейозе составляет 1 %.
Co.S.E.Me.	– (<i>Compagnia Sementi Elette Meridionali S.R.L.</i>) – семеноводческая компания Италии (г. Фоджа)
CO.NA.SE.	– (<i>Consorzio Nazionale Sementi</i>) – Национальный семеноводческий консорциум (Италия)
CREA	– (<i>Consiglio per la ricerca in agricoltura e l'analisi dell'economia agraria</i>) – Совет по аграрным исследованиям и анализу экономики сельского хозяйства (Италия, г. Рим)
CRA-CER	– (<i>Centro di ricerca per la cerealicoltura</i>) – Научно-исследовательский центр зерновых культур (Италия, г. Фоджа)
DArT	– (<i>Diversity array technology</i>) – ДНК-чиповой метод исследования генетического полиморфизма
ENSE	– (<i>Ente Nazionale Sementi elette</i>) – Национальный государственный семеноводческий орган, отвечающий за контроль производства и сбыта сертифицированных семян (Италия)
ENEA	– (<i>Agenzia nazionale per le nuove tecnologie, l'energia e lo sviluppo economico sostenibile</i>) – государственный орган, нацеленный на исследования, технологические инновации и предоставление передовых услуг предприятиям, государственному управлению и гражданам в секторах энергетики, окружающей среды и устойчивого экономического развития (Италия)
FAM	– (<i>Carboxyfluorescein</i>) – флуоресцентная метка, вводимая в олигонуклеотиды, с поглощением 492 нм и флуоресценцией при 520 нм

ОБОЗНАЧЕНИЯ И СОКРАЩЕНИЯ

FRET	– (<i>Fluorescence resonance energy transfer</i>) – перенос энергии электронного возбуждения, происходящий между двумя флуорофорами (донорной и акцепторной молекулами), когда они находятся на малом расстоянии (менее 10 нм)
GGE	– (Генотип (G) плюс генотип-средовое (GE) взаимодействие) – анализ формирования одним и тем же генотипом разных фенотипов в различных средах
GEVES	– (<i>Groupe d' Etude et de controle des Varie' te' s et des Semences</i>) – Французская организация изучения и контроля сортов и семян
GLM	– (<i>Generalized linear model</i>) статистическая модель, оценивающая взаимосвязи между зависимой переменной и набором независимых переменных
GWAS	– (<i>Genome Wide Association Study</i>) метод полногеномного поиска ассоциаций, позволяющий выявить связь между геномными вариантами и фенотипическими проявлениями
ICARDA	– (<i>International Center for Agricultural Research in the Dry Areas</i>) – Международный центр исследований сельского хозяйства в засушливых районах
INIA	– (<i>Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias</i>) – Национальный институт сельскохозяйственных исследований (INIA) (Испания)
INRA	– (<i>Institut national de la Recherche Agronomique</i>) – Национальный институт сельскохозяйственных исследований (Франция)
INRAT	– (<i>Institut National de Recherche Agronomique de Tunis</i>) – Институт агрономических исследований Туниса
IRTA	– (<i>L'Institut de Recerca i Tecnologia Agroalimentàries</i>) – Институт агропродовольственных исследований и технологий (Испания)
ISEA	– итальянская компания по производству зерновых культур
JIC	– (<i>John Innes Centre</i>) – исследовательский центр, предметом изучения которого являются растения и бактерии (Великобритания)
HEX	– (<i>Hexachlorofluorescein</i>) – флуоресцентная метка, вводимая в олигонуклеотиды, с поглощением 535 нм и флуоресценцией при 556 нм
KASP	– (<i>KBiosciences competitive allele specific PCR</i>) – конкурентная аллель-специфическая полимеразная цепная реакция
MLM	– (<i>mixed linear model</i>) – статистическая многоуровневая модель, имеющая вложенную или иерархическую структуру

ОБОЗНАЧЕНИЯ И СОКРАЩЕНИЯ

NCBI	– (<i>National Center for Biotechnology Information</i>) – Национальный Центр по биотехнологической информации (США)
NDSU	– (<i>North Dakota State University</i>) – Государственный университет Северной Дакоты (США)
NSW DPI	– (<i>The New South Wales Department of Primary Industries</i>) – агентство правительства Нового Южного Уэльса (Австралия), отвечающее за управление и развитие сельского хозяйства, рыболовства, аквакультуры, лесного хозяйства и биобезопасности
PCoA	– (<i>Principal Coordinate Analysis</i>) – анализ главных координат, подбор системы координат, которая позволяет описать многомерные данные меньшим количеством переменных
RAGT 2N	– (<i>Rouergue, Auvergne, Gevaudan, Tarnais</i>) – два взаимодополняющих предприятия, предоставляющие инновационные решения для фермеров: RAGT Semences и RAGT Plateau Central (Франция)
SIM	– (<i>simple interval mapping</i>) интервальное картирование
S.I.S.	– (<i>Società Italiana Sementi S.p.A.</i>) – семеноводческая компания Италии (г. Болонья)
SNP	– (<i>Single Nucleotide Polymorphism</i>) – полиморфизм по единичному нуклеотиду
SPB	– (<i>Società Produttori Sementi S.p.A.</i>) – итальянская компания по производству семян в Италии (г. Болонья)
SSR	– (<i>Simple Sequence Repeats</i>) – простые повторяющиеся последовательности
QTL	– (<i>Quantitative Trait Loci</i>) – локусы количественных признаков
UPOV	– (<i>Union pour la Protection des Obtentions Vegetales</i>) – межправительственная организация, занимающаяся охраной сортов растений правом интеллектуальной собственности
WPB	– (<i>Western Plant Breeder</i>) – предприятие, занимающееся разработкой и распространением улучшенных сортов зерновых культур (США)
КазНИИЗиР	– Казахский научно-исследовательский институт земледелия и растениеводства
СХОС	– Сельско-хозяйственная опытная станция
МСХ РК	– Министерство сельского хозяйства Республики Казахстан
НИИ	– Научно-исследовательский институт
НИИСХ	– Научно-исследовательский институт сельского хозяйства
НПЦ	– Научно-производственный центр

ВВЕДЕНИЕ

Общая характеристика диссертационного исследования. Работа посвящена идентификации локусов количественных признаков компонентов урожайности твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.) с использованием методологии полногеномного поиска ассоциаций.

Актуальность исследования. Твердая пшеница (*Triticum durum* Desf.) является одной из важных зерновых культур в мире и Казахстане [1]. Стабильное увеличение производства высококачественного зерна твердой пшеницы, являющейся стратегической и экспортной зерновой культурой, является одним из важных направлений для обеспечения продовольственной безопасности как в мире, так и внутри страны [2]. Распространение современных знаний и использование новых технологий в генетике и селекции является важным фактором успеха внедрения результатов научных исследований в прикладную науку. Мировой опыт внедрения молекулярно-генетических технологий в селекцию является положительным примером для Казахстана, что позволяет значительно ускорить и модернизировать селекционный процесс для создания высокопродуктивных и качественных сортов. В связи с этим, весьма актуальным является изучение генетических ресурсов твердой пшеницы Казахстана и зарубежной коллекции с использованием как традиционных методов селекции, так и современных методологий молекулярной генетики, геномики и маркер-опосредованной селекции.

Объекты исследования: 300 сортов и линий твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.) различного происхождения.

Предмет исследования. Анализ ассоциаций «маркер-признак» на основе использования SNP-маркеров, связанных с хозяйственно-ценными признаками адаптивности и урожайности твердой пшеницы.

Цель исследования. Идентификация локусов количественных признаков (QTL, *quantitative trait loci*), связанных с адаптивностью и компонентами урожайности твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.), на основе использования фенотипических данных, генотипирования высокой плотности изучаемой коллекции и метода ассоциативного картирования генов.

Задачи исследования:

1. Фенотипическое изучение коллекции твердой пшеницы, состоящей из 300 отечественных и зарубежных сортов и линий, в условиях Северо-Казахстанской и Алматинской области Казахстана.
2. Оценка генетического разнообразия коллекции твердой пшеницы на основе использования SSR- и SNP-маркеров.
3. Идентификация QTL хозяйственно-ценных признаков твердой пшеницы на основе использования метода ассоциативного картирования генов.
4. Создание KASP-маркеров с использованием идентифицированных SNP-маркеров хозяйственно-ценных признаков твердой пшеницы.

Методы исследования. Молекулярно-генетические работы проводились с использованием соответствующей материально-технической базы и методологий. Для генотипирования твердой пшеницы использованы

современные классы ДНК-маркеров – SSR, SNP и KASP (*KBiosciences competitive allele specific PCR*) [3], методы выделения [4] и очистки ДНК, полимеразной цепной реакции (ПЦР) с использованием термоамплификатора "Veriti" (Applied Biosystems, США), электрофореза в полиакриламидном геле (ПААГ). Продукты ПЦР разделяли электрофоретически в 6 % ПААГ геле. Результаты электрофореза документированы с использованием гель-документирующей системы от компании Bio-Rad (США). Агротехнологические работы проведены в рамках комплексных исследований с Северо-Казахстанской СХОС МСХ РК (Северо-Казахстанская область) и КазНИИЗиР МСХ РК (Алматинская область). Поиск QTL осуществлен на основе использования метода ассоциативного картирования генов (GWAS) [5, 6]. Для полногеномного поиска ассоциаций использованы статистические программы TASSEL 5.0 [7] и GAPIT R [8]. Анализ структуры популяций осуществляли с использованием программы STRUCTURE 2.3.4 [9]. Для статистической обработки полученных данных использованы коммерческие лицензионные пакеты программ – GenStat (VSN International, 2020) и GraphPad (версия 8.0.0, Сан-Диего, Калифорния, США). В ходе выполнения диссертационной работы проводилось активное сотрудничество с коллегами из Bologna University (г. Болонья, Италия) и Research Centre for Cereal and Industrial Crops (г. Фоджа, Италия). В 2015 году PhD-соискателем осуществлена научная стажировка по теме исследований в Research Centre for Cereal and Industrial Crops, в 2019 году – в Bologna University, в лабораторию зарубежного научного консультанта.

Научная новизна исследования заключается в идентификации новых информативных ДНК-маркеров, связанных с адаптивностью и компонентами урожайности твердой пшеницы на основе использования современных геномных технологий, направленных на повышение эффективности селекционных исследований в Казахстане. Впервые на основе использования полногеномного анализа ассоциаций (ПГАА или GWAS – genome-wide association study), идентифицированы QTL, связанные с урожайностью твердой пшеницы, в условиях севера и юго-востока Казахстана. Идентифицированы 32 QTL, не встречавшиеся ранее в исследованиях твердой пшеницы, среди которых 8 локусов для признаков адаптивности (время колошения, высота растения) и 24 локуса компонентов урожайности (длина колоса, количество продуктивных колосьев, масса 1000 зерен). На основе результатов GWAS, разработаны KASP-маркеры, контролирующие компоненты урожайности твердой пшеницы в условиях юго-востока и севера Казахстана.

Практическая значимость исследования связана с усилением отечественных селекционных программ по повышению урожайности твердой пшеницы, на основе использования новых геномных технологий. В частности, для селекционных организаций страны отобраны ценные зарубежные перспективные сорта и линии с высоким уровнем урожайности, предложены новые информативные ДНК-маркеры для экспресс-анализа потенциала урожайности сортов и линий твердой пшеницы на ранних стадиях отбора ценного селекционного материала. Выделено 30 перспективных сортов и линий твердой пшеницы. Созданы ДНК-паспорта коммерческих сортов и перспективных линий

твердой пшеницы Казахстана с использованием двух классов ДНК-маркеров – SSR и KASP, связанных с показателями адаптивности и урожайности пшеницы.

Теоретическая значимость данного исследования заключается в том, что выявлены QTL, связанные с повышением урожайности твердой пшеницы в условиях Казахстана. Анализ отечественной и зарубежной литературы показал, что ранее в Казахстане не проводились аналогичные работы на молекулярно-генетическом уровне по изучению генетики твердой пшеницы, включая GWAS. Перспективность фундаментального характера состоит в подготовке важной платформы для выработки новых стратегий по усилению эффективности селекционного процесса твердой пшеницы, в том числе маркер-ориентированной селекции, направленной на создание новых конкурентоспособных сортов.

Основные положения диссертации, выносимые на защиту:

1. Экологически испытанные в северном и юго-восточном регионах Казахстана сорта и линии мировой коллекции твердой пшеницы, ранжированные по признакам адаптивности и урожайности, являются ценными источниками для селекционных программ Казахстана.

2. Идентифицированные в результате полногеномного анализа ассоциаций (GWAS) 59 локусов количественных признаков (QTL), ассоциированы с 5 важными показателями адаптивности и урожайности твердой пшеницы (время колошения, высота растения, длина колоса, количество продуктивных колосьев, масса 1000 зерен) при использовании 16425 SNP-маркеров, в условиях двух зон выращивания – в северном и юго-восточном зерносеющих регионах Казахстана.

3. Среди идентифицированных QTL 32 локуса являются предположительно новыми, статистически достоверно связанными с хозяйственно-ценными признаками твердой пшеницы в Казахстане.

4. Генетические паспорта перспективных сортов и линий твердой пшеницы Казахстана по SSR- и SNP-маркерам могут быть использованы для идентификации ценных генотипов и в маркер-опосредованной селекции твердой пшеницы.

5. Создан набор KASP-маркеров, ассоциированных с хозяйственно-ценными признаками, как способ идентификации селекционно-ценных линий твердой пшеницы (*T. durum* Desf.).

Связь с планом основных научных работ. Диссертация выполнялась в рамках проекта: «Картирование QTL хозяйственно-ценных признаков твердой пшеницы *Triticum durum* Desf. на основе полногеномных исследований ассоциаций» (Номер государственной регистрации: 0118PK00250, 2018-2020 гг.) по бюджетной программе МОН РК 217 «Развитие науки», подпрограммы 102 «Грантовое финансирование научных исследований» на 2018-2020 гг. Приоритет: 4. Наука о жизни и здоровье. Подприоритет: 4.1 Фундаментальные и прикладные исследования в области биологии. – Физиологические, биохимические и молекулярно-генетические механизмы жизнедеятельности растений, животных и человека, их адаптации к биотическим и абиотическим факторам среды обитания.

Апробация работы. Результаты исследований были доложены и

опубликованы на международных научно-практических конференциях: «Биотехнология в растениеводстве, животноводстве и ветеринарии» (Россия, 2018 г.), «From Seed to Pasta» (Италия, 2018 г.), международный конгресс «VII Съезд Вавиловского общества генетиков и селекционеров, посвященный 100-летию кафедры генетики СПбГУ, и ассоциированные симпозиумы» (Россия, 2019 г.), «VI Международные Фарабиевские чтения» (Казахстан, 2019 г.). Основные результаты диссертации ежегодно заслушивались на научно-техническом совете факультета «Биология и биотехнология», на заседаниях кафедры «Биотехнология» КазНУ им. аль-Фараби, научных семинарах лаборатории молекулярной генетики и Ученом Совете РГП на ПХВ «Институт биологии и биотехнологии растений». Результаты диссертационной работы включены в Отчет о научно-исследовательской работе по проекту AP055131328 (2018, 2019, 2020 гг.).

Публикации. Основное содержание диссертации отражено в 11 печатных работах, включая 2 статьи в изданиях, индексируемых в базах данных Web of Science или Scopus с ненулевым импакт-фактором; 1 кратком сообщении, входящим в базу данных Scopus; 2 статьях в республиканских научных журналах, включенных в перечень КОКСОН МОН РК, 1 патенте (полезная модель), 5 тезисах в материалах международных конференций, проведенных в дальнем зарубежье (Италия), ближнем зарубежье (Россия) и Республике Казахстан.

Личный вклад докторанта в подготовку каждой публикации заключался в сборе данных о предмете исследования, выполнении основного объема теоретических и экспериментальных исследований, включая анализ, интерпретацию и оформление полученных результатов, подготовке рукописей публикаций.

Объем и структура диссертации. Диссертация изложена на 111 страницах и состоит из обозначений и сокращений, введения, обзора литературы, материалов и методов, результатов и обсуждений, заключения, списка использованных источников из 248 наименований. Содержит 33 таблицы, 30 рисунков, 3 приложения.

1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Твердая пшеница (*Triticum durum* Desf.)

Твердая пшеница – *Triticum turgidum* L. подвид *turgidum* разновидность *durum* (Desf.) – имеет большое народно-хозяйственное значение, так как используется в макаронном и крупяном производстве [10]. Зерно твердой пшеницы богато клейковиной (белковое вещество, образующее липкую массу, при набухании в воде), которая связывает тесто и удерживает в нем пузырьки углекислого газа. Крахмал, содержащийся в *T. durum*, не разрушается при размоле, имеет кристаллическую форму [11]. Изделия, изготовленные из твердой пшеницы, имеют следующие маркировки: «пшеница твердых сортов», «*semolina di grano duro*», «*durum*» [12].

Калорийность 100 г зерна твердой пшеницы составляет 339 кКал [13]. Помимо белков, углеводов, жиров, зольных элементов (рисунок 1), в зерне содержатся ферменты и витамины. Содержание витаминов в зерне твердой пшеницы (на 100 г): витамин РР (никотиновая кислота) – 6,7 мг, витамин В1 (тиамин) – 0,419 мг; В2 (рибофлавин) – 0,121 мг; В5 (пантотеновая кислота) – 0,935 мг; В6 (пиридоксин) – 0,419 мг; В9 (фолиевая кислота) – 43 мкг.

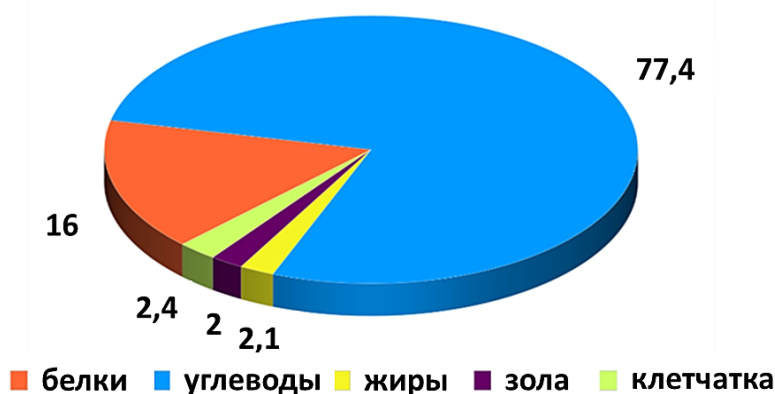


Рисунок 1 – Химический состав (в %) зерна твердой пшеницы [11]

В 100 г зерна твердой пшеницы содержится до 0,5 мг каротиноидных пигментов, которые почти полностью отсутствуют в мягкой пшенице, и в очень небольшом количестве (менее 0,2 мг) содержатся в мягкой стекловидной пшенице [14]. Каротиноиды обладают провитаминными (β -каротин является предшественником витамина А) и антиоксидантными свойствами [15], и придают зерну и макаронным изделиям привлекательный янтарно-желтый цвет [16].

Посевные площади, занимаемые твердой пшеницей в мире, варьируют в пределах 12-17 млн га при средней урожайности 3,8 т/га и мировом производстве 37-40 млн т [17, 18]. Основными мировыми производителями твердой пшеницы являются страны Северной Америки (Канада – 5,0-7,8 млн т ежегодно, США – 1,5-2,8 млн т, Мексика – 2,0 млн т), Европейского Союза (8,5-9,8 млн т, в том числе Италия (4 млн т), Турция (4,0 млн т), Северной Африки (Марокко – 2,0 млн т, Алжир – 2,0 млн т, Тунис – 1,0 млн т), Казахстан (2,2 млн т) (рисунок 2) [19].



Рисунок 2 – Основные производители твердой пшеницы [19]

Твердая пшеница – ценная экспортная культура. Экспорт преимущественно осуществляется основными странами-производителями из Северной Америки (Канада – около 5 млн т ежегодно, Мексика – 1,0 млн т, США – 0,6 млн т), а также странами Европейского Союза (1,0 млн т). Основными импортерами являются страны Северной Африки (Алжир – 1,7 млн т, Марокко и Тунис – по 0,8 млн т), а также страны Европейского Союза – 2,0 млн т. Таким образом, ежегодная торговля зерном твердой пшеницы составляет 8-9 млн т [19, с. 67]. Италия импортирует 20 % потребляемой твердой пшеницы, половина которой поступает из Канады и США. Импорт твердой пшеницы в Италию связан с недостатком объема собственного производства, и потребностью в высококачественной твердой пшенице (*T. durum*) [20, 21].

Массовое производство твердой пшеницы возможно лишь в странах, отличающихся засушливым жарким летом и низким уровнем осадков [22]. Казахстан – одна из них, наряду с отдельными регионами США, Канады и России. Средняя урожайность в последние годы растет и варьирует от 1,2 до 1,9 т/га и более в условиях использования интенсивной технологии возделывания в относительно благоприятных условиях [23].

Твердая пшеница в Казахстане, несмотря на небольшие посевные площади (350-600 тыс. га), составляющие всего 5-6 % от общей площади посева яровой пшеницы, является одной из основных зерновых культур. В 2020 году посевная площадь под твердую пшеницу в Казахстане составила 378 тыс. га, а производство оценивалось на уровне 472 тыс. т [24]. Основные зоны возделывания твердой пшеницы (80 %) в соответствии с подходящими природно-климатическими условиями размещены в Северном Казахстане – Костанайской, Акмолинской и Северо-Казахстанской областях [11, с. 14]. Также она возделывается в Карагандинской и Актюбинской области. Основными производителями являются Агрохолдинги со средней площадью под твердой пшеницей – около 10-20 тыс. га и агрохозяйства с площадью посева 2-4 тыс. га [23].

Экспорт твердой пшеницы из Казахстана составляет 385 тыс. т. Основным покупателем твердой пшеницы является Россия – 24 % от общего объема экспорта, далее следуют Турция – 23 %, Италия – 22 %, Китай – 9 %, Тунис – 5 % [25].

Зерносеющие регионы Казахстана нуждаются в экологически приспособленных сортах яровой твердой пшеницы – стабильно продуктивных по годам, имеющих хорошие и отличные технологические качества зерна, муки и макарон, а также устойчивых к основным патогенам пшеницы [26]. В настоящее время, из-за недостатка качественного зерна твердой пшеницы, 3/4 макарон и круп изготавливают из зерна мягкой пшеницы, соответственно теряются питательные и вкусовые качества [27]. Перспективы развития данного сегмента в Республике Казахстан огромны, что связано как с повышенным интересом западных импортеров, так и с развитием собственного производства макаронных изделий [28].

К факторам получения качественного зерна твердой пшеницы относятся [23]:

- Генетика – наследственность и изменчивость признаков;
- Внешние условия – воздействие природных факторов, при которых происходит рост и развитие растений, а также условия хранения и использования;
- Воздействие человека – комплекс агротехнических, агрохимических, механических, биологических мер, которые зависят от человека на всех этапах.

Ведущие центры по изучению генетики и селекции генетических ресурсов твердой пшеницы сосредоточены, главным образом, в странах Европейского Союза и Северной Америки, а также в международных организациях, таких как CIMMYT, ICARDA, IRTA и других [22, с. 3].

1.1.1 Ботаническое и морфологическое описание твердой пшеницы

Твердая пшеница относится к царству Растения (Plantae), типу Сосудистые растения (Tracheophyta), классу Лилиевые или Однодольные (Liliopsida), порядку Мятликовых (Poales), семейству Злаки (Poaceae), роду Пшеница (*Triticum* L.), виду *Triticum turgidum* L., подвиду Пшеница твердая (*Triticum turgidum* subsp. *durum* (Desf.) Husn [29]. Впервые твердую пшеницу как отдельный самостоятельный вид *Triticum durum* описал французский ботаник R.L. Desfontaines, исследуя флору Алжира и Туниса [30].

Твердая пшеница – это травянистое, злаковое и самоопыляемое растение [22, с. 1]. Яровая твердая пшеница получила большее распространение, в то время как озимые сорта возделываются в регионах, где наблюдаются мягкие зимы (южные районы России, лесостепи Украины, Закавказье, Средняя Азия) [31].

Стебель – соломина, разделенная узлами на несколько междоузлий. Стебли прямостоячие, выполненные под колосом. В зависимости от сорта пшеницы, стебли могут достигать 1,5 м в высоту. Ости грубые, параллельны колосовому стержню. Безостые формы встречаются реже [32].

Листья плоские, с параллельным жилкованием, голые или сверху коротковолосистые, шириной до 20 мм. На границе между влагалищем листа и пластинкой находятся три выроста – пленчатый «язычок», и два охватывающих стебель пальцевидных «ушка». Листорасположение – очередное, двурядное. Неопушенные листья обладают ярко-зеленой окраской [11, с. 20].

Соцветием твердой пшеницы является сложный колос (длина от 3 до 17 см). Форма колоса – призматическая. Колосья плотные, квадратные или с боковой стороны шире, чем с лицевой [33]. Колоски достигают 17 мм в длину. Имеются 2 колосковые чешуи и от 1 до 5 цветков, каждый из которых заключен в 2 цветковые чешуи. У остистых колосьев наружная чешуя переходит в ость. Длина цветочных и колосковых чешуй почти одинакова. Они имеют короткий зубец и хорошо развитый киль. Колосковые чешуи составляют в длину 6-15 мм, продолговатой или яйцевидной формы, кожистые, иногда перепончатые, вздутые, неравносторонние, голые или коротковолосистые, с жилками [31, с. 35].

Цветок состоит из завязи с семяпочкой, 2 перистых рылец и 3 тычинок [31, с. 11]. Цветки, находящиеся наверху колоса, часто имеют недоразвитые пестики или цветочные чешуйки. Каждый цветок защищен более крупной и толстой нижней и тонкой верхней цветковыми чешуями. У остистых сортов нижняя цветковая чешуя оканчивается остью, соединяющейся с наружной цветковой чешуей. Нижняя цветковая чешуя на спинке выпуклая, часто ладьеобразная. Верхние цветковые чешуи короче нижних. Имеются две цветковые пленки, цельные, реснитчатые по краю [31, с. 39].

Плод – зерновка, длиной 5-10 мм, продолговатая, сдавленная с боков, ребристая, с глубокой бороздкой. Зерно твердое, стекловидное [31, с. 11]. Окраска зерна варьирует от бурого до желтого, от фиолетового до красного [34].

Корневая система у растения мочковатая, развивается в верхнем слое почвы, отдельные корни проникают на глубину до 180 см [31, с. 8].

Разделяют 121 ботаническую разновидность твердой пшеницы по окраске зерна, колоса, остей и опушенности чешуй [35]. Отделом генетических ресурсов пшеницы ВИР предложена унифицированная классификация 16 разновидностей твердой пшеницы (таблица 1) [36].

Таблица 1 – Разновидности твердой пшеницы [36]

Разновидность	Опушенность колосковых чешуй	Окраска зерна	Окраска колосковой чешуи	Окраска остей
<i>leucurum</i> (Alef.) Koern.	Неопушенная	Белая	Белая	Белая
<i>leucomelan</i> (Alef.) Koern.	Неопушенная	Белая	Белая	Черная
<i>hordeiforme</i> (Host.) Koern.	Неопушенная	Белая	Красная	Красная
<i>erythromelan</i> Koern.	Неопушенная	Белая	Красная	Черная
<i>affine</i> Koern.	Неопушенная	Красная	Белая	Белая
<i>reichenbachii</i> Koern.	Неопушенная	Красная	Белая	Черная
<i>murciense</i> Koern.	Неопушенная	Красная	Красная	Красная
<i>pseudoalexandrinum</i> Flaksb.	Неопушенная	Красная	Красная	Черная
<i>valenciae</i> Koern.	Опушенная	Белая	Белая	Белая
<i>melanopus</i> (Alef.) Koern.	Опушенная	Белая	Белая	Черная
<i>italicum</i> (Alef.) Koern.	Опушенная	Белая	Красная	Красная
<i>apulicum</i> Koern.	Опушенная	Белая	Красная	Черная
<i>durum</i>	Опушенная	Красная	Белая	Белая
<i>africanum</i> Koern.	Опушенная	Красная	Белая	Черная
<i>aegyptiacum</i> Koern.	Опушенная	Красная	Красная	Красная
<i>niloticum</i> Koern.	Опушенная	Красная	Красная	Черная

Твердая пшеница легко отличается морфологически от мягкой пшеницы (*T. aestivum* L.) по колосу – отсутствию вдавленности у основания колосковой чешуи, плотности, длинным остям [31, с. 33].

1.1.2 Происхождение и описание генома твердой пшеницы

1.1.2.1 Происхождение генома твердой пшеницы

Предком твердой пшеницы (*Triticum turgidum* L. ssp. *durum* (Desf.) Husn.) является дикая пшеница – *Triticum turgidum* ssp. *dicoccoides* (Körn. ex Asch. & Graebn.) Thell. Этот тетраплоид, в свою очередь, возник на Ближнем Востоке (регион Плодородного полумесяца: Иордания, Ливия, западная Сирия, юго-восточная Турция, Ирак, западная часть Ирана) в результате гибридизации диплоидного вида *Triticum urartu* Thum. ex Gandil. (донор А-генома) и неидентифицированного диплоида *Aegilops* (донор В-генома), ближайшим современным родственником которого является *Aegilops speltoides* Tausch [37]. *T. dicoccoides* характеризуется ломкостью колосового стержня и пленчатостью, что затрудняет сбор урожая и обмолот зерна. В настоящее время, *Triticum dicoccoides* растет в незначительном количестве в регионе Плодородного полумесяца [38].

Постепенно, в ходе доместикации, этот вид приобрел крепкий колос – *Triticum dicoccum* (Schrank ex Schübl.) Thell., широко известный как культивируемый эммер, который считается первым культивируемым тетраплоидом (возник в эпоху неолита, около 10000 лет до н.э.). Эммер трудно обмолачивается, является пленчатым видом, однако урожай его легче собирается по сравнению с *T. dicoccoides*, вследствие меньшей выраженности признака ломкоколосости. Впоследствии, этот вид распространился с Ближнего Востока в различные европейские, африканские и азиатские регионы. Археологические свидетельства показали, что эммер попал из Ближнего Востока (центр) в Британию (на запад) около 3500 г. до н. э. и на Индийский субконтинент (на восток), около 5000 лет до н. э. В настоящее время он культивируется в небольших масштабах в Эфиопии, Индии, Иране, Италии, Испании, Восточной Турции и на Балканах [22, с. 1].

Дальнейшая селекция от *Triticum dicoccum* привела к закреплению мутаций, ответственных за утрату пленчатого покрытия зерна и появлению голозерных форм. Считается, что это изменение произошло приблизительно около 7000-5000 лет до н. э. Доместикация также повлияла на другие признаки, такие как размер семян. Твердая пшеница (*Triticum durum*) возникла от *Triticum dicoccum* в результате мутации [38, с. 3]. Первое археологическое появление современной твердой пшеницы было зафиксировано в Египте в греко-римский период (332 г. до н. э. – 395 г. н. э.). Твердая пшеница оказалась в Восточном Средиземноморье, и к 2300 году до н. э. стала одной из основных культур в этом регионе. Постепенно, твердая пшеница вытеснила эммер в культивировании и распространилась в другие части света, став пищевой культурой в средиземноморской Европе, нескольких североафриканских и ближневосточных странах, а также Индийском субконтиненте [22, с. 1].

Гибридизация *Triticum dicoccum* с *Aegilops tauschii* (донор D-генома) привела

к появлению гексаплоидной мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L. subsp. *aestivum*, геном AABBDD). Следовательно, твердая и мягкая пшеница имеют общие геномы А и В и долгую эволюционную историю, пути которой разошлись только ~ 8000–10000 лет назад. Присутствие генома D в гексаплоидной пшенице, помимо дополнительных копий генов, также определяет новые и сложные взаимодействия между тремя геномами [39]. Исследования с синтетической гексаплоидной пшеницей показали, что взаимодействия, возникающие при добавлении генома D к геномам А и В, могут приводить к фенотипическим особенностям, которые не проявляются у родителей AABB и DD, и приводят к более широкой адаптации и высокой урожайности [40]. Например, гексаплоидная пшеница проявляла более высокую устойчивость к дефициту азота по сравнению с родительскими линиями (AABB и DD) [41]. Твердая и мягкая пшеница также различаются по твердозерности зерна. Твердозерность пшеницы зависит от аллелей генов *Pina* и *Pinb* белков пуриноидинов локуса *Ha* (*Hardness*) на хромосоме 5D. Доминантные аллели данных генов приводят к формированию мягкого мучнистого эндосперма. Мутации генов в локусе *Ha* приводят к нарушению синтеза пуриноидинов, вследствие чего крахмальные зерна слипаются, образуя стеклообразную структуру. У тетраплоидного предка в хромосомах 5А и 5В произошли делеции генов *Pina* и *Pinb* в гомеоаллельных локусах, что привело к высокой твердозерности твердой пшеницы. Селекционный процесс привел к появлению у мягкой пшеницы рецессивных аллелей генов *Pina* и *Pinb*, в том числе нуль-аллелей. Среди сортов мягкой пшеницы можно наблюдать вариацию структуры эндосперма – от мягкого мучнистого до твердого стекловидного [42].

Адаптация твердой пшеницы к различным климатическим условиям привела к развитию местных сортов (ландрасы) [43]. Ландрас – традиционный сорт с высокой устойчивостью к абиотическим и биотическим стрессам, что приводит к высокой стабильности урожая [44]. Из ландрасов методами традиционной и современной селекции были получены современные коммерческие сорта.

1.1.2.2 Виды тетраплоидных пшениц

Тетраплоидные виды пшеницы *Triticum turgidum* L. подвид *turgidum*, *Triticum turgidum* L. подвид *turanicum* (Jakubz.) Á. Löve & D. Löve, *Triticum turgidum* L. подвид *polonicum* (L.) Thell., *Triticum turgidum* L. подвид ssp. *carthlicum* (Nevski) Á. Löve & D. Löve, *Triticum turgidum* подвид *dicoccum* (Shrank ex Schübler) Thell. используются как пищевые и кормовые культуры [45].

Triticum dicoccoides Thell. – прародитель культурной тетраплоидной и гексаплоидной пшеницы. Дикий тетраплоид является эндемиком преимущественно западной дуги Плодородного полумесяца от верхней долины реки Иордан до юго-востока Анатолии [46]. Тетраплоид, несущий два генома А и В. *T. dicoccoides* часто включается в схемы скрещивания твердой пшеницы как источник устойчивости к абиотическому и биотическому стрессу [47, 48].

Triticum dicoccum (Shrank ex Schübl.) Thell. – первый культурный тетраплоид [22, с. 1]. Введена в культуру более 5000 лет до н. э. В древности

имела огромное хозяйственное значение в регионе Плодородного полумесяца до раннего бронзового века [49]. В настоящее время занимает небольшие площади, главным образом, в Средиземноморье, в некоторых районах Поволжья и Кавказа [50]. Преимущественно яровая. Соломина полая или выполненная. Колосья длинные, сжатые, узкие, с длинными остями и ломкой осью, при надавливании распадаются на отдельные колоски с члениками стержня. Колоски в колосе расположены плотно. Колосковые чешуи кожистые, с резко выраженными килем. В колосках обычно развивается два зерна. Ости длинные, обычно параллельные. Встречаются безостые формы. Зерно пленчатое, крупное, чаще стекловидное [31, с. 31]. В отличие от ее предковой формы *T. dicoccoides*, имеет менее выраженный признак ломкоколосости, и более крупные зерна [37, с. 1506]. Все другие доместифицированные позже тетраплоидные пшеницы являются голозерными и имеют неломкий колос [51]. Ценность – засухоустойчивость, не полегает, скороспелость и ультраскороспелость, устойчивость к болезням. Ценный исходный материал для селекции. При использовании в селекции в качестве материнской формы, признаки являются доминирующими. Хорошо скрещивается с *T. aestivum* и *T. durum*. С участием *T. dicoccum* созданы широко известные сорта яровой твердой пшеницы (Безенчукская 115, Леукурум 19, Харьковская 46, Харьковская 51, Ракета) [52]. Несовместима с видами, обладающими геномами A^bG. Дает крупу хорошего качества, содержит много белка (до 24 %), но хлебопекарные свойства ее средние и ниже средних, поэтому в хлебопечении не используется. Отрицательные признаки – ломкий колос, трудная вымолачиваемость зерна, низкая урожайность в сравнении с твердой пшеницей [53].

Triticum turgidum L., пшеница тургидум (синонимы: пшеница тучная, пшеница вздутая, пшеница английская; *English wheat*, *Rivet wheat*, *Poulard wheat*, *Triticum aethiopicum* Jakubz., *Triticum durum* subsp. *abyssinicum* Vavilov). Зерно пшеницы тургидной было обнаружено археологами в египетских пирамидах (Египет – III тыс. до н.э.). Встречается в Малой Азии, странах Средиземноморья, Англии, Западной Европе, на Кавказе. Является пшеницей орошаемых земель знойного климата. Преимущественно озимые. Растения имеют толстую, длинную, прочную соломину, выполненную под колосом. Сильно облиственны, не полегают. Колос чаще рыхлый, квадратный. Колосковые чешуи вздутые, кожистые, короче цветковых чешуй, киль резко выражен. Ости длинные, параллельные. Озерненность колоса высокая. Зерновки короткие, чаще с мучнистым эндоспермом, округлой формы [31, с. 31]. Дает плохо поднимающееся тесто и быстро черствеющий хлеб. Используется для изготовления кондитерских изделий. Ценность – высокая продуктивность, крупность колоса и зерна, многоцветковость, сравнительная скороспелость, устойчивость к грибным болезням. Отрицательные признаки – высокорослость растений (до 2 м), слабая засухоустойчивость и зимостойкость, требовательность к влаге, низкое качество хлеба [53]. Основные различия между пшеницами *T. turgidum* и *T. durum* заключаются в структуре зерна (крахмальное – *T. turgidum*, стекловидное – *T. durum*) и в более широкой адаптивности *T. durum* к теплоте, полусушительному климату, а *T. turgidum* – к более континентальному,

холодному и засушливому [54].

Triticum turanicum (Jakubz.) Á. & D. Löve, пшеница туранская (синонимы: *Khorasan wheat*, *Oriental wheat*). Возделывается как пшеница поливного земледелия знойного климата в Средней и Передней Азии. Колос рыхлый, длинный, остистый. Зерно удлиненное. Яровая и полуозимая [50, с. 108]. Ценность – крупное и стекловидное зерно с высоким содержанием белка (26 %), хорошие макаронные качества. Отрицательные признаки – неустойчивость к болезням, полегание, слабая зимостойкость и засухоустойчивость. Представляет интерес для получения исходного материала при селекции на крупнозерность, высокое качество, продуктивность в условиях орошения [53].

Пшеница польская (Triticum polonicum (L.) Thell.). Впервые отмечена в гербариях в первой половине XII в. Встречается в степных районах Передней Азии. Приурочен к степям. Преимущественно яровые [50, с. 109]. Соломина может быть и полой, и выполненной. Колос узкий и плотный, крупный, длиной 15-18 см. Колосковые чешуи длинные, бумажистые, мягкие, перепончатые, узкие, равны наружной цветковой чешуе [31, с. 30]. Зерновка крупная, удлиненная, стекловидная. Зерно из-за удлиненной формы дает много отходов при обмолоте. Безостые формы возделываются только в Китае. Ценность – скороспелость, крупнозерность, зерна не осыпаются, высокое содержание белка, хорошее качество клейковины и хлеба. Отрицательные признаки – высокорослость растений, низкая урожайность, восприимчивость к болезням. Не имеет производственного значения [53].

Пшеница персидская или дикая кармалинская (T. persicum Vav. et Zhuk., T. carthlicum (Nevski) Á. & D. Löve). Голозерный тетраплоидный вид. Является древнейшим видом Закавказья. Открыт Н. Вавиловым в 1912 году в высокогорных районах Грузии в примесях мягкой пшеницы [53]. Соломина полая. Колос всегда остистый, рыхлый. Стержень колоса узкий, тонкий, гибкий, слабо опушенный. Ости длинные, параллельные, имеются на колосковых и на цветковых чешуях. Колосковые чешуи тонкокожистые, киль слабо выражен. Зерно овальное, обычно стекловидное, мелкое [31, с. 30]. Яровая. Ценность выражается в устойчивости к низким температурам в начале роста, слабой полегаемости, устойчивости к мучнистой росе и ржавчине, скороспелости. Отрицательные признаки – слабая засухоустойчивость, мелкозерность, низкие хлебопекарные качества [50, с. 109].

1.1.2.3 Геном твердой пшеницы

Твердая пшеница является аллотетраплоидом, имеет 28 хромосом, обозначаемых от 1A/1B до 7A/7B. Размер генома ~ 12×10^9 п.о (12 миллиардов пар оснований) [55]. Генетически совместима с видами пшеницы, имеющими субгеномы А, В и D и несовместима с видами, несущими субгеном G: *T. timopheevii* (Zhuk.) Zhuk., *T. araraticum* Jakubz., *T. militinae* Zhuk. et Migusch., *T. zhukovskyi* Menabde et Eritzjan) [56].

Первая генетическая карта твердой пшеницы была разработана с использованием RFLP-маркеров на популяции рекомбинантно-инбредных линий, полученной скрещиванием твердой пшеницы и дикого эммера [57].

Позже были разработаны 2 консенсусные карты с использованием SSR и DArT маркеров [58, 59]. В 2015 году была составлена консенсусная карта тетраплоидной пшеницы на основе использования 13 картирующих популяций (1928 линий, среди которых 1773 рекомбинантные инбредные линии и 155 удвоенных гаплоидов) и более 30000 маркеров (SSR-, DArT- и SNP-маркеры) [60].

Недавно, М. Массаферри и др. (2019) [61] была опубликована статья, описывающая геном твердой пшеницы. Авторами отмечены ключевые моменты по изучению генома *Triticum durum*:

1. В 2019 г. было завершено секвенирование генома твердой пшеницы, что открыло спектр новых возможностей – от более эффективного поиска генов-кандидатов хозяйственно ценных признаков до геномной селекции. Было расшифровано 10,45 млрд п.о. генома сорта Svevo твердой пшеницы [61, с. 885].

2. Дистальные области хромосом, составляющие около 22 % генома, по мнению авторов, являются высоко рекомбиногенными. С другой стороны, перицентромерные области почти не показывают рекомбинации и составляют около 44 % генома. Анализ выявил 66559 генов с «высокой степенью достоверности (НС – *high confidence*)», из которых около 91 % являлись экспрессируемыми [61, с. 889].

3. Перицентромерные области также показали уменьшение разнообразия, которое возникло во время доместикации от дикой эммерной пшеницы к культурной твердой пшенице, особенно связанное с хромосомами 2A, 4A, 4B, 5A, 5B, 6A и 6B. Как сообщается в публикации, «сокращенное разнообразие» связано с созданием современных сортов твердой пшеницы, включая некоторые, связанные с устойчивостью к болезням (например, гены *Sr13* и *Lr14*) и локусом желтого пигмента зерна (например, *Psy-B1*) [61, с. 882].

4. Сравнение генома твердой пшеницы сорта Svevo и дикого эммера Zavitan (*Triticum dicoccoides*) показало высокую степень сходства по расположению и общему количеству генов НС (66559 против 67182, соответственно). Сайты вставки LTR-ретротранспозона также совпадали, что связано с относительно коротким временем, прошедшим с момента расхождения этих сортов. Анализ кластеризации связанных генов показал 36434 унигенных групп, 28794 из которых (79 %) принадлежали кластерам, имеющим, по крайней мере, два гена, а 21 % (7640) – одиночные гены [61, с. 888].

1.1.3 Урожайность твердой пшеницы и ее компоненты

Высокая урожайность – первое требование, предъявляемое к новому сорту. Урожайность является сложным полигенным признаком и представляет собой совокупный фенотип полного жизненного цикла растения, означающее, что компоненты урожайности (количество продуктивных колосьев на растение, количество зерен на колос, масса 1000 зерен) вносят вклад в конечную урожайность. На урожайность влияют как генетические факторы (гены, QTL), так и условия окружающей среды, а также взаимодействие генотипа с окружающей средой [62].

На урожайность зерновых культур влияют биотические (вредители и

болезни) и абиотические (засуха, холод и засоление) факторы.

Болезни зерновых культур могут значительно снизить урожайность и качество зерна твердой пшеницы. Твердая пшеница поражается грибными болезнями и, в первую очередь, фузариозом колоса (*Fusarium head blight*, FHB), возбудителем которого является *Fusarium graminearum*. Уязвима к корневой гнили (*Fusarium pseudograminearum*), пятнистости (*Drechslera tritici-repentis*), септориозу листьев (*Mycosphaerella graminicola*), пятнистому бактериозу листьев (*Xanthomonas translucens*), листовой ржавчине (*Puccinia triticina*), стеблевой ржавчине (*Puccinia graminis*), желтой ржавчине (*Puccinia striiformis*), альтернариозу (*Alternaria alternata*) [63]. В Казахстане на твердой пшенице встречаются стеблевая и желтая ржавчина, септориоз, желтая пятнистость [64].

Твердую пшеницу нельзя выращивать после зерновых культур из-за массового размножения пшеничного цветочного клеща, что может привести к полному уничтожению урожая. Этот вредитель приводит к формированию стерильных растений, зерно не завязывается. Лучшие предшественники – пар, горох, яровой рапс, соя. Норма высева твердой пшеницы 2-4 млн всхожих зерен на 1 га, в зависимости от региона, почвенного плодородия и увлажнения [65].

Полевая всхожесть твердой пшеницы ниже, чем у мягкой пшеницы. Из-за медленного развития всходов твердая пшеница сильнее, чем мягкая, угнетается сорняками [66].

Урожайность твердой пшеницы обычно на 15-20 % ниже, чем у мягкой пшеницы. Твердая пшеница предъявляет требования к плодородию почвы, количеству влаги и тепла [65, с. 49]. Рабочая поглощающая поверхность корневой системы твердой пшеницы в начальный период развития меньше, чем у мягкой, а во второй период превосходит на 0,18 г/м² [67]. Как следствие, твердая пшеница устойчива к высоким температурам в период формирования и налива зерна. При недостатке тепла, слабее происходит отток пластических веществ в зерно и созревание затягивается. Твердая пшеница характеризуется низкой устойчивостью к заморозкам. В фазу налива и молочной спелости ранние осенние заморозки приводят к образованию зерна с низким качеством и всхожестью [67, с. 24].

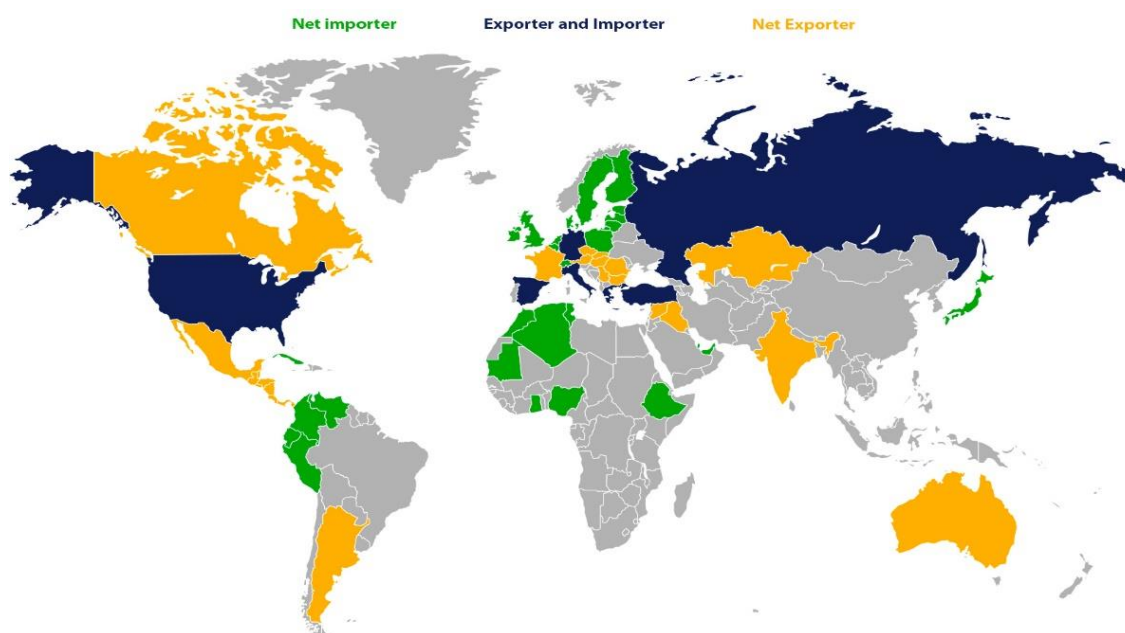
В годы с хорошим увлажнением способна давать более высокие урожаи, чем мягкая пшеница, так как для прорастания семян твердой пшенице требуется на 5-7 % больше воды, в связи с тем, что в ней содержится больше белка. Наиболее благоприятный уровень влажности почвы – 70-75 %. Наибольшее количество воды поглощается в фазу выхода в трубку. При недостатке влаги в этот период увеличивается количество нефертильных колосков. Дефицит воды влияет на качество и урожайность твердой пшеницы. Напротив, избыток влаги улучшает урожай за счет увеличения концентрации крахмала в зерновке, однако, содержание белка снижается [68].

Период вегетации твердой пшеницы более длителен, предпочтительнее высевание раньше яровой пшеницы. Лучшее сочетание урожайных и качественных показателей получается при посеве 18-23 мая в зоне обыкновенных черноземов, 20-23 мая – в зоне южных черноземов в Северном Казахстане [69]. Однако, изменение климата в последние годы может вносить

свои коррективы.

1.1.3.1 Твердая пшеница в мире

Посевные площади, занимаемые твердой пшеницей, в мире в последние десятилетия варьируют в пределах 12–15 млн га, при средней урожайности 3,8 т/га и мировом производстве 37-40 млн т. Основными производителями твердой пшеницы в мире являются Канада (5,2 млн т), Италия (4,3 млн т), Турция (3,7 млн), США (2,3 млн т), Казахстан (2,2 млн т), Сирия (2,2 млн т), Алжир (2,2 млн т), Франция (1,9 млн т), Марокко (1,8 млн т), Греция (1,1 млн т), Испания (1,0 млн т), Тунис (1,0 млн т) [19, с. 66, 70] (рисунок 3).



Net Importer – импорт превышает экспорт, Exporter and Importer – импорт равен экспорту, Net Exporter – экспорт превышает импорт

Рисунок 3 – Страны-экспортеры и импортеры твердой пшеницы на мировом рынке [71]

Страны Европейского Союза (ЕС-28) играют большую роль в мировом производстве и потреблении твердой пшеницы. *Stratégie Grains* оценивает производство ЕС-28 в 2020-2021 годах в 7,3 млн т, или 21 % от мирового объема (34,2 млн т). Основными регионами потребления являются страны Средиземноморского бассейна. В Италии, Испании и Франции макароны изготавливают из крупки твердой, без примеси мягкой пшеницы [72].

Италия является самым крупным производителем твердой пшеницы (посевная площадь – 1,3 млн га) по странам Европейского Союза (90 % импорта) и первой страной в мире по объему потребления макаронных изделий [73]. Большая часть посевных площадей расположена в южной части полуострова и на островах, при этом в Апулии и Сицилии располагаются 50 % площадей. Половина (50 %) обработанного зерна твердой пшеницы идет на внутренний

макаронный рынок, остальная часть идет на экспорт. В связи с недостатком собственного производства, Италия нуждается в импорте твердой пшеницы высокого качества. Экпортируют зерно в Италию: Канада (30 %), США (10 %), Австралия и Франция (по 13 %), Казахстан (11 %), Россия (3,4 %), Греция (2,8 %), Испания (2,4 %), Венгрия (1,8 %), Иран (1,3 %), Австрия (1,1 %) [74]. Большинство сортов созданы в местных селекционных центрах. Урожайность составляет 3,0-3,3 т/га [73, с. 22].

Во Франции под твердой пшеницей занято 0,4 млн га [75]. Французская твердая пшеница считается одной из лучших по качеству зерна (белок, цвет) для макаронной промышленности. Средняя урожайность составляет 5 т/га [73, с. 22].

Посевная площадь твердой пшеницы в Греции и Испании составляет 0,4 млн га. В Греции урожайность составляет 1,5-3,0 т/га [73, с. 22]. В Испании посевные площади твердой пшеницы сосредоточены в следующих регионах: Andalusia (57 %), Zaragoza (28 %), Badajoz (7 %), Toledo (5 %), Navarre (2 %) и Burgos (1 %). Выращивается только пшеница ярового типа. В настоящее время, наиболее культивируемые сорта твердой пшеницы включают сорта селекции CIMMYT (Nuño, Yavaros, Gallareta, Vitron, Don Pedro, Sula) и селекции Италии (Claudio, Colosseo, Simeto). Оригинатором сортов Bolo, Bolido, Boabdil, Santadur, Semolero и Euroduro является IRTA, большинство из них созданы в сотрудничестве с частным сектором. По качеству зерна, как стандарты на юге Испании приняты сорта Don Pedro, Simeto, Yavaros, на севере – Anton. Урожайность, в среднем, составляет 1,3 т/га [76].

Северная Америка является мировым поставщиком высококачественной твердой пшеницы (90 % мирового импорта) [73, с. 22]. В Канаде, экспорт составил 5,5 млн т в 2020 году, что составляет 68 % международных поставок. Более 80 % твердой пшеницы выращивается в регионе Саскачеван (Saskatchewan) [63, с. 2]. Сорта канадской западной янтарной твердой пшеницы (*Canada Western Amber Durum, CWAD*) отличаются желтым цветом, высоким содержанием белка и клейковины, большим выходом семялины, повышенным содержанием каротиноидов [77]. В настоящее время, проблемой канадских производителей является сокращение экспорта твердой пшеницы в Италию, в связи с несоответствием установленному итальянской промышленностью пределу глифосата, который в Канаде широко используется для борьбы с сорняками и десикации. Так, в 2018 году компания *Varilla* сократила импорт из Канады на 35 %. Урожайность в среднем составляет 2 т/га [63, с. 3].

В США дурум выращивают, в основном, в двух регионах: юго-западном пустынном регионе (орошаемые условия) и в центральном районе северных Великих равнин (богарные условия). Наибольшая площадь посевов твердой пшеницы находится в Северной Дакоте, за ней следуют штаты Монтана, Аризона и Калифорния. Также имеется небольшое производство в Айдахо (орошаемое земледелие), Южной Дакоте и Миннесоте. Сорта твердой пшеницы в основном получены в результате селекционной деятельности Государственного университета Северной Дакоты и нескольких селекционных компаний. Средняя урожайность составляет около 2 т/га [63, с. 3].

Основными регионами возделывания твердой пшеницы в Турции

являются Центральное плато и Переходная зона (*Transitional Zone*) в Анатолии, где выращивается 50 % всей твердой пшеницы, Юго-восточная Анатолия (35 %) и районы Средиземного, Эгейского, южного побережья Мраморного моря (15 %). Макароны компании Турции экспортируют продукцию в развивающиеся африканские страны, что составляет 55 % турецкого экспорта твердой пшеницы. Для обеспечения ценовой конкурентоспособности, правительство Турции разрешает изготавливать макаронные изделия, поставляемые в эти страны, из 30 %-ной муки мягкой пшеницы, в то же время, макаронные изделия для внутреннего и других экспортных рынков изготавливаются из 100 %-ной твердой пшеницы. В Турции имеются около 100 компаний, изготавливающих более 1 млн тонн булгура из высококачественной твердой пшеницы. Страна является крупнейшим потребителем булгура, но также поставляет около 200 тыс. т данного продукта в соседние страны. Кроме того, Турция входит в топ-10 стран-импортеров твердой пшеницы из Казахстана, после России и Италии [78]. Импортируемое зерно в Турции обрабатывается, а готовая макаронная продукция реэкспортируется. Сорты твердой пшеницы имеют местное происхождение от старых популяций других стран, в основном Франции, или полученные от CIMMYT. Средняя урожайность составляет около 2 т/га [79].

Североафриканский регион – Марроко, Алжир и Тунис – представляет собой крупнейшую в мире территорию импорта твердой пшеницы, что составляет 30-40 % от общего мирового импорта, поскольку составляют основу рациона питания в связи с быстрым способом приготовления и повышенной питательностью. Производство ограничено районами, прилегающими к Сахаре, и поэтому сильно зависит от нерегулярных осадков в зимний период, что отражается на резких колебаниях валовых сборов. Сорты происходят от местных популяций и сортов селекционных программ ICARDA и CIMMYT [80].

В Марокко 40 промышленных производителей крупы на постоянной основе закупают из других стран около 1 млн т твердой пшеницы в год, в основном для получения крупы, которая поставляется в домашние хозяйства и рестораны для приготовления кускуса, основного диетического продукта данного региона. Большую часть зарубежных поставок составляет канадская янтарная пшеница (CWAD), так как для производства кускуса используют твердую пшеницу высокого качества. Крупные производители крупы не используют местную твердую пшеницу отчасти потому, что она поражается грибом, который придает зерну светлый цвет в отличие от золотисто-желтого оттенка твердой пшеницы производства Северной Америки. Посевная площадь под твердую пшеницу составляет около 1 млн га. Урожайность составляет 1,0-2,0 т/га [72, с. 21].

В центре Алжира расположен полузасушливый высокогорный регион, где климат способствует выращиванию твердой пшеницы, что делает эту зерновую культуру важным элементом рациона питания алжирского народа [81]. Алжир установил рекорды по производству твердой пшеницы в последние годы (в 2019-2020 гг. – 3,4 млн т; 2020-2021 гг. – 3,2 млн т), благодаря крупным государственным инвестициям в орошаемое выращивание пшеницы и благоприятному количеству осадков. Однако, Алжир занимает третье место в

мире по импорту пшеницы, так как может удовлетворить только 34-36 % своих потребностей. Целью правительства Алжира является сокращение импорта твердой пшеницы. Урожайность – 0,5-0,8 т/га [82].

Большая часть посевных площадей в Тунисе расположена на севере (полувлажная зона) и центре (полузасушливая зона) страны. Внутренний урожай зерновых культур за последние пять лет составил в среднем 1,1 млн т, из которых 85 % составляет твердая пшеница. В Тунисе, по законодательству, макароны и кускус должны изготавливаться только из твердой пшеницы. Урожайность твердой пшеницы составляет 1,4 т/га [83].

В России основными регионами производства данной культуры являются Оренбургская, Челябинская, Саратовская, Самарская области, Ставропольский и Алтайский край. Посевная площадь составляет 700 тыс. га, а валовый сбор – 650-750 тыс. т. Россия занимает 13 место в ряду производителей твердой пшеницы, в последние годы едва обеспечивая внутреннюю потребность. Снижение производства зерна твердой пшеницы объясняется сокращением посевных площадей в Поволжье, Западной Сибири, Алтайском крае и практически полным прекращением посевов на юге России [84, 85]. Спад интереса объясняется тем, что показатели урожайности сортов ниже показателей мягкой пшеницы, а технология выращивания сложнее [86]. Около 40 % необходимого сырья российские макаронные фабрики завозят из Казахстана. За последние 6 лет, в среднем 62 % производимых партий твердой пшеницы относились к 4-му и 5-му классам, а зерно 1-го и 2-го классов практически отсутствовало (имеет клейковину с низким индексом (эластичность и упругость) и недостаточную цветность по индексу «b», измеряемую на приборе Konica Minolta). Закупается для удешевления и оптимизации помольных партий из-за относительно невысокой цены и высокого содержания белка (около 14 %). Средняя урожайность данной культуры в России – 2,5-2,6 т/га [17, с. 68].

Если еще в начале 1990-х годов Австралия практически не выращивала твердую пшеницу, то сейчас она производит в среднем 0,4 млн т в год. Производство в основном ограничивается богатыми землями в юго-восточной Австралии (Южная Австралия, Виктория, Новый Южный Уэльс и часть южного Квинсленда) и небольшими участками орошаемых земель [63, с. 4]. Потребление твердой пшеницы в стране очень низкое, поэтому Австралия играет заметную роль на мировом рынке как экспортер. Урожайность твердой пшеницы в Австралии составляет 0,6-1,5 т/га [87].

1.1.3.2 Твердая пшеница в Казахстане

Согласно Н.И. Вавилову [71], первоначально, твердая пшеница в Казахстане была представлена средиземноморской группой, которая пришла через Кавказ и юг России, либо через Иран и Туркестан. Это были жесткие формы с толстым стеблем, большими колосьями и длинными остями [88].

Среднегодовое производство твердой пшеницы в Казахстане за последние 5 лет составляет 2,4 млн т. Урожайность в среднем составляет 1,2-1,9 т/га [89]. Посевная площадь твердой пшеницы в Казахстане составляет 350-600 тыс. га (рисунок 4) [25].

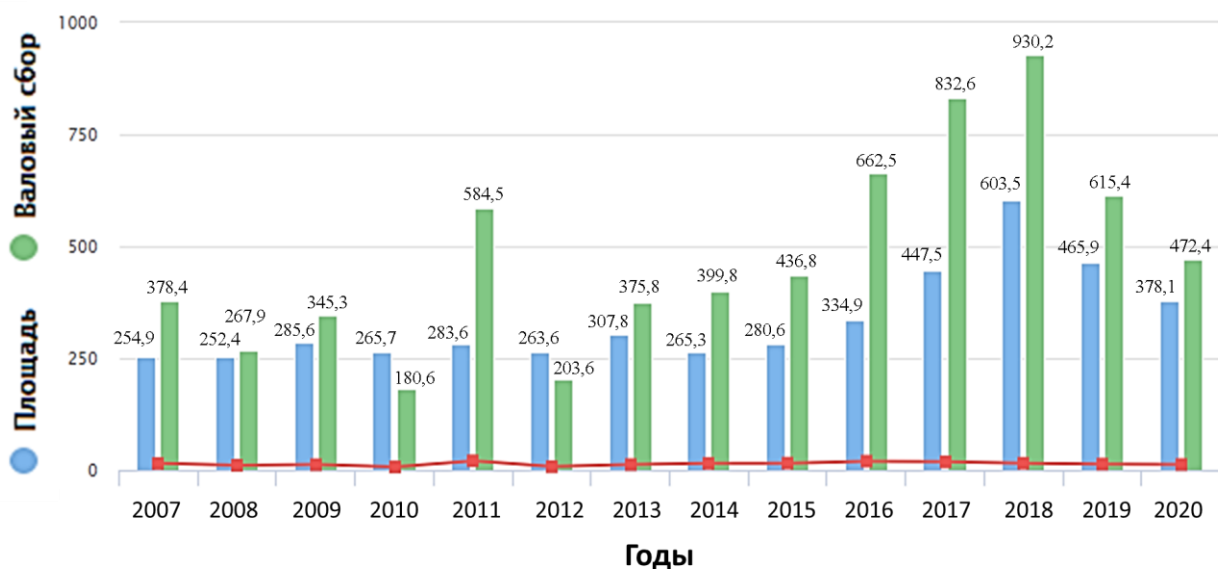


Рисунок 4 – Динамика посевных площадей и валового сбора твердой пшеницы в Казахстане в 2007-2020 гг. по данным Бюро национальной статистики Республики Казахстан [25]

Северо-Казахстанский регион производит 92 % общего урожая твердой пшеницы: Северо-Казахстанская область (38 %), Акмолинская область (28 %), Костанайская область (26 %). В меньшем количестве выращивается в Карагандинской и Актюбинской области. Природно-климатические условия Центрального Казахстана с засушливым жарким летом способствуют получению высококачественного зерна. На юге и юго-востоке Казахстана значительные площади отводятся под озимую твердую пшеницу (Жанакорганский и Шиелинский районы Кызылординской области). В остальных районах хороший урожай дает яровая пшеница [90].

В 2020 г. произошло сокращение площадей под твердой пшеницей в Казахстане до 400 тыс. га, в основном, за счет Северо-Казахстанской области. В данном регионе во время уборки урожая в 2019 г. фиксировались дожди, что повлияло на качество и урожайность полученного зерна (1,3 т/га против 1,52 т/га в 2018 г.), и многие сельскохозяйственные производители отказались от производства твердой пшеницы в пользу других экономически более выгодных культур [91]. Перед селекционерами стоит задача по созданию современных и востребованных сортов, адаптированных к условиям конкретного региона.

Так, научные сотрудники лаборатории твердой пшеницы научно-производственного центра зернового хозяйства им. А.И. Бараева получили 46,5 ц/га урожая в Северо-Казахстанской области на основе внедрения в производственную практику сорта «Дамсинская 2017». Особенностью этого сорта является высокая устойчивость к болезням и засухе [92]. Селекционная работа по твердой пшенице в Казахском научно-исследовательском институте земледелия и растениеводства (КазНИИЗиР) началась в 1973 году [93]. В настоящее время, пять сортов селекции КазНИИЗиР и 3 сорта, созданных совместно Карагандинской, Актюбинской и Рузаевской СХОС, входят в государственный реестр селекционных достижений, рекомендуемых к

использованию в РК [94].

В ходе программы КАСИБ (Казахстанско-Сибирская сеть по селекции яровой пшеницы) проведен скрининг 210 образцов твердой пшеницы путем экологического испытания в различных условиях выращивания [95]. Основная цель данной программы – повышение эффективности селекции яровой твердой пшеницы в Северном Казахстане и Сибири [96]. Так, было проведено исследование генотип-среда с использованием 163 сортов и линий твердой пшеницы в пяти регионах Казахстана (Карабалык, Актобе) и России (Омск, Самара, Барнаул), и авторами были идентифицированы лучшие генотипы во всех пяти средах [97].

В результате совместной работы ученых Оренбургского научно-исследовательского института и Актюбинской опытной сельскохозяйственной станции (АСХОС), в 2019 году, были созданы сорта яровой твердой пшеницы Сояна (урожайность в Северном Казахстане 18 ц/га) и Целина (урожайность в Северном Казахстане 17,3-21,2 ц/га), которые успешно прошли апробацию в Оренбурге, Кургане, Челябинске и Башкирии [98].

В 2020 году селекционеры АСХОС вывели новый сорт твердой пшеницы – «Янтарная-150» с урожайностью 30-35 ц/га, посвященный 150-летию города Актобе. Данный сорт отвечает европейским стандартам по содержанию белка и клейковины. Его будут испытывать в шести зерносеющих областях Казахстана [99].

Созданные на Карабалыкской сельскохозяйственной опытной станции сорта яровой твердой пшеницы «Алтын Дала» (средняя урожайность – 28,1 ц/га), «Асангали 20» (средняя урожайность – 13,2-21,3 ц/га) пользуются высоким спросом у отечественных сельскохозяйственных товаропроизводителей [100]. В Казахстане районировано 7 сортов твердой пшеницы Карабалыкской СХОС [94].

За последние 30 лет в Казахстане районированы и в настоящее время используются в производстве 2 сорта озимой и 8 сортов яровой твердой пшеницы селекции КазНИИЗиР [101].

В государственный реестр селекционных достижений, рекомендуемых к использованию в Республике Казахстан [94], включены 36 сортов яровой твердой пшеницы и 4 сорта озимой твердой пшеницы (таблица 2). Как видно из таблицы 2, в стране проводится традиционная селекционная работа в нескольких НИИ МСХ РК как самостоятельно, так и в сотрудничестве с зарубежными организациями.

Существует ряд требований, по которым зерно Казахстана не всегда соответствует запросам зарубежных переработчиков: слабая клейковина (gluten index, требуемый показатель >70), низкая оценка цвета на колориметре Konica Minolta по индексу «b» (требуемый показатель >25), наличие черного зародыша, физическое засорение мягкой пшеницей и овсюгом (требуемый показатель – не более 3-4 %). Соответственно, направления селекции по признакам качества зерна и устойчивости к биотическим факторам среды являются актуальными для Казахстана. Преимущества зерна твердой пшеницы Казахстана: высокое содержание белка (выше 12,5 %), низкое содержание микотоксинов (не более 1750 млрд⁻¹) и глифосата (не более 10 мг/кг), низкая цена [89].

Таблица 2 – Сорты твердой пшеницы, зарегистрированные в Государственном реестре селекционных достижений Республики Казахстан [94]

Селекция	Сорта	Оригинатор
Яровая твердая пшеница		
Казахстанская	Алтын-Дала, Асангали 20, Костанайская 12, Костанайская 15, Костанайская 52, Костанайская 207, Шарифа	Карабалыкская СХОС
	Лан, Милана, Сеймур 17, Серке	КазНИИЗиР
	Дамсинская юбилейная, Дамсинская янтарная, Дамсинская 90, Корона, Лавина	НПЦ зернового хозяйства им. А.И. Бараева
	Каргала 69, Янтарная 60	Актюбинская СХОС
Зарубежная	Алейская, Алтайка, Алтайский янтарь, Солнечная 573	Алтайский НИИ сельскохозяйственных культур, Россия
	Безенчукская 139, Безенчукская 182	Самарский НИИСХ им. Н.М. Тулайкова, Россия
	Жемчужина Сибири, Омская степная, Омская янтарная, Омский изумруд	Сибирский НИИСХ, Россия
	Оренбургская 10	Оренбургский НИИСХ, Россия
	Odisseo	Societa Produttori Sementi Spa, Швейцария
	Achille	ISEA Srl, Италия
В соавторстве	Гордеиформе 254	КазНИИЗиР и Карагандинская СХОС
	Каргала 9, Наурыз 6	Актюбинская СХОС и КазНИИЗиР
	Наурыз 2	КазНИИЗиР и Рузаевская СХОС
	СИД 88	Северо-Западный НПЦ сельского хозяйства и НПЦ зернового хозяйства им. А.И. Бараева
Озимая твердая пшеница		
Зарубежная	Айсберг Одесский, Аргонавт	Селекционно-генетический институт (Украина)
Казахстанская	Казахстанский янтарь, Сәтті-14	КазНИИЗиР (Казахстан)

В Казахстане проводились различные исследования по изучению твердой пшеницы. Так, выявлялись сорта яровой твердой пшеницы по комплексу признаков, максимально адаптированные к условиям Северного [102-105] и Западного [106] Казахстана. Проводился анализ качества казахстанского зерна

[107-108] и муки [109] твердой пшеницы, а также макаронных изделий [110]. Исследовалась устойчивость перспективных образцов к листовостебельным болезням [111-113], стеблевой ржавчине [114], твердой и пыльной головне [115], корневой гнили [116]. Изучался молекулярно-генетический полиморфизм возбудителя листовой ржавчины на твердой пшенице в Казахстане с использованием SSR-маркеров [117].

1.2 Молекулярные маркеры и их использование в селекции

В настоящее время, в традиционной селекции успешно используются методы, основанные на применении ДНК-маркеров. ДНК-маркеры – это молекулярно-генетические маркеры, выявляемые методами молекулярной биологии на уровне нуклеотидной последовательности ДНК [118]. Использование ДНК-технологий позволяет проводить целенаправленный поиск генетических факторов (генов, QTL и т. д.), тесно сцепленных с желаемыми признаками, существенно ускорить селекционный процесс и создание сортов на несколько лет, проводить идентификацию сортов для защиты прав селекционеров (UPOV) [119].

В основе картирования генов и в разработке технологий ускоренного и направленного отбора селекционного материала (маркер-ориентированная и геномная селекция) лежит анализ полиморфизма ДНК. Методы анализа полиморфизма ДНК совершенствовались от трудоемких подходов, основанных на блот-гибридизации (например, *restriction fragment length polymorphism*, RFLP – полиморфизм длины рестрикционных фрагментов) [120] до гораздо менее трудоемких методов, основанных на полимеразной цепной реакции (ПЦР). Среди последних можно выделить такие ДНК-маркеры, как SSR (*simple sequence repeats* – простые повторяющиеся последовательности) [121], STS (*sequence tagged site*, последовательности, характеризующие локус) [122], и другие [123]. Позже появились высокопроизводительные методы с возможностью полной автоматизации процесса, такие как анализ SNP (*single-nucleotide polymorphism*, однонуклеотидный полиморфизм) [124].

Преимуществами использования SSR-маркеров являются гипервариабельность, кодоминантное наследование, мультиаллельная природа, высокая воспроизводимость анализа. Используются для изучения филогеографии, структуры популяции, идентификации сортовой принадлежности. Недостатком метода является стоимость разработки SSR маркеров (необходимо клонирование и секвенирование произвольных участков ДНК) [125]. Исследования твердой пшеницы с использованием SSR-маркеров проводятся по всему миру [126-128].

Преимуществами применения SNP-маркеров являются кодоминантность маркеров, автоматизация с возможностью масштабирования, кроме того, для проведения генотипирования требуется небольшое количество ДНК-матрицы. Недостатки SNP-маркеров: ограничение возможности мультиплексирования, сложная интерпретация результатов, дорогостоящая технология генотипирования [129]. SNP являются эффективными ДНК-маркерами для выявления внутривидового полиморфизма, что имеет важное значение для

генетической паспортизации сортов и линий растений [130], для создания молекулярно-генетических карт высокой плотности [121]. SNP встречаются в межгенных и некодирующих областях генома чаще, чем в кодирующих. Однако полногеномные исследования ассоциаций показали, что SNP, расположенные в некодирующих областях, часто связаны с функциональными или регуляторными геномными сайтами [132]. Учитывая, что SNP, в основном, являются биаллельными, традиционная популяционная генетическая статистика может быть легко применена к ним, но может потребоваться большее количество полиморфных локусов, чтобы достичь той же мощности, что и при использовании мультиаллельных SSR-локусов [133].

Появление, быстрое развитие и удешевление технологий секвенирования нового поколения (*next generation sequencing*, NGS) не только позволили секвенировать геномы хозяйственно значимых видов растений [134], но и сделали возможными быстрое определение полиморфизма тысяч генов и разработку SNP-чипов для анализа генетического и селекционного материала. Компании *Illumina* и *Affymetrix* выпустили на рынок чипы, позволяющие типировать 500 тыс. SNP-маркеров; в скором времени будут доступны чипы с миллионом и более маркеров. Именно такие ДНК-маркеры удобны для построения плотных генетических карт или карт сцепления с QTL [135].

Позже были разработаны методы высокопроизводительного генотипирования, основанные на прямом секвенировании выборочных фракций генома изучаемых образцов. Один из них – метод GBS (*genotyping-by-sequencing*), впервые описанный в 2011 г. [136]. В настоящее время термин «GBS» используется уже как обобщающий для различных разрабатываемых методов высокопроизводительного генотипирования, основанного на NGS-секвенировании [137]. Геномная ДНК при этом обрабатывается эндонуклеазами рестрикции, далее создается библиотека фрагментов, при их секвенировании получают короткие риды (~100 пар нуклеотидов), объединяемые в контиги, выравнивание которых позволяет обнаружить SNP [138]. Преимущество метода заключается в возможности применения для анализа образцов не только видов с уже расшифрованным геномом, но и менее изученных, для которых еще не выполнено секвенирование полного генома. В методе RAD-seq (*restriction-site-associated DNA sequencing*) используется подобный протокол секвенирования, основанный на присутствии в геноме сайтов узнавания эндонуклеазами рестрикции, отличающийся протоколом подготовки библиотек [139, 140].

В настоящее время, наиболее эффективным и быстрым способом использования SNP маркеров является технология KASP (*KBiosciences competitive allele specific PCR*) – Конкурентная Аллель-Специфическая ПЦР по конечной точке с флуоресцентной детекцией биаллельных полиморфизмов (SNP, вставки/делеций) [3, с. 1]. KASP-генотипирование является запатентованным продуктом компании *LGC Genomics*. В реакции KASP применяются аллель-специфичные праймеры с заданной концевой последовательностью, которые соответствуют одной из двух FRET-кассет: один меченый красителем FAM, другой – HEX. Распознавание биаллельных полиморфизмов осуществляется за счет конкурентного связывания двух аллель-специфичных прямых праймеров. В

анализе KASP используется флуоресцентная система генотипирования, позволяющая получать точные результаты (99,8 %) в течение нескольких часов. KASP – экономически выгодная технология генотипирования, в которой используется репортерная система на основе FRET-кассет. Малый объем реакционной смеси (10 мкл/лунку (96 луночный планшет); 5 мкл/лунку (384 луночный планшет); 1 мкл/лунку (1536 луночный планшет) снижает расход реагентов. Гибкий дизайн праймеров повышает вероятность получения достоверных результатов эксперимента. Технология генотипирования KASP является быстрым методом диагностики, имеет высокую точность и производительность, является удобным инструментом для маркер-опосредованной селекции (*Marker-Assisted Selection, MAS*).

1.3 Локусы количественных признаков

Большинство хозяйственно-ценных признаков, вызывающих интерес селекционеров, являются количественными. В частности, их наследование нельзя объяснить генетической сегрегацией одного гена. Они детерминируются комбинированным эффектом многих генов (полигенов) и в значительной степени подвержены воздействию факторов внешней среды. Именно такие генетические локусы принято обозначать термином «локус количественного признака» (*Quantitative Trait Loci, QTL*) [141]. Вариабельность QTL на базе различных аллелей ведет к статистически значимым изменениям фенотипического проявления признака. Показано, что комплексная генетическая система, включающая группу полигенов и образующая локус количественных признаков, может быть достаточно четко локализованной (компактной). Большинство локусов, идентифицированных в GWAS, обнаруживаются в некодирующих областях генома; следовательно, вместо прямого изменения белковых последовательностей такие варианты, вероятно, влияют на регуляцию генов [135, с. 10]. В отличие от моногенных (менделевских) признаков, полигенные признаки не подчиняются законам Менделя. Вместо этого, количественные признаки обычно варьируют с равномерным отклонением, изображаемым при помощи кривой нормального распределения [142].

1.3.1 Картирование локусов количественных признаков

Задачей картирования локусов количественных признаков является картирование QTL, определяющих хозяйственно ценные признаки, для их эффективного использования в маркер-вспомогательной селекции [143].

В основе картирования QTL лежат биологические явления: сцепление генов, их рекомбинация во время мейоза и полиморфность генома. Если расщепление по генетическому маркеру статистически значимо ассоциируется с изменениями количественного признака, то предполагается, что локус маркерного гена сцепленно наследуется с QTL (за счёт близкого расположения на хромосоме гена-маркера и гена-QTL). Картируя ДНК-маркер можно локализовать прилежащий к нему QTL [141, с. 87].

Картирование локусов количественных признаков является статистическим методом, при котором используется два типа информации –

фенотипические данные (признаки развития растений и урожайности) и генотипические данные (молекулярные маркеры) [144]. В результате молекулярно-генетического картирования определяют не только локализацию, но и процент фенотипической изменчивости, определяемый каждым из выявленных QTL [141, с. 151]. Значительная доля фенотипических изменений во многих количественных признаках может быть объяснена несколькими локусами большого эффекта (мажорные QTL), а остальная часть – многочисленными локусами небольшого эффекта (минорные QTL) [145].

После идентификации QTL, используются молекулярные методы для сужения QTL до генов-кандидатов. QTL, следовательно, может рассматриваться как промежуточный этап в генетическом анализе, между статистически идентифицированным локусом и геном-кандидатом [146]. Одной из важных тенденций в этом анализе является заметная роль регуляторных генов или генов, кодирующих факторы транскрипции и другие сигнальные белки [145, с. 9].

Первые попытки локализовать QTL основных агрономических признаков в различных эколого-географических регионах выявили, что позиции QTL не оставались стабильными от одного эксперимента или установленного локуса к другому, что указывало на значительный эффект воздействия окружающей среды на генную детерминацию количественных признаков. Поэтому, начиная с 1991 года в ряде экспериментов, была проанализирована стабильность проявления QTL, определяемая воздействием различных условий окружающей среды [147]. В соответствии с моделью эколого-генетического контроля признаков продуктивности [148], число и спектр генов, определяющих среднюю величину и генотипическую дисперсию количественных признаков, детерминируются лимитирующим фактором внешней среды. Смена лимитирующего фактора приводит к смене спектра генов, влияющих на количественный признак.

В начале XX века К. Pearson дал определение феномену взаимодействия генотип-среда (ВГС) и предложил ранговый коэффициент корреляции для его измерения [149]. R.A. Fisher разработал дисперсионный анализ для количественной оценки эффектов ВГС [150]. В настоящее время существуют различные статистические методы для количественного определения эффектов ВГС [151-153]. Однако их оценка в разных средах без понимания природы этого явления не дает возможности построить систему прогнозов величин и сдвигов эффектов ВГС, что не позволяет прогнозировать ранги продуктивности и урожая конкретного сорта в разных географических точках [154]. Вместе с этим, исследования генетики продуктивности растений имеют свои особенности в виде уровня вариабельности ДНК последовательности в изучаемых коллекциях, специфических условий окружающей среды при выращивании растений.

Следовательно, для эффективного использования GWAS (*genome-wide association study*) в изучении урожайности твердой пшеницы необходимо осуществление отдельных региональных исследований. Кроме того, информация по QTL-анализу может использоваться селекционерами только при воспроизводимости результатов. При наличии знаний о проявлении QTL в конкретных условиях окружающей среды, селекционер имеет возможность

корректировать условия выращивания растений (точное земледелие), для того, чтобы в определенных условиях проявились нужные признаки. Таким образом, картирование QTL в различных эколого-географических зонах имеет селекционно-практическое значение.

1.3.2 Методы картирования локусов количественных признаков

QTL-картирование двуродительских популяций (анализ сцепления) – первый метод поиска взаимосвязи генотипа с фенотипом, получивший широкое распространение [155]. При этом для изучения признака исследуется популяция потомства от контрастных по изучаемым признакам родителей [156]. Наиболее часто используются рекомбинантные инбредные линии (RILs), почти изогенные линии (NILs), удвоенные гаплоиды (DH) [157]. Данный метод позволяет устанавливать точную локализацию, количество, эффект взаимодействия QTL [158]. В то же время, считается, что QTL-картирование с использованием двуродительских популяций имеет низкое разрешение, так как анализируется всего несколько аллелей, что связано с ограниченностью генетического разнообразия родителей выбранной популяции и ограниченным количеством рекомбинационных событий [159].

QTL-картирование двуродительских популяций разделяют на одномаркерный анализ (*single marker analysis*) [160], интервальное картирование (*simple interval mapping*, SIM), составное интервальное картирование (*composite interval mapping*, CIM) [161, 162].

Одномаркерный анализ не требует наличия насыщенной генетической карты и может быть выполнен с помощью базовых статистических программ (*t*-тест, ANOVA, линейная регрессия). Сравниваются фенотипические средние по каждому маркеру [141, с. 82]. Чем дальше от маркера находится QTL, тем меньше вероятность его статистической идентификации [163].

Интервальное картирование QTL проводят с использованием оценок параметров линейной регрессионной модели: метода максимального правдоподобия [164] или метода наименьших квадратов [165]. Метод максимального правдоподобия позволяет проводить поиск вектора параметров ДНК-маркеров, который составляет наилучшее приближение (максимально правдоподобное) с моделью плотности распределения количественного признака [166]. Линейная регрессия, основанная на методе наименьших квадратов, позволяет проводить поиск вектора параметров ДНК-маркеров, при котором достигается минимум суммы квадратов отклонений функций от исходных переменных. Анализируется наличие QTL в интервалах между соседними парами связанных между собой маркеров вдоль всех хромосом. Для выполнения интервального картирования у растений широко используется компьютерная программа MapMaker/QTL [167].

Составное интервальное картирование основано на линейной множественной регрессии, что позволяет использовать в модели несколько входных переменных и анализировать больше ДНК-маркеров, в дополнение к паре соседних связанных между собой маркеров, и таким образом, улучшить соответствие модели наблюдаемым данным [164, с. 189]. Для проведения CIM

используют программы QTL Cartographer [168], MapManager QTX [169], PLABQTL [170], MapQTL [171].

Результаты SIM- и CIM- статистических тестов обычно представляют в виде графика с LOD-значениями (*Logarithm of odds*, LOD – логарифм отношения двух вероятностей получения наблюдаемых данных: вероятности при условии сцепления двух локусов к вероятности при отсутствии сцепления), где маркеры, включенные в группу сцепления, отмечают на оси x , а значения LOD – на оси y [172]. В таких LOD-профилях находят позиции наивысших значений LOD, которые используют для определения наиболее вероятного положения QTL по отношению к карте сцепления. Порогом достоверности QTL является значение LOD между 2 и 3. При LOD = 3, гены локализованы на одной хромосоме, причем наиболее тесное сцепление между генами соответствует максимальному значению LOD. При значениях LOD = 2 гены не сцеплены, локализованы на разных хромосомах или разных концах одной хромосомы [173].

В последние годы для поиска ассоциаций между фенотипом и генотипом используется методология полногеномного анализа ассоциаций GWAS (*genome wide association study*, синонимы – *association mapping* – ассоциативное картирование, *LD mapping* – картирование по неравновесному сцеплению) [174], применение которого на твердой пшенице стало возможным с 2014 года, благодаря разработанным SNP-чипам пшеницы [175], а также методам генотипирования, основанным на развитии новых геномных технологий.

Неравновесное сцепление генов (*linkage disequilibrium*, LD) – неслучайная ассоциация частот аллелей разных локусов, обусловленная тесным генетическим сцеплением, наличием адаптивного преимущества комбинации аллелей, частота которой возрастает в сравнении с частотой, ожидаемой при случайной ассоциации. В генетических исследованиях неравновесное сцепление является важным понятием, поскольку оно используется для идентификации или локализации генов, регуляторных участков хромосом, связанных с определенными признаками [176].

Неравновесное сцепление устанавливается статистически, и позволяет определить хромосомные регионы, ассоциированные с признаком. Основной показатель LD обозначают как D . Различные способы вычисления LD (r^2 , D' , d , δ , Q) являются стандартизованными показателями D , различающимися чувствительностью к частоте аллеля и размеру выборки, среди которых наиболее часто применяют r^2 [177] и D' [178].

Для пары диаллельных локусов (A и B) D вычисляют как разницу между наблюдаемыми и ожидаемыми частотами аллелей A_1 и B_1 [179]. Наблюдаемая частота гаплотипа обозначается как P_{11} . Соответственно,

$$D = P_{11} - p_1 \times q_1 \quad (1)$$

где частоты аллелей обозначаются как $p_1 = f(A_1)$; $p_2 = 1 - p_1 = f(A_2)$; $q_1 = f(B_1)$; $q_2 = 1 - q_1 = f(B_2)$ [180].

Если D больше нуля, то между двумя локусами присутствует неравновесное сцепление. Значение LD между двумя локусами зависит от

величины рекомбинации (θ) и времени в поколениях t (например, с момента возникновения мутации, изменившей фенотип, в момент времени 0):

$$D_t = D_0 x (1 - \theta)^t \quad (2)$$

Так как D зависит от частоты аллеля, для частичной нормализации был разработан показатель D' . Для двух биаллельных локусов D' рассчитывается по следующей формуле:

$$D' = D/D_{\max} \quad (3)$$

где D_{\max} = минимальное значение (p_1q_2, p_2q_1), при $D > 0$; D_{\min} = максимальное значение ($-p_1q_1, -p_2q_2$), при $D < 0$.

Значения D' варьируют от 0 до 1, когда частоты аллелей двух локусов не идентичны. Значение D' , равное 1, свидетельствует о полном неравновесном сцеплении и отсутствии рекомбинационных событий, однако промежуточные значения $D' < 1$ не имеют четкой интерпретации. Кроме того, D' чувствителен к размеру выборки, особенно при анализе локусов с редкими аллелями.

Коэффициент корреляции между аллелями двух локусов r^2 вычисляется делением D' на произведение частот четырех аллелей.

$$r^2 = D^2/p_1 \times p_2 \times q_1 \times q_2 \quad (4)$$

Когда $r^2 = 1$, два локуса имеют идентичные частоты аллелей. Статистика r^2 одинакова с квадратным значением коэффициента корреляции Pearson, и имеет вероятность $1/(1+4Nc)$, где N – размер популяции и c – скорость рекомбинации в морганах между двумя локусами [179, с. 229]. Главное преимущество r^2 заключается в его обратной зависимости от размера выборки, необходимой для обнаружения генетической ассоциации между маркерами, находящимися в полном LD. Для идентификации SNPs или гаплотипов, ассоциированных с вариацией фенотипического признака, r^2 наиболее релевантный инструмент [181].

Существует два метода графического представления значений LD: LD decay (график значений D' или r^2 на оси X к физическому или генетическому расстоянию между маркерами на оси Y) и LD heatmap (тепловая карта, где значению D' или r^2 в каждой ячейке матрицы присваивается определенный цвет, при этом, чем меньше значение, тем менее интенсивен цвет и наоборот) [7, с. 2634].

В GWAS часто используются однонуклеотидные полиморфизмы как маркеры с высоким разрешением, благодаря их количеству и стабильной наследуемости в ряду поколений. Метод основан на использовании генотипирования высокой плотности, подробного фенотипического описания большого коллекционного материала, имеющего высокое генетическое разнообразие [182].

При GWAS-картировании, аллель, ассоциированный с признаком,

детектируется частотой его наличия в популяции. GWAS, как правило, выявляет аллели, встречающиеся в популяции с частотой более 5 %. Этот означает, что в популяции, состоящей из 200 образцов, аллель, присутствующий у 10 или менее образцов, не будет обнаружен, так как является редким вариантом с частотой минорного аллеля (MAF) менее 5 %. Такие аллели могут представлять собой ошибку генотипирования и приводить к ложным ассоциациям. В связи с этим, редкие генетические варианты остаются невыявленными, представляя собой «недостающую наследуемость» (*missing heritability*). В этом случае, предпочтительнее использовать двуродительское картирование, либо требуется использовать большие популяции при использовании GWAS [183].

Существует несколько методологий, которые объединяют преимущества традиционного QTL-анализа и GWAS картирования. Например, популяции MAGIC (*Multiparent Advanced Generation Intercross*) и NAM (*Nested Association Mapping*) имеют более широкое генетическое разнообразие, в сравнении с двуродительскими популяциями, и частоты аллелей достаточно хорошо представлены для уменьшения проблемы редких аллелей. Популяцию MAGIC получают посредством различных комбинаций схем скрещивания с использованием нескольких родителей и последующей фиксацией материала самоопылением. Популяция NAM требует создания популяции RIL от разных родителей, а затем их скрещивания с другим общим родителем [184]. Однако, получение этих типов популяций является трудоемким и дорогостоящим [185].

Ассоциативное LD-картирование позволяет проводить анализ естественных и селекционных популяций (дикие виды, примитивные формы, линии, сорта). Для выявления локусов методом GWAS изучаемая популяция должна быть как можно более разнородна (географически или генетически удаленные образцы). Построение генетических карт и их применение для анализа ассоциаций маркер-признак, являются предварительными условиями для реализации маркер-вспомогательной селекции [173, с. 560].

К настоящему времени проведено большое количество работ по GWAS генетики компонентов урожайности тетраплоидной пшеницы [186-188]. Разработаны и пополняются ресурсы для работы с геномными данными и для их депонирования [61, с. 888]. В связи с вышеизложенным, необходимы генетико-селекционные исследования по компонентам урожайности твердой пшеницы, в том числе и с использованием современных геномных и фенотипных технологий, успешно практикуемых в развитых странах мира.

1.3.3 Полногеномный поиск ассоциаций (GWAS)

Как правило, GWAS состоит из нескольких этапов, как показано на рисунке 5 [179, с. 37]. Отбирается коллекция разнообразных генотипов (стародавние сорта, селекционные сорта, дикие сородичи). Проводится фенотипирование выбранных генотипов в нескольких повторах и годах/средах. Проводится генотипирование выбранных генотипов подходящими молекулярными маркерами (AFLP, SSR, SNP). Определяется структура изучаемой популяции и родство генотипов, чтобы избежать ложноположительных результатов, с последующим определением LD с

использованием различных статистических методов, таких как D , D' или r^2 . На последнем шаге проводится анализ ассоциаций данных генотипирования и фенотипирования с использованием соответствующего статистического программного обеспечения, позволяющего маркировать молекулярный маркер, расположенный в непосредственной близости от гена (-ов) или некодирующей области, регулирующего вариацию определенного признака.

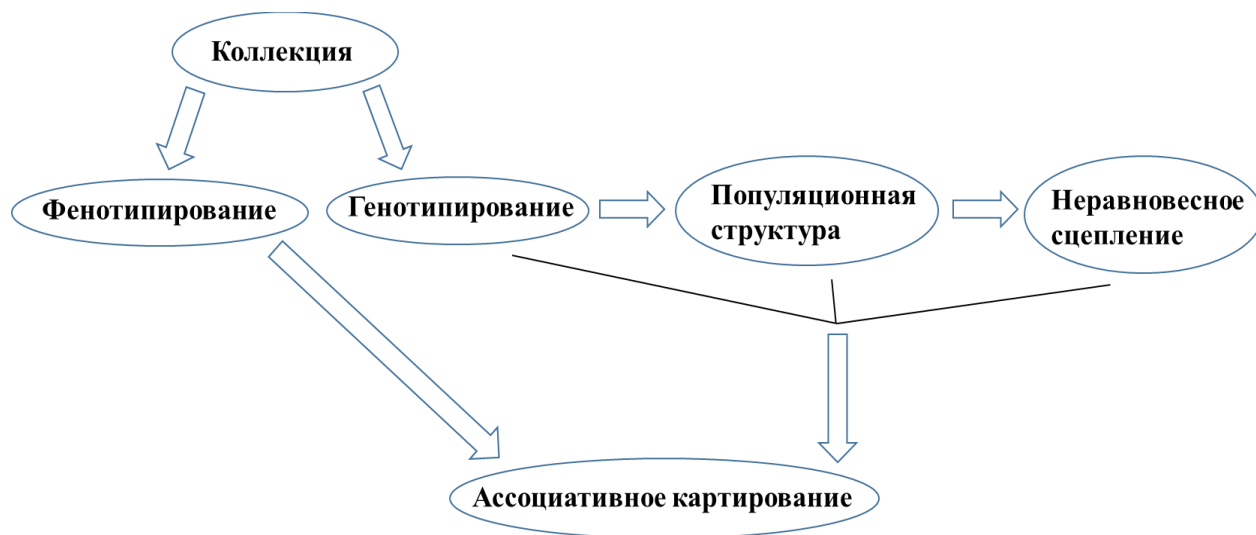


Рисунок 5 – Схема GWAS [179]

Применяются различные статистические подходы для поиска ассоциаций между генетическими вариантами аллелей и конкретными фенотипическими признаками, среди которых широко используется множественная линейная регрессия в случае количественных признаков или бинарная логистическая регрессия в случае качественных признаков. Наиболее популярными статистическими моделями являются общая линейная модель (GLM) и смешанная линейная модель (MLM). GLM находит решение для каждой пары маркер-признак с учетом популяционной структуры [189]. Для корректировки популяционной структуры определяют количество однородных групп (неструктурированных субпопуляций), на которые разделяется популяция. Количество субпопуляций определяют, например, в программе STRUCTURE [7, с. 956] (Q-матрица) или в анализе главных координат (PCoA) [190]. При использовании популяционной стратификации в анализе ассоциаций маркер-признак, различия между субпопуляциями исключаются. В результате, любые вариации фенотипического признака, ответственные за различия между субпопуляциями, будут игнорироваться, а гены/QTL, ответственные за данную вариацию, не будут обнаружены. В модели MLM, помимо матрицы популяционной структуры, используется матрица родства (K – *kinship matrix*), так как родственные образцы могут генерировать ложноположительные ассоциации. MLM позволяет обнаружить более точные ассоциации с меньшим количеством ложноположительных (ошибка I типа) и ложноотрицательных (ошибка II типа) результатов [191].

Для поиска и анализа ассоциаций существуют различные пакеты компьютерных программ, наиболее известной и широко применяемой из которых является TASSEL (*Trait Analysis by aSSociation, Evolution and Linkage*) – статистическая программа для анализа признаков посредством установления ассоциаций, эволюционных отношений и сцепления [3, с. 26-33]. Для проверки достоверности ассоциаций используют графики Q-Q (квантиль-квантиль, *quantile-quantile*), где сравнивают наблюдаемое количество *P*-значений с ожидаемым равномерным распределением при нулевой гипотезе отсутствия связи SNP с рассматриваемым признаком в отрицательной логарифмической шкале. Для визуализации данных в GWAS используют Манхэттен плот (график), где степень ассоциации отображается как отрицательный логарифм *P*-значения. Чем сильнее ассоциация с признаком, тем ниже *P*-значение, а значит, выше отрицательный логарифм этого значения.

Исследования установленных геномных районов позволяют идентифицировать, валидировать и маркировать гены-кандидаты. Так, например, на ген-кандидат твердой пшеницы – *Cdu1-B*, связанный с уровнем поглощения зернами токсичного тяжелого металла – кадмия, был разработан KASP-маркер, способный разделить образцы с низким и высоким содержанием этого элемента в зернах [192]. Или ген PFT (*pore-forming toxin-like gene*), связанный с QTL устойчивости твердой пшеницы к фузариозу колоса – *Fhb1*, к которому был разработан KASP-маркер, с использованием которого можно дифференцировать устойчивые и восприимчивые к болезни образцы [193].

Можно и без поиска генов-кандидатов преобразовать выявленные SNP в удобные KASP- или CAPS-маркеры [120, с. 280], проверить их на независимых выборках и, при успешной валидации, рекомендовать применять эти маркеры для отбора селекционного материала [194, 195].

Анализ результатов использования GWAS в различных регионах мира свидетельствует о том, что идентифицированные ДНК-маркеры и гены, ответственные за урожайность и ее компоненты, находятся в разных частях генома и ассоциации маркер-признак зависят от условий выращивания. Результаты исследований ученых CIMMYT, свидетельствуют о том, что разница в получении этих данных находится в зависимости от чувствительности растений к факторам окружающей среды в критические фазы роста, определяющие потенциал урожайности [196]. Другими словами, для того, чтобы эффективно использовать результаты GWAS в Казахстане, необходимо осуществление отдельных региональных исследований непосредственно в основных зерносеющих регионах страны.

2 Материалы и методы

2.1 Материалы исследований

Материалом исследований служила мировая коллекция твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.) различного географического происхождения (рисунок 6), состоящая из 300 образцов, включая 19 сортов казахстанской селекции (в том числе, зарегистрированные в государственном реестре РК [94]) и 15 образцов конкурсного сортоиспытания селекции Карабалыкской СХОС (приложение А, таблица А).



п.а. – нет данных

Рисунок 6 – Распределение образцов мировой коллекции твердой пшеницы по стране происхождения

Также для селекционно-генетических задач представляют интерес дикорастущие и культурные тетраплоидные виды (70 образцов), которые были также вовлечены в анализ, дополнительно к 300 образцам твердой пшеницы. Так, в коллекцию тетраплоидной пшеницы включено 16 образцов вида *Triticum turanicum* Jakubz., 13 – *Triticum polonicum* L., 7 – *Triticum turgidum* L., 11 – *Triticum carthlicum* Nevski, 14 – *Triticum dicoccum* Schrank, 9 – *Triticum dicoccoides* Körn.

Семенной материал образцов тетраплоидной пшеницы любезно предоставлен профессором N. Peccioni (*Research Centre for Cereal and Industrial Crops*, г. Фоджа, Италия), профессором R. Tuberosa (*Department of Agricultural and Food Sciences, Bologna University*, г. Болонья, Италия), В.А. Чудиновым (Карабалыкская СХОС, Костанайская обл., Казахстан). Данный семенной материал был размножен в Казахстане в 2017 году [197].

2.2 Методы исследований

В работе использованы молекулярно-генетические методы, включая выделение [4, с. 20] и очистку ДНК, полимеразную цепную реакцию (ПЦР), электрофорез в агарозном и полиакриламидном (ПААГ) гелях, генотипирование

с использованием микросателлитных (SSR) маркеров, KASP [3, с. 1]; селекционные методы для определения фенологии и структуры урожая твердой пшеницы, статистические методы.

2.2.1 Полевые опыты

Полевые опыты проведены на экспериментальных опытных участках Северо-Казахстанской СХОС (Северо-Казахстанская область) и КазНИИЗиР (Алматинская область) согласно методическим указаниям Б.А. Доспехова (1985 г.) [198] в 2018-2020 гг. Фенологические наблюдения, оценки и учеты состояния растений по фазам развития и структуры урожая проводили согласно Методическим указаниям Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР) (1985 г.) [199]. Полевые эксперименты проводились в рандомизированной двукратной повторности. Каждый образец выращивался в двух рядах, 25 семян в каждом ряду, с интервалом в 15 см, без искусственного орошения. В качестве стандарта на юго-востоке Казахстана высевался сорт Гордеиформе 254, на севере – сорт Дамсинская янтарная. Климатические и метеорологические условия выращивания представлены в таблице 3 и рисунке 7.

Таблица 3 – Климатические и метеорологические условия выращивания экспериментальных участков в двух регионах Казахстана

Параметр	Алматинская область			Северо-Казахстанская область		
	2018	2019	2020	2018	2019	2020
Осадки (вегет. период), мм	311,6	396,0	391,5	281,9	197,0	178,6
Mean T , °C	20,2	18,7	13,5	17,6	15,7	17,0
Max T , °C	37,7	37,6	19,3	33,0	35	23,9
Min T , °C	-1,7	-2,9	9,1	-2,0	-5	10,1
Тип почвы	Светло-каштановые (гумус 2,0-2,5 %)			Чернозём (гумус 4,5-5 %)		
Широта	43°21'			4°10'		
Долгота	76°53'			69°31'		
Высота над уровнем моря (м)	740			141		
Длина светового дня (ч)	14-17					
Дата посева	15 апреля	28 марта	12 апреля	31 мая	31 мая	31 мая
Дата сбора урожая	1 августа	4 августа	1 августа	1 октября	12 октября	10 октября
Орошение	Богара			Богара		
Примечание – Средняя, максимальная и минимальная температура в течение вегетационного периода обозначались как Mean T , Max T , Min T , соответственно.						

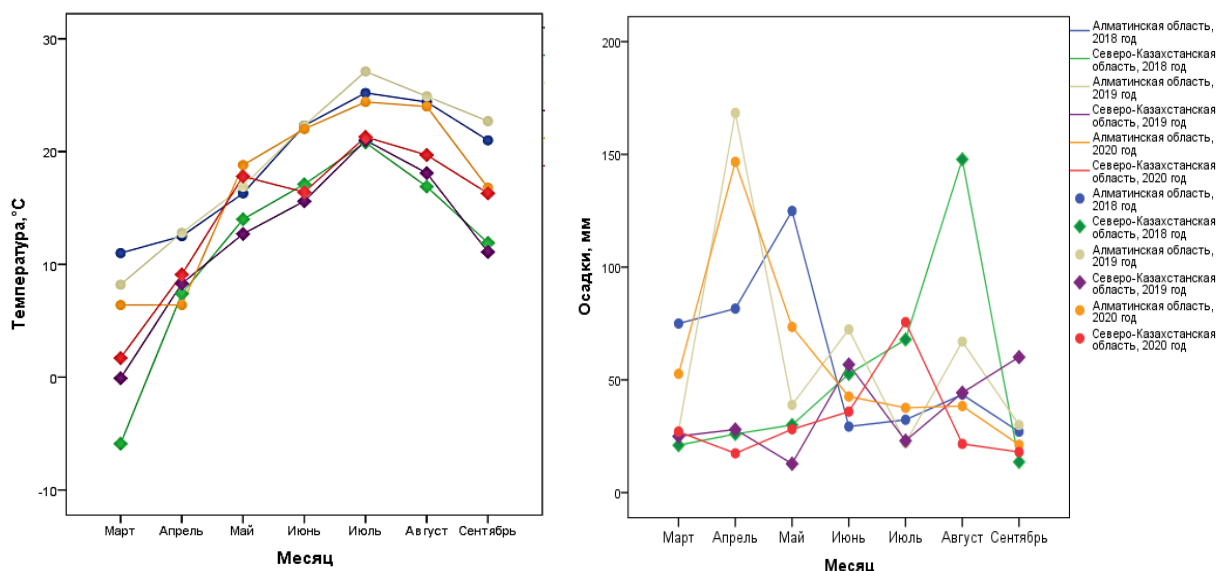


Рисунок 7 – Температура воздуха и осадки вегетационного периода двух экспериментальных участков

Оценивались следующие фенологические фазы (количество дней при 50 % проявлении признака):

1. Всходы – появление всходов;
2. Фаза четырех листочков – разворачивается четвертый настоящий лист;
3. Кущение – показывается первый побег кущения;
4. Фаза элонгации стебля – определяется ощупыванием первого стеблевого узла, который находится на расстоянии 1-2 см от поверхности почвы;
5. Появление флагового листа – последний (флаговый) лист виден, но еще не развернулся;
6. Трубкавание – влагалище флагового листа вздуто, колос внутри стебля;
7. Колошение – видны $\frac{3}{4}$ части колоса;
8. Цветение – появление первых тычинок;
9. Созревание – колосья теряют зеленый цвет, зерно твердое.

Структурный анализ урожая выполнялся в фазу полной спелости зерна. Осуществлен анализ образцов коллекции твердой пшеницы по следующим показателям: высоте растений (см), длине верхнего междоузлия (см), количеству продуктивных колосьев на растение (шт), длине главного колоса (см), числу зерен главного колоса (шт), массе зерен главного колоса (г), массе зерен с растения (г), массе 1000 зерен (г), урожайности (г/м²).

Описательная статистика (средние значения, стандартное отклонение, стандартная ошибка) фенологических показателей и компонентов урожайности выполнялась в программе GraphPad (версия 8.0.0, Сан-Диего, Калифорния, США), GenStat (версия 17, VSN International, Хартфордшир, Великобритания) и JASP (JASP Team, версия 0.14.1, 2020).

2.2.2 Выделение ДНК

Выделение тотальной ДНК проводили по *DeLaporta* (1983 г.) [4, с. 20] из

4-х-дневных проростков пшеницы. Концентрацию тотальной ДНК определяли на спектрофотометре BioRad. О качестве выделенной ДНК судили по отношению величин оптической плотности OD₂₆₀/OD₂₈₀ и OD₂₆₀/OD₂₃₀. Также для проверки количества и качества выделенной ДНК, наряду со спектрофотометрированием, использовали электрофорез в 1 % агарозном геле.

2.2.3 Генотипирование с использованием SSR-маркеров

Применяли метод ПЦР с соответствующей оптимизацией условий реакции для 9 пар SSR-праймеров. Реакционная среда для амплификации включала 0.2 мМ каждого dNTP, 250 мкМ каждого праймера, 0,5-1.5 мМ MgCl₂, 1 ед. *Taq*-полимеразы, 30-50 нг исследуемой ДНК. ПЦР, включая предварительную денатурацию тотальной ДНК при 94 °С в течение 1 мин., последующие 30 циклов (94 °С – 1 мин., 50-60 °С – 30-60 сек., 72 °С – 1 мин.) и элонгацию при 72 °С – 7 мин., проводили с использованием термоамплификатора *Veriti (Applied Biosystems, США)*. Количество циклов и температура отжига зависели от используемых пар праймеров. Информация по SSR-праймерам дана в таблице 4.

Таблица 4 – Характеристика праймеров, использованных в микросателлитном анализе

Локус SSR	Хромосома	Мотив	Последовательность праймера (5' - 3')	T отжига (°C)
<i>Xgwm11</i>	1B	(TA)6CATA(CA)19(TA)6	F: GGATAGTCAGACAATTCTTGTG R: GTGAATTGTGTCTTGTATGCTTCC	50
<i>Xgwm294</i>	2A	(GA)9TA(GA)15	F: GGATTGGAGTTAAGAGAGAACCG R: GCAGAGTGATCAATGCCAGA	55
<i>Xgwm148</i>	2B	(CA)22	F: GTGAGGCAGCAAGAGAGAAA R: CAAAGCTTGACTCAGACCAA	60
<i>Xgwm247</i>	3B	(GA)24	F: GCAATCTTTTTTCTGACCACG R: ATGTGCATGTCCGGACGC	55
<i>Xgwm251</i>	4B	(CA)28	F: CAACTGGTTGCTACACAAGCA R: GGGATGTCTGTTCCATCTTAG	55
<i>Xgwm234</i>	5B	(CT)16(CA)20	F: GAGTCCTGATGTGAAGCTGTTG R: CTCATTGGGGTGTGTACGTG	55
<i>Xcfa-2114</i>	6A	(CA)32	F: ATTGGAAGGCCACGATACAC R: CCCGTCGGGTTTTATCTAGC	60
<i>Xgwm169</i>	6A	(GA)23	F: ACCACTGCAGAGAACACATACG R: GTGCTCTGCTCTAAGTGTGGG	55
<i>Xgwm219</i>	6B	(GA)35	F: GATGAGCGACACCTAGCCTC R: GGGGTCCGAGTCCACAAC	60
Примечание – Прямой и обратный праймер обозначался как F и R, соответственно.				

Продукты ПЦР разделяли электрофоретически в 6 % ПААГ геле в трис-ЭДТА-боратном буфере pH 8,0.

При помощи статистической прикладной программы GenAlEx 6.5 [200, 201] рассчитывались индексы генетического разнообразия *Nei* и *Shannon* [202].

Эффективность SSR-маркеров анализировалась с использованием индекса

полиморфизма маркеров (PIC) – при $PIC > 0.5$ как высокоинформативные; $0.5 > PIC > 0.25$ как информативные; и $PIC \leq 0.25$ как малоинформативные [203].

Филогенетическое древо построено на основе алгоритма ближайших соседей (NJ, или *Neighbor Joining*) в программе TASSEL [7, с. 1]. Анализ ассоциаций маркер-признак проводился с использованием *t*-критерия Стьюдента (*Student's t-test*).

2.2.4 Анализ корреляций по методу Pearson

В работе использованы статистические методы с применением пакетов прикладных программ. Корреляция по Pearson [149, с. 159] высчитывалась с использованием программной среды R (*r-project.org*).

2.2.5 Анализ «генотип-среда»

Анализ GGE проводился с использованием программной среды R (*r-project.org*). GGE-биplot модель [204] определяет относительную продуктивность генотипов в конкретных экологических условиях (специфическая адаптивность генотипа).

2.2.6 Анализ главных координат

Анализ главных координат (PCoA) рассчитывался на основе генетического расстояния между образцами и оценки корреляции между генетическим и географическим расстоянием (Mantel test, PhiPTP) [205] при использовании GenAlEx 6.5 [200, с. 288, 201, с. 2537].

2.2.7 Ассоциативное картирование

Для ассоциативного картирования были использованы данные SNP-генотипирования коллекции по 16 425 SNP маркерам (Illumina® iSelect 90K wheat SNP assay, TraitGenetics GmbH, Гатерслебен, Германия) предоставлены профессорами *Nicola Pecchioni* и *Giovanni Laidò* (*Research Centre for Cereal and Industrial Crops*, г. Фоджа, Италия). Полученные генотипические данные отфильтрованы по количеству пропущенных данных ($> 10\%$) и частоте минорного аллеля $< 0,1$ (MAF). Детали SNP генотипирования и редактирования описаны в [175, с. 794, 206].

Генетическая структура коллекции (Q) идентифицирована с использованием методов Байеса (*Bayes approach*) при помощи программы STRUCTURE 2.3.4 [9, с. 945] и TASSEL [7, с. 1], с оптимальным количеством субпопуляций (K), равном 3 для всей коллекции и 6 для подгруппы твердой пшеницы, как описано в [206, с. 11]. Для GWAS применяли программы TASSEL 5.0 [7, с. 1] и GAPIT R [8, с. 1]. Поиск ассоциаций проводился как для всей коллекции тетраплоидной пшеницы (TWC), так и группы образцов твердой пшеницы – *T. durum* (DWV).

Ассоциации маркер-признак (АМП) между SNP маркерами и агрономическими признаками идентифицированы с использованием смешанной линейной модели (MLM, *mixed linear model*) на основе использования матрицы популяционной структуры (Q) и родства (K). В соответствии со значениями

неравновесия по сцеплению (LD) идентифицированных в [206, с. 11], значение $r^2 = 0,3$ использовано как доверительный интервал для декларирования значимых SNP, ассоциированных с агрономическими признаками. Статистически значимыми принимались ассоциации при значении $P < 1.96E-4$. Графики квантиль-квантиль (Q-Q) и Манхэттен анализировались для подтверждения статистической значимости идентифицированных ассоциаций.

Все статистически значимые АМП, локализованные в небольшом интервале (10 сМ), группировались в один QTL. В настоящем исследовании, каждая комбинация год–локация учитывалась как отдельная среда выращивания. Стабильными принимались только те ассоциации, которые были идентифицированы в двух и более условиях. Геномная локализация SNP-маркеров, ассоциированных с QTL для каждого признака, проводилась с использованием консенсусной карты, описанной в [60, с. 650]. Графическое представление генетической позиции АМП выполнено с использованием программы MapChart 2.2 [207].

Генетическая позиция идентифицированных QTL сравнивалась с результатами, полученных в других исследованиях по изучению аналогичных признаков тетраплоидной пшеницы [208]. Нуклеотидные последовательности целевых SNP-маркеров внутри доверительного интервала каждого QTL использовались для поиска схожих последовательностей в геноме твердой пшеницы на сайте *InterOmics* [209] портала Svevo. Данные позиции QTL сравнивались с использованием функции *Genome Annotation Viewer* сайта *InterOmics* с другими QTL, идентифицированными для тех же признаков, что и в настоящем исследовании.

2.2.8 KASP-маркеры

Для каждого идентифицированного значимого SNP-маркера, ассоциированного с ценными признаками, при использовании соответствующей информации и программ был осуществлен дизайн двух аллель-специфических прямых и одного обратного KASP [3, с. 1] праймера. Праймеры KASP заказывались в компании *LGC Genomics (Beverly, MA, США)*. Генотипирование по технологии KASP проводили по протоколу компании *LGC Genomics (Beverly, MA, США)*. Флуоресценция по конечной точке считывалась с использованием ридера плашек *Fluoroscan Ascent (Thermo Fisher Scientific, США)* и визуализировалась с использованием программы *KlusterCaller (LGC Group, www.lgcgroup.com/software)*.

3 РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ

3.1 Фенотипическое изучение коллекции твердой пшеницы, состоящей из отечественных и зарубежных образцов, в условиях Северо-Казахстанской и Алматинской области

Для проведения GWAS необходимы две категории данных: 1) генотипические данные (матрица генотипов), 2) фенотипические данные (матрица фенотипов). Осуществлены фенологические наблюдения и фенотипирование коллекции твердой пшеницы, состоящей из 300 сортов и линий, в двух регионах Казахстана – на севере (Северо-Казахстанская СХОС, Северо-Казахстанская область) и юго-востоке (КазНИИЗиР, Алматинская область) страны в течение 3 лет – 2018-2020 гг. [210-212].

3.1.1 Фенологическая оценка коллекции образцов твердой пшеницы в двух регионах Казахстана

Фенологические наблюдения необходимы для установления периода вегетации и выявления экологической приспособленности сортов и линий к климатическим условиям в разные периоды роста и развития растений.

Осуществлены посев и фенологическая оценка коллекции твердой пшеницы, состоящей из 300 образцов, в двух регионах Казахстана (таблица 5). Наблюдалась статистически значимая вариабельность по длительности фенологических фаз между двумя регионами Казахстана.

Таблица 5 – Продолжительность фенологических фаз образцов твердой пшеницы в условиях Алматинской и Северо-Казахстанской областей (2018, 2019, 2020 гг.)

Признак	Алматинская область			Северо-Казахстанская область			ANOVA
	Mean	SD	SE	Mean	SD	SE	<i>P</i>
Время от посева до всходов, дни	11,9	0,51	0,03	12,1	0,10	0,02	4,6E-308
Время от всходов до фазы 4-х листочков, дни	11,4	1,19	0,07	12,5	0,85	0,05	1,5E-17
Кущение, дни	15,8	1,45	0,09	14,9	2,65	0,13	2,9E-12
Элонгация стебля, дни	36,9	2,27	0,13	30,9	2,44	0,14	2,3E-95
Появление флагового листа, дни	41,3	0,75	0,04	33,2	1,60	0,10	ns
Трубкование, дни	46,5	2,25	0,13	35,2	2,87	0,14	ns
Колошение, дни	57,2	3,40	0,20	45,4	4,50	0,23	6,7E-300
Цветение, дни	61,3	3,48	0,20	48,9	3,90	0,20	ns
Фаза от колошения до созревания, дни	39,5	2,81	0,16	41,6	4,70	0,24	2,3E-13
Время созревания, дни	96,6	2,40	0,14	86,9	2,45	0,12	1,5E-272
Примечания 1 Mean – среднее; 2 SD – стандартное отклонение; 3 SE – стандартная ошибка; 4 <i>P</i> – уровень значимости статистического теста; 5 ns – отсутствие статистической значимости теста ($P > 0,05$).							

В результате трехлетних фенологических наблюдений твердой пшеницы в Алматинской области выявлено, что колошение наступало раньше других образцов у Arrulo (49 дней) и Mexicali 75 (50 дней); позднее других – Г1846 (65 дней), Г2607 (65 дней), Каргала 34 (66 дней), Grandur (66 дней). На юго-востоке образцам требовалось больше дней для созревания ($97 \pm 2,4$ дней), в сравнении с севером Казахстана ($87 \pm 2,4$ дней) (таблица 6, рисунок 8).

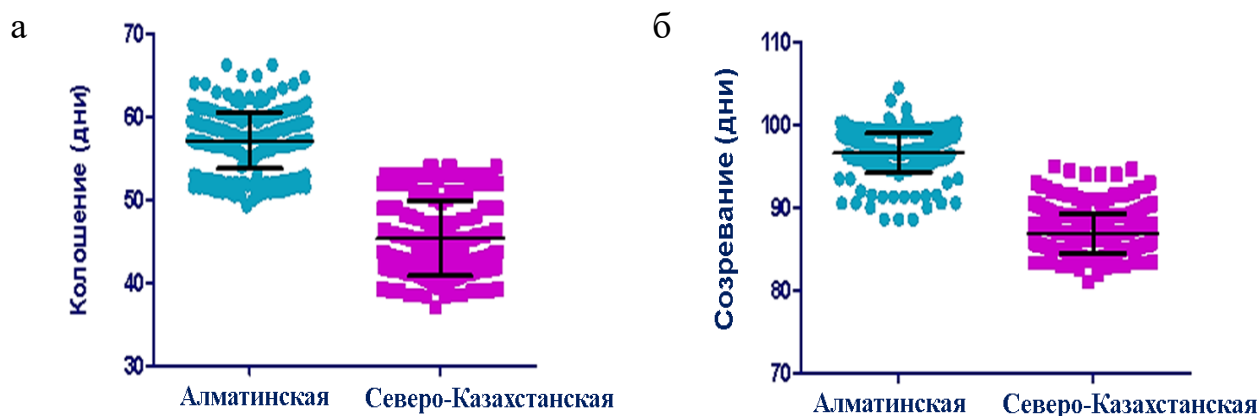


Рисунок 8 – Диаграмма распределения продолжительности периода от всходов до колошения (а) и созревания (б) образцов коллекции в двух областях Казахстана (среднее по 2018-2020 гг.)

Наименьшим периодом от всходов до созревания (89-90 дней) в Алматинской области характеризовались сорта итальянской селекции Creso, Lesina и Varano, Jabato (Испания), UC1113 (Канада); наибольшим – Нурлы (105 дней, Казахстан), Гордеиформе 254 (103 дня, Казахстан), Arislahn-5 (102 дня, ICARDA).

В Северо-Казахстанской области, длительный период до времени созревания (93-95 дней) был характерен для сортов и линий: Целиноградская 75 (Казахстан), Capelli (Италия), Г2607 (Казахстан), СИД 88 (Казахстан), Zenit (Италия), Таганрог (Италия), Varsarol (Италия), Назаровка (Россия), Ambral (Франция), Дамсинская янтарная (Казахстан), Саратовская 31 (Россия), Г2654 (Казахстан). Сорта Cannizzo (Италия), Don Pedro (Испания), Lesina (Италия), Omrabi 5 (ICARDA), Valnova (Италия) созревали быстрее других в Северо-Казахстанской области.

В Алматинской области наименее продолжительный вегетационный период (89 дней) среди представителей других тетраплоидных видов в коллекции наблюдался у PI 278350 (*T. turanicum*, Италия); наиболее продолжительный период (106 дней) зафиксирован у образцов: MG 5473 (*T. dicocum*, Испания), Farvento (*T. dicocum*, Италия), MG 5471/1 (*T. dicocum*, Эфиопия), MG 5344/1 (*T. dicocum*, Эфиопия). По результатам фенологических наблюдений 2018-2020 годов в Алматинской области, скороспелостью среди образцов коллекции характеризовались представители вида *T. carthlicum* ($94 \pm 0,64$ дня) (таблица 6).

Таблица 6 – Продолжительность фенологических фаз в коллекции тетраплоидной пшеницы по данным 2018-2020 гг. в Алматинской области

Признак, дни	Вид тетраплоидной пшеницы						
	<i>T. carthlicum</i>	<i>T. dicoccoides</i>	<i>T. dicoccum</i>	<i>T. turgidum</i>	<i>T. durum</i>	<i>T. polonicum</i>	<i>T. turanicum</i>
Время всходов	12 ± 0,14	12 ± 0,21	12 ± 0,14	12 ± 0,11	12 ± 0,03	12 ± 0,12	12 ± 0,07
Фаза 4-х листьев	12 ± 0,36	11 ± 0,41	10 ± 0,32	11 ± 0,21	11 ± 0,07	11 ± 0,27	11 ± 0,19
Время кущения	17 ± 0,60	16 ± 0,49	16 ± 0,25	16 ± 0,08	16 ± 0,08	16 ± 0,08	15 ± 0,08
Время элонгации стебля	37 ± 0,32	38 ± 0,20	37 ± 0,37	37 ± 0,41	37 ± 0,13	37 ± 0,38	37 ± 0,30
Время появления флагового листа	41 ± 0,11	42 ± 0,13	42 ± 0,56	41 ± 0,50	41 ± 0,28	41 ± 0,28	41 ± 0,32
Время трубкования	47 ± 0,12	47 ± 0,42	49 ± 0,78	47 ± 0,78	47 ± 0,13	47 ± 0,49	46 ± 0,29
Время колошения	60 ± 0,56	61 ± 1,39	65 ± 1,21	66 ± 1,36	57 ± 0,19	63 ± 0,65	60 ± 0,82
Время цветения	63 ± 0,92	63 ± 1,62	70 ± 1,88	69 ± 1,47	61 ± 0,21	67 ± 0,74	65 ± 1,23
Время от колошения до созревания семян	34 ± 0,82	38 ± 1,36	33 ± 1,28	33 ± 1,27	39 ± 0,16	35 ± 0,55	36 ± 0,64
Время созревания	94 ± 0,64	99 ± 0,66	99 ± 1,37	99 ± 0,84	97 ± 0,14	98 ± 0,77	96 ± 0,62
Примечание – Значения представлены в виде средних значений ± стандартная ошибка.							

В Северо-Казахстанской области позднеспелостью характеризовался тетраплоидный вид *T. dicoccum* (95 ± 3,32 дня), скороспелостью – *T. carthlicum* (85 ± 0,41 дня) (таблица 7).

Таблица 7 – Продолжительность фенологических фаз в коллекции тетраплоидной пшеницы по данным трехлетних полевых испытаний в Северо-Казахстанской области

Признак, дни	Вид тетраплоидной пшеницы						
	<i>T. carthlicum</i>	<i>T. dicoccoides</i>	<i>T. dicoccum</i>	<i>T. turgidum</i>	<i>T. durum</i>	<i>T. polonicum</i>	<i>T. turanicum</i>
Время всходов	12 ± 0,51	12 ± 0,32	12 ± 0,51	12 ± 0,43	12 ± 0,81	12 ± 0,33	12 ± 0,51
Фаза 4-х листьев	13 ± 0,26	12 ± 0,18	13 ± 0,22	12 ± 0,25	13 ± 0,05	13 ± 0,18	13 ± 0,47
Время кущения	15 ± 0,20	15 ± 0,34	15 ± 0,21	15 ± 0,32	15 ± 0,13	15 ± 0,22	15 ± 0,47
Время элонгации стебля	31 ± 0,29	32 ± 0,55	33 ± 0,76	35 ± 0,68	31 ± 0,14	32 ± 0,39	32 ± 0,43
Время появления флагового листа	34 ± 0,31	34 ± 0,72	35 ± 0,72	38 ± 0,97	33 ± 0,09	35 ± 0,42	34 ± 0,36
Время трубкования	35 ± 0,29	37 ± 0,99	39 ± 1,09	41 ± 2,03	35 ± 0,14	36 ± 0,47	36 ± 0,56
Время колошения	44 ± 0,59	45 ± 1,29	48 ± 1,34	55 ± 3,48	45 ± 0,23	47 ± 1,10	46 ± 0,95
Время цветения	49 ± 0,53	48 ± 2,21	53 ± 1,46	57 ± 2,54	49 ± 0,19	51 ± 0,55	50 ± 0,54
Время от колошения до созревания семян	41 ± 0,39	48 ± 2,82	48 ± 2,89	37 ± 4,85	42 ± 0,24	44 ± 1,34	44 ± 0,98
Время созревания	85 ± 0,41	93 ± 3,31	95 ± 3,32	91 ± 3,14	87 ± 0,12	91 ± 1,00	90 ± 0,88
Примечание – Значения представлены в виде средних значений ± стандартная ошибка.							

Таким образом, коллекция твердой пшеницы охарактеризована по срокам прохождения фенологических фаз, раннеспелости и позднеспелости в условиях Алматинской и Северо-Казахстанской области Казахстана. Кроме того, зафиксированы сроки прохождения фенологических фаз другими тетраплоидными видами пшеницы в условиях двух регионов Казахстана.

3.1.2 Анализ компонентов урожайности коллекции твердой пшеницы, выращенной в двух регионах Казахстана

В результате трехлетних (2018-2020 гг.) полевых испытаний коллекции твердой пшеницы в двух регионах Казахстана, осуществлен анализ образцов коллекции по следующим показателям: высоте растений, длине верхнего междоузлия, количеству продуктивных колосьев на растение, длине главного колоса, числу зерен главного колоса, массе зерен главного колоса, массе зерен с растения, массе 1000 зерен, урожайность с 1 м² (таблица 8). Наблюдалось статистически значимое различие по признакам между двумя регионами.

Таблица 8 – Характеристика коллекции твердой пшеницы по морфометрическим показателям и элементам урожайности в Алматинской и Северо-Казахстанской областях (2018-2020 гг.)

Признак	Алматинская область			Северо-Казахстанская область			ANOVA
	Mean	SD	SE	Mean	SD	SE	<i>P</i>
Высота растения, см	74,5	19,1	1,11	66,5	12,8	0,65	1,1E-17
Длина верхнего междоузлия, см	31,5	7,75	0,45	27,7	7,0	0,33	4,3E-26
Длина колоса, см	7,0	1,04	0,06	6,3	0,76	0,04	4,6E-52
Количество продуктивных колосьев на растение, шт	2,5	0,55	0,03	1,9	0,51	0,03	4,0E-66
Число зерен на колос, шт	44,5	5,90	0,34	33,1	5,64	0,33	1,6E-19
Масса зерен на колос, г	2,0	0,30	0,02	1,5	0,53	0,03	ns
Масса зерна на растение, г	4,0	0,92	0,05	2,8	0,69	0,04	7,6E-04
Масса 1000 зерен, г	44,9	4,96	0,29	42,0	5,73	0,29	1,2E-03
Урожайность, г/м ²	677,6	232,73	13,62	258,4	45,85	2,30	1,1E-195
Примечания 1 Mean – среднее; 2 SD – стандартное отклонение; 3 SE – стандартная ошибка; 4 <i>P</i> – уровень значимости статистического теста; 5 ns – отсутствие статистической значимости теста ($P > 0,05$).							

В результате трехлетнего изучения коллекции твердой пшеницы различного происхождения, отобраны наиболее перспективные для селекции образцы с максимальной выраженностью по морфометрическим признакам и компонентам урожайности в Алматинской (таблица 9) и Северо-Казахстанской областях (таблица 10).

Так, в двух регионах Казахстана скороспелостью характеризовался сорт итальянской селекции Lesina; максимальную высоту растения и длину верхнего междоузлия показал сорт Черноколосая 20; по длине колоса выделился сорт Алтайка; по наибольшему количеству продуктивных колосьев – сорт Харьковская 46; максимальное число зерен на колос на колос показала линия КСИ Карабалыкской СХОС – Г2363.

Таблица 9 – Образцы твердой пшеницы с максимальной выраженностью агрономических признаков в Алматинской области по данным трехлетних полевых испытаний

Признак	Сорт / Линия	Стандарт (Гордеиформе 254)
Вегетационный период	Скороспелость (87-90 дней) – Creso, Lesina, Jabato, UC1113, Varano; Позднеспелость (102-105 дней) – Нурлы, Гордеиформе 254, Arislahn-5	98,2 ± 4,4
Высота растения	Минимум (50 см) – Baio, Tresor; максимум (133 см) – Черноколосая 20	88,5 ± 3,8
Длина верхнего междоузлия	Минимум (19 см) – Excalibur; максимум (58 см) – Черноколосая 20	32,1 ± 1,6
Длина колоса (11 см)	Алтайка	7,4 ± 1,1
Количество продуктивных колосьев на растение (4 шт)	Berillo, Cosmodur, Granizo, Timilia, Lakota, Харьковская 46	2,6 ± 0,9
Число зерен на колос (59-63 шт)	Алтайка, Алтайский янтарь, Г 2363, Каргала 9, Нурлы, Granizo, Provenzal	50,5 ± 6,0
Масса зерен на колос (3 г)	Appio, Berillo, Cappelli, Fiore, Granizo, Grifoni, Quadrato, Strongfield, Pedroso, Taganrog, Vendetta, West Bred 881, Алтайский янтарь, Алтайка, Харьковская 46	2,0 ± 0,3
Масса зерна на растение (7 г)	Харьковская 46	4,3 ± 1,0
Масса 1000 зерен (60-71 г)	Bronte, Mongibello	40,8 ± 1,5
Урожайность (1453-1649 г/м ²)	Гордеиформе 254, Aghrass-1, Lakota, West Bred 881	932,6 ± 736,4

Таблица 10 – Образцы твердой пшеницы с максимальной выраженностью агрономических признаков в Северо-Казахстанской области (2018-2020 гг.)

Признак	Сорт / Линия	Стандарт (Дамсинская янтарная)
1	2	3
Вегетационный период	Скороспелость (80-83 дня) – Cannizzo, Don Pedro, Lesina, Omrabi 5, Valnova; Позднеспелость (93-95 дней) – Целиноградская 75, Capelli, Г2607, СИД 88, Zenit, Taganrog, Barcarol, Назаровка, Ambral, Саратовская 31, Г2654	84,5 ± 1,5
Высота растения	Минимум (52 см) – Karim, Vesuvio; максимум (115 см) – Черноколосая 20	99,5 ± 4,8
Длина верхнего междоузлия (16 см)	Минимум (16 см) – Lagonil-2, Brindur; максимум (57 см) – Черноколосая 20	41,4 ± 1,4

Продолжение таблицы 10

1	2	3
Длина колоса (8 см)	AC Melita, Cappelli, LO92, Medora, Pedroso, Primadur, Rugby, Алтайка, Каргала 9, Каргала 1514, Костанайская 52, Омский рубин, СИД 88, Целиноградская 75, Черноколосая 20, Г 1764, Г 2267, Г 2363, Г 2589, Г 2611, Г 2638, Г 2640	$6,7 \pm 0,3$
Количество продуктивных колосьев на растение (3 шт)	AC Navigator, Arnacoris, Cannizzo, Fiore, Goldur, Medora, Sceptre, Tiziana, Tresor, Valforte, Valnova, Varano, Vendetta, Virgilio, Zenit, Костанайская 52, Кустанайская 1, Омский рубин, Харьковская 46, Харьковская 9, Целиноградская 75, Г 1764, Г 2267, Г 2409, Г 2589, Г 2601, Г 2611, Г 2638, Г 2654	$2,8 \pm 0,4$
Число зерен на колос (74 шт)	Г 2363	$28,8 \pm 3,3$
Масса зерна на колос (3 г)	Sharm 5, Zenit	$1,4 \pm 0,2$
Масса зерна на растение (5 г)	Canyon, Lloyd, Г 2611	$3,5 \pm 0,5$
Масса 1000 зерен (71 г)	Cappelli	$47,1 \pm 0,9$
Урожайность (351-380 г/м ²)	Оренбургская 10, Arnacoris, AC Navigator, Saragolla, Waskana, Г2638, Саратовская 31	$279,9 \pm 78,0$

В соответствии с данными по урожайности трехлетних полевых испытаний в Северо-Казахстанской области, 52 сорта твердой пшеницы зарубежной селекции превысили сорт-стандарт (рисунок 9).

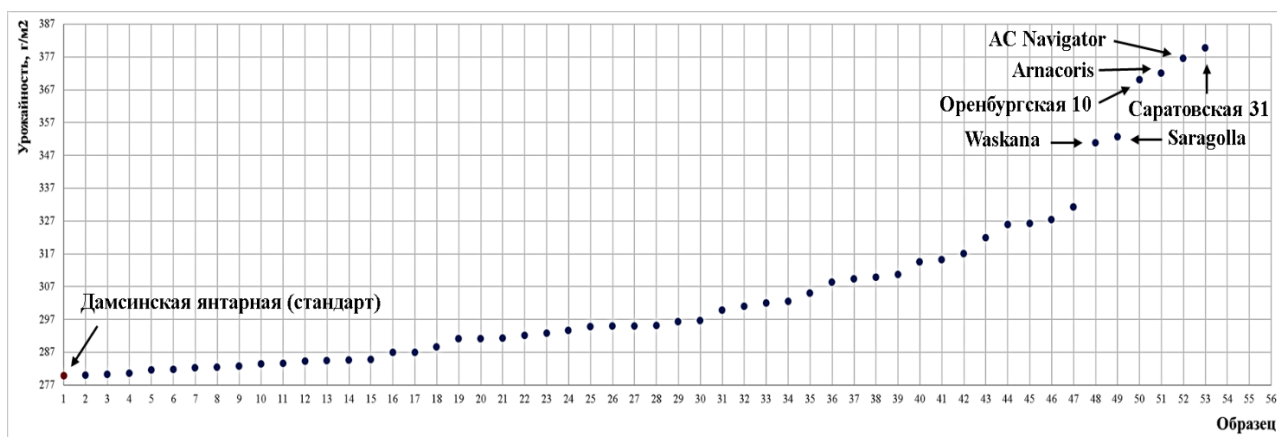


Рисунок 9 – Сорта и линии твердой пшеницы зарубежной селекции, превысившие сорта-стандарты по урожайности (г/м²) в Северо-Казахстанской области (среднее по 2018-2020 гг.)

По средней урожайности трехлетних полевых испытаний в Алматинской области, 3 сорта зарубежной селекции превысили сорт-стандарт (рисунок 10).

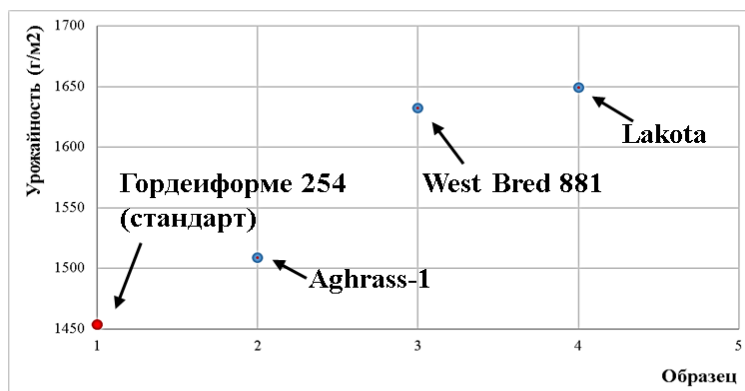
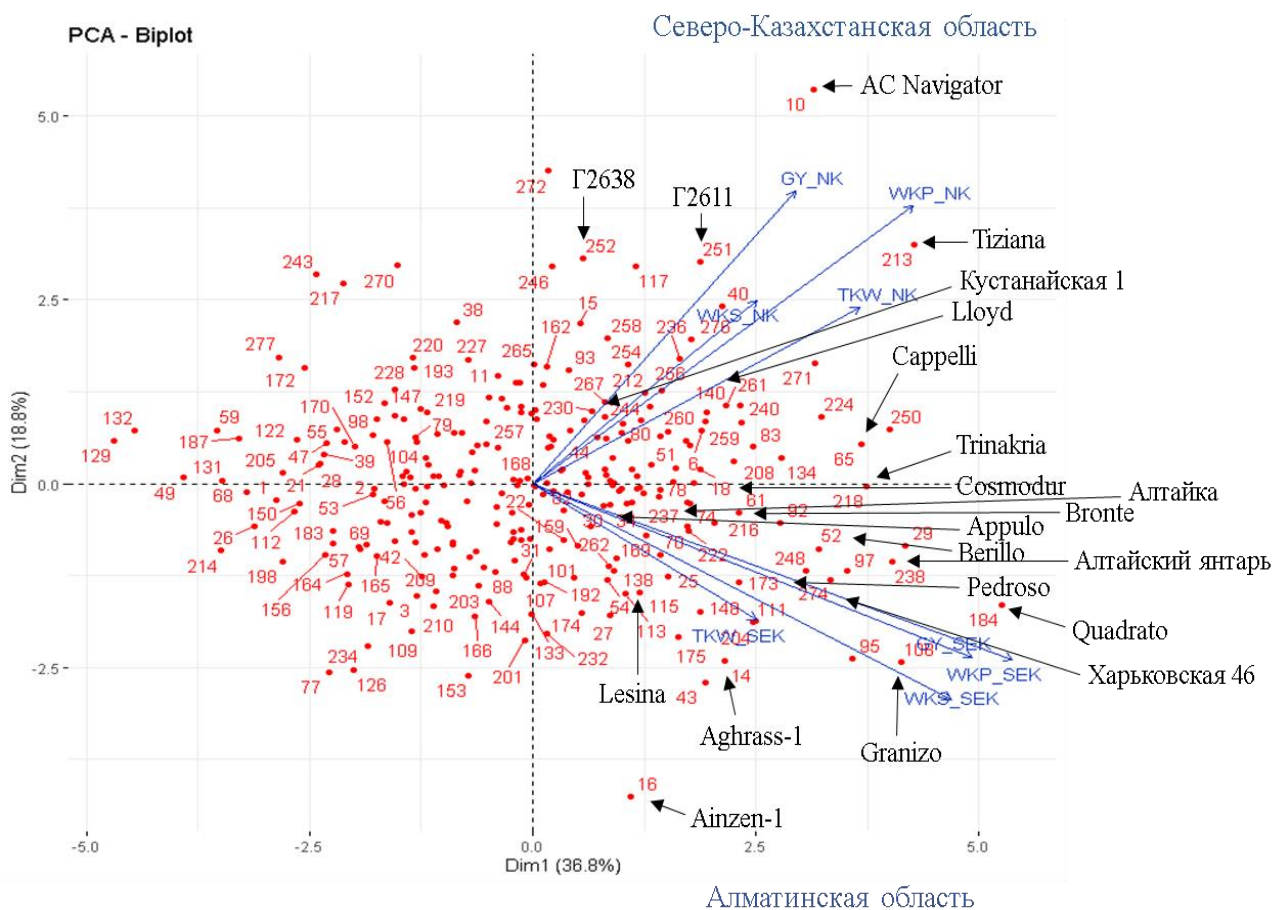


Рисунок 10 – Сорты и линии твердой пшеницы зарубежной селекции, превысившие сорта-стандарты по урожайности (г/м²) в Алматинской области (среднее по 2018-2020 гг.)

Проведен анализ GGE-биplot модели для оценки поведения генотипов в двух средах (рисунок 11).



WKS – масса зерен на колос (г), WKP – масса зерен на растение (г), TKW – масса 1000 зерен (г), GY – урожайность (г/м²), SEK – Алматинская область, NK – Северо-Казахстанская область. Образец, который находится по одну сторону переменной, имеет высокое значение для этой переменной; образец, который находится на противоположной стороне переменной, имеет низкое значение этой переменной

Рисунок 11 – GGE-биplot образцов твердой пшеницы по компонентам урожайности

При помощи графических изображений модель позволяет выявить более пластичные образцы. Данный подход визуализации фактических данных отображает перспективные генотипы, приближенные к «идеальным» для исследуемых сред [213]. При помощи биplot моделирования GGE «генотип-среда» выделены перспективные образцы твердой пшеницы по компонентам урожайности как в условиях Северо-Казахстанской, так и Алматинской области.

В качестве наиболее перспективных для возделывания в Алматинской области по компонентам урожайности были выделены: Aghrass-1, Ainzen-1, Alemanno, Angre, Antas, Appio, Appulo, Arcobaleno, Astigi, Berillo, Boabdil, Bronte, Chiara, Claudio, Cosmodur, Doral, Enduro, Extradur, Fiore, Galadur, Grandur, Granizo, Grifoni, Helidur, Ilra, Lagost 3, Lesina, Meridiano, Neodur, Orobel, Pedroso, Pietrafitta, Quadrato, S99B34, Strongfield, Torrebianca, Trinakria, Valnova, West Bred Turbo, Алтайка, Алтайский янтарь, Г2589, Каргала 70, Харьковская 46.

В коллекции твердой пшеницы в качестве наиболее урожайных для Северо-Казахстанской области по компонентам урожайности выделены: 5-BIL42, AC Navigator, Agridur, Athena, Barcarol, Cappelli, Dauno, Duetto, Excalibur, Iride, Lakota, Lloyd, Normanno, Taganrog, Tito, Tiziana, Waskana, Асангали 20, Г2345, Г2409, Г2607, Г2611, Г2638, Каргала 34, Каргала 66, Каргала 69, Кустанайская 1, Оренбургская 10, Саратовская 31.

Таким образом, по результатам фенотипического анализа и анализа «генотип-среда» (GGE), наилучшими образцами по изученным показателям в Алматинской области оказались сорта Aghrass-1, Ainzen-1, Appio, Berillo, Bronte, Cosmodur, Fiore, Granizo, Lesina, Pedroso, Quadrato, Strongfield, Trinakria, Алтайка, Алтайский янтарь, Харьковская 46. В качестве наиболее перспективных для Северо-Казахстанской области выделены: AC Navigator, Barcarol, Cappelli, Lloyd, Taganrog, Tiziana, Waskana, Г2409, Г2607, Г2611, Г2638, Кустанайская 1, Оренбургская 10, Саратовская 31.

Изучение корреляции между фенотипическими признаками имеет большое значение при решении генетико-селекционных задач. Установление связи между признаками позволяет проводить косвенный отбор по коррелирующим признакам [214]. Рассчитаны коэффициенты корреляции (Pearson) между изученными признаками (таблицы 12-13). По данным двух регионов выращивания, высокая положительная корреляция ($r \geq 0.5$) зафиксирована между высотой растения (PH) и длиной верхнего междоузлия (PL) с коэффициентом $r = 0.9^{***}$ (КазНИИЗиР) (таблица 12) и $r = 0.8^{***}$ (Северо-Казахстанская СХОС), соответственно (таблица 13); количеством продуктивных колосьев (NFS) и массой зерен на растение (WKP) с $r = 0.7^{***}$ (КазНИИЗиР) (таблица 12) и $r = 0.6^{***}$ (Северо-Казахстанская СХОС) (таблица 13), соответственно; числом зерен на колос (NKS) и массой зерен на растение (WKP) с $r = 0.5^{***}$ по данным двух областей (таблицы 11-12).

По результатам анализа корреляций фенологических и фенотипических показателей твердой пшеницы, выращенной в Алматинской области (2018-2020 гг.), была выявлена слабая статистически значимая отрицательная связь ($r = -0.12^{**}$) (таблица 11) между массой 1000 зерен и высотой растения.

Таблица 11 – Корреляция (Pearson, r) и оценка статистической значимости корреляции (p -value) между фенологическими и фенотипическими признаками коллекции твердой пшеницы, выращенной в Алматинской области (2018-2020 гг.)

Признак	HD	MT	PH	PL	NFS	SL	NKS	WKS	WKP	TKW
MT	0.6***	-	-	-	-	-	-	-	-	-
PH	0.4***	0.2***	-	-	-	-	-	-	-	-
PL	0.3***	0.2***	0.9***	-	-	-	-	-	-	-
NFS	0.2***	0.2***	0.2***	0.2***	-	-	-	-	-	-
SL	0.3***	0.2***	0.5***	0.4***	0.2 ^{ns}	-	-	-	-	-
NKS	0.05 ^{ns}	0.01 ^{ns}	0.2***	0.2***	0.2***	0.5***	-	-	-	-
WKS	-0.05 ^{ns}	0.01 ^{ns}	0.2***	0.1***	0.2***	0.3***	0.8***	-	-	-
WKP	0.06 ^{ns}	0.2 ^{ns}	0.3***	0.3***	0.7***	0.3***	0.5***	0.6***	-	-
TKW	-0.1**	0.08*	-0.1**	-0.06 ^{ns}	0.05 ^{ns}	-0.2***	0.09**	0.3***	0.2***	-
GY	0.2***	0.2***	0.1**	0.1**	0.5***	0.2***	0.4***	0.4***	0.6***	0.08*

Примечания
 1 HD – колошение (дни), MT – созревание (дни), PH – высота растения (см), PL – длина верхнего междоузлия (см), NFS – количество продуктивных колосьев (шт), SL – длина колоса (см), NKS – число зерен на растение (шт), WKS – масса зерен на колос (г), WKP – масса зерен на растение (г), TKW – масса 1000 зерен (г), GY – урожайность (г/м²);
 2 Значимость гипотезы с вероятностью ошибки: ^{ns} – не значимая ($p > 0.05$); * – значимая ($p \leq 0.05$), ** – очень значимая ($p \leq 0.01$), *** – максимально значимая ($p \leq 0.001$).

Таблица 12 – Корреляция (Pearson, r) и оценка статистической значимости корреляции (p -value) между признаками твердой пшеницы по фенологическим и фенотипическим данным коллекции, выращенной в Северо-Казахстанской области (2018-2020 гг.)

	HD	MT	PH	PL	NFS	SL	NKS	WKS	WKP	TKW
MT	0.1***	-	-	-	-	-	-	-	-	-
PH	0.03 ^{ns}	0.1*	-	-	-	-	-	-	-	-
PL	0.02 ^{ns}	0.3***	0.8***	-	-	-	-	-	-	-
NFS	-0.2***	-0.1***	0.3***	0.2***	-	-	-	-	-	-
SL	0.1**	0.02 ^{ns}	0.5***	0.4***	0.3***	-	-	-	-	-
NKS	0.1***	0.02 ^{ns}	0.4***	0.2***	0.1***	0.3***	-	-	-	-
WKS	0.3***	0.03 ^{ns}	0.03 ^{ns}	0.1 ^{ns}	0 ^{ns}	0.04 ^{ns}	0.1**	-	-	-
WKP	0.3***	-0.02 ^{ns}	0.4***	0.3***	0.6***	0.3***	0.5***	0.2***	-	-
TKW	-0.02 ^{ns}	-0.01 ^{ns}	0.4***	0.2***	0.2***	-0.05 ^{ns}	0.2***	0.1 ^{ns}	0.5***	-
GY	-0.09*	0.1***	0.5***	0.3***	0.1***	-0.04 ^{ns}	0.4***	0.03 ^{ns}	0.4***	0.6***

Примечания
 1 HD – колошение (дни), MT – созревание (дни), PH – высота растения (см), PL – длина верхнего междоузлия (см), NFS – количество продуктивных колосьев (шт), SL – длина колоса (см), NKS – число зерен на растение (шт), WKS – масса зерен на колос (г), WKP – масса зерен на растение (г), TKW – масса 1000 зерен (г), GY – урожайность (г/м²);
 2 Значимость гипотезы с вероятностью ошибки: ^{ns} – не значимая ($p > 0.05$); * – значимая ($p \leq 0.05$), ** – очень значимая ($p \leq 0.01$), *** – максимально значимая ($p \leq 0.001$).

По результатам анализа корреляций фенологических и фенотипических показателей твердой пшеницы, выращенной в Северо-Казахстанской области

выявлена слабая отрицательная связь между количеством продуктивных колосьев (NFS) и фенологическими признаками (время колошения ($r = -0.2^{***}$), время созревания ($r = -0.14^{***}$) (таблица 12).

Двухфакторный дисперсионный анализ (ANOVA), проведенный на основе полевых данных трех годов (таблица 13) позволил установить, что вклад фактора «окружающая среда» в суммарную дисперсию признаков «время колошения», «время цветения», «число зерен главного колоса» и «урожайность ($\text{г}/\text{м}^2$)», статистически значимо превышал вклад фактора «генотип», что свидетельствует о важности учета фактора среды.

Таблица 13 – Анализ ANOVA фенологических, морфометрических признаков и компонентов урожайности на основе трехлетних полевых испытаний в Алматинской и Северо-Казахстанской области

Признак	Генотип				Среда				Генотип-Среда			
	SS	F	Pr (>F)	%	SS	F	Pr (>F)	%	SS	F	Pr (>F)	%
Фаза 4 листьев	953	0.8	ns	15	18	4.3	*	0,3	637	0.6	ns	10
Время кущения	1311	1.2	*	17	683	171.2	***	9	1479	1.3	***	19
Время элонгации стебля	3299	1.3	ns	8	20759	2011.7	**	53	3718	1.3	**	9
Время появления флагового листа	965	0.5	ns	3	26780	3543.9	***	72	1165	0.6	ns	3
Время трубкования	3530	0.9	ns	5	46330	3124.8	***	68	1840	0.5	ns	3
Время колошения	9030	1.8	***	7	90854	5000.9	***	71	7629	1.5	***	6
Время цветения	11343	2.3	***	8	94703	5375.7	***	71	8734	1.8	***	7
Время созревания	6610	1.0	ns	9	36780	1530.3	***	50	4135	0.6	ns	6
Высота растения	423135	20.1	***	74	19111	250.4	***	3	42149	2.0	***	7
Длина верхнего междоузлия	86739	24.1	***	73	10049	769.3	***	8	7913	2.2	***	7
Кол-во продук-х колосьев на растение	139	1.3	**	18	77.4	193.9	***	10	106.1	0.9	ns	14
Длина колоса	1010	7.9	***	52	233.5	504.2	***	12	200.2	1.6	***	10
Число зерен главного колоса	33073	3.1	***	23	54654	1413.5	***	38	14496	1.4	***	10
Масса зерен на колос	767	1.2	ns	18	89.3	36.9	***	2	701.5	1.1	ns	17
Масса 1000 зерен	23257	1.5	***	24	68	1.2	ns	0,1	10527	0.7	ns	11
Масса зерен на растение	612.1	1.7	***	19	888.3	695.7	***	27	319.0	0.9	ns	10
Урожайность	16322877	1.5	***	12	62489549	1544.9	**	45	14141062	1.3	**	10

Примечания
1 SS (Sum of Squares) - сумма квадратов;
2 F – критерий Фишера;
3 Pr (>F) – вывод о наличии статистически значимых отличий между группами (различия признаков статистически значимы при *** < 0,001, ** < 0,01, * < 0,05, ns – отсутствие статистической значимости);
4 Знак процента (%) – процент от общей суммы квадратов.

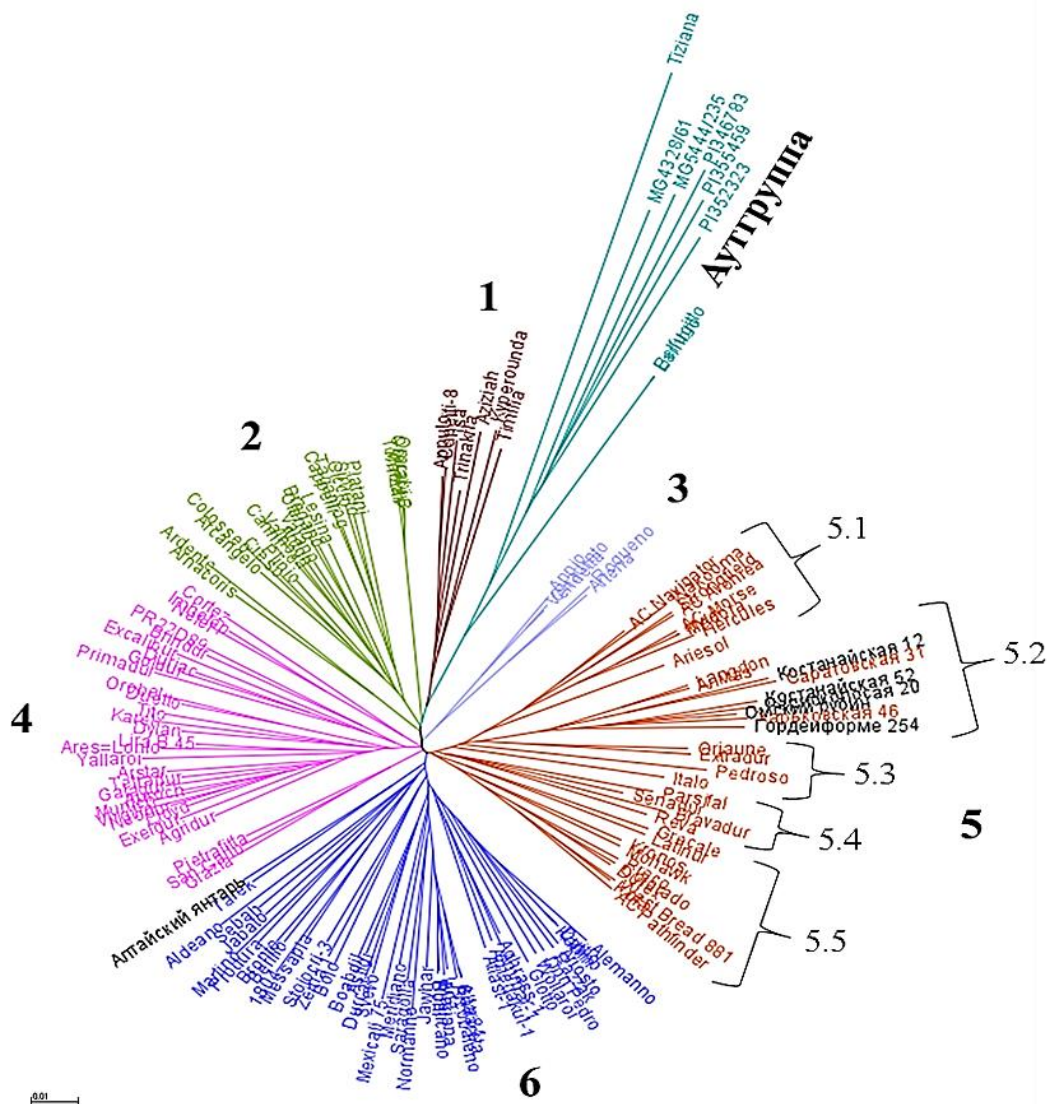
Таким образом, проведены фенологическое изучение и анализ структуры урожая коллекции твердой пшеницы в условиях Алматинской и Северо-Казахстанской области в 2018-2020 гг. С использованием метода биplot

моделирования GGE установлены перспективные образцы яровой твердой пшеницы для каждого региона. Показаны корреляционные связи между признаками. Установлен вклад факторов «генотип» и «окружающая среда» в суммарную дисперсию изучаемых признаков.

3.2 Оценка генетического разнообразия твердой пшеницы с использованием SSR- и SNP-маркеров

3.2.1 Генотипирование, генетическое разнообразие коллекции твердой пшеницы на основе использования SNP-маркеров

Данные генотипирования твердой пшеницы по 16425 полиморфным SNP-маркерам были использованы для построения филогенетического дерева по методу ближайших соседей (*Neighbor Joining tree*) (рисунок 12). Коллекция твердой пшеницы разделилась на 6 кластеров, что также подтвердило результаты популяционной стратификации в программе STRUCTURE 2.3.4 [206, с. 11].



Цифрами обозначена нумерация кластеров

Рисунок 12 – Филогенетическое дерево сходства и различия образцов коллекции твердой пшеницы на основе использования 16425 SNP-маркеров

Ландрасы (местные сорта) сформировали отдельную кладу: Appulo (Италия), Aziziah (Италия), Isa (Италия), Careiti-8 (Италия), Timilia (Италия), Trinakria (Италия), Куреронда (Марокко) (рисунок 12; 1).

Сходство показали современные сорта селекции Италии (Arcangelo, Arnacoris, Bradano, Cannizzo, Cappelli, Ciccio, Colosseo, Creso, Lesina, Ofanto, Platani, Plinio, Simeto, Taganrog, Valnova, Varano; Марокко (Marzak, Tomouh); ICARDA (Omrahi 3, Omrahi 5), Франции (Ardente) (рисунок 12; 2).

В одну кладу вошли сорта: Appio (Италия), Quadrato (Италия), Vendetta (Италия), Artena (Испания), Roqueno (Испания) (рисунок 12; 3).

Общий корень образовался для сортов селекции Франции (Agridur, Arstar, Auroch, Brindur, Duriac, Excalibur, Exeldur, Galadur, Neodur, Primadur, Tetratur, Virgilio); Италии (Ares=Lonio, Duetto, Dylan, Karel, Lira B 45, Orobel, Tito, PR22D89); США (Lloyd, Munich); Австрии (Goldur); Австралии (Yallaroi) (рисунок 12; 4).

Сорта и линии казахстанской селекции и сорта госреестра селекционных достижений, допущенных к использованию на территории Казахстана (Гордеиформе 254, Костанайская 12, Костанайская 52, Омский рубин, Черноколосая 20), сформировали одну кладу с сортами из России (Алмаз, Саратовская 31), Украины (Харьковская 46) и США (Langdon) (рисунок 12, 5.2). Кроме того, они имели общий корень с образцами из Канады (AC Navigator, AC Avonlea, AC Morse, AC Pathfinder, Hercules, Kyle, Medora, Strongfield, Wakoona) (рисунок 12; 5.1; 5.5); США (Bravadur, Colorado, Durex, Kofa, Kronos, West Bread 881) (рисунок 12; 5.4; 5.5); Испании (Ariesol, Senadur, Pedroso) (рисунок 12; 5.1; 5.3; 5.4); Италии (Grecale, Italo, Mohawk, Preco, Reva) (рисунок 12; 5.3; 5.4; 5.5); Франции (Latinur, Orjaune, Parsifal) (рисунок 12; 5.3; 5.4; 5.5); Австрии (Extradur) (рисунок 12; 5.3).

Согласно филогенетическому дереву, общего предка имели образцы селекции ICARDA, Италии, Испании и Марокко (рисунок 10; 6). Общую кладу образовали Alemanno (Италия), Duilio (Италия), Latino (Италия), Karim (Тунис), Ariosto (Италия), Razzak (Тунис), Don Pedro (Испания), Wollaroi (США), Giotto (Италия). Сорта селекции ICARDA сформировали отдельную кладу (Aghrass-1, Ammar-1, Amedakul-1, Atlast-1). Совместный корень с данными сортами имели сорта из Мексики (Altar84, Gallareta, Mexicali 75); Италии (Arcobaleno, Berillo, Bronte, Iride, Rusticano, Normanno, Saragolla, Meridiano, Messapia, Svevo); Испании (Astigi, Aldeano, Borli, Boabdil, Bolo, Durcal, Jabato); Марокко (Marjana, Jawhar, Tarek, 1804); ICARDA (Sebah, Stojocri-3, Zeina 1); США (Produra, Martino); России (Алтайский янтарь).

При анализе главных координат (PCoA) по регионам происхождения, первая главная координата (52,5 %) разделила образцы селекции Казахстана, России, Северной Америки и Австралии от других образцов из Европы, Северной Африки и селекции ICARDA. Вторая главная координата (35,2 %) отделила образцы селекции Казахстана и России от образцов из других регионов (рисунок 13).



Рисунок 13 – Анализ главных координат коллекции твердой пшеницы с использованием 16 425 полиморфных SNP по происхождению

Анализ главных координат (PCoA) показал, что *T. durum* и *T. turanicum* генетически близки, в сравнении с другими видами (рисунок 14).

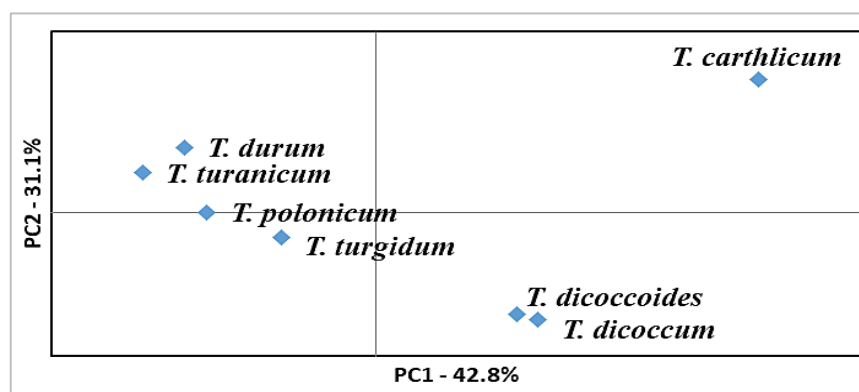


Рисунок 14 – Анализ главных координат коллекции тетраплоидной пшеницы с использованием 16 425 полиморфных SNP, разделенных по видам

Первая главная координата (42.8 %) отчетливо разделила *T. carthlicum* от других голозерных и пленчатых видов. *T. dicoccoides* и *T. dicoccum* сгруппировались в одном кластере. Вторая главная координата (31.1 %) отделила *T. durum* и *T. turanicum* от *T. polonicum* и *T. turgidum*.

3.2.2 Генетическое разнообразие коллекции твердой пшеницы с использованием SSR-маркеров

Двадцать девять (29) сортов яровой твердой пшеницы Казахстана, России и Украины (в том числе, включенные в государственный реестр РК) и 15 образцов конкурсного сортоиспытания селекции Карабалыкской СХОС были изучены с использованием 9 полиморфных SSR-маркеров [215-218].

Всего для 9 вовлеченных в анализ SSR-маркеров было идентифицировано 20 аллелей, со средним эффективным количеством аллелей 2,7 аллеля на локус. Среднее значение PIC, варьировавшее от 0.16 (*Xgwm219*) до 0.59 (*Xgwm11*), составило 0.46. Рассчитаны индексы генетического разнообразия *Shannon* и *Nei*, равные 0.91 и 0.53, соответственно (таблица 14). Уровень генетического разнообразия изучаемой коллекции оказался сравнительно высоким.

Таблица 14 – Оценка уровня генетического разнообразия 44 сортов и линий твердой пшеницы с использованием SSR-маркеров

Локус	na	ne	I	h	PIС
<i>Xgwm148</i>	4	2,71	1,14	0,63	0.58
<i>Xgwm11</i>	6	2,87	1,26	0,65	0.59
<i>Xcfa2114</i>	4	2,08	0,98	0,52	0.48
<i>Xgwm251</i>	3	2,27	0,90	0,56	0.47
<i>Xgwm219</i>	3	1,2	0,36	0,17	0.16
<i>Xgwm247</i>	3	2,07	0,79	0,52	0.41
<i>Xgwm294</i>	2	1,99	0,70	0,50	0.37
<i>Xgwm234</i>	3	2,86	1,07	0,65	0.58
<i>Xgwm169</i>	4	2,40	1,00	0,58	0.49
Mean	3,56	2,27	0,91	0,53	0.46
SD	1,13	0,53	0,27	0,15	0.13

Примечания
 1 na – количество аллелей на локус;
 2 ne – эффективное количество аллелей;
 3 I – индекс генетического разнообразия Шеннона;
 4 h – индекс генетического разнообразия Нея;
 5 PIС – индекс полиморфизма маркеров;
 6 mean – среднее значение;
 7 SD – стандартное отклонение.

На основе генотипирования коллекции твердой пшеницы с использованием SSR-маркеров создан генетический паспорт (таблица 15).

Таблица 15 – Генетический паспорт 44 сортов и линий твердой пшеницы на основе SSR-маркеров

Название сорта/линии	SSR-маркеры								
	<i>Xgwm 148</i>	<i>Xgwm 11</i>	<i>Xcfa 2114</i>	<i>Xgwm 251</i>	<i>Xgwm 219</i>	<i>Xgwm 234</i>	<i>Xgwm 169</i>	<i>Xgwm 247</i>	<i>Xgwm 294</i>
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Алмаз	dd	aa	aa	bb	aa	bb	bb	aa	aa
Алтайка	dd	bb	cc	bb	aa	aa	bb	aa	bb
Алтайский янтарь	aa	bb	dd	cc	dd	bb	bb	bb	aa
Алтын дала	aa	bb	dd	bb	aa	cc	bb	aa	aa
Асангали 20	dd	bb	dd	bb	aa	cc	bb	aa	bb
Гордеиформе 254	dd	bb	dd	cc	aa	cc	bb	bb	aa
Каргала 9	dd	cc	dd	bb	aa	aa	bb	bb	bb
Каргала 34	bb	cc	dd	bb	bb	aa	bb	bb	bb
Каргала 66	cc	cc	dd	aa	aa	bb	bb	bb	aa
Каргала 69	cc	cc	dd	aa	aa	bb	bb	bb	aa
Каргала 70	cc	cc	aa	aa	aa	bb	cc	aa	bb
Каргала 71	cc	cc	aa	aa	aa	bb	cc	aa	bb
Каргала 1409	cc	cc	dd	bb	aa	aa	bb	bb	aa

Продолжение таблицы 15

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Каргала 1411	cc	cc	bb	aa	aa	bb	cc	aa	bb
Каргала 1514	cc	cc	cc	aa	aa	aa	bb	aa	aa
Костанайская 12	aa	bb	dd	bb	aa	aa	bb	aa	bb
Костанайская 52	dd	bb	aa	aa	aa	bb	bb	aa	bb
Кустанайская 1	dd	bb	dd	aa	aa	bb	bb	bb	aa
Назаровка	dd	bb	cc	bb	aa	bb	cc	aa	aa
Нурлы	dd	bb	dd	bb	aa	cc	bb	aa	aa
Оренбургская 10	cc	cc	dd	bb	aa	cc	aa	bb	aa
Омский рубин	dd	dd	dd	bb	aa	bb	bb	bb	aa
Саратовская 31	aa	dd	dd	bb	aa	cc	aa	aa	aa
СИД 88	dd	dd	dd	bb	aa	bb	bb	aa	bb
Харьковская 9	dd	bb	aa	aa	aa	bb	cc	aa	bb
Харьковская 46	dd	bb	aa	aa	aa	bb	cc	aa	bb
Харьковская 90	dd	bb	dd	aa	aa	bb	cc	aa	bb
Целиноградская 75	aa	bb	dd	cc	aa	cc	cc	bb	bb
Черноколосая 20	dd	bb	dd	bb	aa	cc	bb	aa	bb
Г 1764	aa	bb	dd	aa	bb	aa	cc	aa	aa
Г 1846	dd	cc	dd	bb	aa	aa	cc	aa	aa
Г 2246	dd	bb	dd	bb	aa	aa	cc	aa	aa
Г 2267	dd	bb	dd	aa	aa	aa	cc	aa	bb
Г 2345	dd	bb	bb	bb	aa	aa	cc	aa	aa
Г 2363	dd	jj	dd	aa	aa	aa	cc	aa	bb
Г 2409	dd	bb	dd	bb	aa	aa	cc	bb	bb
Г 2580	cc	cc	dd	aa	aa	bb	cc	bb	aa
Г 2589	dd	cc	dd	bb	aa	aa	cc	aa	bb
Г 2601	cc	zz	aa	bb	aa	bb	cc	cc	aa
Г 2607	aa	zz	cc	bb	aa	aa	cc	aa	aa
Г 2611	dd	bb	dd	bb	aa	aa	cc	bb	aa
Г 2638	aa	bb	cc	aa	aa	aa	dd	aa	aa
Г 2640	aa	cc	cc	bb	bb	cc	dd	aa	bb
Г 2654	bb	bb	dd	aa	aa	cc	bb	aa	aa

Дополнительно, проведен анализ главных координат с использованием 41 образца тетраплоидной пшеницы различного географического происхождения. По результатам анализа главных координат с использованием SSR-маркеров, координата 2 разделила образцы из Казахстана, России и Северной Америки от образцов селекции Украины, Восточной Азии, Европы, Африки (рисунок 15).

Сходство твердой пшеницы Казахстана и России связано с тем, что подавляющее число сортов Казахстана создано с участием сортов российской и украинской селекции [219-221]. Так, высокой сортообразующей способностью характеризовались сорта твердой пшеницы Омский рубин, Светлана, Оренбургская 10, Ракета, Алмаз, Антей (российская селекция), а также Харьковская 46, Харьковская 51 (украинская селекция) [222]. В то же время,

сходство твердой пшеницы Казахстана с сортами США и Канады можно объяснить интродукцией твердой пшеницы в центральную часть Северной Америки, связанной с переселением определенной группы меннонитов из южной части России в центральную часть Великих равнин в 1870-х годах [223].



Рисунок 15 – Анализ главных координат образцов коллекции твердой пшеницы по происхождению на основе использования SSR-маркеров

Анализ главных координат по кластеризации 85 образцов коллекции тетраплоидной пшеницы на основе 9 SSR-маркеров (рисунок 16) показал, что образцы изучаемой коллекции разделились на группы в соответствии с их видовой принадлежностью и географическим происхождением, соответственно. Первая главная координата (48.89 %) эффективно разделила образцы *T. polonicum* и *T. turanicum* от остальных видов.

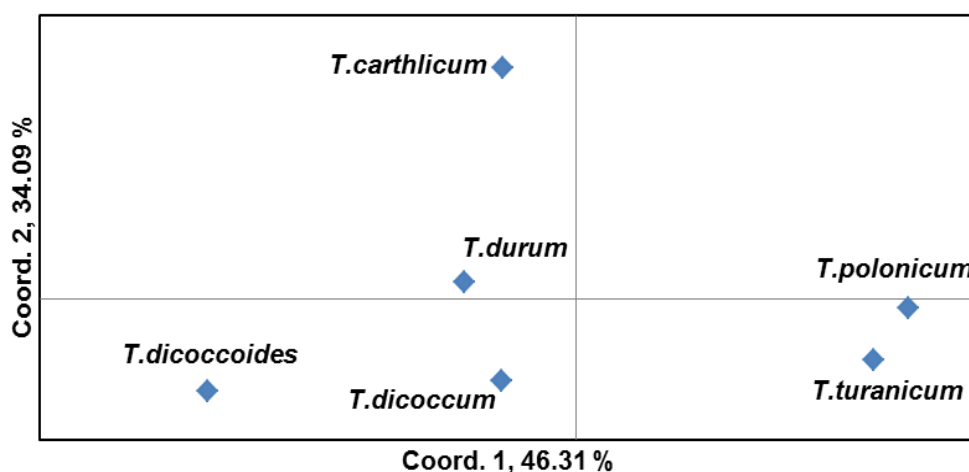


Рисунок 16 – Анализ главных координат образцов тетраплоидной пшеницы, разделенных по видам

Таким образом, осуществлен скрининг и создан генетический паспорт коллекции яровой твердой пшеницы Казахстана, России и Украины по 9 микросателлитным маркерам. При этом уровень генетического разнообразия

данного блока твердой пшеницы оказался сравнительно высоким. Полученные данные могут использоваться в селекционных программах для подбора пар для гибридизации, создании и паспортизации новых сортов и для других целей и задач генетики и селекции зерновых культур для повышения эффективности селекционного процесса.

3.3 Полногеномный анализ ассоциаций между SNP-маркерами и хозяйственно-ценными признаками твердой пшеницы

Дисперсионный анализ (ANOVA) показал, что урожайность зависит не только от генотипа, взаимодействия генотип-среда, но и от условий выращивания, что может быть объяснено воздействием природных условий на критических фазах роста, определяющих итоговую зерновую продуктивность. Следовательно, полевые испытания хорошо изученной коллекции в новых условиях потенциально могут привести к выявлению новых значимых ассоциаций маркер-признак (АМП).

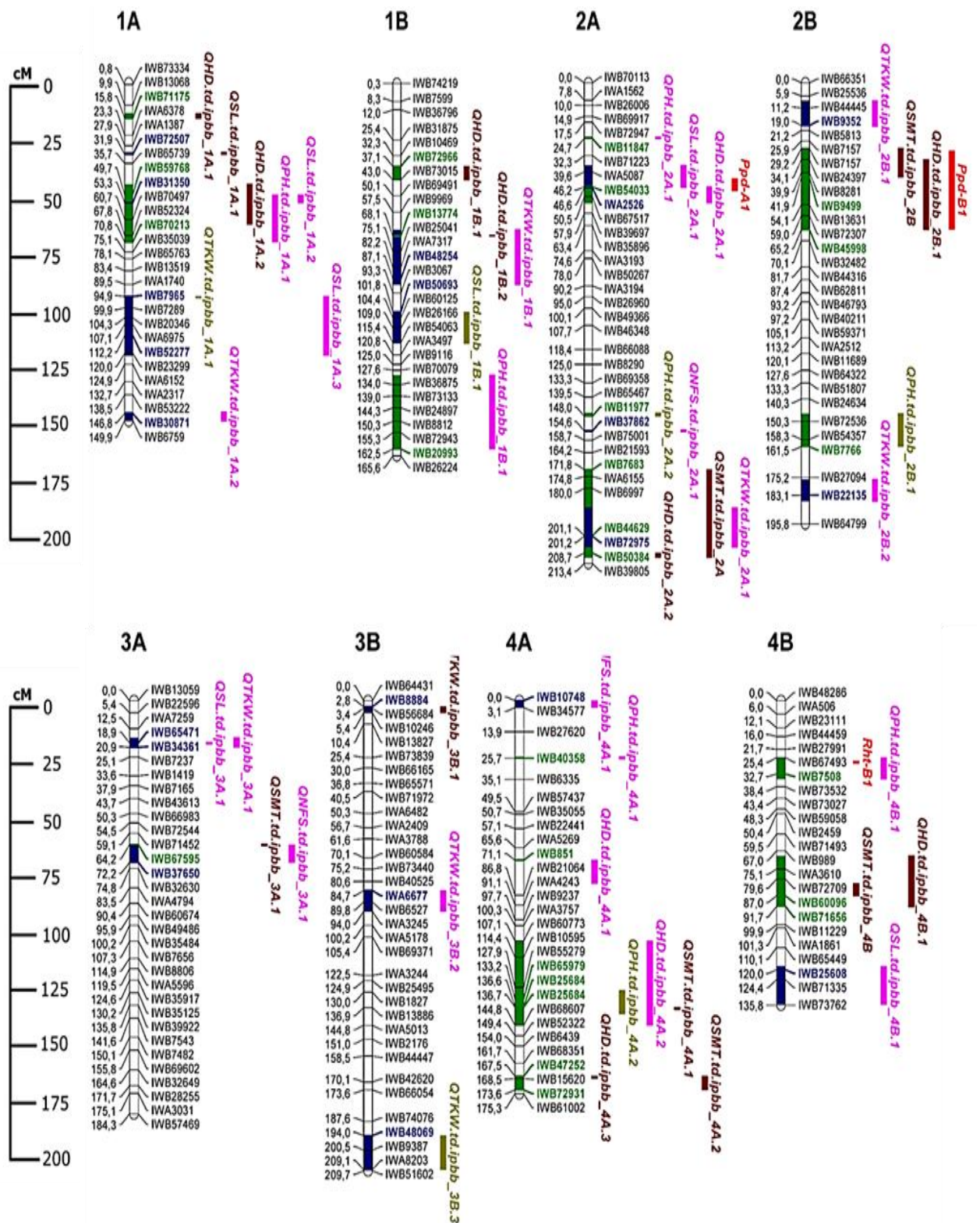
Для идентификации QTL твердой пшеницы, связанных с признаками адаптивности и компонентами урожайности, на основе использования методологии GWAS, были использованы: 1) фенотипические данные образцов твердой пшеницы, выращенной на севере и юго-востоке Казахстана в 2018, 2019, 2020 гг.; 2) данные по генотипированию образцов тетраплоидной пшеницы мировой коллекции различного географического происхождения на 16425 полиморфных SNP-маркеров по технологии Illumina.

Результаты популяционной кластеризации заимствованы из оригинального исследования данной коллекции, где с использованием программы STRUCTURE 2.3.4. Установлено оптимальное количество групп: $K = 3$ для всей коллекции тетраплоидной пшеницы (TWC) и $K = 6$ для коллекции твердой пшеницы (DWV) [206, с. 11].

Всего, в результате проведенного GWAS для исследуемой коллекции было идентифицировано 108 статистически значимых ассоциаций маркер-признак (таблица 20) при изучении TWC (вся коллекция тетраплоидной пшеницы) и DWV (твердая пшеница – *T. durum*) [208, с. 7].

Кроме того, дополнительно найдены 83 ассоциации, обнаруженные в двух и более условиях или средах (стабильные) в обеих группах. GWAS, проведенный для коллекции тетраплоидной пшеницы (TWC, $n = 184$), позволил идентифицировать 64 стабильных QTL. Наибольшее количество QTL для всей коллекции тетраплоидной пшеницы идентифицировано для признаков массы 1000 зерен (18), времени колошения (17) и длины колоса (10).

При использовании коллекции твердой пшеницы (DWV) для анализа GWAS, идентифицированы 59 стабильных QTL, а 5 оставшихся QTL установлены в группе диких и других тетраплоидных видов (WDA). Всего, 40 QTL обнаружены и в группе TWC, и в группе DWV (рисунок 17).



QTL признаков адаптивности (зеленый цвет хромосомы) и урожайности (синий цвет хромосомы). Фиолетовый цвет – QTL, идентифицированные в коллекции твердой пшеницы и коллекции тетраплоидной пшеницы; коричневый цвет – QTL, идентифицированные в коллекции тетраплоидной пшеницы; светло-зеленый цвет – QTL, идентифицированные в коллекции твердой пшеницы

Рисунок 17 – Схематическое представление идентифицированных QTL на хромосомах в геноме тетраплоидной пшеницы с использованием полногеномного поиска ассоциаций, лист 1

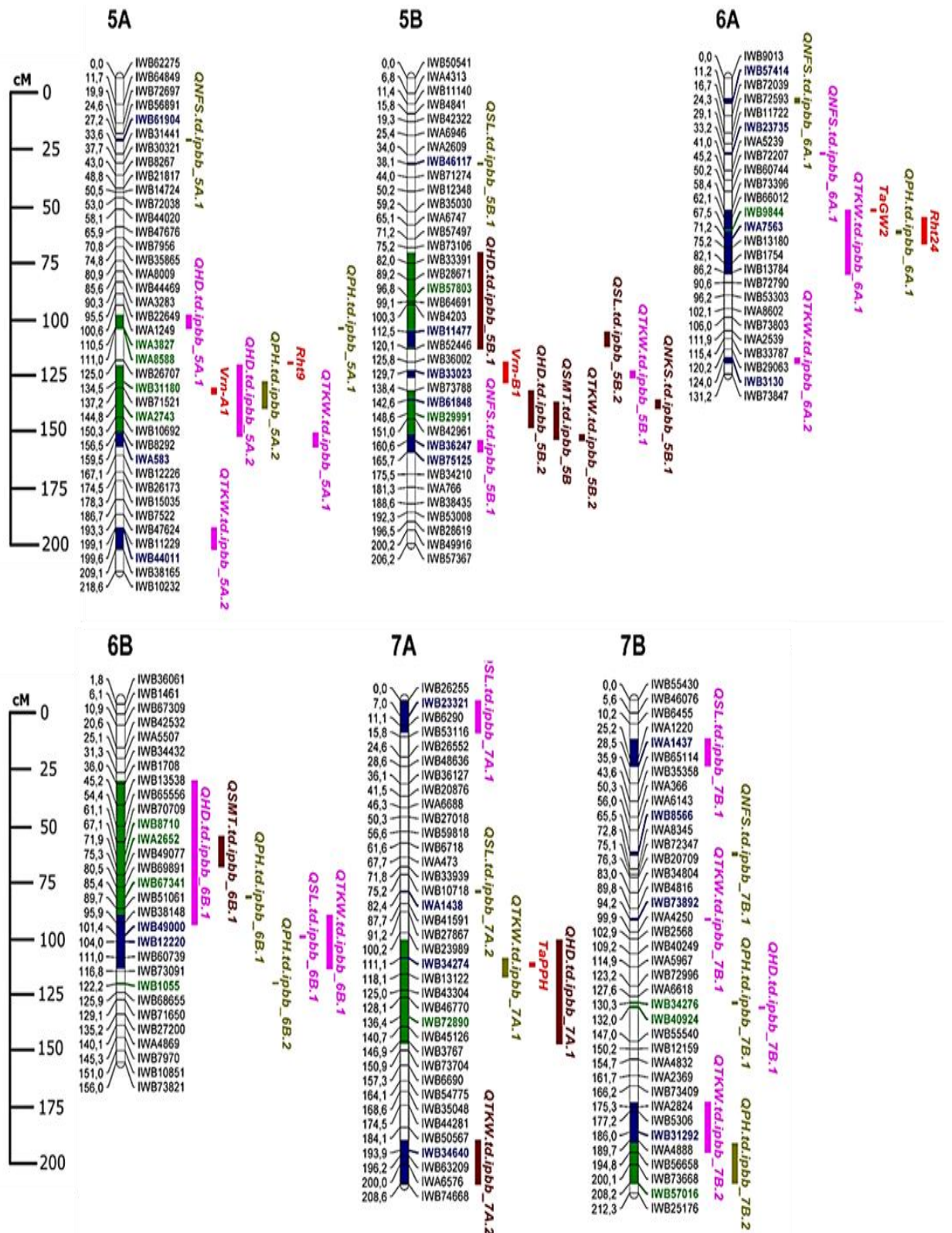
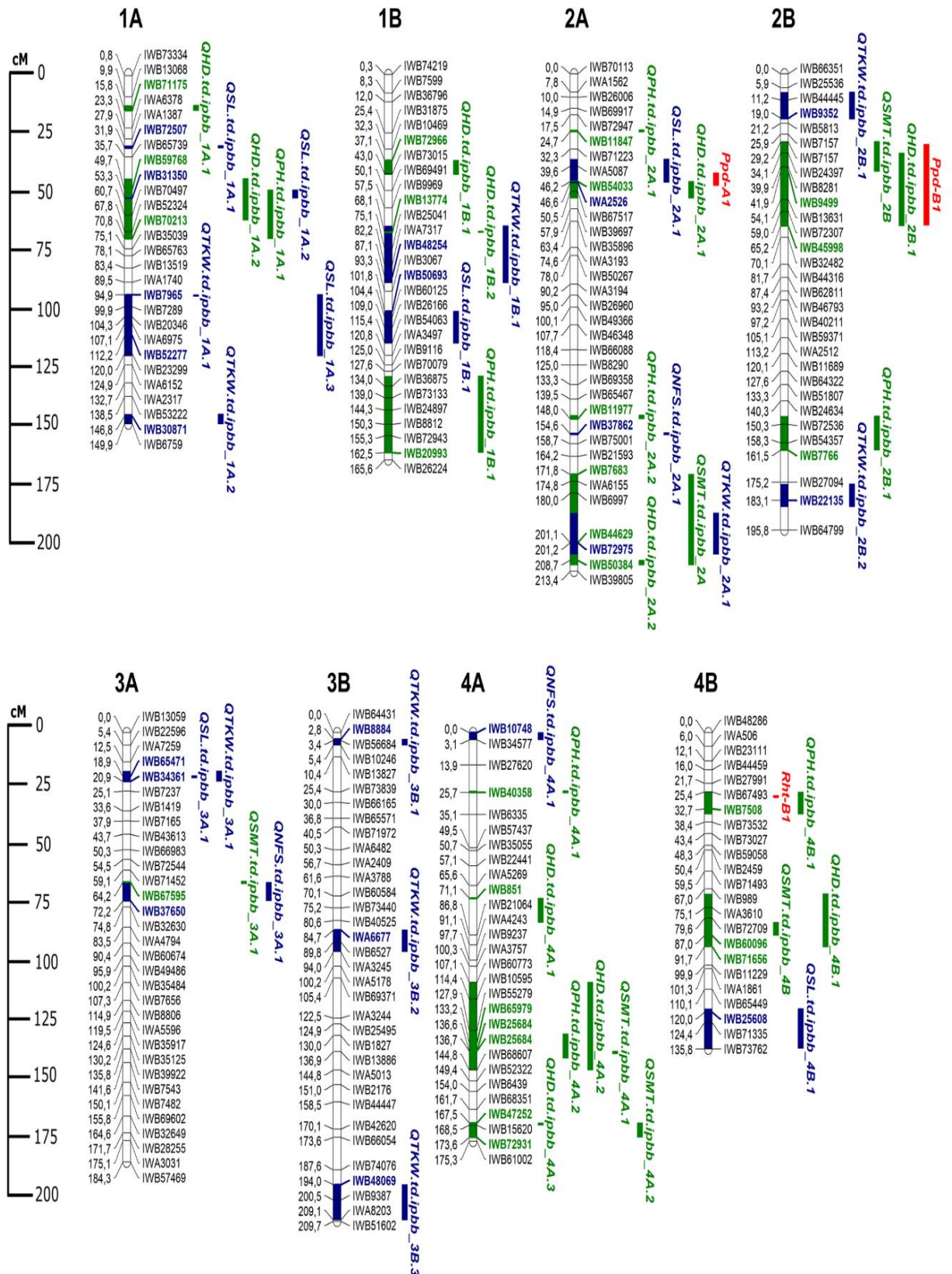


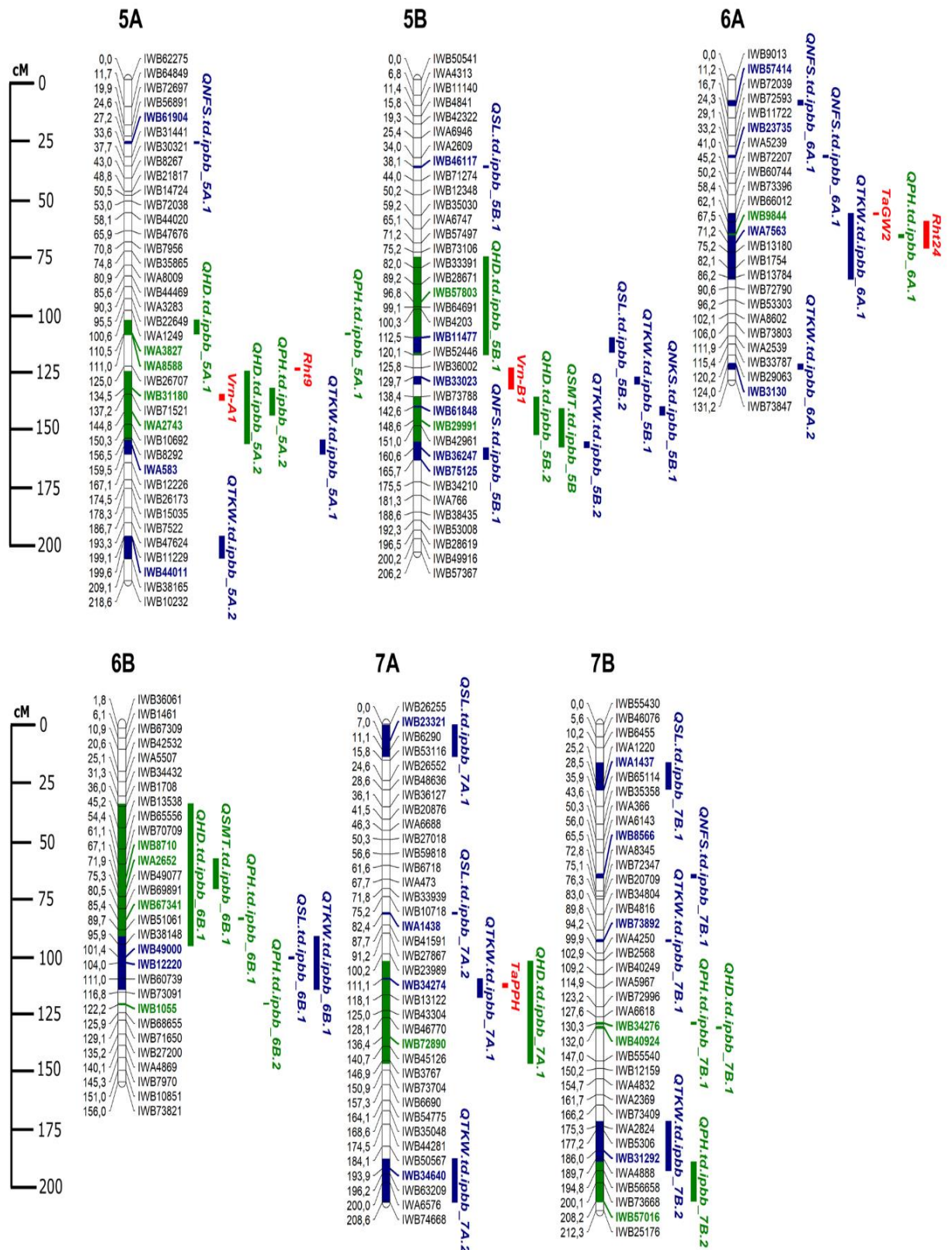
Рисунок 17, лист 2

Идентифицированные QTL локализованы на всех хромосомах геномов А и В (рисунки 18-19). Некоторые QTL перекрываются, что говорит о возможной плейотропности данных регионов. Наибольшее количество QTL обнаружено на хромосомах 1А, 4А и 5В (8 QTL на каждую хромосому) (таблица 16).



QTL признаков адаптивности (зеленый цвет) и урожайности (синий цвет) показаны справа от хромосом. Акронимы QTL указывают на фенотипический признак и хромосому

Рисунок 18 – Схематическое представление идентифицированных QTL на хромосомах 1A-4B тетраплоидной пшеницы



QTL признаков адаптивности (зеленый цвет) и урожайности (синий цвет) показаны справа от хромосом. Акронимы QTL указывают на фенотипический признак и хромосому

Рисунок 19 – Схематическое представление идентифицированных QTL на хромосомах 5A-7B тетраплоидной пшеницы

Таблица 16 – Количество идентифицированных QTL в группах TWC и DWV

Признак	Группа тетраплоидной пшеницы (TWC)				Группа твердой пшеницы (DWV)				Итого по признакам	
	Всего QTL	NK	SEK	NK+SEK (среднее)	Всего QTL	NK	SEK	NK+SEK (среднее)	Всего QTL	Ранее не известные
Итого по регионам	64	15	26	23	59	3	45	11	83	38
Время колошения, дни	17	-	11	6	7	1	5	1	17	3
Время созревания зерна, дни	8	-	4	4	-	-	-	-	8	1
Высота растения, см	5	1	2	2	15	1	6	8	15	7
Длина колоса, см	10	3	4	3	11	1	9	1	13	13
Количество продуктивных колосьев, шт	5	1	4	-	8	-	7	1	8	5
Количество зерен на колос, шт	1	-	-	1	-	-	-	-	1	-
Масса 1000 зерен, г	18	10	1	7	18	-	18	-	21	9

Примечание – NK – Северный Казахстан, SEK – Юго-Восточный Казахстан.

В целом, 45 QTL идентифицировано в геноме А и 38 QTL – в геноме В. Что касается регионов выращивания, 32 QTL найдены результате экспериментов для двух контрастных локальностей (Алматинская (SEK) и Северо-Казахстанская область (NK)). Среди 83 QTL, 39 идентифицированы для признаков адаптивности и 43 для признаков урожайности, соответственно.

3.3.1 Идентификация QTL признаков адаптивности твердой пшеницы на основе использования метода ассоциативного картирования генов

Анализировались три ключевых признака, время колошения (HD), время созревания зерна (SMT), и высота растения (PH), так как они напрямую влияли на адаптивность растений изученных образцов в двух контрастных экспериментальных участках.

Изучение HD позволило идентифицировать 17 QTL в анализе TWC и 7 в группе DWV (рисунок 20), которые также были обнаружены в TWC.

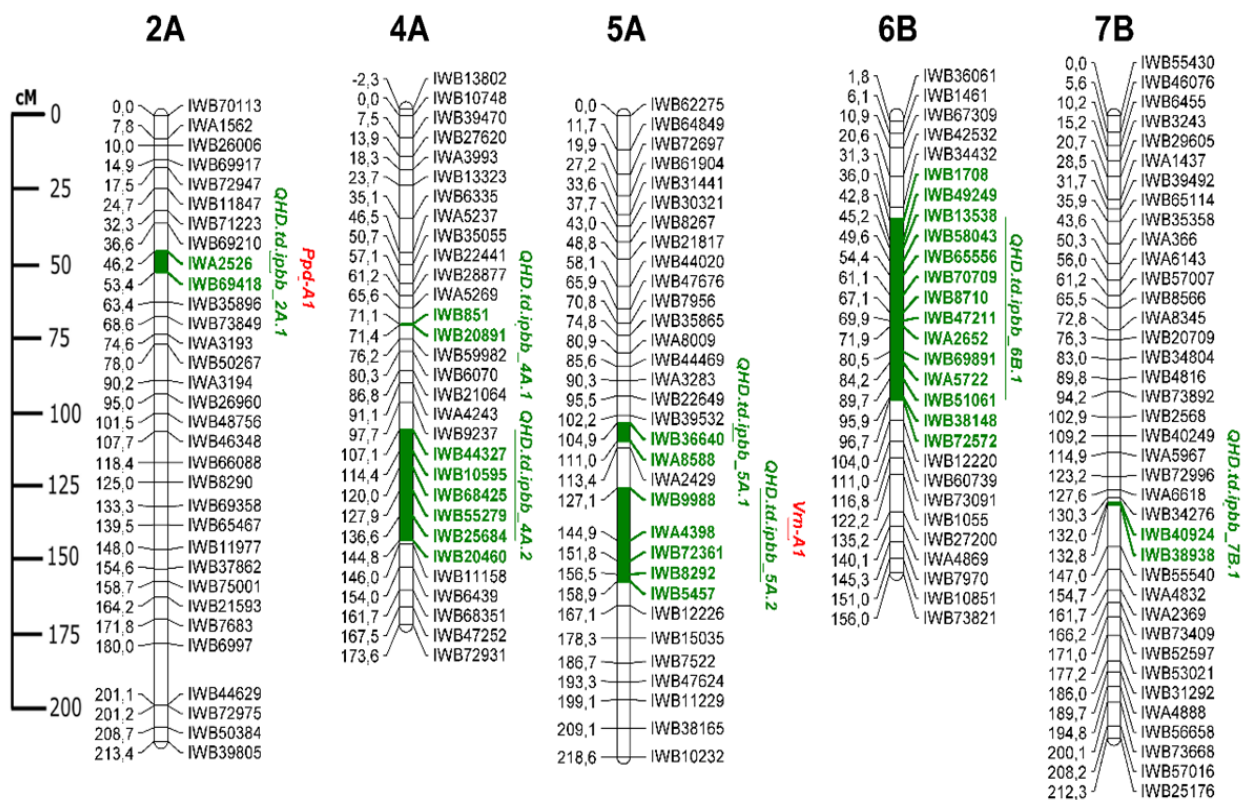


Рисунок 20 – QTL твердой пшеницы по признаку «время колошения»

Процент фенотипической вариации (R^2) каждого QTL варьировал от 10 до 48 %, величины статистической значимости (P) АМП находились в пределах от минимального значения $1,7E-04$ до максимального $1,2E-08$ (таблица 17). Следует отметить, что QTL с пиком статистической значимости на SNP маркере IWB54033 (2A; 46,2 cM) находился в регионе расположения гена чувствительности к фотопериоду *Ppd-A1* на хромосоме 2A, а маркер IWB45998 (2B, 65,2 cM) локализован вблизи гена *Ppd-B1* (рисунок 20, таблица 18). К другим ожидаемым колокализациям относились локусы *QHD.td.ipbb_5A.2*, обнаруженный вблизи гена *Vrn-A1* на хромосоме 5A (рисунки 20-21) и *QHD.td.ipbb_5B.1* в регионе гена *Vrn-B1* (рисунок 20, таблица 18).

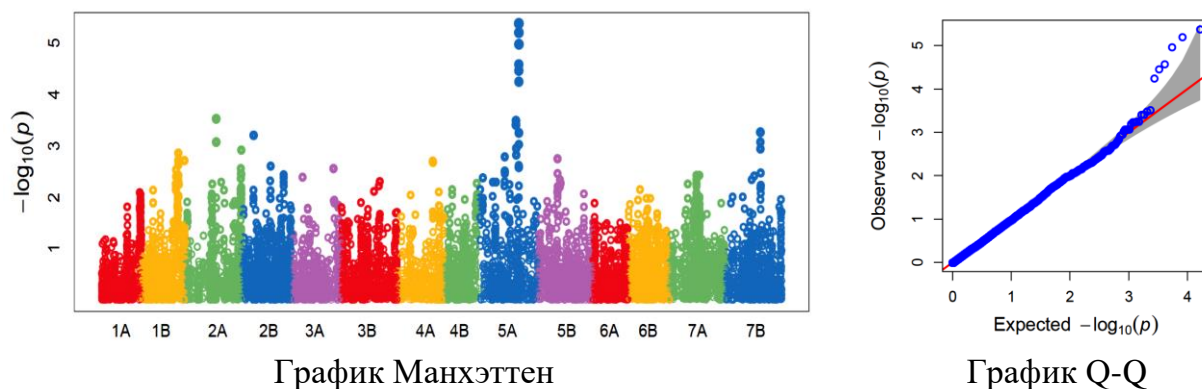


График Манхэттен

График Q-Q

Рисунок 21 – Ассоциации маркер-признак, выделившиеся по признаку «время колошения» в анализе данных Северо-Казахстанской области (2019 г.)

Таблица 17 – Список локусов количественных признаков (QTL), контролирующих признаки адаптивности тетраплоидной пшеницы

QTL	Хромосома	Интервал QTL (сМ)	Группа тетраплоидной пшеницы (TWC)			Группа твердой пшеницы <i>T. durum</i> (DWV)		
			R ² (%)	P	Среда	R ² (%)	P	Среда
1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>QHD.td.ipbb_1A.1</i>	1A	15,8	14,6	2.4E-06	3	-	-	-
<i>QHD.td.ipbb_1A.2</i>	1A	44,9-62,8	9,8	7.8E-05	Алм18, Сев20	-	-	-
<i>QHD.td.ipbb_1B.1</i>	1B	37,1-43,2	11,2	2.0E-05	Алм18, Сев19	-	-	-
<i>QHD.td.ipbb_1B.2</i>	1B	67,6-68,1	13,8	1.08E-5	Сев18, Алм20	-	-	-
<i>QHD.td.ipbb_2A.1</i>	2A	46,2-53,4	11,0	2.5E-05	Алм18	13,3	1.1E-04	Алм19
<i>QHD.td.ipbb_2A.2</i>	2A	208,7-210,8	15,5	2.9E-06	Алм18, Сев20	-	-	-
<i>QHD.td.ipbb_2B.1</i>	2B	34-65,2	11,3	2.2E-05	Алм18, Сев20	-	-	-
<i>QHD.td.ipbb_4A.1</i>	4A	71-71,4	10	6.5E-05	Алм18	15,1	4.3E-05	Алм18
<i>QHD.td.ipbb_4A.2</i>	4A	107,1-144,8	21,2	1.2E-08	Алм18, Сев20	15,4	4.4E-05	Алм18
<i>QHD.td.ipbb_4A.3</i>	4A	167,5-168,5	13	4.9E-06	Алм18, Алм19	-	-	-
<i>QHD.td.ipbb_4B.1</i>	4B	69,2-92	11	2.2E-05	Алм18, Сев20	-	-	-
<i>QHD.td.ipbb_5A.1</i>	5A	104,9-111	9,3	1.3E-04	Алм18, Сев20	17,8	1.0E-05	Алм18
<i>QHD.td.ipbb_5A.2</i>	5A	127,1-158,9	48,1	5.4E-06	Алм18, Сев20	21	1.9E-06	Алм18, Сев19
<i>QHD.td.ipbb_5B.1</i>	5B	77,3-120,1	15,5	3.2E-06	Алм18, Сев19, Сев20	-	-	-
<i>QHD.td.ipbb_6B.1</i>	6B	34,7-96,7	11,7	1.5E-05	Алм18, Сев20	12,8	1.7E-04	Алм18
<i>QHD.td.ipbb_7A.1</i>	7A	103,3-148,1	9,9	6.8E-05	Алм18, Сев18, Сев20	-	-	-
<i>QHD.td.ipbb_7B.1</i>	7B	132-132,8	10,4	4.7E-05	Алм18	13,4	1.3E-04	Сев19
<i>QSMT.td.ipbb_2A.1</i>	2A	171,8-210,8	18,7	5.2E-07	Сев19, Сев20	-	-	-
<i>QSMT.td.ipbb_2B.1</i>	2B	29-41,9	29,3	3.0E-10	Алм18, Сев19, Сев20	-	-	-
<i>QSMT.td.ipbb_3A.1</i>	3A	64,2-68,0	9,5	1.2E-04	Алм18, Сев20	-	-	-
<i>QSMT.td.ipbb_4A.1</i>	4A	136,7-144,8	19,1	7.1E-08	Алм18, Алм19	-	-	-
<i>QSMT.td.ipbb_4A.2</i>	4A	167,5-173,6	13,3	5.7E-05	Алм18, Сев19, Сев20	-	-	-
<i>QSMT.td.ipbb_4B.1</i>	4B	81,5-87	16,5	6.9E-07	Алм18, Сев20	-	-	-
<i>QSMT.td.ipbb_5B.1</i>	5B	143,5-160,3	10,1	1.2E-04	Алм18, Сев20	-	-	-
<i>QSMT.td.ipbb_6B.1</i>	6B	58,6-71,9	16,8	1.9E-06	Алм18, Сев19, Сев20	-	-	-
<i>QPH.td.ipbb_1A.1</i>	1A	49,8-70,8	7,1	9.6E-05	Сев18, Алм18	18	4.2E-05	Алм19
<i>QPH.td.ipbb_1B.1</i>	1B	129,7-162,5	9,5	3.1E-05	Алм18	21	1.5E-06	Алм18, Алм19
<i>QPH.td.ipbb_2A.1</i>	2A	24,7	14,7	1.1E-05	Сев18	21	6.4E-06	Алм18, Сев18
<i>QPH.td.ipbb_2A.2</i>	2A	146,5-148	-	-	-	15	4.5E-05	Алм18, Сев20
<i>QPH.td.ipbb_2B.1</i>	2B	146,8-161,5	-	-	-	21	6.4E-06	Алм18, Сев18
<i>QPH.td.ipbb_4A.1</i>	4A	25,7	7,9	4.1E-05	Алм18	21	6.4E-06	Алм18, Сев18
<i>QPH.td.ipbb_4A.2</i>	4A	129,3-139,7	-	-	-	21	6.4E-06	Алм18, Сев18
<i>QPH.td.ipbb_4B.1</i>	4B	28,5-35	7,6	6.5E-05	Алм18, Сев19	13,3	9.8E-05	Алм18, Алм19

Продолжение таблицы 17

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>QPH.td.ipbb_5A.1</i>	5A	110,5-111,3	-	-	-	24,2	2.9E-06	Алм18, Алм19, Сев18, Сев19, Сев20
<i>QPH.td.ipbb_5A.2</i>	5A	134,5-146,5	-	-	-	18	2.4E-05	Сев18, Сев19
<i>QPH.td.ipbb_6A.1</i>	6A	67,5-69,1	-	-	-	17,8	8.6E-06	Алм18, Сев18
<i>QPH.td.ipbb_6B.1</i>	6B	85,4	-	-	-	18,7	5.0E-05	Алм18, Сев18
<i>QPH.td.ipbb_6B.2</i>	6B	121,7-122,2	-	-	-	17,8	8.6E-06	Алм18, Сев18
<i>QPH.td.ipbb_7B.1</i>	7B	129,9-131	-	-	-	18,5	4.3E-05	Алм18, Сев19
<i>QPH.td.ipbb_7B.2</i>	7B	190,9-208,2	-	-	-	15	3.3E-05	Алм18, Алм19

Примечания

1 R^2 – процент фенотипической изменчивости, определяемый данным QTL, P – уровень значимости статистического теста;

2 Алм18, Алм19, Алм20 – КазНИИЗиР, Алматинская область (фенотипические данные 2018, 2019, 2020 года, соответственно); Сев18, Сев19, Сев20 – Северо-Казахстанская СХОС, Северо-Казахстанская область (фенотипические данные 2018, 2019, 2020 года, соответственно).

Таблица 18 – Список QTL признаков адаптивности и информация об их соответствии с ранее известными QTL и генами

Признак	SNP	Хромосома	Интервал QTL (сМ)	Сравнение с литературой		
				Источник	сМ	пар нуклеотидов
1	2	3	4	5	6	7
HD	IWB71175	1A	15,8	-	-	-
HD	IWB59768	1A	44,9-62,8	QTL [224]	18,4-60,7	18114055..461341317
HD	IWB72966	1B	37,1-43,2	QTL [224];	30,5-48,7;	88740151..398680744
				QTL [225]	36-52	157378023..445869269
HD	IWB13774	1B	67,6-68,1	-	-	-
HD	IWB54033	2A	46,2-53,4	QTL/Ген [226]	42,6-59,2	-
HD	IWB50384	2A	208,7-210,8	QTL [227];	196,1-206,1;	752518586..774769579
				QTL [59];	203,4-213,4;	762376432..774769579
				QTL [228]	204,3-209,3	764133958..774769579
HD	IWB45998	2B	34-65,2	QTL/Ген [59]	59,4-67,4	67807903..109351375
HD	IWB851	4A	71-71,4	QTL [227]	77,4-82,4	576057403..589990620
HD	IWB25684	4A	107,1-144,8	QTL [225]	134-142	636740842..692297825
HD	IWB47252	4A	167,5-168,5	QTL [227];	172,3-177,3;	722335492..736870383
				QTL [225]	170-178	717969013..736870383
HD	IWB71656	4B	69,2-92	QTL [225]	85-101	616758266..653894380
HD	IWA8588	5A	104,9-111	QTL [229]	103,4-136,3	465952726..535426236
HD	IWA2743	5A	127,1-158,9	Ген [230]	-	549152139..549156384
HD	IWB57803	5B	77,3-120,1	Ген [225]	-	-
HD	IWB8710	6B	34,7-96,7	QTL [224]	61,1-74,9	132052405..214321238
HD	IWB72890	7A	103,3-148,1	QTL [227]	133,8-143,8	577458282..637203668
HD	IWB40924	7B	132-132,8	-	-	-
SMT	IWB44629	2A	171,8-210,8	QTL [59];	203,4-213,4	762376432..774769579
				QTL [59]	196,1-206,1	752518586..774769579
SMT	IWB9499	2B	29-41,9	QTL [225]	37,1-53,1	39637021..75854110
SMT	IWB67595	3A	64,2	QTL [227]	58,8-68,8	109507970..479941383
SMT	IWB25684	4A	136,7-144,8	QTL [225]	126-142	636740842..692297825
SMT	IWB72931	4A	167,5-173,6	QTL [227]	167,3-177,3	722335492..736870383

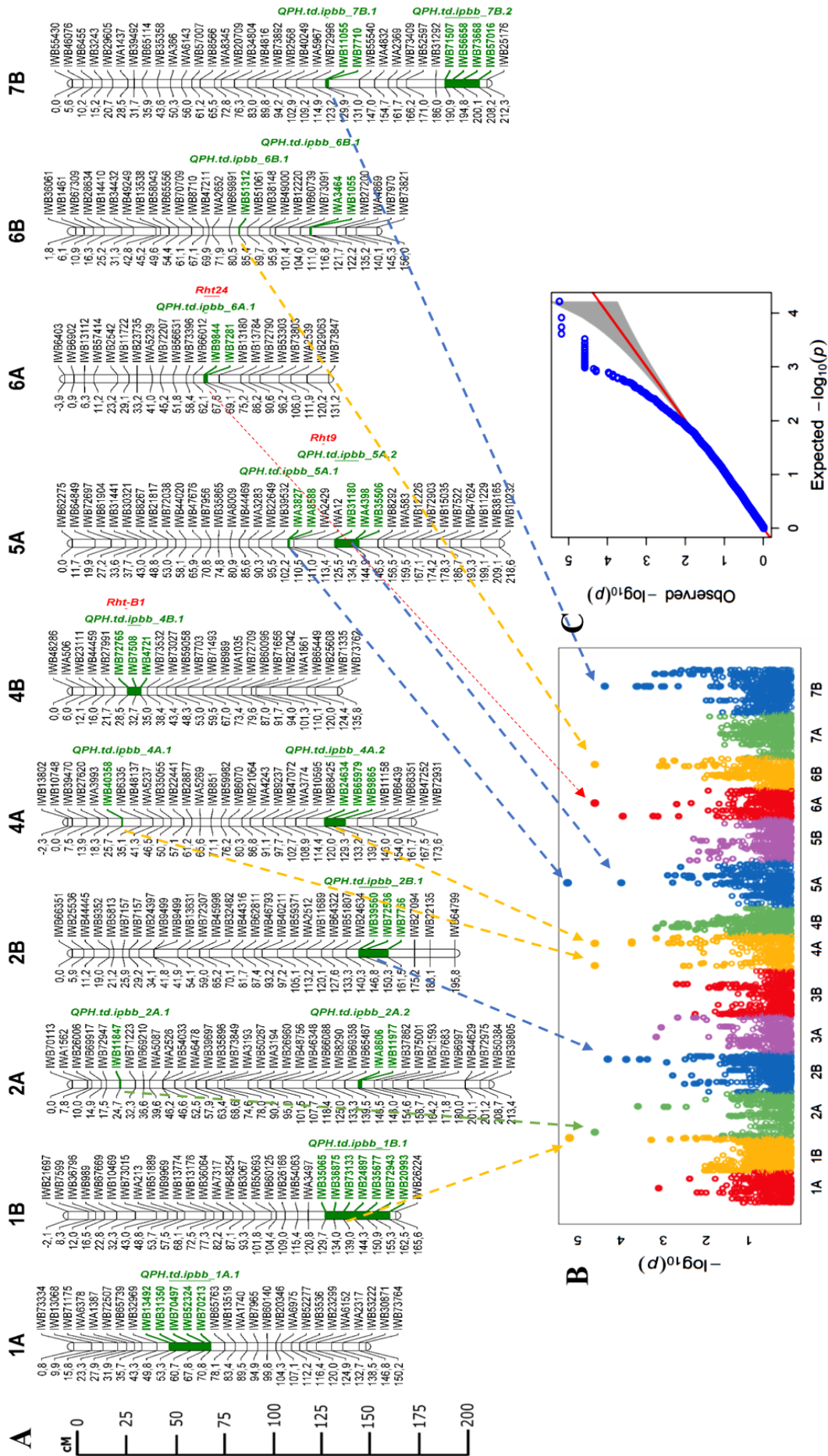
Продолжение таблицы 18

1	2	3	4	5	6	7
SMT	IWB60096	4B	81,5-87	QTL [224]	83,1-91,3	613218417..633215802
SMT	IWB29991	5B	143,5-160,3	-	-	-
SMT	IWA2652	6B	58,6-71,9	QTL [59]	69,4-79,4	161768417..449108117
PH	IWB70213	1A	49,8-70,8	-	-	-
PH	IWB20993	1B	129,7-162,5	-	-	-
PH	IWB11847	2A	24,7	-	-	-
PH	IWB11977	2A	146,5-148	-	-	-
PH	IWB7766	2B	146,8-161,5	QTL [227]	155,5-165,5	729804343..749579012
PH	IWB40358	4A	25,7	QTL [227]	31,1-41,1	25942682..56387718
PH	IWB65979	4A	129,3-139,7	QTL [225]	126-142	636740842..692297825
PH	IWB7508	4B	28,5-35	QTL/Ген [231]	28-38,1	26783574..30374726
PH	IWA3827	5A	110,5-111,3	QTL [228]	-	458989009..487823655
PH	IWB31180	5A	134,5-146,5	Ген [232]	-	-
PH	IWB9844	6A	67,5-69,1	Ген [233]	-	-
PH	IWB67341	6B	85,4	-	-	-
PH	IWB1055	6B	121,7-122,2	-	-	-
PH	IWB34276	7B	129,9-131	QTL [228]	130,1-132,6	613838400..630533637
				QTL [224]	132,7-140,7	599415770..648781988
PH	IWB57016	7B	190,9-208,2	-	-	-
Примечания						
1 HD – время колошения (дни), SMT – время от колошения до созревания (дни), PH – высота растения (см);						
2 сМ: сантиморган.						

Восемь QTL для SMT (время созревания зерна) были идентифицированы в анализе TWC, которые не встречаются в группе DWV (таблица 17). Каждый из этих QTL на 9-33 % оказывал влияние на фенотипическую вариацию признака (таблица 18). Все ассоциации, кроме QTL на хромосоме 3AL, локализованы в том же регионе, что и QTL для HD. Результаты статистической обработки позволили установить, что наибольшую ассоциацию с признаком показал IWB9499 (2B, 41,9 сМ) со статистической значимостью $P < 3.0E-10$.

GWAS по высоте растения (PH) позволил идентифицировать 15 QTL, расположенных на разных хромосомах А и В генома (таблица 16, рисунок 22).

Данные QTL были выявлены при анализе как TWC, так и DWV, что свидетельствовало о том, что 1/3 этих ассоциаций привнесена от WDA. Таким образом, WDA является богатым источником для поиска новых генов, влияющих на высоту растений тетраплоидной пшеницы. Фенотипическая вариация QTL находилась в пределах 6-24 %. Четыре QTL показали относительно высокие значения R^2 (21-24 %) и обнаружены на хромосомах 1B, 4A и 5A (таблица 17). SNP-маркер IWB20993 показал наиболее сильную ассоциацию с признаком PH и был идентифицирован как в группе TWC (R^2 , 9 %), так и в DWV (R^2 , 21 %). QTL, идентифицированные на хромосоме 4A, маркер IWB40358 (25,7 сМ) и IWB65979 (133,2 сМ), показали сильную АМП ($P < 6.41E-06$). Маркер IWA3827 (5A, 110,5 сМ) также имел сильную АМП ($P < 2.9E-06$) в группе DWV.



А) Карта; В) График Манхэттен (Алматинская область 2018 г); С) График Q-Q (Алматинская область 2018 г).

Рисунок 22 – QTL твердой пшеницы по признаку «высота растения»

Следует отметить, что три QTL, обозначенные нами, как *QPH.td.ipbb_4B.1*, *QPH.td.ipbb_5A.2* и *QPH.td.ipbb_6A.1*, локализованы в генетических позициях, где расположены гены *Rht-B1*, *Rht9* и *Rht24*, соответственно (рисунок 22, таблица 18). Из 15 идентифицированных QTL для признака PH – 5 также были обнаружены при анализе TWC, включая три статистически значимых SNP, находящихся в кодирующей области, и два QTL – в некодирующем регионе (приложение Б). Большинство из данных QTL высоты растения, за исключением двух в Юго-Восточном, обнаружены при исследовании обеих локаций.

3.3.2 Идентификация QTL признаков урожайности твердой пшеницы на основе использования метода ассоциативного картирования генов

Пять ключевых агрономических признаков, влияющих на урожайность (длина колоса (SL), количество продуктивных колосьев (NFS), число зерен на колос (NKS), масса 1000 зерен (TKW), и масса зерен на колос (WKP)) учитывались в анализе этой части GWAS. Однако, QTL для WKP не было идентифицировано.

GWAS для SL позволил установить 13 QTL, 8 из которых являлись общими в анализе TWC и DWV (таблица 19), что говорит о том, что WDA внес значительный вклад в идентификацию дополнительных 5 QTL. В анализе DWV идентифицировано 11 QTL (рисунок 23). Наиболее стабильный QTL (*QSL.td.ipbb_1A.3*) был обнаружен в четырех условиях (средах). Наиболее статистически значимый QTL для этого признака наблюдался на хромосоме 7A (82,8 сМ) в группе DWV ($P < 6.6E-08$). Длина колоса является одним из фундаментальных признаков архитектуры колоса [234], который не только прямо влияет на урожайность, но также в значительной степени связан с HD [235]. Исследование подтвердило связь между SL и HD твердой пшеницы ($P < 0.001$), и 4 из 13 QTL длины колоса были ассоциированы с HD (рисунки 18-19).

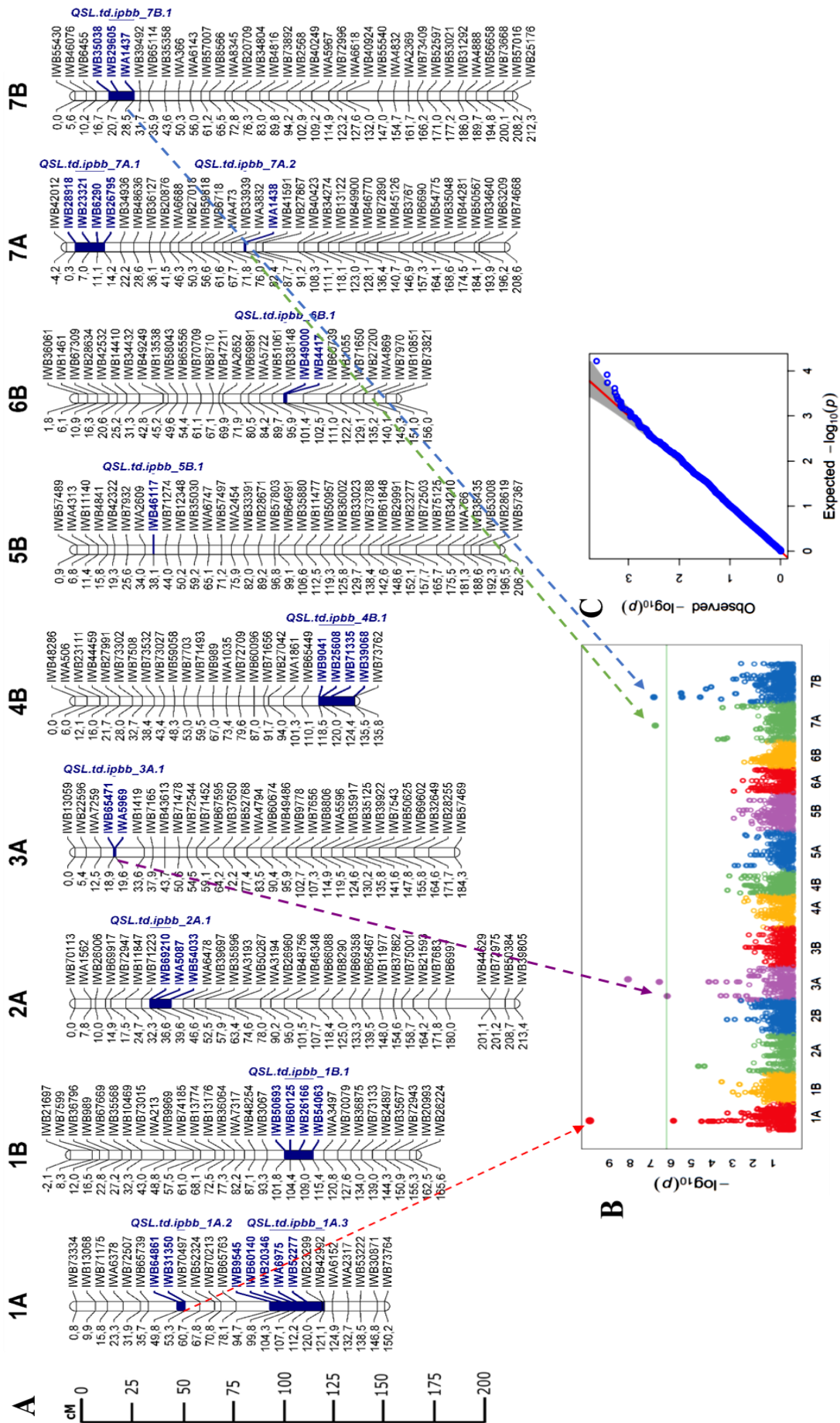
Таблица 19 – Список идентифицированных QTL, контролирующих признаки урожайности тетраплоидной пшеницы

QTL	Хромо сома	Интервал QTL (сМ)	Группа тетраплоидной пшеницы (TWC)			Группа твердой пшеницы (DWV)		
			R ² (%)	P	Среда	R ² (%)	P	Среда
1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>QSL.td.ipbb_1A.1</i>	1A	31,9	9,8	1.3E-04	Алм18, Алм19	-	-	-
<i>QSL.td.ipbb_1A.2</i>	1A	49,8-53,3	14,8	4.5E-06	Алм18, Сев18	44,9	4.7E-11	Алм18
<i>QSL.td.ipbb_1A.3</i>	1A	94,7-121,1	10,4	7.9E-05	Алм18, Сев18	19,5	2.8E-05	Алм18, Сев19, Алм 20
<i>QSL.td.ipbb_1B.1</i>	1B	101,8-115,7	-	-	-	18,5	8.4E-06	Алм18, Алм19
<i>QSL.td.ipbb_2A.1</i>	2A	36,6-46,6	14,6	2.8E-05	Сев18	17,3	1.6E-05	Алм18
<i>QSL.td.ipbb_3A.1</i>	3A	18,9	11,6	5.7E-05	Алм18	32,7	1.1E-07	Алм18
<i>QSL.td.ipbb_4B.1</i>	4B	118,5-135,5	10,7	6.2E-05	Алм18	12,2	1.8E-04	Алм19
<i>QSL.td.ipbb_5B.1</i>	5B	38,1	-	-	-	15,9	3.2E-05	Алм18, Алм19
<i>QSL.td.ipbb_5B.2</i>	5B	112,5-119	13,2	7.6E-05	Сев18, Сев19	-	-	-
<i>QSL.td.ipbb_6B.1</i>	6B	101,4-102,5	9,6	3.5E-05	Сев19, Алм19	12,8	1.6E-04	Сев19

Продолжение таблицы 19

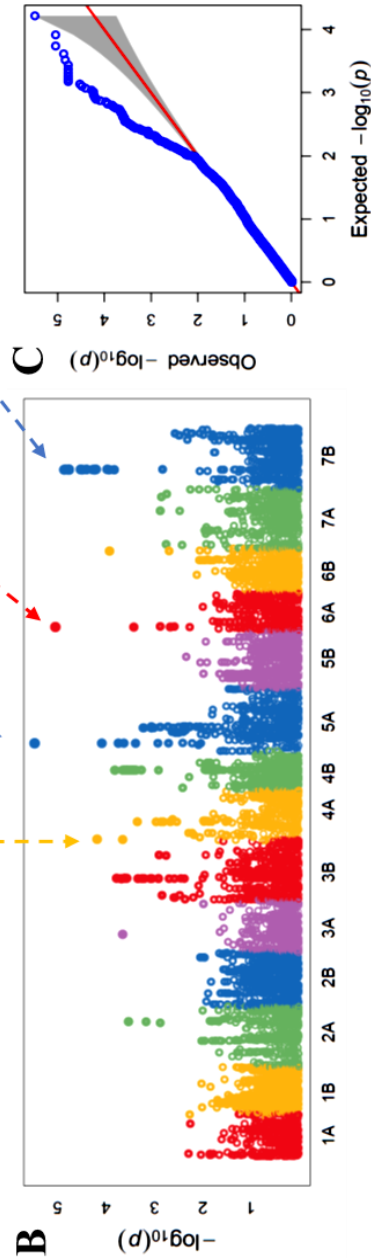
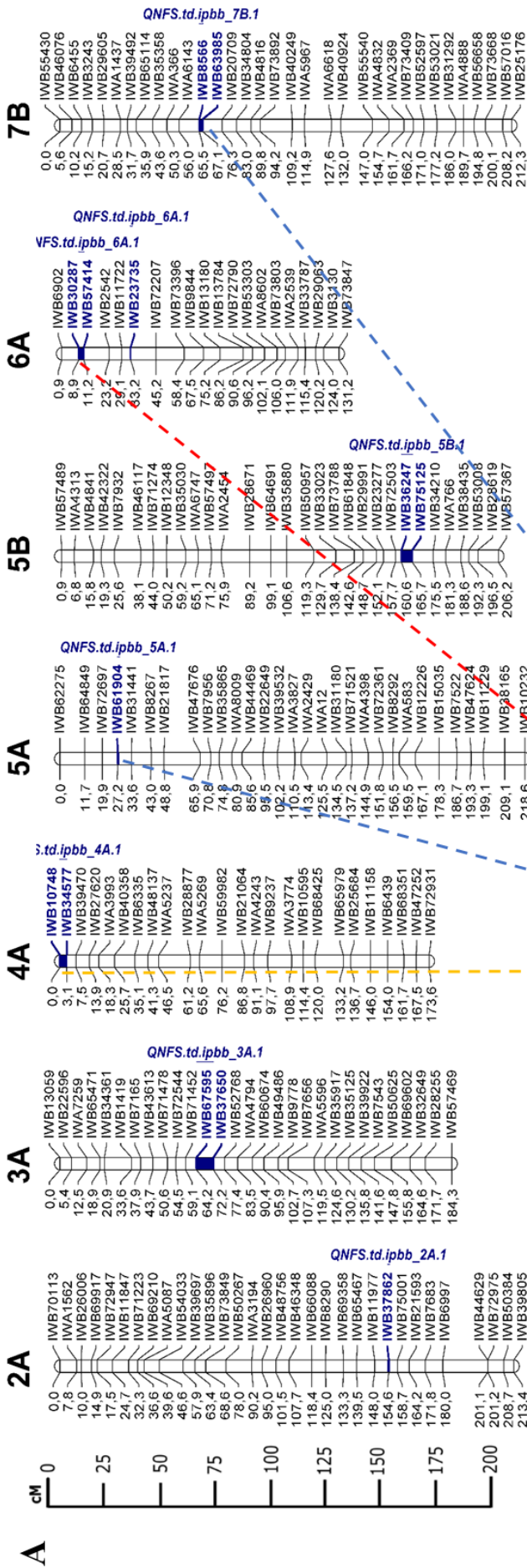
1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>QSL.td.ipbb_7A.1</i>	7A	0,3-14,2	9,7	1.7E-04	Алм19	15,9	3.3E-05	Алм18
<i>QSL.td.ipbb_7A.2</i>	7A	82,4-85,0	-	-	-	28,3	6.6E-08	Алм18, Алм19
<i>QSL.td.ipbb_7B.1</i>	7B	16,7-28,5	13,2	1.3E-05	Сев19	27,6	1.1E-07	Алм18
<i>QNFS.td.ipbb_2A.1</i>	2A	154,6	14,7	3.9E-06	Алм18	24	4.2E-06	Алм18
<i>QNFS.td.ipbb_3A.1</i>	3A	64,3-72,2	12,4	7.8E-06	Сев19	16,2	1.2E-04	Алм18
<i>QNFS.td.ipbb_4A.1</i>	4A	0-3,1	14	4.6E-06	Алм18	23,5	4.3E-06	Алм18
<i>QNFS.td.ipbb_5A.1</i>	5A	27,2	-	-	-	23,5	6.8E-07	Алм18, Алм19
<i>QNFS.td.ipbb_5B.1</i>	5B	160,6-165,7	9,5	1.8E-04	Алм18	12,6	1.7E-04	Алм18
<i>QNFS.td.ipbb_6A.1</i>	6A	8,9-11,2	-	-	-	30	3.1E-08	Алм18
<i>QNFS.td.ipbb_6A.2</i>	6A	33,2	12,6	1.2E-05	Алм18	19,7	2.9E-05	Алм18
<i>QNFS.td.ipbb_7B.1</i>	7B	65,5-67,1	-	-	-	17,3	1.6E-05	Алм18, Алм19
<i>QNKS.td.ipbb_5B.1</i>	5B	142,6-146,5	11,1	5.6E-05	Алм19, Сев19	-	-	-
<i>QTKW.td.ipbb_1A.1</i>	1A	94,9-95,5	-	-	-	15,4	1.6E-04	Алм18, Алм19
<i>QTKW.td.ipbb_1A.2</i>	1A	146,1-150,2	18,6	4.3E-07	Сев19	15,4	1.5E-04	Алм18, Сев20
<i>QTKW.td.ipbb_1B.1</i>	1B	65,2-89,7	20,9	7.7E-08	Алм18, Сев19	19,4	3.4E-05	Алм18
<i>QTKW.td.ipbb_2A.1</i>	2A	188,5-206,2	18,3	4.9E-07	Сев19, Алм18	20,4	2.5E-05	Алм18
<i>QTKW.td.ipbb_2B.1</i>	2B	7,9-19,4	12,3	7.0E-06	Сев19	16,6	1.3E-04	Алм18
<i>QTKW.td.ipbb_2B.2</i>	2B	176-185,8	18,9	3.1E-07	Сев19, Алм20	37,6	1.2E-08	Алм18, Алм20
<i>QTKW.td.ipbb_3A.1</i>	3A	16,5-20,9	20,3	1.7E-07	Сев19	13,5	1.9E-04	Алм18
<i>QTKW.td.ipbb_3B.1</i>	3B	2,8-5,4	18,7	6.7E-07	Сев19, Алм19	-	-	-
<i>QTKW.td.ipbb_3B.2</i>	3B	84,7-94	12,9	2.7E-05	Сев19	15,6	1.8E-04	Алм18
<i>QTKW.td.ipbb_3B.3</i>	3B	194-209,1	-	-	-	22,5	1.6E-06	Алм18, Алм19
<i>QTKW.td.ipbb_5A.1</i>	5A	157,1-163,5	14,5	7.8E-06	Алм18	20,7	1.9E-05	Алм18
<i>QTKW.td.ipbb_5A.2</i>	5A	199,1-208,8	14,5	7.8E-06	Сев19	17,5	8.8E-05	Алм18
<i>QTKW.td.ipbb_5B.1</i>	5B	129,7-132,9	18,9	4.1E-07	Сев19	12,6	1.4E-04	Алм18
<i>QTKW.td.ipbb_5B.2</i>	5B	157,9-160,6	11,3	3.5E-05	Сев19, Алм18	-	-	-
<i>QTKW.td.ipbb_6A.1</i>	6A	58,4-87,1	20,3	1.3E-07	Сев19	15,6	1.4E-04	Алм18
<i>QTKW.td.ipbb_6A.2</i>	6A	124-126,5	9,7	1.4E-04	Алм18, Сев20	22,3	8.5E-06	Алм18
<i>QTKW.td.ipbb_6B.1</i>	6B	92,6-115,8	18,8	3.1E-07	Алм18, Сев19	19,8	2.9E-05	Алм18
<i>QTKW.td.ipbb_7A.1</i>	7A	111,1-119,3	-	-	-	19	7.5E-06	Алм18, Алм19
<i>QTKW.td.ipbb_7A.2</i>	7A	189,5-208,6	18,6	3.6E-07	Алм18, Сев19	-	-	-
<i>QTKW.td.ipbb_7B.1</i>	7B	94,2	13,6	1.5E-05	Сев19	24,4	1.9E-06	Алм18
<i>QTKW.td.ipbb_7B.2</i>	7B	173,2-194,8	18,7	3.3E-07	Сев19	15,9	1.2E-04	Алм18
Примечания								
1 R^2 – процент фенотипической изменчивости, определяемый данным QTL, P – уровень значимости статистического теста;								
2 Алм18, Алм19, Алм20 – КазНИИЗиР, Алматинская область (фенотипические данные 2018, 2019, 2020 года, соответственно); Сев18, Сев19, Сев20 – Северо-Казахстанская СХОС, Северо-Казахстанская область (фенотипические данные 2018, 2019, 2020 года, соответственно).								

Среди восьми QTL, идентифицированных для NFS в группе DWV, пять были обнаружены в TWC, и наиболее значимый QTL находился на хромосоме 6A (11,2 сМ, $P < 3.1E-08$) и 5A (27,2 сМ, $P < 6.8E-07$), соответственно (таблица 19). Сравнительный анализ NFS (рисунок 24) выявил, что 3 из 8 QTL ранее были опубликованы по результатам других исследований (таблица 20) [236, 237]. Аналогичным образом, единственный QTL признака NKS, обнаруженный при анализе обоих регионов, идентифицирован ранее в исследовании [236, с. 1806].



А) Карта; В) График Манхэттен (Алматинская область 2018 г); С) График Q-Q (Алматинская область 2018 г).

Рисунок 23 – QTL твердой пшеницы по признаку «длина колоса»



А) Карта; В) График Манхэттен (Алматинская область 2018 г.); С) График Q-Q (Алматинская область 2018 г.).

Рисунок 24 – QTL твердой пшеницы по признаку «количество продуктивных колосьев»

Таблица 20 – Список QTL, связанных с признаками урожайности, и информация по их соответствию с ранее известными QTL и генами

Признак	SNP	Хромосома	Интервал QTL (сМ)	Сравнение с литературой		
				Источник	сМ	пар нуклеотидов
1	2	3	4	5	6	7
SL	IWB72507	1A	31,9	-	-	-
SL	IWB31350	1A	49,8-53,3	-	-	-
SL	IWB52277	1A	94,7-121,1	-	-	-
SL	IWB50693	1B	101,8-115,7	-	-	-
SL	IWA2526	2A	36,6-46,6	-	-	-
SL	IWB65471	3A	18,9	-	-	-
SL	IWB25608	4B	118,5-135,5	-	-	-
SL	IWB46117	5B	38,1	-	-	-
SL	IWB11477	5B	112,5-119	-	-	-
SL	IWB49000	6B	101,4-102,5	-	-	-
SL	IWB23321	7A	0,3-14,2	-	-	-
SL	IWA1438	7A	82,4	-	-	-
SL	IWA1437	7B	16,7-28,5	-	-	-
NFS	IWB37862	2A	154,6	QTL [236];	149,7-157,5;	697755950..712300489
				QTL [236]	151,7-159,6	698299250..712300489
NFS	IWB37650	3A	64,3-72,2	QTL [236];	69-76,8;	479956967..513797889
				QTL [236];	69,4-77,2;	479956967..513797889
				QTL [236]	69,6-77,5	479956967..513797889
NFS	IWB10748	4A	0-3,1	-	-	-
NFS	IWB61904	5A	27,2	-	-	-
NFS	IWB75125	5B	160,6-165,7	QTL [237]	141,6-NA	601246358..671280099
NFS	IWB57414	6A	8,9-11,2	-	-	-
NFS	IWB23735	6A	33,2	-	-	-
NFS	IWB8566	7B	65,5-67,1	-	-	-
NKS	IWB61848	5B	142,6-146,5	QTL [236]	139,8-145,5	540387574..618978053
TKW	IWB7965	1A	94,9-95,5	QTL [225]	88,4-104,4	508236051..535156860
TKW	IWB9191	1A	146,1-150,2	-	-	-
TKW	IWB48254	1B	65,2-89,7	QTL [229]	37,4-113,5;	33986133..594220377
				QTL [187]	53,9-57,6	473830872..473830942
TKW	IWB72975	2A	188,5-206,2	QTL [229];	201,1-210,8;	761215833..775446234
				QTL [238]	200,7-212,1;	753056610..775446234
				QTL [187]	181,2	737689634..737689537
TKW	IWB9352	2B	7,9-19,4	-	-	-
TKW	IWB22135	2B	176-185,8	QTL [229];	191,9-193,6;	765305837..789411430
				QTL [188]	181,6-187,6	772773642..782865134
TKW	IWB34361	3A	16,5-20,9	-	-	-
TKW	IWB8884	3B	2,8-5,4	QTL [237];	1,1-4,9;	5604..5105605
				QTL [239];	4,2-12,5	5604..15077012
TKW	IWA6677	3B	84,7-94	-	-	-
TKW	IWB48069	3B	194-209,1	QTL [237];	205,1;	796469438..827076832
				QTL [187];	178,6-194,6;	792002102..820343401
				QTL [225];	178,6-194,6;	792002102..820343401
				QTL [187];	186,6	803216997..803216897
				QTL [225]	175,6-191,6	788010763..816570216
TKW	IWA583	5A	157,1-163,5	-	-	-
TKW	IWB44011	5A	199,1-208,8	-	-	-
TKW	IWB33023	5B	129,7-132,9	-	-	-
TKW	IWB36247	5B	157,9-160,6	-	-	-
TKW	IWA7563	6A	58,4-87,1	Ген [240]	-	-
				QTL [187]	52,6	305092950..305093050

Продолжение таблицы 20

1	2	3	4	5	6	7
TKW	IWB3130	6A	124-126,5	QTL [237]	121,2-NA	598732579..608245286
TKW	IWB12220	6B	92,6-115,8	QTL [241];	104-112,9;	619901793..636619393
				QTL [242];	100,9-111;	621762855..636619393
				QTL [187]	97,5-113,5	601135266..645996827
				QTL [187]	105,5	628763171..628763073
TKW	IWB34274	7A	111,1-119,3	Ген [240]	-	-
TKW	IWB34640	7A	189,5-208,6	QTL [187]	181,5-197,5	694638997..717853890
TKW	IWB73892	7B	94,2	QTL [187];	96,7-112,7;	496126667..578606740
				QTL [242]	85,9-92,9	459321833..517442227
TKW	IWB10520	7B	173,2-194,8	-	-	-
Примечания 1 SL – длина колоса (см), NFS – количество продуктивных колосьев (шт), NKS – число зерен на колос (шт), TKW – масса 1000 зерен; 2 сМ: сантиметрган.						

Наибольшее количество QTL было идентифицировано для TKW (рисунки 18-19) – 21 статистически значимых QTL в двух и более средах (таблица 16). На рисунке 25 в качестве примера показаны графики Манхэттен и квантиль-квантиль (Q-Q).

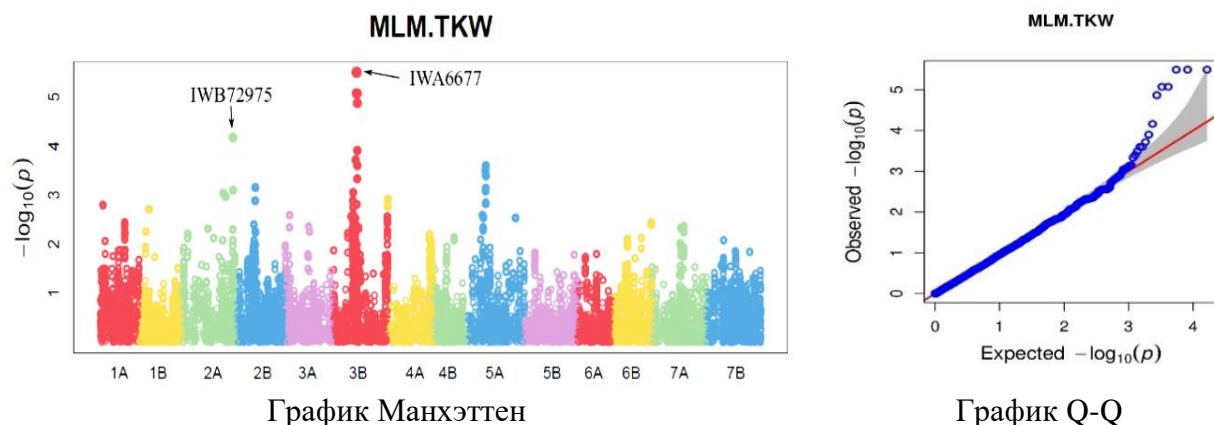


Рисунок 25 – Ассоциации маркер-признак твердой пшеницы, выделившиеся по признаку «масса 1000 зерен» в анализе данных Алматинской области 2018 года

Было показано, что 18 из 21 QTL картированы в группе DWV (рисунок 26), в то время как остальные три обнаружены в TWC (таблица 16). Всего, 15 QTL установлены в обеих группах по признаку «масса 1000 зерен». Наиболее статистически значимая ассоциация «маркер-признак» установлена для IWB22135 (2B, 183,1 сМ), который идентифицирован в двух группах образцов, с величиной R^2 37,6 % в группе DWV (таблица 19).

QTL компонентов урожайности не были картированы в регионах известных специфических генов, контролирующих эти признаки, за исключением двух генов, связанных с TKW (таблица 20). Один из них, *QTKW.td.ipbb_6A.1* (58,5–87,1 сМ), идентифицирован вблизи гена *TaGW2-6A* (отрицательного регулятора размера и массы зерна) [243]. Вторым, *QTKW.td.ipbb_7A.1* (111,1 сМ) картирован в позиции гена *TaPPH-7A* (участвует

в распадае хлорофилла, что влияет на урожайность и качество зерна сельскохозяйственных культур) (таблица 20) [240, с. 2].

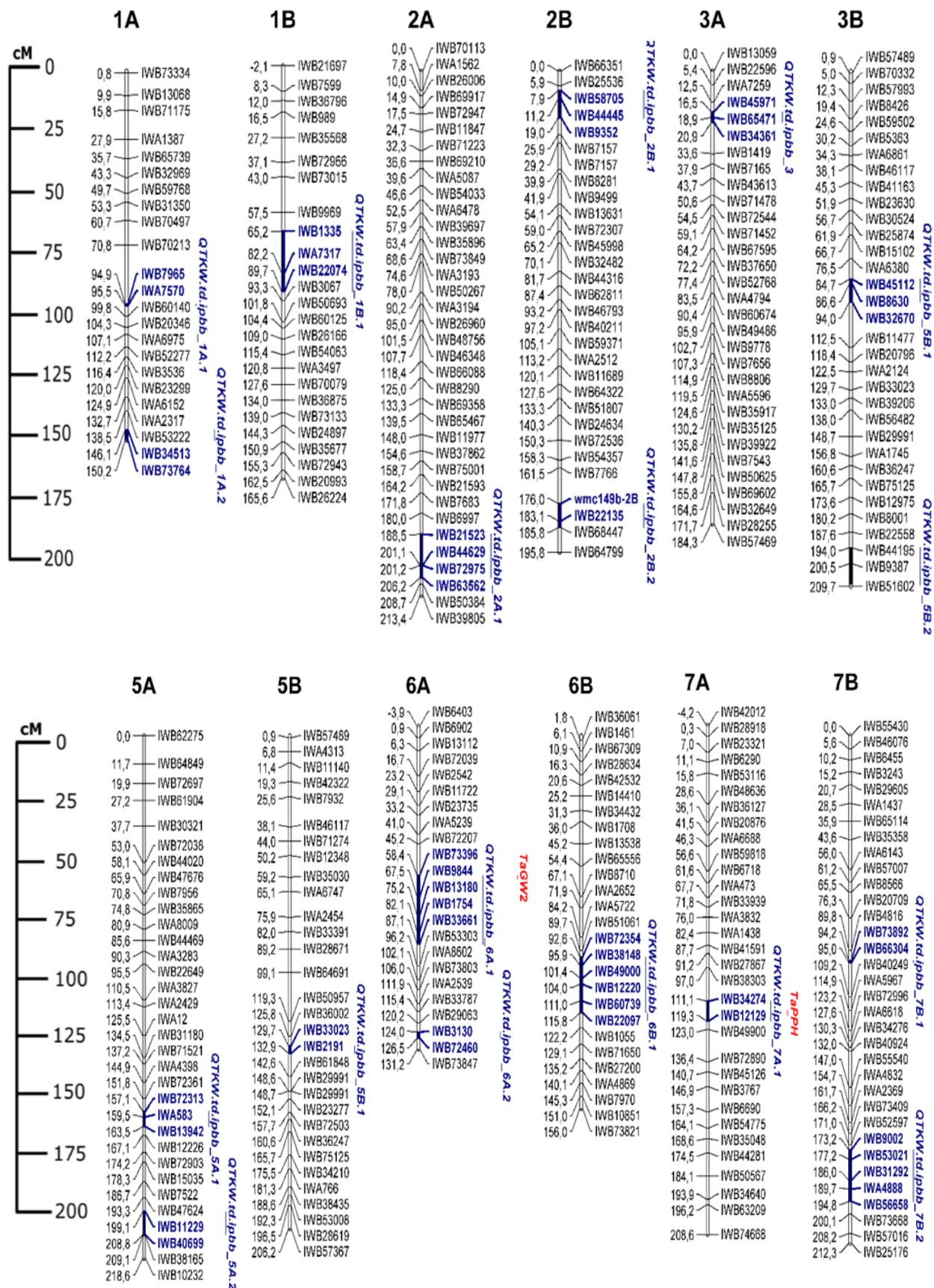


Рисунок 26 – QTL твердой пшеницы по признаку «масса 1000 зерен»

Сравнение 83 идентифицированных QTL группы тетраплоидной пшеницы с ранее опубликованными работами по GWAS выявило 38 предположительно новых (ранее не известных) QTL (таблица 16, таблица 18, таблица 20). Остальные 45 QTL были ранее идентифицированы в других странах. Совпадение локализаций QTL при сравнении с другими исследованиями подтвердило надежность данной работы.

При сравнении 59 идентифицированных QTL группы твердой пшеницы с ранее опубликованными работами по GWAS выявлено 32 предположительно новых (ранее не известных) QTL таблица 16, таблица 18, таблица 20). Остальные 27 QTL были ранее идентифицированы в других исследованиях.

Таким образом, исследование явилось дополнительным вкладом в понимание генетического анализа сложных признаков. Полученные результаты послужат необходимой предпосылкой для формирования и реализации конкретных селекционных программ по эффективной адаптации и повышению урожайности твердой пшеницы в Казахстане. Частично, этого можно добиться путем преобразования идентифицированных SNP-маркеров по 83 QTL в маркеры типа KASP (*KBiosciences competitive allele specific PCR*).

3.4 KASP-маркеры признаков адаптивности и урожайности твердой пшеницы

3.4.1 Конвертация идентифицированных SNP-маркеров хозяйственно-ценных признаков твердой пшеницы в KASP-маркеры

На основе проведенного полногеномного поиска ассоциаций (GWAS) тетраплоидной пшеницы с использованием 16425 SNP маркеров [208, с. 7], отобраны маркеры, ассоциированные с признаками адаптивности и урожайности твердой пшеницы. Выделившиеся по результатам ассоциативного картирования 20 SNP-маркеров, статистически значимые для различных хозяйственно-ценных признаков, были конвертированы в маркеры класса KASP (таблица 21).

Таблица 21 – Характеристика KASP-маркеров, разработанных на основе GWAS

KASP-маркер	Признак	SNP	Хромо-сома	Позиция, сМ
1	2	3	4	5
<i>ipbb_td_101</i>	Кол-во продук. колосьев	GENE-1634_405	5B	160,6
<i>ipbb_td_102</i>	Время колошения	wsnp_Ku_c35386_44598937	5A	99,0
<i>ipbb_td_103</i>	Масса 1000 зерен	RAC875_c28144_448	7A	118,0
<i>ipbb_td_104</i>	Время колошения	IAAV5756	1A	46,2
<i>ipbb_td_105</i>	Длина колоса, масса 1000 зерен	Kukri_rep_c104521_601	6B	101,4
<i>ipbb_td_106</i>	Время колошения, высота растения	wsnp_Ex_c22727_31934296	5A	144,8
<i>ipbb_td_107</i>	Кол-во продук. колосьев	Excalibur_c22012_195	6A	33,2
<i>ipbb_td_108</i>	Высота растения, масса 1000 зерен	Tdurum_contig93706_517	7B	194,2
<i>ipbb_td_109</i>	Масса 1000 зерен	Excalibur_rep_c78585_68	7B	186,0
<i>ipbb_td_110</i>	Масса 1000 зерен	Kukri_c64195_432	1B	87,6

Продолжение таблицы 21

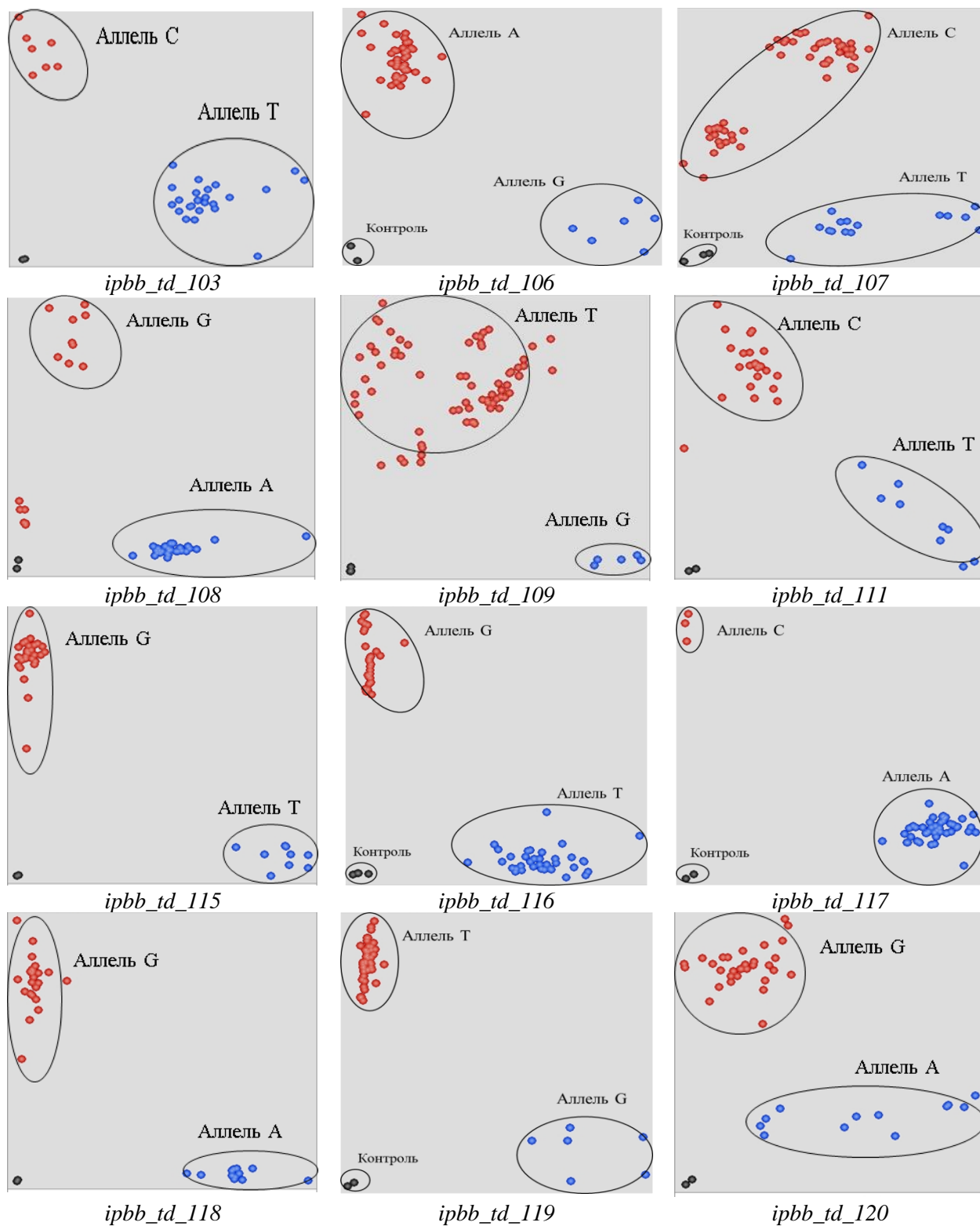
1	2	3	4	5
<i>ipbb_td_111</i>	Время колошения	RFL_Contig996_818	2B	59,7
<i>ipbb_td_112</i>	Масса 1000 зерен	Kukri_c31705_105	5A	199,6
<i>ipbb_td_113</i>	Масса 1000 зерен	Tdurum_contig43788_885	3A	39,7
<i>ipbb_td_114</i>	Масса 1000 зерен	wsnp_Ku_c19631_29148397	3B	84,7
<i>ipbb_td_115</i>	Длина колоса, время колошения	CAP12_c6266_339	1A	49,8
<i>ipbb_td_116</i>	Масса 1000 зерен	Excalibur_c12675_1789	2B	183,1
<i>ipbb_td_117</i>	Высота растения	wsnp_Ra_c4660_8405634	2B	148,0
<i>ipbb_td_118</i>	Длина колоса, масса 1000 зерен, высота растения	wsnp_Ku_c22358_32187765	6A	68,3
<i>ipbb_td_119</i>	Длина колоса	IACX906	1B	106,0
<i>ipbb_td_120</i>	Высота растения	wsnp_Ex_c1058_2020681	1B	155,3

3.4.2 Генотипирование сортов и линий твердой пшеницы Казахстана с использованием SNP-маркеров по технологии KASP

Для каждого KASP-маркера осуществлен дизайн двух аллель-специфических прямых и одного обратного праймера. Для этого, нуклеотидные последовательности целевых участков 20 SNP-маркеров, значимых по результатам GWAS, были найдены на консенсусной карте твердой пшеницы [60, с. 663].

На сайте *Interomics* [209] во вкладке *Svevo portal* была использована функция BLASTn для поиска схожих нуклеотидных последовательностей по геномам твердой пшеницы. Во вкладке *Genome Annotation Viewer* сайта *Interomics* анализировались нуклеотидные последовательности. Для более точного анализа, для сравнения геномов использовались нуклеотидные последовательности сортов *Zavitan (Triticum dicoccoides)* и *Chinese Spring (Triticum aestivum)*. Далее данные последовательности выравнивались в программе MEGA X [244]. От целевого вариативного SNP в прямом, либо в обратном направлении (forward/reverse) выбирались последовательности длиной 18-25 нуклеотидов для дизайна двух аллель-специфических праймеров. В противоположном направлении выбиралась нуклеотидная последовательность длиной 10-30 нуклеотидов определенного генома *Triticum durum*, начинающаяся с вариативного нуклеотида, различающегося между различными геномами твердой пшеницы одной хромосомы для увеличения специфичности обратного праймера. Выбранные нуклеотидные последовательности проверялись на оптимальные значения температуры плавления (T_m : 55-62 °C) и отсутствие димеров. Для этих целей использован сайт компании *Thermo Fisher Scientific* (www.thermofisher.com). Убедившись в отсутствии димеров и оптимальной температуре плавления, к 5'-концу одного из двух аллель-специфических праймеров вводилась нуклеотидная последовательность (GAAGGTGACCAAGTTCATGCT), специфичная FRET-кассете с флуоресцентным красителем FAM; к 5'-концу другого праймера – специфичная FRET-кассета с флуоресцентным красителем HEX/VIC (GAAGGTTCGGAGTCAACGGATT).

Проведено генотипирование 29 сортов яровой твердой пшеницы Казахстана и России и 15 линий КСИ с использованием 20 KASP-маркеров, разработанных на основе GWAS твердой пшеницы (рисунок 27, приложение В, таблица В).



Красные (генотип А) и синие точки (генотип В) – гомозиготные генотипы с вариативным однонуклеотидным полиморфизмом, черные точки – отрицательный контроль

Рисунок 27 – Результаты KASP-генотипирования 29 сортов яровой твердой пшеницы и 15 линий конкурсного сортоиспытания (КСИ)

В качестве контроля использовались образцы тетраплоидной пшеницы зарубежной селекции, ранее генотипированные с использованием SNP-маркеров. В результате генотипирования, 12 из 20 KASP-маркеров оказались полиморфными на данной коллекции, и использовались для дальнейшего подтверждения статистической связи с агрономическими признаками.

Для подтверждения эффективности KASP-маркеров, разработанных на основе GWAS твердой пшеницы, дополнительно была изучена коллекция *T. durum*, состоящая из 64 сортов и линий твердой пшеницы казахстанской, российской и зарубежной селекции, которую генотипировали с использованием набора KASP-маркеров: *ipbb_td_106*, *ipbb_td_107*, *ipbb_td_116*, *ipbb_td_117*, *ipbb_td_119*.

Данные полевых исследований и структурного анализа данной коллекции твердой пшеницы, выращенной в условиях двух регионов Казахстана в 2018 и 2019 году, были использованы для статистического анализа на подтверждение значимости данных маркеров для изученных компонентов урожайности пшеницы (таблицы 25-26).

Таблица 22 – Статистический анализ (*t-тест*) значимости KASP-маркера *ipbb_td_106*

Признак	Алматинская область						Северо-Казахстанская область					
	2018			2019			2018			2019		
	t	df	p	t	df	p	t	df	p	t	df	p
Высота растения (см)	-	-	-	-	-	-	2.7	11.6	0.02	-	-	-
Длина верхнего междоузлия (см)	-	-	-	-	-	-	2.7	6.3	0.04	-2.4	10.4	0.04
Количество зерен на колос (шт)	-2.6	5.8	0.04	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Масса зерен на колос (г)	-7.3	11.9	1.056 e-05	-4.7	6.9	0.002	-	-	-	-2.6	5.4	0.04
Масса на растение (г)	-	-	-	-5.1	11.5	0.0003	-	-	-	-	-	-
Масса 1000 зерен (г)	-3.5	5.2	0.02	-5.6	7.7	0.0006	-	-	-	-3.2	5.8	0.02
Урожайность на м ² (г/м ²)	-	-	-	-4.1	11.4	0.002	-	-	-	-4.2	6.8	0.03
Примечание – <i>t</i> – <i>t</i> -критерий Стьюдента, <i>df</i> – степень свободы, <i>p</i> – <i>P</i> -значение.												

Таблица 23 – Статистический анализ (*t-тест*) значимости KASP-маркера *ipbb_td_107*

Признак	Алматинская область			Северо-Казахстанская область					
	2019			2018			2019		
	t	df	p	t	df	p	t	df	p
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Количество фертильных колосьев (шт)	-	-	-	-	-	-	-2.6	18.8	0.02
Длина колоса (см)	-	-	-	2.5	6.8	0.04	-	-	-
Количество зерен на колос (шт)	-	-	-	-	-	-	-2.2	14.9	0.04

Продолжение таблицы 23

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Количество зерен на растение (шт)	-3.4	24.1	0.002	-	-	-	-	-	-
Масса зерен на растение (г)	-	-	-	-	-	-	-3.5	16.1	0.003
Урожайность на м ² (г/м ²)	-2.41	24.3	0.02	-	-	-	-	-	-
Примечание – <i>t</i> – <i>t</i> -критерий Стьюдента, <i>df</i> – степень свободы, <i>p</i> – <i>P</i> -значение.									

Таблица 24 – Статистический анализ (*t*-тест) значимости KASP-маркера *ipbb_td_116*

Признак	Алматинская область						Северо-Казахстанская область		
	2018			2019			2019		
	<i>t</i>	<i>df</i>	<i>p</i>	<i>t</i>	<i>df</i>	<i>p</i>	<i>t</i>	<i>df</i>	<i>p</i>
Масса зерен на колос (г)	-	-	-	-	-	-	2.1	30.3	0.05
Масса 1000 зерен (г)	3.1	43.8	0.004	3.2	43.4	0.002	2.2	41.4	0.03
Урожайность на м ² (г/м ²)	-	-	-	-	-	-	2.5	31.8	0.02
Примечание – <i>t</i> – <i>t</i> -критерий Стьюдента, <i>df</i> – степень свободы, <i>p</i> – <i>P</i> -значение									

Таблица 25 – Статистический анализ (*t*-тест) значимости KASP-маркера *ipbb_td_117*

Признак	Алматинская область			Северо-Казахстанская область		
	2018			2018		
	<i>t</i>	<i>df</i>	<i>p</i>	<i>t</i>	<i>df</i>	<i>p</i>
Высота растения (см)	-3.1	4.6	0.03	-4.8	12	0.0004
Количество фертильных колосьев (шт)	-5.9	1.6	0.05	-	-	-
Длина колоса (см)	-	-	-	-6.6	8.4	0.0001
Масса зерен на колос (г)	5.7	1.7	0.04	-	-	-
Примечание – <i>t</i> – <i>t</i> -критерий Стьюдента, <i>df</i> – степень свободы, <i>p</i> – <i>P</i> -значение.						

Таблица 26 – Статистический анализ (*t*-тест) значимости KASP-маркера *ipbb_td_119*

Признак	Алматинская область						Северо-Казахстанская область					
	2018			2019			2018			2019		
	<i>t</i>	<i>df</i>	<i>p</i>	<i>t</i>	<i>df</i>	<i>p</i>	<i>t</i>	<i>df</i>	<i>p</i>	<i>t</i>	<i>df</i>	<i>p</i>
Время колошения (дни)	-	-	-	-2.2	11.2	0.05	-	-	-	-	-	-
Высота растения (см)	-3.0	5.9	0.02	-3.1	6.7	0.02	-2.3	12.3	0.04	-	-	-
Длина верхнего междоузлия (см)	-3.2	6.2	0.02	-3.3	7.8	0.01	-2.8	11.8	0.02	-3.5	4.9	0.02
Длина колоса (см)	-2.5	7.6	0.04	-	-	-	-2.7	13.2	0.02	-	-	-
Масса зерен на колос (г)	-	-	-	2.4	9.0	0.04	-	-	-	-	-	-
Примечание – <i>t</i> – <i>t</i> -критерий Стьюдента, <i>df</i> – степень свободы, <i>p</i> – <i>P</i> -значение.												

Выявлена статистически значимая ассоциация KASP-маркеров и рядом признаков твердой пшеницы (таблица 27) и оценен генотипический эффект

каждого маркера (таблица 28).

Таблица 27 – Оценка статистической значимости ассоциаций маркер-признак коллекции тетраплоидной пшеницы по результатам GWAS

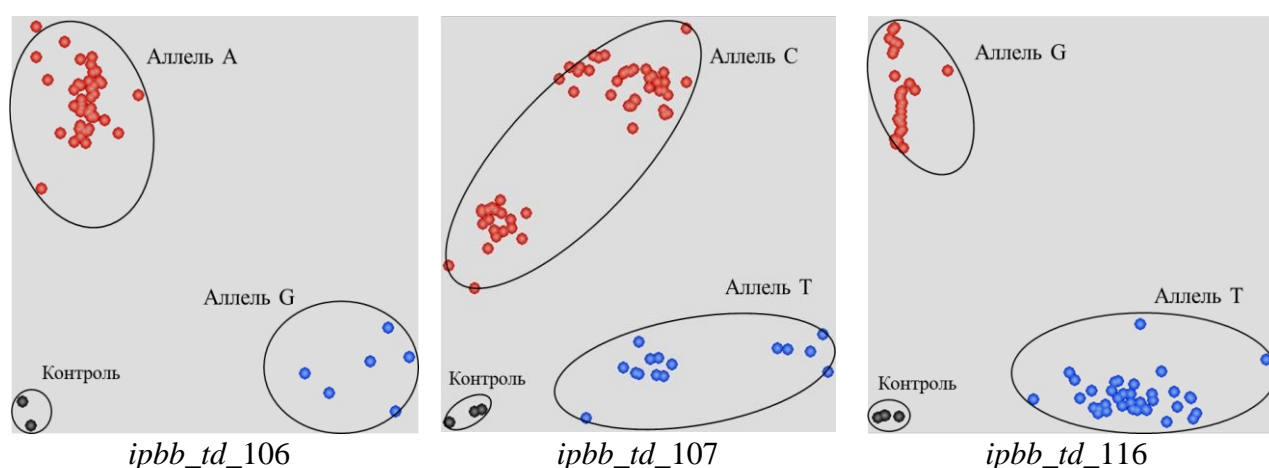
Признак-маркер	Регион выращивания, год		
	Алматинская обл.	Северо-Казахстанская обл.	
	2018	2018	2019
Время колошения, высота растения (<i>ipbb_td_106</i>)	***	-	***
Количество продуктивных колосьев (<i>ipbb_td_107</i>)	***	-	-
Длина колоса (<i>ipbb_td_116</i>)	-	-	*
Высота растения (<i>ipbb_td_117</i>)	*	-	*
Длина колоса (<i>ipbb_td_119</i>)	*	***	-

Примечание – Статистическая значимость при * $P < 0.05$ и *** $P < 0.001$.

Таблица 28 – Оценка генотипического эффекта KASP-маркеров

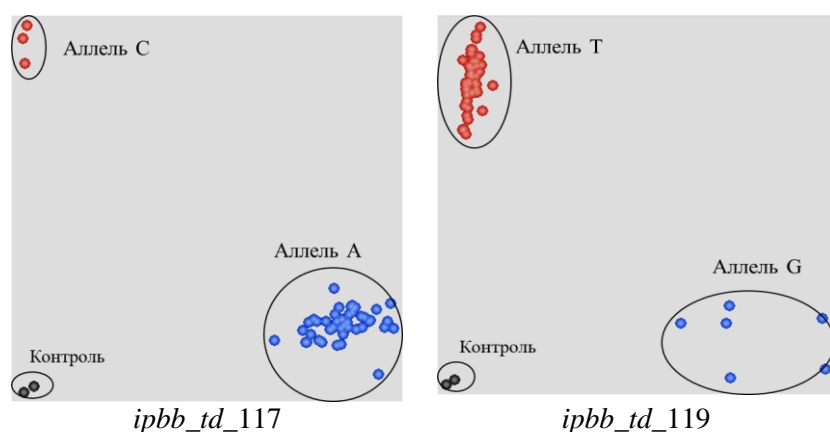
KASP маркер	Признак	Аллель	Генотипический эффект
<i>ipbb_td_106</i>	Время колошения, высота растения	G	+2.009
<i>ipbb_td_107</i>	Количество продуктивных колосьев	C	1.718
<i>ipbb_td_116</i>	Длина колоса	T	+1.600
<i>ipbb_td_117</i>	Высота растения	A	+1.178
<i>ipbb_td_119</i>	Длина колоса	T	+3.483

Статистически значимыми с изучаемыми признаками явились 5 KASP-маркеров, связанных с различными хозяйственно-ценными признаками твердой пшеницы (рисунок 28). Получен патент на полезную модель на набор из 5 KASP-маркеров [245].



Знаком «+» отмечен аллель, проявляющий положительный генотипический эффект

Рисунок 28 – Результаты амплификации по KASP-маркерам, лист 1



Знаком «+» отмечен аллель, проявляющий положительный генотипически й эффект

Рисунок 28, лист 2

Кроме того, проведено генотипирование 29 сортов яровой твердой пшеницы Казахстана, России и Украины, с использованием 32 KASP-маркеров (таблица 29) [246], разработанных в предыдущих исследованиях [247] на гексаплоидной пшенице. Из 32 у 14 KASP-маркеров гексаплоидной пшеницы наблюдалась полиморфность на материале твердой пшеницы (таблица 29).

Таблица 29 – Характеристика 32 KASP-маркеров, использованных в анализе

SNP ID (90k iSELECT Infinium array)	Признак (<i>Triticum aestivum</i>)	Признак (<i>Triticum durum</i>)	Хромо сома	Позиция (сМ)
1	2	3	4	5
BS00066460_51	время цветения (дни), количество продуктивных колосьев на растение (шт)	время цветения (дни)*, количество продуктивных колосьев на растение (шт)*, количество зерен на колос (шт)*, масса 1000 зерен (г)**	1A	78,6
IAAV3828	время цветения (дни)	ns	1B	62,6
BS00074328_51	время цветения (дни)	-	1B	102,9
BS00010664_51	время цветения (дни)	ns	2A	103,3
GENE-2352_964	время цветения (дни)	время цветения (дни)*	2A	122,8
Kukri_c53501_305	время цветения (дни)	-	2A	162,9
CAP8_c5161_165	время цветения (дни)	-	2B	107,6
Tdurum_contig45468_674	время цветения (дни)	-	2B	107,6
Excalibur_c1940_396	время цветения (дни)	-	2B	117,7
Kukri_c17962_447	время цветения (дни)	-	4A	134,0
RAC875_c110822_505	время цветения (дни)	-	5A	10,6
BS00067150_51	время цветения (дни), масса зерен на растение (г)	время цветения (дни)*, количество зерен на колос (шт)*	5A	52,5
BS00022689_51	время цветения (дни), время от колошения до созревания (дни)	время от колошения до созревания (дни)*, количество зерен на колос (шт)*	5B	93,4

Продолжение таблицы 29

1	2	3	4	5
w SNP_CAP11_c948_57128 7	время цветения (дни)	-	5B	59,7
Tdurum_contig11411_100	время цветения (дни)	-	5B	115,7
BS00037002_51	время цветения (дни), количество зерен на колос (шт)	время цветения (дни)*	6A	4,1
GENE-4208_229	время цветения (дни)	-	6A	134,2
BS00023032_51	время цветения (дни)	ns	6B	62,6
BS00062712_51	время цветения (дни), время от колошения до созревания (дни)	ns	6B	62,6
BobWhite_rep_c53518_78	время цветения (дни)	-	7B	67,5
BS00065624_51	длина верхнего междоузлия (см)	ns	7B	163,8
Excalibur_c3432_98	длина колоса (см)	ns	6B	82,6
w SNP_Ex_c24700_3395316 0	количество продуктивных колосьев на растение (шт)	количество зерен на колос (шт)*	1B	45,6
Tdurum_contig64772_417	количество продуктивных колосьев на растение (шт)	-	4B	42,4
BS00022431_51	количество продуктивных колосьев на растение (шт)	масса 1000 зерен (г)***	4B	50,1
w SNP_CAP11_rep_c4297	количество продуктивных колосьев на растение (шт)	-	6B	0,0
BS00027942_51	количество продуктивных колосьев на растение (шт)	-	6B	24,9
BS00010161_51	масса 1000 зерен (г)	-	3A	63,9
BS00065734_51	масса 1000 зерен (г)	-	3A	119,1
BS00034148_51	масса 1000 зерен (г), масса зерен на растение (г)	-	4B	93,6
Kukri_c54_306	масса 1000 зерен (г)	масса 1000 зерен (г)*	6B	66,4
BS00047691_51	масса зерен на растение (г)	-	7B	66,5
Примечание – Статистическая значимость при ns – отсутствует, * – $P \leq 0.05$; ** – $P \leq 0.01$; *** – $P \leq 0.001$.				

Для анализа эффективности KASP-маркеров гексаплоидной пшеницы использовались фенотипические данные урожая 2018 года Алматинской области. Осуществлен анализ *t*-test для выявления статистической значимости маркеров для хозяйственно-ценных признаков. Четырнадцать полиморфных KASP-маркеров были разделены на 2 группы в соответствии с ассоциированными признаками: а) признаки развития растений и б) признаки урожайности.

Первая группа состояла из 11 маркеров, связанных с временем цветения и созревания твердой пшеницы. В частности, показано, что KASP-маркеры *GENE-2352_964* и *BS00037002_51* статистически значимы для признака времени

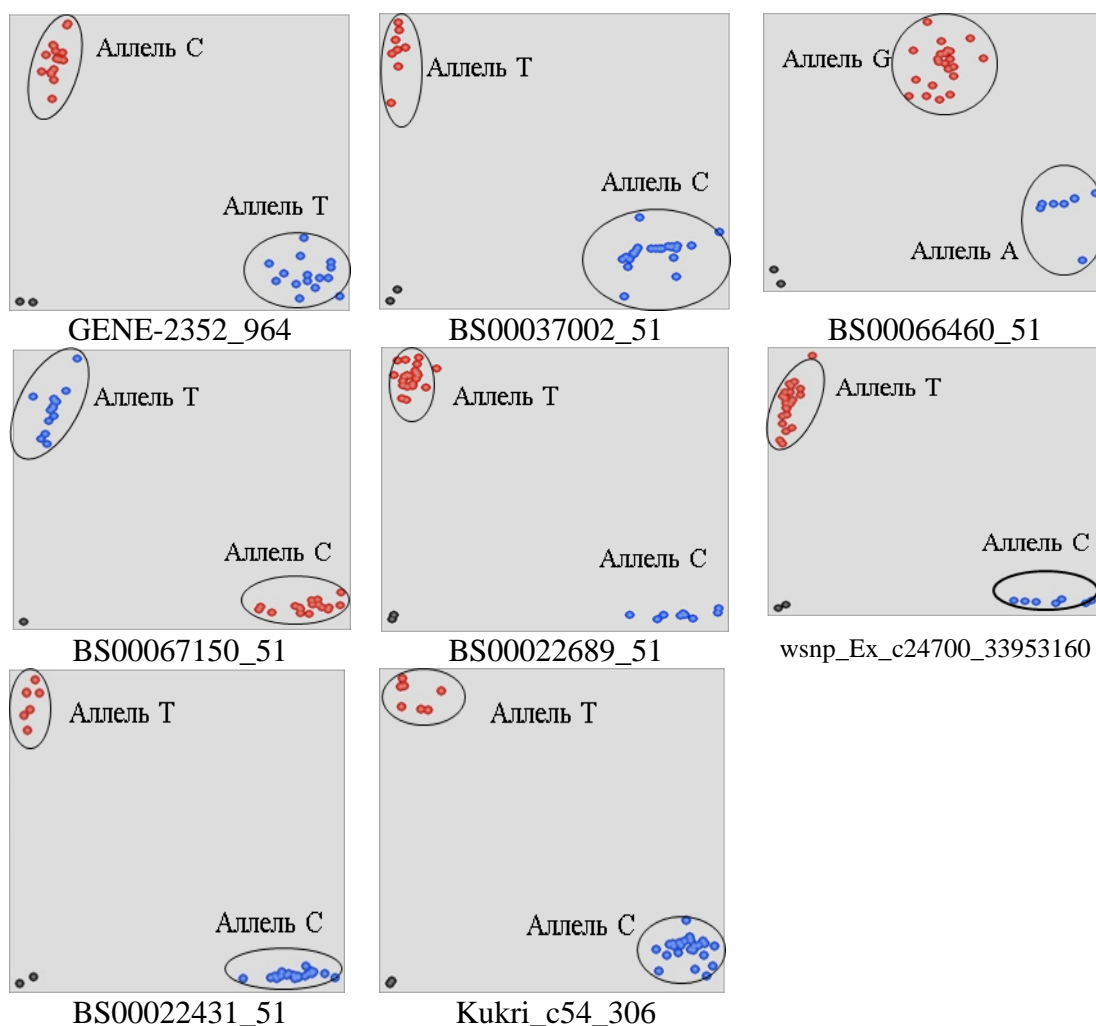
цветения. KASP-маркеры *BS00066460_51*, *BS00067150_51*, *BS00022689_51* ассоциированы не только со временем цветения и созревания, но также с компонентами урожайности (количество зерен на колос, масса 1000 зерен), что указывает на плеiotропный эффект генетических факторов. По второй группе признаков, 3 полиморфных KASP-маркера были ассоциированы с признаками урожайности твердой пшеницы. В частности, KASP-маркер *w SNP_Ex_c24700_33953160* ассоциирован с числом зерен на колос, а KASP-маркеры *BS00022431_51* и *Kukri_c54_306* с массой 1000 зерен.

В результате анализа 29 сортов с использованием 14 полиморфных KASP-маркеров было установлено, что 8 из них показали статистическую значимость ($p < 0.05$) для 5 изученных признаков (время цветения, время созревания семян, продуктивная кустистость, число зерен на колос, масса 1000 зерен). Таким образом, исследование подтвердило возможность использования KASP-маркеров гексаплоидной пшеницы в маркер-опосредованной селекции твердой пшеницы для увеличения урожайности зерна.

В таблице 30 приведена информация по нуклеотидным последовательностям 8 полиморфных маркеров (рисунок 29).

Таблица 30 – Аллель-специфические праймеры восьми статистически значимых KASP-маркеров, разработанных на основе GWAS мягкой пшеницы

Маркер	Хромосома	Праймер	Последовательность праймера (5'-3', без последовательностей красителей)
BS00022431_51	4B	A	GGAAGCAAAGGAGCTCGCT
		B	GGAAGCAAAGGAGCTCGCC
		C	ATCTTTTGCTGTGCCGTGGTGC
BS00066460_51	1A	A	CTACTTAGCCTTTGTTTGTTCGTA
		B	CTACTTAGCCTTTGTTTGTTCGTG
		C	CTATTGGCCATGGAAAGACTGGTT
GENE-2352_964	2A	A	TTGACCATGTATAGATACACGCT
		B	TTGACCATGTATAGATACACGCC
		C	CATGCGTGTACCTCAGTCT
BS00022689_51	5B	A	GCCTCAAAGACAAATTCTGATGGC
		B	GCCTCAAAGACAAATTCTGATGGT
		C	GAAGGAGATGTCATGCTCTTCCGG
BS00037002_51	6A	A	GGGTGTTTTTGTACCTGGCAC
		B	GGGTGTTTTTGTACCTGGCAT
		C	CATCTTCGGCATCAGCGCAT
w SNP_Ex_c24700_33953160	1B	A	AGCCTGCTCCCCAAGTATTTT
		B	AGCCTGCTCCCCAAGTATTTT
		C	TTCGGAAGTACAGTCGTGG
Kukri_c54_306	6B	A	CCAGCTCAGGGTTAGTCTGTAT
		B	CCAGCTCAGGGTTAGTCTGTAC
		C	GCGAGACGAAAAGAGCCGT
BS00067150_51	5A	A	CATGCACGTGGTACAGGGAAGC
		B	CATGCACGTGGTACAGGGAAGT
		C	TAGAAAAGGGCCCCCGACTCTCTGTTT ATA



Красные и синие точки – гомозиготные генотипы с вариативным однонуклеотидным полиморфизмом, черные точки – отрицательный контроль

Рисунок 29 – Результаты KASP-генотипирования 29 сортов яровой твердой пшеницы Казахстана и России (фрагмент)

Таким образом, сорта и линии твердой пшеницы Казахстана и России генотипированы с использованием SNP-маркеров по технологии KASP. Получен патент на полезную модель на основе набора из 5 эффективных KASP-маркеров, ассоциированных с различными признаками твердой пшеницы. Идентифицированы благоприятные аллели для каждого KASP-маркера и оценен их фенотипический вклад. Технология KASP является одним из наиболее экономически выгодных решений для массивов ДНК-анализа специфических генетических факторов при анализе объемного селекционного материала сельскохозяйственных культур. Наличие и возможность использования таких генетических инструментов, как KASP-маркеры, позволит значительно повысить эффективность селекционного процесса, что создаст условия для ускоренного создания новых высокопродуктивных и качественных сортов твердой пшеницы. Таким образом, проведен анализ эффективности использования KASP-маркеров гексаплоидной и твердой пшеницы для выявления ценных генотипов и их использования в селекционных программах.

3.4.3 Валидация значимости KASP-маркеров для повышения продуктивности образцов твердой пшеницы

Для анализа эффективности идентифицированных QTL, образцы анализировались с использованием *t*-критерия Стьюдента по распределению аллелей KASP-маркеров (разработанных на основе GWAS) и компонентам урожайности. В анализе *t*-тест использовались три KASP-маркера с положительным QTL эффектом: *td_116* (длина колоса), *td_117* (длина колоса), *td_119* (масса 1000 зерен) и количественные признаки – масса зерен на растение, масса 1000 зерен и урожайность. Образцы, по которым имелись данные SNP-генотипирования, были разделены на группы в соответствии с количеством позитивных аллелей трех KASP-маркеров: группа А – наибольшее количество (3-4 аллеля), группа В – среднее количество (2 аллеля), группа С – наименьшее количество (1 или отсутствие положительных аллелей).

Анализ *t*-тест показал статистически высокосignificant различие ($P \leq 0.001$ и $P \leq 0.0001$) между группами А/С в двух регионах Казахстана по всем трем признакам (таблица 31) и значимость средней степени ($P \leq 0.05$ и $P \leq 0.01$) между остальными сочетаниями групп (А/В и В/С) в одном или двух регионах Казахстана.

Таблица 31 – *P*-уровень статистически значимых различий между сочетаниями групп, имеющих различное количество позитивных аллелей

Признак	Масса зерен на растение (г)		Масса 1000 зерен (г)		Урожайность (ц/га)	
	SEK	NK	SEK	NK	SEK	NK
А/В	0.08	0.1	0.1	0.08	0.07	0.08
А/С	0.0002	0.00002	0.000007	0.000002	0.0008	0.0000004
В/С	0.1	0.1	0.002	0.003	0.4	0.03

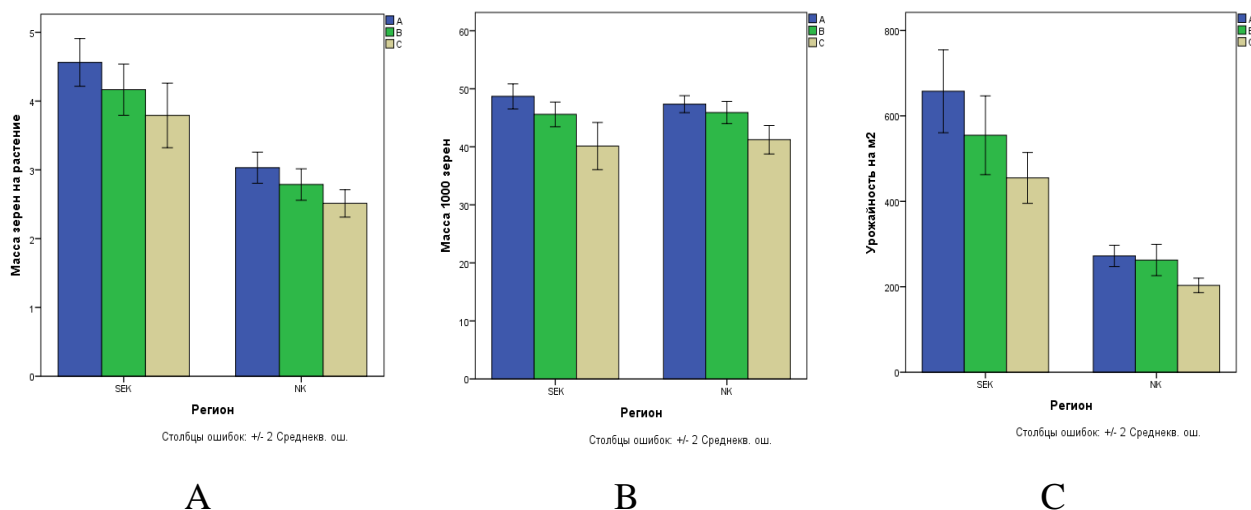
Примечание – SEK – юго-восток, NK – север.

На основе анализа компонентов урожайности, выявлено, что группа А с наибольшим количеством положительных аллелей показала бóльшую выраженность признака в сравнении с группами В и С; а группа В характеризовалась бóльшими значениями продуктивности, в сравнении с группой С (таблица 32, рисунок 30).

Таблица 32 – Средние значения урожайности в двух регионах Казахстана в соответствии с содержанием позитивных аллелей в генотипах образцов

Признак	Масса зерен на растение (г)		Масса 1000 зерен (г)		Урожайность (ц/га)	
	SEK	NK	SEK	NK	SEK	NK
А	4,7	2,9	47,9	47,9	65,8	27,0
В	4,1	2,7	46,2	45,9	54,1	24,9
С	3,7	2,5	41,4	42,8	51,0	22,2

Примечание – SEK – юго-восток, NK – север.



SEK – Алматинская область, NK – Северо-Казахстанская область; синий цвет – группа А (3-4 аллеля); зеленый цвет – группа В (2 аллеля); коричневый цвет – группа С (1 или отсутствие положительных аллелей)

Рисунок 30 – Графики средних значений признаков в соответствии с содержанием позитивных аллелей в генотипах образцов: А) массы зерен на растение; В) массы 1000 зерен С) урожайности

Пирамидирование желательных аллелей показало (таблица 33), что группа А имеет бóльшую массу зерна на растение, массу 1000 зерен и урожайность в сравнении с группой С.

Таблица 33 – Разница по признакам урожайности в двух регионах Казахстана в соответствии с содержанием позитивных аллелей в генотипах образцов

Признак	Масса зерен на растение (г)		Масса 1000 зерен (г)		Урожайность (ц/га)	
	SEK	NK	SEK	NK	SEK	NK
А/В	0,4	0,3	1,7	2,0	11,7	2,1
А/С	0,8	0,5	6,5	5,0	14,8	4,8
В/С	0,4	0,2	4,8	3,0	3,1	2,7

Примечание – SEK – юго-восток Казахстана, NK – север Казахстана.

Средняя цена твердой пшеницы за 1 тонну составляет 127934 тенге (цена на 2020 год) [248], соответственно, между группами генотипов, имеющими наибольшее и наименьшее количество позитивных аллелей (А/С), например, в Северном Казахстане (таблица 33), разница составляет 61408 тенге. Их этого следует, что использование KASP-маркеров с положительным эффектом в MAS-селекции, позволяет повысить темпы селекционного прогресса, определить перспективные генотипы, и получить экономическую выгоду. Используя маркерные профили популяции растений, сопоставляя их с измеренными полевыми данными, применяя статистические и математические модели, возможно прогнозировать селекционную ценность определенных сортов и линий.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Настоящая диссертация посвящена идентификации локусов количественных признаков компонентов урожайности твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.), выявленных в условиях Алматинской и Северо-Казахстанской области Казахстана.

На основании проведенного исследования сделаны следующие выводы:

1. Мировая коллекция твердой пшеницы, состоящая из 300 образцов, впервые была изучена в полевых условиях северного и юго-восточного Казахстана в 2018-2020 гг. Средние показатели по трем годам полевых испытаний по признаку «урожайность на квадратный метр» (г/м^2) в северном Казахстане позволили идентифицировать 52 образца мировой коллекции, которые превосходили показатели урожайности отечественного стандартного сорта «Дамсинская янтарная», что свидетельствует о высокой ценности зарубежных образцов твердой пшеницы для селекционных исследований в Казахстане.

2. В соответствии с фенотипическим анализом и анализом «генотип-среда» (GGE), наиболее перспективными образцами в Алматинской области (выше или на уровне сорта-стандарта) являлись сорта Aghrass-1, Ainzen-1, Appio, Berillo, Bronte, Cosmodur, Fiore, Granizo, Lesina, Pedroso, Quadrato, Strongfield, Trinakria, Алтайка, Алтайский янтарь, Харьковская 46. В качестве наиболее перспективных (выше или на уровне сорта-стандарта) для Северо-Казахстанской области выделены: AC Navigator, Barcarol, Cappelli, Lloyd, Taganrog, Tiziana, Waskana, Г2409, Г2607, Г2611, Г2638, Кустанайская 1, Оренбургская 10, Саратовская 31.

3. Выявлена положительная корреляция между высотой растения и длиной верхнего междоузлия ($r = 0,9^{***}$ (КазНИИЗиР); $r = 0,8^{***}$ (Северо-Казахстанская СХОС)); количеством продуктивных колосьев и массой зерен на растение ($r = 0,7^{***}$ (КазНИИЗиР); $r = 0,6^{***}$ (Северо-Казахстанская СХОС)); числом зерен на колос и массой зерен на растение ($r = 0,5^{***}$ по данным двух областей).

4. Дисперсионный анализ (ANOVA) на основе полевых данных трех годов позволил установить, что вклад фактора «окружающая среда» в суммарную дисперсию признаков «время колошения», «время цветения», «число зерен главного колоса» и «урожайность», статистически значимо превышал вклад фактора «генотип», что свидетельствует о важности учета влияния окружающей среды на вариацию данных признаков.

5. Коллекция, состоящая из 29 сортов яровой твердой пшеницы Казахстана, России и Украины (в том числе, включенные в госреестр РК) и 15 образцов КСИ селекции Карабалыкской СХОС охарактеризована с использованием 9 полиморфных SSR-маркеров. Созданы генетические паспорта сортов и перспективных линий твердой пшеницы по 9 SSR-маркерам, который может быть использован как для отбора пар для скрещивания, в маркерной селекции, так и для защиты прав селекционеров.

6. На основании филогенетического анализа коллекции сортов твердой пшеницы с использованием 16425 полиморфных SNP-маркеров, сорта пшеницы

Казахстана (Гордеиформе 254, Костанайская 12, Костанайская 52, Черноколосая 20) сформировали одну группу с сортами России (Алмаз, Омский рубин, Саратовская 31), Украины (Харьковская 46) и США (Langdon).

7. При изучении коллекции твердой пшеницы с использованием GWAS, идентифицировано 59 стабильных QTL для 5 признаков (время колошения, высота растения, длина колоса, количество продуктивных колосьев, масса 1000 зерен).

8. Сравнение 59 идентифицированных QTL с ранее опубликованными работами по GWAS твердой пшеницы позволило выявить 32 предположительно новых (ранее не известных) QTL.

9. Двадцать SNP-маркеров твердой пшеницы, выделившиеся на основе использования GWAS, конвертированы в KASP-маркеры. Данный набор KASP-маркеров, связанный с различными хозяйственно-ценными признаками, может быть рекомендован для использования в селекционных программах.

10. Проведена валидация 20 KASP-маркеров на 44 образцах твердой пшеницы. Статистическую значимость с изучаемыми признаками показали 5 KASP-маркеров: *ipbb_td_106* (количество продуктивных колосьев), *ipbb_td_107* (количество продуктивных колосьев), *ipbb_td_116* (длина колоса), *ipbb_td_117* (длина колоса), *ipbb_td_119* (масса 1000 зерен).

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

- 1 Продовольственная и сельскохозяйственная организация Объединённых Наций (ФАО). <http://faostat.fao.org>. 02.03.2019.
- 2 КазахЗерно. Новости и аналитика зерновых культур. www.kazakh-zerno.kz 04.03.2019.
- 3 Semagn K., Babu R., Hearne S., Olsen M. Single nucleotide polymorphism genotyping using Kompetitive Allele Specific PCR (KASP): overview of the technology and its application in crop improvement // *Molecular Breeding*. – 2014. – Vol. 33, № 1. – P. 1-14.
- 4 Delaporta S.L., Wood J., Hicks J.B. A plant DNA miniprep. Version II // *Plant Molecular Biology Reports*. – 1983. – Vol. 4, № 4. – P. 19-21.
- 5 Chakraborty R., Weiss K. M. Admixture as a tool for finding linked genes and detecting that difference from allelic association between loci // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 1988. – Vol. 85, № 23. – P. 9119-9123.
- 6 Kruglyak L. Prospects for whole-genome linkage disequilibrium mapping of common disease genes // *Nature genetics*. – 1999. – Vol. 22, № 2. – P. 139-144.
- 7 Bradbury P.J., Zhang Z., Kroon D.E., Casstevens T.M., Ramdoss Y., Buckler E.S. TASSEL: Software for association mapping of complex traits in diverse samples // *Bioinformatics*. – 2007. – Vol. 23, № 19. – P. 2633-2635.
- 8 Lipka A.E., Tian F., Wang Q., Peiffer J., Li M., Bradbury P.J., Gore M., Buckler E., Zhang Z. GAPIT: genome association and prediction integrated tools // *Bioinformatics*. – 2012. – Vol. 28, № 18. – P. 2397-2399.
- 9 Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data // *Genetics*. – 2000. – Vol. 155, № 2. – P. 945-959.
- 10 Alemu H. Review paper on breeding durum wheat (*Triticum turgidum* L. var. *durum*) for quality traits // *International Journal of Advanced Research and Publications*. – 2017. – Vol. 1, № 5. – P. 448-455.
- 11 Жилкайдаров А.Н. Совершенствование технологии макаронных изделий из перспективных отечественных сортов пшеницы *Triticum durum* и *Triticum aestivum*: дис. ... док. философ. наук: 6D072800 / Алматинский технологический университет. – Алматы, 2017. – 145 с.
- 12 Роскачество. Портал умного покупателя. «Когда производитель макарон вешает вам лапшу на уши?» <https://rskrf.ru/tips/pravila-pokupki/kak-ponyat-cto-proizvoditel-makaron-veshaet-vam-lapshu-na-uschi/> 11.07.2016.
- 13 Ядров С.В. «Мой здоровый рацион» https://health-diet.ru/base_of_food/sostav/19975.php 07.07.2019.
- 14 Медведев Г.М. Технология и оборудование макаронного производства. – М.: Легкая и пищевая промышленность, 1984. – 280 с.
- 15 Шашкина М.Я., Шашкин П.Н., Сергеев А.В. Каротиноиды как основа для создания лечебно-профилактических средств // *Российский биотерапевтический журнал*. – 2009. – Т. 8, № 4. – С. 91-98.
- 16 Мальчиков П.Н., Мясникова М.Г. Содержание желтых пигментов в зерне твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.): биосинтез, генетический контроль, маркерная селекция // *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. – 2020.

– Т. 24, № 5. – С. 501-515.

17 Zaïm M., El Hassouni K., Gamba F., Filali-Maltouf A., Belkadi B., Sourour A., Amri A., Nachit M., Taghouti M., Bassi F. Wide crosses of durum wheat (*Triticum durum* Desf.) reveal good disease resistance, yield stability, and industrial quality across Mediterranean sites // *Field Crops Research*. – 2017. – Vol. 214. – P. 219-227.

18 Kabbaj H., Sall A., Al-Abdallat A., Geleta M., Amri A., Filali-Maltouf A., Belkadi B., Ortiz R., Bassi F. Genetic diversity within a global panel of durum wheat (*Triticum durum*) landraces and modern germplasm reveals the history of alleles exchange // *Frontiers in plant science*. – 2017. – Vol. 8. – P. 1277.

19 Гончаров С.В., Курашов М.Ю. Перспективы развития российского рынка твердой пшеницы // *Вестник Воронежского государственного аграрного университета*. – 2018. – Т. 2, № 57. – С. 66-75.

20 Шевченко С.Н., Мальчиков П.Н., Мясникова М.Г., Натоли В., де Вита П., Джулияни М. Генетические методы улучшения качества пшеницы твердых сортов, адаптированных к климатическим условиям России с особым акцентом на коммерческие характеристики зерна // *Известия Самарского научного центра Российской академии наук*. – 2018. – Т. 20, № 2. – С. 220-230.

21 Sopiwnyk E. Durum production and consumption, a global perspective. *Sustainable Production of Durum Wheat in Canada*. – Bannockburn, IL: Barilla America Inc, 2018. – P. 5-9.

22 Kadkol G.P., Sissons M. *Durum wheat: overview*. – 2nd ed. – Oxford (UK): Academic Press, 2016. – P. 117-124.

23 Сулейменов Р.М. Syngenta. «Яровая твердая пшеница в Казахстане?» *agrobilim.kz* 15.10.2018.

24 *Зерновые & Масличные. Казахстан. Нацстат: Производство дурума в Казахстане откатилось к 2016 году* <https://margin.kz/> 03.03.2021.

25 The Observatory of Economic Complexity (OEC). "Durum wheat" <https://oec.world/en/profile/hs92/durum-wheat> 04.03.2019.

26 АгроИнфо. Информационное агентство. «Твёрдая пшеница: югу, востоку и западу» <https://agroinfo.kz/> 04.02.2015.

27 Амиров А.М. Формирование урожая яровой твердой пшеницы в зависимости от применения биологических препаратов и фона минерального питания в условиях лесостепи Республики Татарстан: дис. ... канд. с.-х. наук: 06.01.09 / Казан. гос. аграр. ун-т. – Казань, 2009. – 193 с.: ил. РГБ ОД, 61 09-6/354.

28 Киселева А.Ю. Оценка инвестиционной привлекательности открытия предприятия по производству макаронных изделий в Казахстане // *Проблемы агрорынка*. – 2018. – Т. 4, № 2. – С. 76-85.

29 GBIF | Global Biodiversity Information Facility. Free and open access to biodiversity data. "*Triticum durum* Desf." <https://www.gbif.org/species> 10.11.2018.

30 Desfontaines R.L. *Flora atlantica: Sive historia plantarum quae in Atlante, agro tunetano et algeriensi crescent*. – Parisiis: L.G. Desgranges, 1798. – 114 p.

31 Федорова В.М., Яркова Н.Н., Елисеев С.Л. *Растениеводство: учебное пособие. Ч.1. Зерновые и зерновые бобовые культуры* / под ред. С.Л. Елисева. – Пермь: ИПЦ «Прокрость», 2014. – 112 с.

32 Смирнова Е.Ю. *Целебные злаки. Доступный чудо-доктор организма*. –

М: РИПОЛ классик, 2014. – 192 с.

33 Добровольская О.Б., Дресвянникова А.Е., Володина Е.А., Красников А.А., Орлов Ю.Л., Ватанабэ Н., Мартинек П. Генетическая регуляция архитектуры соцветия пшеницы // Тезисы докладов VII съезда ВОГиС. – Санкт-Петербург: ООО "Издательство ВВМ", 2019. – 909 с.

34 Ficco D.V.M., Mastrangelo A.M., Trono D., Borrelli G.M., De Vita P., Fares C., Beleggia R., Platani C., Papa R. The colours of durum wheat: a review // Crop and Pasture Science. – 2014. – Vol. 65, № 1. – P. 1-15.

35 Ляпунова О.А. Внутривидовая классификация пшеницы твердой: новые ботанические разновидности и формы // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2017. – Т. 21, № 2. – С. 152-157.

36 Ляпунова О.А. Внутривидовое разнообразие твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.): унифицированная классификация // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2021. – Т. 25, № 3. – С. 260-268.

37 Haudry A., Cenci A., Ravel C., Bataillon T., Brunel D., Poncet C., Hochu I., Poirier S., Santoni S., Glémin S., David J. Grinding up wheat: a massive loss of nucleotide diversity since domestication // Molecular biology and evolution. – 2007. – Vol. 24, № 7. – P. 1506-1517.

38 Rahman S., Islam S., Yu Z., She M., Nevo E., Ma W. Current progress in understanding and recovering the wheat genes lost in evolution and domestication // International Journal of Molecular Sciences. – 2020. – Vol. 21, № 16. – P. 5836.

39 Mastrangelo A.M., Cattivelli L. What Makes Bread and Durum Wheat Different? // Trends in Plant Science. – 2021. – Vol. 26, № 7. – P. 677-684.

40 Li A., Liu D., Yang W., Kishii M., Mao L. Synthetic hexaploid wheat: yesterday, today, and tomorrow // Engineering 4. – 2018. – Vol. 4, № 4. – P.552-558.

41 Yang C., Yang Z., Zhao L., Sun F., Liu B. A newly formed hexaploid wheat exhibits immediate higher tolerance to nitrogen-deficiency than its parental lines // BMC Plant Biol. – 2018. – Vol. 18, № 113. – P. 1-12.

42 Симонов А.В., Чистякова А.К., Морозова Е.В., Щукина Л.В., Бёрнер А., Пшеничникова Т.А. Создание нового для мягкой пшеницы генотипа-носителя двух локусов мягкозерности эндосперма // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2017. – Т. 21, № 3. – С. 341-346.

43 Peng Z.S., Li X., Yang Z.J., Liao M.L. A new reduced height gene found in the tetraploid semi-dwarf wheat landrace Aiganfanmai // Genet Mol Res. – 2011. – Vol. 10, № 4. – P. 2349-2357.

44 Zeven A.C. Landraces: a review of definitions and classifications // Euphytica. – 1998. – Vol. 104, № 2. – P. 127-139.

45 Bálint A.F., Kovács G., Sutka J. Origin and taxonomy of wheat in the light of recent research // Acta Agronomica Hungarica. – 2000. – Vol. 48, № 3. – P. 301-313.

46 Feldman M., Sears E. The wild gene resources of wheat // Scientific American. – 1981. – Vol. 244, № 1. – P.102-113.

47 Mujeeb-Kazi A., Munns R., Rasheed A., Ogbonnaya F., Ali N., Hollington P., Dundas I., Saeed N., Wang R., Rengasamy P., Saddiq M., Leon J., Ashraf M., Rajaram S. Breeding strategies for structuring salinity tolerance in wheat. – Academic

Press, 2019. – Vol. 155. – P. 121-187.

48 De Vita P., Taranto F. *Advances in Plant Breeding Strategies*. – Springer, Cham, 2019. – P. 471-524.

49 Гончаров Н.П., Гончаров П.Л. Методические основы селекции растений / отв. ред. В.К. Шумный. – Изд. 2-е, перер. и доп. – Новосибирск: Академическое издательство «Гео», 2009. – 427 с.

50 Мурашев В.В., Морозова З.А. Пшеница и ее дикие сородичи: 1. Сопоставление морфогенеза видов *T. boeoticum* (L.) Vois. (геном A^b) и *Ae. speltoides* Tausch. (геном B) // Альманах современной науки и образования. – 2015. – Т. 4, № 94. – С. 108-113.

51 Гончаров Н.П., Глушков С.А., Шумный В.К. Доместикация злаков Старого Света: поиск новых подходов для решения старой проблемы // Журнал общей биологии. – 2007. – Т. 68, № 2. – С. 126-148.

52 Цыганков И.Г., Казкеев Е.Т., Изимова Р.И., Цыганков А.В., Киштикенова А.Ж., Кадралина Г.С. Пшеница двузернянка (*Triticum dicossum* L.) в сухостепной зоне Казахстана // Известия национальной академии наук Республики Казахстан. – 2015. – Т. 3, № 27. – С. 44-48.

53 AGRO-portal.su. Промышленный портал Оренбургской области. «Виды пшеницы» <http://agro-portal.su/pshenica/2023-vidy-pshenicy.html> 25.02.2014.

54 Sissons M. *Durum wheat chemistry and technology*. – Academic Press, 2016. – 22 p.

55 Bennett M.D, Cox A.V, Leitch I.J. Angiosperm DNA C-values database: <http://www.rbgekew.org.uk/cval/database1.html>. 03.04.2019.

56 Brandolini A., Vaccino P., Boggini G., Özkan H., Kilian B., Salamini F. Quantification of genetic relationships among A genomes of wheats // *Genome*. – 2006. – Vol. 49, № 4. – P. 297-305.

57 Blanco A., De Giovanni C., Bellomo M.P., Cenci A., D'Ovidio R., Iacono E., Laddomada B., Pagnotta M.A., Porcedu E., Sciancalepore A., Simeone R., Tanzarella O.A. A genetic linkage map of durum wheat // *Theor. Appl. Genet.* – 1998. – Vol. 97. – P. 721–728.

58 Marone D., Laido G., Gadaleta A., Colasuonno P., Ficco D.B.M., Giancaspro A., Giove S., Panio G., Russo M.A., De Vita P., Cattivelli L., Papa R., Blanco A., Mastrangelo A.M. A high-density consensus map of A and B wheat genomes // *Theor. Appl. Genet.* – 2012. – Vol. 125, № 8. – P. 1619-1638.

59 Maccaferri M., Cane MA., Sanguineti MC., Salvi S., Colalongo MC., Massi A., Clarke F., Knox R., Pozniak C., Clarke J., Fahima T., Dubcovsky J., Xu S., Ammar K., Karsai I., Vida G., Tuberosa R. A consensus framework map of durum wheat (*Triticum durum* Desf.) suitable for linkage disequilibrium analysis and genome-wide association mapping // *BMC Genomics*. – 2014. – Vol. 15. – P. 1-21.

60 Maccaferri M., Ricci A., Salvi S., Milner S.G., Noli E., Martelli P.L., Casadio R., Akhunov E., Scalabrin S., Vendramin V., Ammar K., Blanco A., Desiderio F., Distelfeld A., Dubcovsky J., Fahima T., Faris J., Korol A., Massi A., Mastrangelo A.M., Morgante M., Pozniak C., N'Diaye A., Xu S., Tuberosa R. A high-density, SNP-based consensus map of tetraploid wheat as a bridge to integrate durum and bread wheat genomics and breeding // *Plant Biotechnol J.* – 2015. – Vol. 13, № 5. – P. 648-663.

61 Maccaferri M., Harris N.S., Cattivelli L. Durum wheat genome highlights past domestication signatures and future improvement targets // Nature genetics. – 2019. – Vol. 51, № 5. – P. 885-895.

62 Araus J. L., Slafer G., Royo S., Serret D. Breeding for yield potential and stress adaptation in cereals // Critical Reviews in Plant Science. – 2008. – Vol. 27, № 6. – P. 377-412.

63 Beres B.L., Rahmani E., Clarke J.M., Grassini P, Pozniak C.J., Geddes C.M., Porker K.D., May W.E., Ransom J.K. A systematic review of durum wheat: Enhancing production systems by exploring genotype, environment, and management (G× E× M) synergies // Frontiers in Plant Science. – 2020. – Vol. 11, № 568657. – P. 1-18.

64 Рсалиев А.С., Гультяева Е.И., Мальчиков П.Н., Шайдаюк Е.Л., Коваленко Н.М., Яковлева Д.Р., Байгутов М.Ж. Устойчивость перспективных образцов яровой твердой пшеницы к листостебельным болезням // Вестник защиты растений. – 2020. – Т. 103, № 2. – С. 105-112.

65 Куришбаев А.К, Айтуганов К.К., Нукешев С.О и др. Рекомендации по проведению весенне-полевых работ в Северо-Казахстанской области в 2020 году. – Нур-Султан: КазАТУ им. С. Сейфуллина, 2020. – 65 с.

66 Сыздыкова Г.Т., Малицкая Н.В. Современные технологии возделывания сельскохозяйственных культур в Северном Казахстане: учебное пособие. – Петропавловск: СКГУ им. М. Козыбаева, 2019. – 160 с.

67 Стрижова Ф.М., Царева Л.Е., Шевчук Н.И., Путилин Э.В., Ожогина Л.В. Биологические особенности и технология возделывания основных полевых культур в Алтайском крае: учебное пособие. – Барнаул: Изд-во АГАУ, 2006. – 46 с.

68 Soriano J.M., Colasuonno P., Marcotuli I. Gadaleta A. Meta-QTL analysis and identification of candidate genes for quality, abiotic and biotic stress in durum wheat // Scientific reports. – 2021. – Vol. 11, № 1. – P. 1-15.

69 Растениеводство. «Яровая пшеница» <https://universityagro.ru> 02.11.2018.

70 Шайдаюк Е.Л. Структура популяций *Puccinia triticina* на твердой пшенице в России: дис. ... к.б.н.: 03.02.12. – Санкт-Петербург: Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, 2020. – 114 с.

71 Durum. Durum, an international trading company focused on durum wheat 2021 <https://www.durumsas.com/en/home-en> 05.03.2021.

72 Cosimo Lacirignola. Durum wheat in the Mediterranean // Proceedings of the International Symposium on Genetics and breeding of durum wheat. – Rome, 2014. – P. 21-22.

73 Porceddu E., Blanco A. Evolution of durum wheat breeding in Italy // Proceedings of the International Symposium on Genetics and breeding of durum wheat. – Rome, 2014. – P. 157-173.

74 Ляпунова О.А. Селекция твердой пшеницы в Италии // Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2019. - Т. 5, № 1. – С. 19-34.

75 Xynias I.N., Mylonas I., Korpetis E.G., Ninou E., Tsaballa A., Avdikos I.D., Mavromatis A.G. Durum wheat breeding in the Mediterranean region: Current status and future prospects // Agronomy. – 2020. – Vol. 10, № 432. – P. 1-27.

76 Royo C., Briceño-Félix G.A. Wheat breeding in Spain / Eds Bonjean A.P., Angus W.J., Ginkel M.V. – 2nd edn. – Paris: Lavoisier Publishing Inc., 2011. – Vol. 2. – P. 121-154.

77 Григорьева Е.Е. Участие государства в регулировании рынка зерна в Канаде // США и Канада: экономика, политика, культура. – 2018. – № 9. – С. 98-115.

78 KGU. Kazakh Grain Union. «Турция в 2019/20 МГ импортирует рекордный за последние 4 сезона объем дурума» <https://grainunion.kz/ru/article/493> 07.08.2019.

79 Ozberk I., Atli A., Çetin L., Aydemir T., Keklikçi Z., Önal M., Braun H. Durum wheat in Turkey: Yesterday, today, and tomorrow / Royo C., Nachit M.N., Difonzo N., Araus J.L., Pfeiffer W.H., Slafer G.A. (eds). – USA: The Howard Press Inc., 2005. – 1049 p.

80 Министерство сельского хозяйства Российской Федерации. «Макаронные изделия» <https://mcx.gov.ru/> 05.04.2021.

81 Kezih R., Bekhouche F., Merazka A. Some traditional Algerian products from durum wheat // African Journal of Food Science. – 2014. – Vol. 8, № 1. – P. 30-34.

82 WORLD-GRAIN.com. "Algeria seeks reduced dependence on wheat imports" <https://www.world-grain.com> 01.02.2021.

83 Chebil A., Frija A., Amri S. Impact assessment of technology change on durum wheat productivity: a cross sectional analysis in central semi-arid Tunisia // Journal of Agricultural Science and Technology. – 2014. – Vol. 4, № 1B. – P. 49-57.

84 Иличкина Н.П., Самофалова Н.Е., Макарова Т.С., Дубинина О.А. Новый сорт озимой твердой пшеницы Юбилярка // Таврический вестник аграрной науки. – 2020. – Т. 4, № 24. – С. 62-71.

85 Быков Г.Е. Производства и проблемы повышения качества зерна пшеницы в странах постсоветского пространства // Научно-практический журнал. – 2018. – Т. 7, № 40. – С. 44-50.

86 Вестник АПК. «Как восстановить потенциал страны по производству и воспроизводству твердой пшеницы» <https://zen.yandex.ru/> 26.05.2021.

87 McCallum M., Porker K., Peice C. What drives the yield gap between durum and bread wheat? // Proceedings of the 19th Australian Agronomy Conference. – Wagga Wagga, 2019. – P. 1-4.

88 Abugaliyeva A., Morgounov A.I. The history of wheat breeding in Southern Kazakhstan. – LAVOISIER S.A.S, 2016. – Vol. 3. – P. 311-330.

89 Grain Union of Kazakhstan. "Durum Wheat market in Kazakhstan: actual status and future perspectives" <https://www.durumdays.com/> 05.05.2017.

90 Токтамысов А.М., Баимбетова Г.З., Елеуова Э.Ш, Ыбырайкожа Н. Увеличение производства пшеницы укрепляет зерновой баланс Приаралья // Материалы конференции «Жаратылыстану және жаратылыстану-ғылыми білім берудің өзекті мәселелері». – Кызылорда, 2018. – С. 99-100.

91 АПК Информ. «В Казахстане ожидается небольшое увеличение урожая пшеницы дурум» <https://www.apk.inform.com/ru/> 21.07.2020.

92 KAZINFORM. «Точное земледелие позволит казахстанским сортам

пшеницы конкурировать на мировом рынке» <https://www.inform.kz/ru/> 22.01.2019.

93 Отдел селекции зерновых и зернофуражных культур <https://kazniizr.kz/> 04.09.2019.

94 Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию в Республике Казахстан: утв. 30 июля 2009 года, № 434 (с изменениями и дополнениями утв. 3 апреля 2020 года) <https://adilet.zan.kz/> 06.01.2018.

95 Юсов В.С., Евдокимов М.Г. Итоги изучения генофонда яровой твердой пшеницы на устойчивость к полеганию // Достижения науки и техники АПК. – 2013. – № 12. – С. 21-23.

96 Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Омский аграрный научный центр» <http://anc55.ru/ru> 06.05.2019.

97 Tajibayev D., Yusov V.S., Chudinov V.A., Mal'chikov P.N., Rozova M.A., Shamanin V.P., Shepelev S.S., Sharma R., Tsygankov V.I., Morgounov A.I. Genotype by environment interactions for spring durum wheat in Kazakhstan and Russia // Ecological Genetics and Genomics. – 2021. – Vol. 21, № 100099. – P. 1-10.

98 Мухитов Л.А. Оренбургский научно-исследовательский институт сельского хозяйства: история и развитие // Животноводство и кормопроизводство. – 2020. – Т. 103, № 2. – С. 165-168.

99 Казахстанская правда. «Золотое зерно» <https://kazpravda.kz/articles/view/zolotoe-zerno> 19.05.2020.

100 Kazakhstan today. «Ученые старейшего научно-исследовательского учреждения Костанайской области вывели 150 сортов сельхозкультур» <https://www.kt.kz/> 05.08.2019.

101 КазНИИЗиР. «Селекционные достижения Казахского НИИ земледелия и растениеводства по зерновым культурам в годы независимости Казахстана» <https://kazniizr.kz/> 10.09.21.

102 Фахруденова И.Б., Лоскутова Г.А. Влияние погодных условий на полевую всхожесть и выживаемость растений твердой яровой пшеницы в разных почвенно-климатических условиях Северного Казахстана // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. – 2011. – Т. 86, № 12. – С. 39-41.

103 Сыздыкова Г. Т. и др. Адаптация сортов яровой твердой пшеницы в степной зоне Акмолинской области // Аграрный вестник Урала. – 2020. – Т. 1, № 192. – С. 20-21.

104 Снигирева М.Т. Сравнительная оценка сортов яровой твердой пшеницы в условиях Костанайской области // Инновационные подходы в современной науке. – 2019. – С. 115-119.

105 Соломко Н.А., Гаркуша А.А., Олешко В.П. Сравнительная характеристика сортов зерновых культур в условиях Северного Казахстана // Достижения науки и техники АПК. – 2010. – №. 6. – С. 23-24.

106 Цыганков В.И. Оценка жаростойкости и засухоустойчивости яровой пшеницы на фоне селекционного процесса в знойно-засушливых условиях Западного Казахстана // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2011. – Т. 3, № 31-1. – С. 18-22.

107 Аленов Ж.Н., Билялова А.И., Малицкая Н.В., Шаканова Ш.Ш. Востребованность казахстанского зерна яровой твердой пшеницы на макаронные изделия // Сурский вестник. – 2019. – Т. 4, № 8. – С. 6-8.

108 Искакова Г.К., Изтаев Б.А., Куанышбекова К. Исследование физических и биохимических свойств новых сортов мягкой и твердой пшеницы Казахстана // Вестник Алматинского технологического университета. – 2012. – Т. 4, № 94. – С. 53-58.

109 Искакова Г.К., Изтаев Б.А., Куанышбекова К. Исследование макаронных свойств муки из твердой и мягкой пшеницы // Вестник Алматинского технологического университета. – 2012. – Т. 4, № 94. – С. 58-62.

110 Жилкайдаров. А.Н., Искакова Г.К., Усибалиев А., Жиенбаева С., Дайрашева С. Исследование качества макаронных изделий из новых и перспективных сортов твердой пшеницы // Материалы международной научной конференции «Food Science, Engineering and Technologies». – Пловдив, 2013. – С. 67-69.

111 Ахметова А.К., Каратаева Р.К., Сулейменов Р.М., Зеленский Ю.И., Моргунов А.И., Жапаев Р.К., Карабаев М.К. Испытание сортов и линий твердой пшеницы на устойчивость к листовой ржавчине в условиях Северного Казахстана (Акмолинская область) // Современная микология в России. – 2015. – Т. 5, № 4. – С. 7-8.

112 Койшыбаев М. Особенности развития ржавчины и септориоза на яровой пшенице в Северном Казахстане // Защита и карантин растений. – 2017. – № 11. – С. 21-24.

113 Бабкенова С.А. Генетические ресурсы устойчивости сортообразцов яровой пшеницы к септориозу // Новости науки Казахстана. – 2017. – Т. 2, № 32. – С. 123-130.

114 Рсалиев А.С. Патотипы стеблевой ржавчины пшеницы в Казахстане // Защита и карантин растений. Краткие сообщения. – 2011. – № 10. – 41 с.

115 Цыганков В. И. Селекция яровой пшеницы на устойчивость к видам головни и ржавчины в условиях Западного Казахстана // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2012. – Т. 2, № 34-1. – С.15-19.

116 Койшыбаев М., Куланбай К. Устойчивость яровой пшеницы к корневой гнили // Защита и карантин растений. – 2010. – № 7. – С. 14-17.

117 Рсалиев А.С., Шайдаюк Е.Л., Кохметова А.М., Гультяева Е.И. Молекулярно-генетический полиморфизм возбудителя листовой ржавчины на твердой пшенице в Казахстане // Proceedings of 11th international barley genetics symposium. – Китай, 2013. – С. 253-257.

118 Хлесткина Е.К. Молекулярные маркеры в генетических исследованиях и в селекции // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2015. – Т.17, № 4/2. – С. 1044-1054.

119 Гулаева Н.В., Чесноков Ю.В., Шевченко С.Н., Зуева А.А., Менибаев А.И. Практическое применение молекулярных маркеров в селекции пшеницы (обзорная) // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2018. – Т. 20, № 2(4). – С. 726-731.

120 Shavrukov Y.N. CAPS markers in plant biology // Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii – Vavilov Journal of Genetics and Breeding. – 2015. – Vol. 19, № 2. – P. 205-213.

121 Tautz D., Renz M. Simple sequences are ubiquitous repetitive components of eukaryotic genomes // Nucleic acids research. – 1984. – Vol. 12, № 10. – P. 4127-4138.

122 Olson M., Hood L., Cantor C., Botstein D. A common language for physical mapping of the human genome // Science. – 1989. – Vol. 245, № 4925. – P. 1434-1435.

123 Хлесткина Е.К. Молекулярные методы анализа структурно-функциональной организации генов и геномов высших растений // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2011. – Т. 15, № 4. – С. 757-767.

124 Wang D., Fan J., Siao C., Berno A., Young P., Sapolsky R., Ghandour G., Perkins N., Winchester E., Spencer J., Kruglyak L., Stein L., Hsie L., Topaloglou T., Hubbell E., Robinson E., Mittmann M., Morris M., Shen N., Kilburn D., Rioux J., Nusbaum C., Rozen S., Hudson T., Lipshutz R., Chee M., Lander E. Large-scale identification, mapping, and genotyping of single-nucleotide polymorphisms in the human genome // Science. – 1998. – Vol. 280, № 5366. – P. 1077-1082.

125 Омашева М.Е., Аубакирова К.П., Рябушкина Н.А. Молекулярные маркеры. Причины и последствия ошибок генотипирования // Биотехнология. Теория и практика. – 2013. – № 4. – С. 20-28.

126 Nefzaoui M., Mahabala U.S., Gharbi M.S., Bouhadida M., Iraqi D. Molecular diversity in Tunisian durum wheat accessions based on microsatellite markers analysis // Rom. Agric. Res. – 2014. – Vol. 31. – P. 33-39.

127 Marzario S., Logozzo G., David J.L., Zeuli P.S., Gioia T. Molecular genotyping (SSR) and agronomic phenotyping for utilization of durum wheat (*Triticum durum* Desf.) ex situ collection from Southern Italy: a combined approach including pedigreed varieties // Genes. – 2018. – Vol. 9, № 10. – P. 1-20.

128 Yildirim A., Sönmezoğlu Ö.A., Gökmen S., Kandemir N., Aydin N. Determination of genetic diversity among Turkish durum wheat landraces by microsatellites // African Journal of Biotechnology. – 2011. – Vol. 10, № 19. – P. 3915-3920.

129 Нигматуллина Н.В., Кулуев А.Р., Кулуев Б.Р. Молекулярные маркеры, применяемые для определения генетического разнообразия и видоидентификации дикорастущих растений // Биомика. – 2018. – Т. 10, № 3. – С. 290-318.

130 Сухарева А.С., Кулуев Б. Р. ДНК-маркеры для генетического анализа сортов культурных растений // Биомика. – 2018. – Т. 10, № 1. – С. 69-84.

131 Хурматов Х.Х., Сергеев Д.А., Кавракова З.Б., Файзиева С., Наимов С.Н., Насырова Ф.Ю. Молекулярные маркеры днк в генетико-популяционных исследованиях // Известия Академии наук Республики Таджикистан. – 2007. – № 1. – С. 32-38.

132 Tsykun T., Rellstab C., Dutech C., Sipos G., Prospero S. Comparative assessment of SSR and SNP markers for inferring the population genetic structure of the common fungus *Armillaria cepistipes* // Heredity. – 2017. – Vol. 119, № 5. – P. 371-380.

133 Guichoux E., Lagache L., Wagner S., Chaumeil P., Léger P., Lepais O., Lepoittevin C., Malausa T., Revardel E., Salin F., Petit R.J. Current trends in microsatellite genotyping // *Molecular ecology resources*. – 2011. – Vol. 11, № 4. – P. 591-611.

134 Брагина М.К., Афонников Д.А., Салина Е.А. Прогресс в секвенировании геномов растений – направления исследований // *Вавиловский журнал генетики и селекции*. – 2019. – Т.23, № 1. – С. 38-48.

135 Кузнецов В.М. Ассоциации групп крови с количественными признаками, MAS и геномная селекция. – Киров, 2009. – 16 с.

136 Elshire R., Glaubitz J., Sun Q., Poland J., Kawamoto K., Buckler E., Mitchell S. A robust, simple genotyping-by-sequencing (GBS) approach for high diversity species // *PloS one*. – 2011. – Vol. 6, № 5. e19379.

137 Rasheed A., Hao Y., Xia X., Khan A., Xu Y., Varshney R. He Z. Crop breeding chips and genotyping platforms: progress, challenges, and perspectives // *Molecular plant*. – 2017. – Vol. 10, № 8. – P. 1047-1064.

138 Davey J., Hohenlohe P., Etter P., Boone J., Catchen J., Blaxter M. Genome-wide genetic marker discovery and genotyping using next-generation sequencing // *Nature Reviews Genetics*. – 2011. – Vol. 12, № 7. – P. 499-510.

139 Chutimanitsakun Y., Nipper R., Cuesta-Marcos A., Cistué L., Corey A., Filichkina T., Johnson E., Hayes P. Construction and application for QTL analysis of a Restriction Site Associated DNA (RAD) linkage map in barley // *BMC genomics*. – 2011. – Vol. 12, № 1. – P. 1-13.

140 Andrews K., Adams J., Cassirer E., Plowright R., Gardner C., Dwire M., Hohenlohe P., Waits L. A bioinformatic pipeline for identifying informative SNP panels for parentage assignment from RAD seq data // *Molecular ecology resources*. – 2018. – Vol. 18, № 6. – P. 1263-1281.

141 Чесноков Ю.В., Кочерина Н.В., Косолапов В.М. Молекулярные маркеры в популяционной генетике и селекции культурных растений: монография. – Москва: ООО «Угрешская Типография», 2019. – 200 с.

142 Kumar J., Gupta D., Gupta S., Dubeya S., Gupta P., Kumar S. Quantitative trait loci from identification to exploitation for crop improvement // *Plant cell reports*. – 2017. – Vol. 36, № 8. – P. 1187-1213.

143 Collard B., Jahufer M., Brouwer J., Pang E. An introduction to markers, quantitative trait loci (QTL) mapping and marker-assisted selection for crop improvement: the basic concepts // *Euphytica*. – 2005. – Vol. 142, № 1(2). – P. 169-196.

144 Walsh B. Quantitative genetics in the age of genomics // *Theoretical population biology*. – 2001. – Vol. 59, № 3. – P. 175-184.

145 Remington D.L., Purugganan M.D. Candidate genes, quantitative trait loci, and functional trait evolution in plants // *International Journal of Plant Sciences*. – 2003. – Vol.164, № S3. – P. 7-20.

146 Paran I., Zamir D. Quantitative traits in plants: beyond the QTL // *TRENDS in Genetics*. – 2003. – Vol. 19, № 6. – P. 303-306.

147 Rodrigues P.C. An overview of statistical methods to detect and understand genotype-by-environment interaction and QTL-by-environment interaction //

Biometrical Letters. – 2018. – Vol. 55, № 2. – P. 123-138.

148 Драгавцев В.А., Литун П.П., Шкель Н.М., Нечипоренко Н.Н. Модель эколого-генетического контроля количественных признаков растений // Доклады Академии наук СССР. – 1984. – Т. 274, № 3. – С. 720-723.

149 Pearson K. The grammar of science. – М.: Ripol Classic Publishing House, 1957. – 7 p.

150 Fisher R.A. The genetics theory of natural selection. – 2nd ed. – NY: Dover Publications, 1958. – 5 p.

151 Бебякин В.М., Кулеватова Т.Е., Старичкова Н.И. Методические подходы, методы и критерии оценки адаптивности растений // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия Химия. Биология. Экология. – 2005. – Т. 5, № 2. – С. 69-71.

152 Чешкова А. Ф., Стёпочкин П.И, Алейников А.Ф., Гребенникова И.Г., Пономаренко В.И. Сравнение статистических методов оценки стабильности урожайности озимой пшеницы // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2020. – Т. 24, № 3. – С. 267-275.

153 Рыбась И. А. Повышение адаптивности в селекции зерновых культур // Сельскохозяйственная биология. – 2016. – Т. 51, № 5. – С. 617-626.

154 Драгавцев В.А., Драгавцева И.А., Ефимова И.Л., Кузнецова А.П., Моренец А.С. К экспериментальному подтверждению гипотезы об эколого-генетической природе феномена «взаимодействие генотип-среда» у древесных растений // Сельскохозяйственная биология. – 2018. – Т. 53, № 1. – С. 151-156.

155 Чесноков Ю. В., Артемьева А. М. Ассоциативное и QTL картирование у растений // Селекция и семеноводство овощных культур. – 2015. – № 46. – С. 593-600.

156 Kearsey M.J., Farquhar A.G. QTL analysis in plants; where are we now? // Heredity. – 1998. – Vol. 80. – P. 137-142.

157 Collard B., Mackill D. Marker-assisted selection: an approach for precision plant breeding in the twenty-first century // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. – 2008. – Vol. 363, № 1491. – P. 557-572.

158 Топчиева Л.В., Федоренко О.М. Методические подходы для изучения молекулярных механизмов адаптации популяций // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. – 2014. – № 5. – С. 30-43.

159 Розанова И.В., Хлесткина Е.К. NGS-секвенирование в селекционно-генетических исследованиях ячменя // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2020. – Vol. 24, № 4. – P. 348-355.

160 Liu B. H. Statistical genomics: linkage, mapping, and QTL analysis. – CRC press, 2017. – 648 p.

161 Jansen R.C., Stam P. High resolution of quantitative traits into multiple loci via interval mapping // Genetics. – 1994. – Vol. 136, № 4. – P. 1447-1455.

162 Zeng Z.B. Precision mapping of quantitative trait loci // Genetics. – 1994. – Vol. 136, № 4. – P. 1457-1468.

163 Колесникова М.А. Использование молекулярных маркеров для картирования генов устойчивости (QTL) к ложной мучнистой росе у жемчужного проса: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.15. – Москва: Ин-т общ.

генетики им. Н.И. Вавилова РАН, 2001. – 153 с.

164 Lander E.S., Botstein D. Mapping Mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps // *Genetics*. – 1989. – Vol. 121, № 1. – P. 185-199.

165 Haley C.S., Knott S.A. A simple regression method for mapping quantitative trait loci in line crosses using flanking markers // *Heredity*. – 1992. – Vol. 69, № 4. – P. 315-324.

166 Чегамирза К. Молекулярно-генетическое картирование локусов качественных и количественных признаков у гороха: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.15. – Москва: МГУ им. М.В. Ломоносова, 2004. – 144 с.

167 Lander E.S., Green P., Abrahamson J., Barlow A., Daly M.J., Lincoln S.E., Newberg L.A. MAPMAKER: an interactive computer package for constructing primary genetic linkage maps of experimental and natural populations // *Genomics*. – 1987. – Vol. 1, № 2. – P. 174-181.

168 Wang S., Basten C.J., Zeng Z.B. Windows QTL Cartographer 2.5. <http://statgen.ncsu.edu/qtlcart/WQTLCart.htm> 03.02.2018.

169 Manly K.F., Cudmore R.H. Jr., Meer J.M. Map manager QTX, cross-platform software for genetic mapping // *Mamm Genome*. – 2001. – Vol. 12, № 12. – P. 930-932.

170 Utz H.F., Melchinger A.E. PLABQTL: a program for composite interval mapping of QTL // *J Quant Trait Loci*. – 1996. – Vol. 2, № 1. – P. 1-5.

171 van Ooijen J.W., Maliepaard C. MapQTL version 3.0: software for the calculation of QTL positions on genetic maps <https://www.wur.nl/en/> 03.02.2018.

172 Кузнецов В.В., Романов Г.А., Кузнецов В.В. Молекулярно-генетические и биохимические методы в современной биологии растений. – М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2015. – 487 с.

173 Чесноков Ю.В., Артемьева А.М. Ассоциативное картирование у растений // *Сельскохозяйственная биология*. – 2011. – № 5. – С. 11-16.

174 Ozaki K., Ohnishi Y., Iida A., Sekine A., Yamada R., Tsunoda T., Sato H., Sato H., Hori M., Nakamura Y., Tanaka T. Functional SNPs in the lymphotoxin-alpha gene that are associated with susceptibility to myocardial infarction // *Nat. Genet*. – 2002. – Vol. 32. – P. 650-654.

175 Wang S., Wong D., Forrest K., Allen A., Chao S., Huang B.E., Maccaferri M., Salvi S., Milner S., Cattivelli L., Mastrangelo A., Whan A., Stephen S., Barker G., Wieseke R., Plieske J., Lillemo M., Mather D., Appels R., Dolferus R., Brown-Guedira G., Korol A., Akhunova A.R., Feuillet C., Salse J., Morgante M., Pozniak C., Luo M.-C., Dvorak J., Morell M., Dubcovsky J., Ganai M., Tuberosa R., Lawley C., Mikoulitch I., Cavanagh C., Edwards K., Hayden M., Akhunov E. Characterization of polyploid wheat genomic diversity using the high-density 90,000 single nucleotide polymorphism array // *Plant Biotechnology Journal*. – 2014. – Vol. 12. – P. 787-796.

176 Morton N.E. Linkage disequilibrium maps and association mapping // *J. Clin. Invest*. – 2005. – Vol. 115. – P. 1425-1430.

177 Hill W.G, Robertson A. Linkage disequilibrium in finite populations // *Theo Appl Genet*. – 1968. – Vol. 38. – P. 226-231.

178 Lewontin RC. The interaction of selection and linkage. I. General

considerations; heterotic models // Genetics. – 1964. – Vol. 49. – P. 49-67.

179 Zhu C., Gore M., Buckler E.S., Yu J. Status and prospects of association mapping in plants // The plant genome. – 2008. – Vol. 1, № 1. – P. 35-46.

180 Hedrick P. Gametic disequilibrium measures: Proceed with caution // Genetics. – 1987. – Vol. 117. – P. 331-341.

181 Ducrocq S., Madur D., Charcosset A. Key impact of *Vgt1* on flowering time adaptation in maize: Evidence from association mapping and ecogeographical information // Genetics. – 2008. – Vol. 178. – P.2433-2437.

182 Korte A., Farlow A. The advantages and limitations of trait analysis with GWAS: a review // Plant Methods. – 2013. – Vol. 9, № 1. – P. 1-9.

183 Qanbari S. On the Extent of Linkage Disequilibrium in the Genome of Farm Animals // Frontiers in Genetics. – 2020. – Vol. 10, № 1304. – P. 1-11.

184 Wolde H.G. Exploring Modified Durum wheat (*Triticum durum* Desf.) plant architecture: diss... dr. rer. nat. – Germany: Martin-Luther-Universität, 2017. – 21 p.

185 Kumar J., Gupta D., Gupta S., Dubey S., Gupta P., Kumar S. Quantitative trait loci from identification to exploitation for crop improvement // Plant cell reports – 2017. – Vol. 36, № 8. – P. 1187-1213.

186 Sukumaran S., Reynolds M. P., Sansaloni C. Genome-wide association analyses identify QTL hotspots for yield and component traits in durum wheat grown under yield potential, drought, and heat stress environments // Frontiers in plant science. – 2018. – Vol. 9, № 81. – P. 1-16.

187 Mangini G., Gadaleta A., Colasuonno P., Marcotuli I., Signorile A., Simeone R., De Vita P., Mastrangelo A., Laidò G., Pecchioni N., Blanco A. Genetic dissection of the relationships between grain yield components by genome-wide association mapping in a collection of tetraploid wheats // PLoS One. – 2018. – Vol. 13. – P. 1-17.

188 Graziani M., Maccaferri M., Royo C., Salvatorelli F., Tuberosa R. QTL dissection of yield components and morpho-physiological traits in a durum wheat elite population tested in contrasting thermo-pluviometric conditions // Crop Pasture Sci. – 2014. – Vol. 65. – P. 80-95.

189 Zhang Z., Ersoz E., Lai C., Todhunter R., Tiwari H., Gore M., Bradbury P., Yu J., Arnett D., Ordovas J., Buckler E. Mixed linear model approach adapted for genome-wide association studies // Nature genetics. – 2010. – Vol. 42, № 4. – P. 355-360.

190 Zuur A., Ieno E., Smith G. Principal coordinate analysis and non-metric multidimensional scaling. – NY: Springer, 2007. – P. 259-264.

191 Soto-Cerda, Braulio J., Cloutier S. Association mapping in plant genomes / edited by Caliskan M. – Croatia: InTech, 2012. – P. 29-54.

192 Oladzad-Abbasabadi A., Kumar A., Pirseyedi S., Salsman E., Dobrydina M., Poudel R.S., AbuHammad W.A., Chao., Faris J.D., Elias E.M. Identification and validation of a new source of low grain cadmium accumulation in durum wheat // G3: Genes, Genomes, Genetics. – 2018. – Vol. 8, № 3. – P. 923-932.

193 Singh L., Anderson J.A, Chen J., Gill B.S, Tiwari V.K, Rawat N. Development and validation of a perfect KASP Marker for Fusarium head blight resistance gene *Fhb1* in wheat // The plant pathology journal. – 2019. – Vol. 35, № 3.

– P. 200-207.

194 Wang R., Liu Y., Isham K., Zhao W., Wheeler J., Klassen N., Hu Y., Bonman J.M., Chen J. QTL identification and KASP marker development for productive tiller and fertile spikelet numbers in two high-yielding hard white spring wheat cultivars // *Molecular Breeding*. – 2018. – Vol. 38, № 11. – P. 1-12.

195 El Hassouni K., Belkadi B., Filali-Maltouf A., Tidiane-Sall A., Al-Abdallat A., Nachit M., Bassi F.M. Loci controlling adaptation to heat stress occurring at the reproductive stage in durum wheat // *Agronomy*. – 2019. – Vol. 9, № 414. – P. 1-20.

196 Aoun M., Breiland M., Turner M.K., Loladze A., Chao S., Xu S.S., Ammar K., Anderson J.A., Kolmer J.A., Acevedo M. Genome-wide association mapping of leaf rust response in a durum wheat worldwide germplasm collection // *Plant Gen.* – 2016. – Vol. 9, № 3. – P. 1-24.

197 Әнуарбек Ш.Н., Аbugалиева С.И., Туруспеков Е.К. Фенологическое разнообразие коллекции сортов и линий тетраплоидной пшеницы, выращенной на юго-востоке Казахстана // *Материалы международной научно-практической конференции «Актуальные проблемы экологической генетики и экспериментальной биологии»*. – Алматы: Қазақ университеті, 2017. – С. 63-64.

198 Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. – М.: Колос, 1985. – 351 с.

199 Методические указания ВИР по изучению коллекций пшеницы. – М.: ВИР, 1985. – 60 с.

200 Peakall R., Smouse P.E. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // *Mol Ecol.* – 2006. – Vol. 6. – P. 288-295.

201 Peakall R., Smouse P.E. GenALEX 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research – an update // *Bioinformatics*. – 2012. – Vol. 28. – P. 2537-2539.

202 Hennink S., Zeven A. C. The interpretation of Nei and Shannon-Weaver within population variation indices // *Euphytica*. – 1990. – Vol. 51, № 3. – P. 235-240.

203 Botstein D., White R.L., Skolnick M., Davis R.W. Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms // *Am. J. Hum. Genet.* – 1980. – Vol. 32. – P. 314-331.

204 Yan W., Rajcan I. Biplot analysis of test sites and trait relations of soybean in Ontario // *Crop Sci.* – 2002. – Vol. 42, № 1. – P. 11-20.

205 Mantel N. The detection of disease clustering and a generalized regression approach // *Cancer Res.* – 1967. – Vol. 27, № 2. – P. 209-220.

206 Saccomanno A., Matny O., Marone D., Laidò G., Petruzzino G., Mazzucotelli E., Desiderio F., Blanco A., Gadaleta A., Pecchioni N., De Vita P., Steffenson B., Mastrangelo A. Genetic mapping of loci for resistance to stem rust in a tetraploid wheat collection // *Int J Mol Sci.* – 2018. – Vol. 19. – P. 1-15.

207 Voorrips R.E. MapChart: Software for the graphical presentation of linkage maps and QTLs // *The Journal of Heredity*. – 2002. – Vol. 93. – P. 77-78.

208 Anuarbek S., Abugaliev S., Pecchioni N., Laidò G., Maccaferri M., Tuberosa R., Turuspekov Y. Quantitative trait loci for agronomic traits in tetraploid wheat for enhancing grain yield in Kazakhstan environments // *PLoS ONE*. – 2020. – Vol. 15, № 6: e0234863.

209 Durum Wheat Genome Browser <http://d-gbrowse.interomics.eu> 02.04.2019.

210 Anuarbek Sh.N., Abugalieva S.I., Chudinov V.A., Tuberosa R., Pecchioni N., Turuspekov Y.K. Comparative assessment of the yield components of the tetraploid wheat world collection // Eurasian Journal of Ecology. – 2019, № 2. – P. 39-49.

211 Anuarbek S., Abugalieva S., Tuberosa R., Turuspekov Y. Assessment of the phenotypic and genetic diversity of durum wheat collection (*Triticum durum* Desf.) // Materials of "VII Congress of Vavilov Society of Geneticists and Breeders (VSG&B) and Associate Symposiums". – Saint Petersburg, 2019. – 883 p.

212 Anuarbek S., Turuspekov Y. Evaluation of grain yield components and phenology of tetraploid wheat world collection under rain-fed conditions of Almaty region // Materials of International Scientific Conference of Students and Young Scientists "VI International Farabi Readings". – Almaty, Kazakhstan, 2019. – P. 230-231.

213 Maniruzzaman M.Z, Islam, M.A.A., Begum M., Khan, Amiruzzaman Akbar Hossain. Evaluation of yield stability of seven barley (*Hordeum vulgare* L.) genotypes in multiple environments using GGE biplot and AMMI model // Open Agriculture. – 2019. – Vol. 4. – P. 284-293.

214 Катмаков П.С., Гавриленко В.П., Бушов А.В. Биометрия: учеб. пособие для вузов /под ред. П.С. Катмакова. – 2-е изд., перер. и доп. – М.: Издательство Юрайт, 2019. – 177 с.

215 Әнуарбек Ш.Н., Аbugалиева С.И., Турусpekов Е.К. Оценка генетического разнообразия сортов твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.) с использованием микросателлитных маркеров // Experimental Biology, Вестник КазНУ, Серия биологическая. – 2018. – Т. 74, № 1. – С. 88-98.

216 Zatybekov A., Anuarbek S., Abugalieva S., Turuspekov Y. Phenotypic and genetic variability of tetraploid wheat collection harvested in Kazakhstan // Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. – 2020. – Vol. 26, № 6. – P. 605-612.

217 Anuarbek S., Abugalieva S., Turuspekov Y. From Kazakhstan based on microsatellite markers // International Conference "From Seed to Pasta". – Bologna: Bologna University, 2018. – 8.54 p.

218 Әнуарбек Ш.Н., Турусpekов Е.К. Скрининг коллекции твердой пшеницы с использованием SSR-маркеров // XVIII Всероссийская конференция молодых ученых «Биотехнология в растениеводстве, животноводстве и ветеринарии». – Москва: ФГБНУ ВНИИСБ, 2018 г. – 57 с.

219 Урозалиев Р.А. Эволюция адаптивной селекции пшеницы в Казахстане и сопредельных странах ЦАЗ (100 летний период 1917-2017 гг.) // Материалы конференции «Оптимизация селекционного процесса – фактор стабилизации и роста продукции растениеводства Сибири». – Красноярск: ИФ ФИЦ КНЦ СО РАН, 2019. – С. 15-20.

220 Розова М.А., Зиборов А.И., Егиазарян Е.Е. Селекционное улучшение яровой твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.) по урожайности и качеству зерна в условиях Алтайского края // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2018. – Т. 20, № 2(3). – С. 470-477.

221 Цыганков В.И., Цыганкова М.Ю., Цыганков И.Г., Урозалиев Р.А., Аширбаева С.А. Районированные и новые конкурентоспособные сорта твёрдой

пшеницы отечественной селекции для степных и сухостепных зон Казахстана // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2013. – Т. 6, № 44. – С.37-40.

222 Сурин Н.А. Ретроспективный анализ родословных сортов зерновых и зернобобовых культур в Сибири <http://www.kgau.ru/> 13.10.2021.

223 Damania A.B. Durum wheat cultivation and use in the USA with special reference to California // International Symposium on Genetics and breeding of durum wheat. – Bari: CIHEAM, 2014. – P. 379-389.

224 Milner S., Maccaferri M., Huang B., Mantovani P., Massi A., Frascaroli E., Tuberosa R., Salvi S. A multiparental cross population for mapping QTL for agronomic traits in durum wheat (*Triticum turgidum* ssp. *durum*) // Plant Biotechnol J. – 2016. – Vol. 14. – P. 735-748.

225 Soriano J., Malosetti M., Rosello' M., Sorrells M., Royo C. Dissecting the old Mediterranean durum wheat genetic architecture for phenology, biomass and yield formation by association mapping and QTL meta-analysis // PLoS One. – 2017. – Vol. 12. – P. 1-19.

226 Maccaferri M., Sanguineti MC., Corneti S., Ortega JLA., Ben Salem M., Bort J., DeAmbrogio E., Garcia del Moral L., Demontis A., El-Ahmed A., Maalouf F., Machlab H., Martos V., Moragues M., Motawaj J., Nachit M., Nserallah N., Ouabbou H., Royo C., Slama A., Tuberosa R. Quantitative trait loci for grain yield and adaptation of durum wheat (*Triticum durum* Desf.) across a wide range of water availability // Genetics. – 2008. – Vol. 178. – P. 489-511.

227 Maccaferri M., Sanguineti MC., Demontis A., El-Ahmed A., Garcia Del Moral L., Maalouf F., Nachit M., Nserallah N., Ouabbou H., Rhouma S., Royo C., Villegas D., Tuberosa R. Association mapping in durum wheat grown across a broad range of water regimes // J Exp Bot. – 2011. – Vol. 62. – P. 409-438.

228 Giraldo P., Royo C., Gonzalez M., Carrillo JM., Ruiz M. Genetic diversity and association mapping for agromorphological and grain quality traits of a structured collection of durum wheat landraces including subsp. durum, turgidum and diccocon // PLoS One. – 2016. – Vol. 11. – P. 1-24.

229 Peng J., Ronin Y., Fahima T., Röder M., Li Y., Nevo E., Korol A. Domestication quantitative trait loci in *Triticum dicoccoides*, the progenitor of wheat // Proc Natl Acad Sci USA. – 2003. – Vol. 100. – P. 2489-2494.

230 Yan L., Helguera M., Kato K., Fukuyama S., Sherman J., Dubcovsky J. Allelic variation at the *VRN-1* promoter region in polyploid wheat // Theor Appl Genet. – 2004. – Vol. 109. – P. 1677-86.

231 Iannucci A., Fragasso M., Beleggia R., Nigro F., Papa R. Evolution of the crop rhizosphere: Impact of domestication on root exudates in tetraploid wheat (*Triticum turgidum* L.) // Front Plant Sci. – 2017. – Vol. 8. – P. 2124.

232 Ellis M.H., Rebetzke G.J., Azanza F., Richards RA., Spielmeier W. Molecular mapping of gibberellin-responsive dwarfing genes in bread wheat // Theor Appl Genet. – 2005. – Vol. 111. – P. 423-30.

233 Würschum T., Langer SM., Longin C., Tucker MR., Leiser WL. A modern Green Revolution gene for reduced height in wheat // Plant J. – 2017. – Vol. 92. – P. 892-903.

234 Guo Z., Zhao Y., Röder M., Reif J., Ganal M., Chen D., Schnurbusch T. Manipulation and prediction of spike morphology traits for the improvement of grain yield in wheat // *Sci Rep.* – 2018. – Vol. 8. – P. 1-10.

235 Wolde G., Trautewig C., Mascher M., Schnurbusch T. Genetic insights into morphometric inflorescence traits of wheat // *Theor Appl Genet.* – 2019. – Vol. 132. – P. 1661-76.

236 Mengistu D., Kidane Y., Catellani M., Frascaroli E., Fadda C., Pè M., Dell'Acqua M. High-density molecular characterization and association mapping in Ethiopian durum wheat landraces golabadi reveals high diversity and potential for wheat breeding // *Plant Biotechnol J.* – 2016. – Vol. 14. – P. 1800-12.

237 Golabadi M., Arzani A., Mirmohammadi Maibody S.A.M., Sayed Tabatabaei B. E., Mohammadi S. A. Identification of microsatellite markers linked with yield components under drought stress at terminal growth stages in durum wheat // *Euphytica.* – 2011. – Vol. 177, № 2. – P. 207-221.

238 Maccaferri M., El-Feki W., Nazemi G., Salvi S., Canè M., Colalongo MC., Stefanelli S., Tuberosa R. Prioritizing quantitative trait loci for root system architecture in tetraploid wheat // *J Exp Bot.* – 2016. – Vol. 67. – P. 1161-1178.

239 Roncallo P.F., Akkiraju P.C., Cervigni G.L., Echenique V.C. QTL mapping and analysis of epistatic interactions for grain yield and yield-related traits in *Triticum turgidum* L. var. *durum* // *Euphytica.* – 2017. – Vol. 213, № 12. – P. 277.

240 Wang H., Wang S., Chang X., Hao C., Sun D., Jing R. Identification of *TaPPH-7A* haplotypes and development of a molecular marker associated with important agronomic traits in common wheat // *BMC Plant Biol.* – 2019. – Vol. 19. – P. 1-12.

241 Peleg Z., Fahima T., Korol AB., Abbo S., Saranga Y. Genetic analysis of wheat domestication and evolution under domestication // *J Exp Bot.* – 2011. – Vol. 62. – P. 5051-5061.

242 Blanco A., Mangini G., Giancaspro A., Giove S., Colasuonno P., Simeone R., Signorile A., De Vita P., Mastrangelo AM., Cattivelli L., Gadaleta A. Relationships between grain protein content and grain yield components through quantitative trait locus analyses in a recombinant inbred line population derived from two elite durum wheat cultivars // *Mol Breed.* – 2012. – Vol. 30. – P. 79-92.

243 Zhai H., Feng Z., Du X., Song Y., Liu X., Qi Z., Song L., Li J., Li L., Peng H., Hu Z., Yao Y., Xin M., Xiao S., Sun Q., Ni Z. A novel allele of *TaGW2-A1* is located in a finely mapped QTL that increases grain weight but decreases grain number in wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Theor Appl Genet.* – 2018. – Vol. 131. – P. 539-553.

244 Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across Computing Platforms // *Mol Biol Evol.* – 2018. – Vol. 35, № 6. – P. 1547-1549.

245 Пат. 5061 на полезную модель РК, МПК C12Q 1/6806. Способ идентификации селекционно-ценных линий твердой пшеницы (*T. durum* Desf.) с использованием молекулярных маркеров по технологии KASP / Әнуарбек Ш.Н., Абугалиева С.И., Туруспеков Е.К.; заявитель и патентообладатель РГП на ПХВ "Институт биологии и биотехнологии растений" КН МОН РК. – № 2020/0116.2; заявл. 04.02.2020; опублик. 05.02.2021, Бюл. № 45. – 8 с.

246 Anuarbek S., Abugalieva S., Turuspekov Y. Validation of bread wheat KASP markers in durum lines in Kazakhstan // Proceeding of the Latvian Academy of Sciences. Section B. – 2019. – Vol. 73, № 5. – P. 462-465.

247 Turuspekov Y., Baibulatova A., Yermekbayev K., Tokhetova L., Chudinov V., Sereda G., Ganal M., Griffiths S., Abugalieva S. GWAS for plant growth stages and yield components in spring wheat (*Triticum aestivum* L.) harvested in three regions of Kazakhstan // BMC Plant Biology. – 2017. – Vol. 17. – P. 29-37.

248 AGROQOGAM. Информационный портал агросообщества <https://agroqogam.kz/> 04.06.2020.

ПРИЛОЖЕНИЕ А

Дополнительные материалы исследования

Таблица А – Список образцов тетраплоидной пшеницы, использованных в исследовании

Сорт/Линия	Происхождение	Оригинатор	Клада, (раздел 3.3.1)	Вид
1	2	3	4	5
1804	Марокко	INRA	-	<i>T. durum</i> Desf.
1805	Марокко	INRA	-	<i>T. durum</i> Desf.
1807	Марокко	INRA	-	<i>T. durum</i> Desf.
1808	Марокко	INRA	-	<i>T. durum</i> Desf.
1809	Марокко	INRA	-	<i>T. durum</i> Desf.
5-BIL42	Италия	-	-	<i>T. durum</i> Desf.
AC Avonlea	Канада	AAFC SPARC	5.1	<i>T. durum</i> Desf.
AC Melita	Канада	AAFC SPARC	-	<i>T. durum</i> Desf.
AC Morse	Канада	AAFC SPARC	5.1	<i>T. durum</i> Desf.
AC Pathfinder	Канада	AAFC SPARC	5.5	<i>T. durum</i> Desf.
Acalou	Франция	GEVES	-	<i>T. durum</i> Desf.
AC Navigator	Канада	AAFC SPARC	5.1	<i>T. durum</i> Desf.
Adamello	Италия	ENSE	-	<i>T. durum</i> Desf.
Aghrass-1	-	ICARDA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Agridur	Франция	GEVES	4	<i>T. durum</i> Desf.
Ainzen-1	-	ICARDA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Aldeano	Испания	IRTA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Alemanno	Италия	Co.S.E.Me.	-	<i>T. durum</i> Desf.
Altar84	Мексика	SPB, CIMMYT-INIA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Ambral	Франция	-	-	<i>T. durum</i> Desf.
Amedakul-1	-	ICARDA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Amedeo	Италия	Университет Катании (Сицилия)	-	<i>T. durum</i> Desf.
Ammar-1	-	ICARDA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Ancomarzio	Италия	S.I.S.	-	<i>T. durum</i> Desf.
Angre	Испания	ICARDA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Anouar	Марокко	INRA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Antas	Италия	-	-	<i>T. durum</i> Desf.
Anton	Испания	IRTA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Appio	Италия	S.I.S.	3	<i>T. durum</i> Desf.
Appulo	Италия	ENSE	1	<i>T. durum</i> Desf.
Aramon	Франция	GEVES	-	<i>T. durum</i> Desf.
Arcalis	Франция	GEVES	-	<i>T. durum</i> Desf.
Arcangelo	Италия	ENSE	2	<i>T. durum</i> Desf.
Arcobaleno	Италия/Испания	ENSE, Semillas Battle	-	<i>T. durum</i> Desf.
Ardente	Франция	GEVES	2	<i>T. durum</i> Desf.

Продолжение таблицы А

1	2	3	4	5
Ares = Lonio	Италия	-	4	<i>T. durum</i> Desf.
Ariesol	Испания	IRTA	5.1	<i>T. durum</i> Desf.
Ariosto	Италия	S.I.S.	-	<i>T. durum</i> Desf.
Arislahn-5	-	ICARDA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Arnacoris	Италия	-	2	<i>T. durum</i> Desf.
Arstar	Франция	GEVES	4	<i>T. durum</i> Desf.
Artena	Испания	IRTA	3	<i>T. durum</i> Desf.
Astigi	Испания	IRTA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Athena	Италия	-	-	<i>T. durum</i> Desf.
Atlas-1	-	ICARDA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Auroch	Франция	GEVES	4	<i>T. durum</i> Desf.
AUS-1	-	ICARDA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Avispa	Италия	Limagrain Italia S.p.A	-	<i>T. durum</i> Desf.
Aw12/Bit	-	ICARDA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Aziziah	Италия	Ландрас (Палестина)	1	<i>T. durum</i> Desf.
Barcarol	Италия	-	-	<i>T. durum</i> Desf.
Berillo	Италия	-	-	<i>T. durum</i> Desf.
Bic/3/Cham1//Gra //Stk	Сирия	ICARDA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Bigost-1	-	ICARDA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Boabdil	Испания	IRTA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Bolo	Испания	IRTA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Bombasi	Испания	IRTA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Borli	Испания	IRTA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Bradano	Италия	CRA-CER	2	<i>T. durum</i> Desf.
Bravadur	США	World Wide Wheat L.L.C.	5.4	<i>T. durum</i> Desf.
Brindur	Франция	GEVES	4	<i>T. durum</i> Desf.
Bronte	Италия	S.I.S.	-	<i>T. durum</i> Desf.
Cannizzo	Италия	Stazione Consorziale Sperimentale di Granicoltura per la Sicilia (Сицилия)	2	<i>T. durum</i> Desf.
Canyon	Италия	IRTA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Capeiti-8	Италия	Ландрас, Istituto del Germoplasma (Бари)	1	<i>T. durum</i> Desf.
Cappelli	Италия	CRA-CER	2	<i>T. durum</i> Desf.
Casanova	Италия	Lugano Leonardo SRL (Тортонна)	-	<i>T. durum</i> Desf.
Ceedur	Франция	-	-	<i>T. durum</i> Desf.
Chaba/Deraa	-	ICARDA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Chacan	-	ICARDA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Chiara	Италия	CRA-CER	-	<i>T. durum</i> Desf.
Ciccio	Италия	SPB, Eurogen	2	<i>T. durum</i> Desf.
Ciclope	Италия	SPB	-	<i>T. durum</i> Desf.
Cirillo	Италия	SPB	-	<i>T. durum</i> Desf.

Продолжение таблицы А

1	2	3	4	5
Claudio	Италия	S.I.S.	-	<i>T. durum</i> Desf.
Colosseo	Италия	Stazione Consorziale Sperimentale di Granicoltura per la Sicilia (Сицилия)	2	<i>T. durum</i> Desf.
Colorado	США/Италия	Pioneer Hi Bred, ENSE	5.5	<i>T. durum</i> Desf.
Cortez	США	WPB	-	<i>T. durum</i> Desf.
Cosmodur	Франция	-	-	<i>T. durum</i> Desf.
Creso	Италия	ENEA, SPB	2	<i>T. durum</i> Desf.
Dauno	Италия	Societe De Production De Semences (Марокко)	-	<i>T. durum</i> Desf.
Don Pedro	Испания	IRTA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Doral	Франция	Benoist Claude	-	<i>T. durum</i> Desf.
Duetto	Италия	Apsovsementi srl, INRA, Agri Obtentions S.A.	4	<i>T. durum</i> Desf.
Duilio	Италия	S.I.S.	-	<i>T. durum</i> Desf.
Durcal	Испания	IRTA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Durex	США	World Wide Wheat L.L.C.	5.5	<i>T. durum</i> Desf.
Durfort	Франция	GEVES, ENSE	-	<i>T. durum</i> Desf.
Duriac	Франция	GEVES	4	<i>T. durum</i> Desf.
Duroi	Испания	IRTA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Dylan	Италия	CO.NA.SE.	4	<i>T. durum</i> Desf.
Edmore	США	NDSU	-	<i>T. durum</i> Desf.
Enduro	Италия	CRA-CER	-	<i>T. durum</i> Desf.
Excalibur	Франция	GEVES	4	<i>T. durum</i> Desf.
Exeldur	Франция	SPB	4	<i>T. durum</i> Desf.
Extradur	Австрия	Probstdorfer Saatzucht	5.3	<i>T. durum</i> Desf.
Fauno	Италия	-	-	<i>T. durum</i> Desf.
Fiore	Италия	Cereal Factory Srl	-	<i>T. durum</i> Desf.
Flaminio	Италия	S.I.S.	-	<i>T. durum</i> Desf.
Fortore	Италия	ENSE	-	<i>T. durum</i> Desf.
Frankodur	Австрия	Probstdorfer Saatzucht	-	<i>T. durum</i> Desf.
Furat-1	-	ICARDA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Galadur	Франция	GEVES	4	<i>T. durum</i> Desf.
Gallareta	Мексика	JIC	-	<i>T. durum</i> Desf.
Gargano	Италия	ENSE	-	<i>T. durum</i> Desf.
Gianni	Италия	S.I.S.	-	<i>T. durum</i> Desf.
Giotto	Италия	CREA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Goldur	Австрия	Probstdorfer Saatzucht	4	<i>T. durum</i> Desf.
Grandur	Австрия	Probstdorfer Saatzucht	-	<i>T. durum</i> Desf.
Granizo	Испания	-	-	<i>T. durum</i> Desf.
Grazia	Италия	SPB	-	<i>T. durum</i> Desf.
Grecale	Италия	SPB	5.5	<i>T. durum</i> Desf.
Grifoni	Италия	-	-	<i>T. durum</i> Desf.
Haurani	-	ICARDA	-	<i>T. durum</i> Desf.

Продолжение таблицы А

1	2	3	4	5
H.Moul(Mor)/Cha ba 88	-	ICARDA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Helidur	Австрия	Probstdorfer Saatzucht	-	<i>T. durum</i> Desf.
Hercules	Канада	AAFC SPARC	5.1	<i>T. durum</i> Desf.
Нумера	Италия	-	-	<i>T. durum</i> Desf.
ICARDA 121(Ouassel- 1/4/buc/Chrc//Prl/3/ Pvn/5/Hel/3/Bit/Cor m//Shwa)	-	ICARDA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Ilra	Испания	IRTA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Imhotep	Италия	-	-	<i>T. durum</i> Desf.
Iride	Италия	SPB	-	<i>T. durum</i> Desf.
Isa	Италия	-	1	<i>T. durum</i> Desf.
Isly	Марокко	INRA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Italo	Италия	SPB	5.3	<i>T. durum</i> Desf.
Ixos	Франция	SPB	-	<i>T. durum</i> Desf.
Jabato	Испания	ICARDA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Jawhar	Марокко	INRA	-	<i>T. durum</i> Desf.
K26	Италия	F. Ili Menzo s.a.s.	-	<i>T. durum</i> Desf.
Karel	Италия	CRA-CER	4	<i>T. durum</i> Desf.
Karim	Тунис	INRAT	-	<i>T. durum</i> Desf.
Kofa	США	WPB	5.1	<i>T. durum</i> Desf.
Kronos	США	SPB	5.5	<i>T. durum</i> Desf.
Krs/Науcan	-	ICARDA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Kyle	Канада	AAFC SPARC	5.5	<i>T. durum</i> Desf.
Кyperounda	Марокко	Ландрас (Кипр)	1	<i>T. durum</i> Desf.
L252	США	-	-	<i>T. durum</i> Desf.
Lagost 3	-	ICARDA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Lagonil-2	-	ICARDA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Lakota	Канада	NDSU	-	<i>T. durum</i> Desf.
Langdon	США	NDSU	5.2	<i>T. durum</i> Desf.
Latino	Италия	S.I.S.	-	<i>T. durum</i> Desf.
Latinur	Франция	RAGT 2N, Compagnia Generale Servizi	-	<i>T. durum</i> Desf.
Lesina	Италия	CRA-CER	2	<i>T. durum</i> Desf.
Lira B 45	Италия	SPB	4	<i>T. durum</i> Desf.
Lloyd	США	NDSU	4	<i>T. durum</i> Desf.
LO92	США	-	-	<i>T. durum</i> Desf.
Maamouri-1	-	ICARDA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Maestrale	Италия	SPB	-	<i>T. durum</i> Desf.
Maier	США	NDSU	-	<i>T. durum</i> Desf.
Marjana	Марокко	INRA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Martino	Италия	Santacroce Giovanni S.p.A.	-	<i>T. durum</i> Desf.
Marzak	Марокко	INRA	2	<i>T. durum</i> Desf.

Продолжение таблицы А

1	2	3	4	5
Medora	Канада	AAFC SPARC	5.1	<i>T. durum</i> Desf.
Meridiano	Италия	Alfa Seeds A.V.E.E.	-	<i>T. durum</i> Desf.
Messapia	Италия	SPB	-	<i>T. durum</i> Desf.
Mexicali 75	Мексика	SPB, CIMMYT-INIA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Mida	Италия	ENEA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Mindum	США	NDSU	-	<i>T. durum</i> Desf.
Miki-1	-	ICARDA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Mohawk	Италия	WPB	5.5	<i>T. durum</i> Desf.
Mongibello	Италия	Университет Катании (Сицилия)	-	<i>T. durum</i> Desf.
Monroe	США	NDSU	-	<i>T. durum</i> Desf.
Moulsabil	-	ICARDA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Mrb17	-	ICARDA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Munich	США	NDSU	4	<i>T. durum</i> Desf.
Nefer	Франция	SPB	-	<i>T. durum</i> Desf.
Neodur	Франция	SPB	4	<i>T. durum</i> Desf.
Neolatino	Италия	S.I.S.	-	<i>T. durum</i> Desf.
Nile	Сирия	ICARDA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Norba	Италия	Istituto del Germoplasma (Бари)	-	<i>T. durum</i> Desf.
Normanno	Италия	SPB	-	<i>T. durum</i> Desf.
Ofanto	Италия	SPB	2	<i>T. durum</i> Desf.
Ombar	-	ICARDA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Omgencil 3	-	ICARDA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Omlahn 3	-	ICARDA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Omrabi 3	-	ICARDA	2	<i>T. durum</i> Desf.
Omrabi 5	-	ICARDA	2	<i>T. durum</i> Desf.
Orfeo	Италия	Co.S.E.Me.		<i>T. durum</i> Desf.
Orjaune	Франция	GEVES	5.3	<i>T. durum</i> Desf.
Orobel	Италия/Франция	S.I.S., Benoist Claude	4	<i>T. durum</i> Desf.
Ouaserl-1	-	ICARDA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Quabrach-1	-	ICARDA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Ourgh	Марокко	INRA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Parsifal	Франция	Benoist Claude	5.4	<i>T. durum</i> Desf.
PC32	Италия	-	-	<i>T. durum</i> Desf.
Pedroso	Испания	CRA-CER	5.3	<i>T. durum</i> Desf.
Pietrafitta	Италия	Santacroce Giovanni S.p.A.	-	<i>T. durum</i> Desf.
Platani	Италия	Stazione Consorziale Sperimentale di Granicoltura per la Sicilia	2	<i>T. durum</i> Desf.
Plenty	Канада	AAFC SPARC	-	<i>T. durum</i> Desf.
Plinio	Италия	S.I.S.	2	<i>T. durum</i> Desf.
PR22D89	Италия	CRA-CER	4	<i>T. durum</i> Desf.

Продолжение таблицы А

1	2	3	4	5
Preco	Италия	Pioneer Hi-Bred	5.5	<i>T. durum</i> Desf.
Primadur	Франция	GEVES	4	<i>T. durum</i> Desf.
Produra	США	CRA-CER	-	<i>T. durum</i> Desf.
Provenzal	Италия	ENEA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Quad//Erp/Mal/3/ Unkn	-	ICARDA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Quadalete	-	ICARDA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Quadrato	Италия	Santacroce Giovanni S.p.A.	3	<i>T. durum</i> Desf.
Quadruro	Италия	-	-	<i>T. durum</i> Desf.
Radioso	Италия	Santacroce Giovanni S.p.A.	-	<i>T. durum</i> Desf.
Razzak	Тунис	INRAT	-	<i>T. durum</i> Desf.
Reva	Италия	World Wide Wheat L.L.C.	5.4	<i>T. durum</i> Desf.
Roqueno	Испания	ICARDA	3	<i>T. durum</i> Desf.
Rugby	США	NDSU	-	<i>T. durum</i> Desf.
Russello SG7	Италия	Istituto del Germoplasma (Бари)	-	<i>T. durum</i> Desf.
Rusticano	Италия	ISEA	-	<i>T. durum</i> Desf.
S99B34	США	-	-	<i>T. durum</i> Desf.
Saadi	Франция	Agri Obtention, Apsovsementi srl, INRA	-	<i>T. durum</i> Desf.
San Carlo	Италия	SPB	-	<i>T. durum</i> Desf.
Sansone	Италия	-	-	<i>T. durum</i> Desf.
Saragolla	Италия	Istituto del Germoplasma (Бари)	-	<i>T. durum</i> Desf.
Sceptre	Канада	AAFC SPARC	-	<i>T. durum</i> Desf.
Sajur	-	ICARDA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Sebah	-	ICARDA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Sedou	-	ICARDA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Semperdur	Австрия	Probstdorfer Saatzucht	-	<i>T. durum</i> Desf.
Senadur	Испания	IRTA	5.4	<i>T. durum</i> Desf.
Sharm 5	Сирия	Ландрас (Сирия)	-	<i>T. durum</i> Desf.
Simeto	Италия	SPB	2	<i>T. durum</i> Desf.
Stojocri-3	-	ICARDA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Strongfield	Канада	AAFC SPARC	5.1	<i>T. durum</i> Desf.
Sula	Испания	IRTA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Svevo	Италия	SPB	-	<i>T. durum</i> Desf.
Tacna	США	WPB	-	<i>T. durum</i> Desf.
Taganrog	Украина	Агролига ЦСР	2	<i>T. durum</i> Desf.
Tarek	Марокко	INRA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Tetradur	Франция	GEVES	4	<i>T. durum</i> Desf.
Timilia	Италия, Сицилия	CRA-CER	1	<i>T. durum</i> Desf.
Tito	Италия	S.I.S.	4	<i>T. durum</i> Desf.
Tiziana	Италия	CO.NA.SE.	-	<i>T. durum</i> Desf.

Продолжение таблицы А

1	2	3	4	5
Tomouh	Марокко	INRA	2	<i>T. durum</i> Desf.
Topdur	Австрия	Probstdorfer Saatzucht	-	<i>T. durum</i> Desf.
Torrebianca	Италия	Fyto Animal Services	-	<i>T. durum</i> Desf.
Tresor	Италия	ISEA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Trinakria	Италия	SPB	1	<i>T. durum</i> Desf.
UC1113	Канада	-	-	<i>T. durum</i> Desf.
Valbelice	Италия	ENSE	-	<i>T. durum</i> Desf.
Valforte	Италия	CRA-CER	-	<i>T. durum</i> Desf.
Valgerardo	Италия	-	-	<i>T. durum</i> Desf.
Valnova	Италия	ENSE	2	<i>T. durum</i> Desf.
Varano	Италия	SPB	2	<i>T. durum</i> Desf.
Vendetta	Италия	Fyto Animal Services	3	<i>T. durum</i> Desf.
Vesuvio	Италия	Compagnia Generale Servizi	-	<i>T. durum</i> Desf.
Vic	США	NDSU	-	<i>T. durum</i> Desf.
Virgilio	Франция	RAGT 2N	4	<i>T. durum</i> Desf.
Vitromax	Италия/Испания	ENSE, Semillas Battle	-	<i>T. durum</i> Desf.
Wakooma	Канада	AAFC SPARC	5.1	<i>T. durum</i> Desf.
Waskana	Канада	AAFC SPARC	-	<i>T. durum</i> Desf.
West Bread 881	США	WPB	5.5	<i>T. durum</i> Desf.
West Bred Turbo	США	WPB	-	<i>T. durum</i> Desf.
Wollaroi	Австралия	NSW DPI	-	<i>T. durum</i> Desf.
Yallaroi	Австралия	NSW DPI	4	<i>T. durum</i> Desf.
Yasmine	Марокко	INRA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Zeina 1	-	ICARDA	-	<i>T. durum</i> Desf.
Zenit	Италия	SPB	-	<i>T. durum</i> Desf.
Алмаз	Россия	СибНИИСХ	5.2	<i>T. durum</i> Desf.
Алтайка*	Россия	Алтайский НИИ земледелия и селекции с.х. культур	-	<i>T. durum</i> Desf.
Алтайский янтарь*	Россия	Алтайский НИИ земледелия и селекции с.-х. культур	-	<i>T. durum</i> Desf.
Алтын дала*	Казахстан	Карабалыкская СХОС	-	<i>T. durum</i> Desf.
Асангали 20*	Казахстан	Карабалыкская СХОС	-	<i>T. durum</i> Desf.
Гордеиформе 254*	Казахстан	КазНИИЗиР, Карагандинская СХОС	5.2	<i>T. durum</i> Desf.
Дамсинская янтарная	Казахстан	НПЦЗХ им. А.И. Бараева	-	<i>T. durum</i> Desf.
Каргала 9*	Казахстан	Актюбинская СХОС, КазНИИЗиР	-	<i>T. durum</i> Desf.
Каргала 34	Казахстан	Актюбинская СХОС, КазНИИЗиР	-	<i>T. durum</i> Desf.
Каргала 66	Казахстан	Актюбинская СХОС	-	<i>T. durum</i> Desf.
Каргала 69*	Казахстан	Актюбинская СХОС	-	<i>T. durum</i> Desf.

Продолжение таблицы А

1	2	3	4	5
Каргала 70	Казахстан	Актюбинская СХОС	-	<i>T. durum</i> Desf.
Каргала 71	Казахстан	Актюбинская СХОС	-	<i>T. durum</i> Desf.
Каргала 1409	Казахстан	Актюбинская СХОС	-	<i>T. durum</i> Desf.
Каргала 1411	Казахстан	Актюбинская СХОС	-	<i>T. durum</i> Desf.
Каргала 1514	Казахстан	Актюбинская СХОС	-	<i>T. durum</i> Desf.
Кустанайская 1	Казахстан	Карабалыкская СХОС	-	<i>T. durum</i> Desf.
Костанайская 12*	Казахстан	Карабалыкская СХОС	5.2	<i>T. durum</i> Desf.
Костанайская 52*	Казахстан	Карабалыкская СХОС	5.2	<i>T. durum</i> Desf.
Назаровка	Россия	-	-	<i>T. durum</i> Desf.
Нурлы	Казахстан	Карабалыкская СХОС	-	<i>T. durum</i> Desf.
Оренбургская 10*	Россия	Оренбургский НИИСХ	-	<i>T. durum</i> Desf.
Омский рубин*	Россия	СибНИИСХ	5.2	<i>T. durum</i> Desf.
СИД 88*	Казахстан	Карабалыкская СХОС	-	<i>T. durum</i> Desf.
Саратовская 31	Россия	-	5.2	<i>T. durum</i> Desf.
Харьковская 9	Украина	Ин-т растениеводства им. В.Я. Юрьева НААН		<i>T. durum</i> Desf.
Харьковская 46	Украина	ОАО «Элитные семена Южного Урала» и ГНУ Башкирский НИИСХ	5.2	<i>T. durum</i> Desf.
Харьковская 90	Украина	Ин-т растениеводства им. В.Я. Юрьева НААН	-	<i>T. durum</i> Desf.
Целиноградская 75	Казахстан	-	-	<i>T. durum</i> Desf.
Черноколосая 20	Казахстан	Карабалыкская СХОС	5.2	<i>T. durum</i> Desf.
Г 1764	Казахстан	Карабалыкская СХОС	-	<i>T. durum</i> Desf.
Г 1846	Казахстан	Карабалыкская СХОС	-	<i>T. durum</i> Desf.
Г 2246	Казахстан	Карабалыкская СХОС	-	<i>T. durum</i> Desf.
Г 2267	Казахстан	Карабалыкская СХОС	-	<i>T. durum</i> Desf.
Г 2345	Казахстан	Карабалыкская СХОС	-	<i>T. durum</i> Desf.
Г 2363	Казахстан	Карабалыкская СХОС	-	<i>T. durum</i> Desf.
Г 2409	Казахстан	Карабалыкская СХОС	-	<i>T. durum</i> Desf.
Г 2580	Казахстан	Карабалыкская СХОС	-	<i>T. durum</i> Desf.
Г 2589	Казахстан	Карабалыкская СХОС	-	<i>T. durum</i> Desf.
Г 2601	Казахстан	Карабалыкская СХОС	-	<i>T. durum</i> Desf.
Г 2607	Казахстан	Карабалыкская СХОС	-	<i>T. durum</i> Desf.
Г 2611	Казахстан	Карабалыкская СХОС	-	<i>T. durum</i> Desf.
Г 2638	Казахстан	Карабалыкская СХОС	-	<i>T. durum</i> Desf.
Г 2640	Казахстан	Карабалыкская СХОС	-	<i>T. durum</i> Desf.
Г 2654	Казахстан	Карабалыкская СХОС	-	<i>T. durum</i> Desf.
MG 4328/61	-	-	-	<i>T. dicoccoides</i> Körn.
MG 4330/66	-	-	-	<i>T. dicoccoides</i> Körn.
MG 4343	-	-	-	<i>T. dicoccoides</i> Körn.
MG 5444/235	-	-	-	<i>T. dicoccoides</i> Körn.
PI 343446	Израиль	-	-	<i>T. dicoccoides</i> Körn.
PI 346783	Венгрия	-	-	<i>T. dicoccoides</i> Körn.

Продолжение таблицы А

1	2	3	4	5
PI 352323	Малая Азия	-	-	<i>T. dicoccoides</i> Körn.
PI 355459	Армения	-	-	<i>T. dicoccoides</i> Körn.
PI 470944	Сирия	-	-	<i>T. dicoccoides</i> Körn.
Farvento	Италия	-	-	<i>T. dicoccum</i> Schrank
Lucanica	Италия	-	-	<i>T. dicoccum</i> Schrank
Etiopia	-	-	-	<i>T. dicoccum</i> Schrank
Gran Bretagna	-	-	-	<i>T. dicoccum</i> Schrank
MG 15516/1	Сирия	-	-	<i>T. dicoccum</i> Schrank
MG 4387	Великобритан ия	-	-	<i>T. dicoccum</i> Schrank
MG 5293/1	Италия	-	-	<i>T. dicoccum</i> Schrank
MG 5300/1	-	-	-	<i>T. dicoccum</i> Schrank
MG 5323	-	-	-	<i>T. dicoccum</i> Schrank
MG 5344/1	Эфиопия	-	-	<i>T. dicoccum</i> Schrank
MG 5350	Эфиопия	-	-	<i>T. dicoccum</i> Schrank
MG 5416/1	Иран	-	-	<i>T. dicoccum</i> Schrank
MG 5471/1	Испания	-	-	<i>T. dicoccum</i> Schrank
MG 5473	Испания	-	-	<i>T. dicoccum</i> Schrank
PI 134946	Португалия, Лиссабон	-	-	<i>T. turgidum</i> L.
PI 157983	Италия, Сицилия	-	-	<i>T. turgidum</i> L.
PI 157985	Италия, Сицилия	-	-	<i>T. turgidum</i> L.
PI 185723	Португалия, Лейра	-	-	<i>T. turgidum</i> L.
PI 191104	Испания	-	-	<i>T. turgidum</i> L.
PI 191145	Испания, Балеарские острова	-	-	<i>T. turgidum</i> L.
PI 221423	Португалия	-	-	<i>T. turgidum</i> L.
Cltr-11390	США	-	-	<i>T. turanicum</i> Jakubz.
К сер	Египет	-	-	<i>T. turanicum</i> Jakubz.
PI 113393	Ирак	-	-	<i>T. turanicum</i> Jakubz.
PI 127106	Афганистан, Фарьяб	-	-	<i>T. turanicum</i> Jakubz.
PI 184526	Португалия	-	-	<i>T. turanicum</i> Jakubz.
PI 191599	Марокко, Рабат-Сале	-	-	<i>T. turanicum</i> Jakubz.
PI 192641	Марокко	-	-	<i>T. turanicum</i> Jakubz.
PI 192658	Марокко	-	-	<i>T. turanicum</i> Jakubz.
PI 254206	Иран	-	-	<i>T. turanicum</i> Jakubz.
PI 278350	Италия	-	-	<i>T. turanicum</i> Jakubz.
PI 290530	Венгрия, Пешт	-	-	<i>T. turanicum</i> Jakubz.
PI 306665	Франция, Эро	-	-	<i>T. turanicum</i> Jakubz.

Продолжение таблицы А

1	2	3	4	5
PI 352514	Азербайджан	-	-	<i>T. turanicum</i> Jakubz.
PI 362067	Румыния, Брашов	-	-	<i>T. turanicum</i> Jakubz.
PI 624429	Иран, Бахтаран	-	-	<i>T. turanicum</i> Jakubz.
PI 68287	Азербайджан	-	-	<i>T. turanicum</i> Jakubz.
PI 223171	Иордания	-	-	<i>T. polonicum</i> L.
PI 272564	Венгрия, Пешт	-	-	<i>T. polonicum</i> L.
PI 278647	Великобритания, Англия	-	-	<i>T. polonicum</i> L.
PI 286547	Эквадор	-	-	<i>T. polonicum</i> L.
PI 289606	Великобритания, Англия	-	-	<i>T. polonicum</i> L.
PI 290512	Португалия	-	-	<i>T. polonicum</i> L.
PI 330554	Великобритания, Англия	-	-	<i>T. polonicum</i> L.
PI 330555	Великобритания, Англия	-	-	<i>T. polonicum</i> L.
PI 352487	Германия, Саксония- Анхальт	-	-	<i>T. polonicum</i> L.
PI 352488	Италия	-	-	<i>T. polonicum</i> L.
PI 352489	Кипр	-	-	<i>T. polonicum</i> L.
PI 387479	Эфиопия	-	-	<i>T. polonicum</i> L.
PI 566593	США	-	-	<i>T. polonicum</i> L.
Citr 7665	Россия	-	-	<i>T. carthlicum</i> Nevski
PI 115816	Грузия	-	-	<i>T. carthlicum</i> Nevski
PI 283888	Иран	-	-	<i>T. carthlicum</i> Nevski
PI 341800	Россия, Дагестан	-	-	<i>T. carthlicum</i> Nevski
PI 499972	Грузия	-	-	<i>T. carthlicum</i> Nevski
PI 532501	Бывший СССР	-	-	<i>T. carthlicum</i> Nevski
PI 572849	Грузия	-	-	<i>T. carthlicum</i> Nevski
PI 573182	Турция, Карс	-	-	<i>T. carthlicum</i> Nevski
PI 585017	Грузия	-	-	<i>T. carthlicum</i> Nevski
PI 585018	Грузия	-	-	<i>T. carthlicum</i> Nevski
PI 94755	Грузия	-	-	<i>T. carthlicum</i> Nevski
Примечание – - нет данных, * входит в реестр селекционных достижений, рекомендуемых к использованию в РК				

ПРИЛОЖЕНИЕ Б

Таблица Б – Расположение SNP, ассоциированных с хозяйственно-ценными признаками твердой пшеницы, на хромосомах

Признак	SNP	Хромо сома	Позиция (сМ)	Регион	Белок
1	2	3	4	5	
Время колошения	IWB71175	1A	15,8	межгенный или некодирующий регион гена	
	IWB59768	1A	49,7	TRITD1Av1G126850	DnaJ-like protein
	IWB72966	1B	37,1	межгенный или некодирующий регион гена	
	IWB13774	1B	68,1	TRITD1Bv1G165280	Laminin subunit beta-1 G
	IWB54033	2A	46,2	межгенный или некодирующий регион гена	
	IWB50384	2A	208,7	TRITD2Av1G295120	Receptor homology region; transmembrane domain-and RING domain-containing protein 1
	IWB45998	2B	65,2	TRITD2Bv1G041790	DNA polymerase
	IWB851	4A	71,1	TRITD4Av1G194610	Plastid-lipid associated protein PAP / fibrillin family protein
	IWB25684	4A	136,7	TRITD4Av1G241760	ABC transporter family protein
	IWB47252	4A	167,5	TRITD4Av1G258730	cDNA clone:J023132J12; full insert sequence G
	IWB71656	4B	91,7	TRITD4Bv1G192090	Serine carboxypeptidase; putative
	IWA8588	5A	111	межгенный или некодирующий регион гена	
	IWA2743	5A	144,8	TRITD5Av1G204520	Potassium channel
	IWB57803	5B	96,8	TRITD5Bv1G180540	NBS-LRR-like resistance protein
	IWB8710	6B	67,1	межгенный или некодирующий регион гена	
	IWB72890	7A	136,4	межгенный или некодирующий регион гена	
IWB40924	7B	132	межгенный или некодирующий регион гена		
Время от колошения до созревания	IWB44629	2A	201,1	TRITD2Av1G289230	Beta-glucosidase; putative
	IWB9499	2B	41,9	TRITD2Bv1G022800	F-box domain containing protein; expressed
	IWB67595	3A	64,2	TRITD3Av1G069850	WD40 repeat-like protein
	IWB25684	4A	136,7	TRITD4Av1G241760	ABC transporter family protein
	IWB72931	4A	173,6	TRITD4Av1G261630	protein kinase family protein
				TRITD4Av1G261940	Mei2-like protein
	IWB60096	4B	87	межгенный или некодирующий регион гена	
	IWB29991	5B	148,6	TRITD5Bv1G220260	Cactin
	IWA2652	6B	71,9	TRITD6Bv1G074890	Chaperone protein dnaJ
	IWB70213	1A	70,8	TRITD1Av1G176080	ER-type Ca ²⁺ -ATPase 1 G
Высота растения				TRITD1Av1G176070	Microneme/rhoptry antigen G
	IWB20993	1B	162,5	TRITD1Bv1G009320	Cathepsin B-like cysteine protease G
	IWB11847	2A	24,7	межгенный или некодирующий регион гена	
	IWB11977	2A	148	межгенный или некодирующий регион гена	
	IWB7766	2B	161,5	TRITD2Bv1G243970	cytochrome P450; family 702; subfamily A; polypeptide 6 G
	IWB40358	4A	25,7	TRITD4Av1G013130	Protein phosphatase 2c; putative
	IWB65979	4A	133,2	TRITD4Av1G236570	O-methyltransferase family protein; expressed
	IWB7508	4B	32,7	межгенный или некодирующий регион гена	

Продолжение таблицы Б

1	2	3	4	5	
	IWA3827	5A	110,5	TRITD5Av1G179280	FAS-associated factor 2-B
	IWB31180	5A	134,5	TRITD5Av1G196630	receptor kinase 2
	IWB9844	6A	67,5	TRITD6Av1G185100	Pentatricopeptide repeat-containing protein
	IWB67341	6B	85,4	межгенный или некодирующий регион гена	
	IWB1055	6B	122,2	TRITD6Bv1G150490	suppressor of npr1-1 constitutive 4 G
	IWB34276	7B	130,3	TRITD7Bv1G198410	ATP-dependent zinc metalloprotease FTSH protein
	IWB57016	7B	208,2	TRITD7Bv1G231940	DUF789 family protein
Длина колоса	IWB72507	1A		TRITD1Av1G016450	Transmembrane protein; putative
	IWB31350	1A	53,3	TRITD1Av1G142900	Importin subunit beta-1
	IWB52277	1A	112,2	TRITD1Av1G216830	Rp1-like protein
	IWB50693	1B	101,8	TRITD1Bv1G195020	DUF1639 family protein
	IWA2526	2A	46,6	TRITD2Av1G019050	Kinase interacting (KIP1-like) family protein
	IWB65471	3A	18,9	межгенный или некодирующий регион гена	
	IWB25608	4B	120	TRITD4Bv1G205610	Cysteine protease
	IWB46117	5B	38,1	TRITD5Bv1G022070	Zinc finger protein LSD1
	IWB11477	5B	112,5	межгенный или некодирующий регион гена	
	IWB49000	6B	101,4	TRITD6Bv1G194050	THO complex subunit 5
	IWB23321	7A	7	TRITD7Av1G006420	Callose synthase-like protein
	IWA1438	7A	82,4	межгенный или некодирующий регион гена	
	IWA1437	7B	28,5	TRITD7Bv1G015340	2-oxoglutarate (2OG) and Fe(II)-dependent oxygenase superfamily protein
Количество продуктивных колосьев	IWB37862	2A	154,6	TRITD2Av1G261440	transmembrane protein; putative (DUF594)
	IWB37650	3A	72,2	межгенный или некодирующий регион гена	
	IWB10748	4A	0	TRITD4Av1G000580	Carotenoid cleavage dioxygenase
	IWB61904	5A	27,2	TRITD5Av1G010390	Udp-glucose 4; 6-dehydratase
	IWB75125	5B	165,7	межгенный или некодирующий регион гена	
	IWB57414	6A	11,2	TRITD6Av1G005610	Subtilisin-like protease
	IWB23735	6A	33,2	межгенный или некодирующий регион гена	
IWB8566	7B	65,5	межгенный или некодирующий регион гена		
Число зерен на колос	IWB61848	5B	142,6	TRITD5Bv1G213700	evolutionarily conserved C-terminal region 2
Масса 1000 зерен	IWB7965	1A	94,9	TRITD1Av1G197990	Protein kinase
	IWB9191	1A	146,8	межгенный или некодирующий регион гена	
	IWB48254	1B	87,1	TRITD1Bv1G182910	Protein FAR1-RELATED SEQUENCE 3
	IWB72975	2A	201,1	межгенный или некодирующий регион гена	
	IWB9352	2B	19,4	межгенный или некодирующий регион гена	
	IWB22135	2B	183,1	TRITD2Bv1G260830	Glutathione-regulated potassium-efflux system protein
	IWB34361	3A	20,9	TRITD3Av1G010640	C2 domain containing protein
	IWB8884	3B	2,8	межгенный или некодирующий регион гена	
	IWA6677	3B	84,7	межгенный или некодирующий регион гена	

Продолжение таблицы Б

1	2	3	4	5	
	IWB48069	3B	194	TRITD3Bv1G274170	Protein FAR1-RELATED SEQUENCE 3 TE
	IWA583	5A	159,5	TRITD5Av1G217720	5'-3' exoribonuclease; putative; expressed
	IWB44011	5A	199,6	TRITD5Av1G247920	Dirigent protein
	IWB33023	5B	129,7	TRITD5Bv1G204730	electron transporter; putative (Protein of unknown function; DUF547)
	IWB36247	5B	160,6	межгенный или некодирующий регион гена	
	IWA7563	6A	71,2	межгенный или некодирующий регион гена	
	IWB3130	6A	124	межгенный или некодирующий регион гена	
	IWB12220	6B	104	TRITD6Bv1G198820	alpha/beta-Hydrolases superfamily protein G
	IWB34274	7A	111,1	TRITD7Av1G095070	Dihydroflavonol-4-reductase
	IWB34640	7A	193,9	межгенный или некодирующий регион гена	
	IWB73892	7B	94,2	TRITD7Bv1G162460	UBX domain-containing protein; putative
	IWB10520	7B	190,9	TRITD7Bv1G229490	Leucine-rich repeat receptor-like protein kinase family protein

ПРИЛОЖЕНИЕ В

Таблица В – Распределение аллелей 29 сортов твердой пшеницы и 15 линий конкурсного сортоиспытания (КСИ) по полиморфным KASP-маркерам

Название сорта/линии	Аллели KASP-маркеров											
	<i>ipbb_td_103</i>	<i>ipbb_td_106</i>	<i>ipbb_td_107</i>	<i>ipbb_td_108</i>	<i>ipbb_td_109</i>	<i>ipbb_td_111</i>	<i>ipbb_td_115</i>	<i>ipbb_td_116</i>	<i>ipbb_td_117</i>	<i>ipbb_td_118</i>	<i>ipbb_td_119</i>	<i>ipbb_td_120</i>
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Алмаз	A	A	A	B	A	A	A	B	B	A	A	A
Алтайка	A	A	B	B	A	A	B	A	B	A	A	B
Алтайский янтарь	A	A	A	B	A	A	B	A	B	A	A	B
Алтын дала	A	A	A	B	A	A	B	B	B	A	A	A
Асангали 20	A	A	A	A	A	A	B	A	B	A	A	B
Гордеиформе 254	A	A	A	B	A	A	B	A	B	A	A	B
Черноколосая 20	A	A	A	B	A	A	B	A	B	A	A	A
Каргала 1409	A	A	A	B	A	A	B	A	B	A	A	B
Каргала 1411	A	A	A	A	A	B	A	B	B	A	A	B
Каргала 1514	A	A	B	B	A	A	A	B	B	A	A	B
Каргала 34	A	A	A	A	A	B	A	B	B	B	A	B
Каргала 66	B	A	B	B	A	A	A	B	B	A	A	A
Каргала 69	A	A	A	B	A	B	A	B	B	B	A	A
Каргала 70	B	A	A	A	A	B	A	B	B	B	A	B
Каргала 71	B	A	A	A	A	A	A	A	B	A	A	B
Каргала 9	A	A	B	A	A	B	A	B	B	A	B	B
Костанайская 12	B	A	A	A	A	B	A	A	B	A	A	A
Костанайская 52	A	A	A	B	A	A	A	B	B	A	A	A
Кустанайская 1	A	A	A	A	A	A	A	B	B	B	A	A
Назаровка	A	B	A	B	A	A	A	A	B	B	A	A
Нурлы	B	A	A	A	A	B	A	B	B	B	A	A
Омский рубин	A	A	A	B	A	B	A	A	B	A	A	A
Оренбургская 10	B	A	A	A	A	A	A	A	B	B	A	A
Саратовская 31	B	A	A	A	A	B	A	B	B	B	A	A
СИД 88	A	A	A	B	A	A	B	A	B	A	A	A
Харьковская 46	A	A	A	B	A	A	A	A	B	A	A	A
Харьковская 9	A	A	A	B	A	A	A	B	B	B	A	A
Харьковская 90	B	A	A	B	A	B	A	B	B	B	A	A
Целиноградская 75	A	A	A	B	A	A	A	A	B	A	A	B
Г 1764	B	A	A	A	A	B	A	A	B	A	A	A
Г 1846	B	A	B	B	A	A	A	B	B	A	A	A
Г 2246	B	A	A	B	A	A	B	B	B	A	A	A
Г 2267	B	A	A	B	A	A	A	A	B	A	A	A
Г 2345	B	A	A	B	A	A	A	B	A	A	A	A
Г 2363	A	A	A	A	A	A	A	B	B	B	A	A
Г 2409	B	A	A	B	A	A	A	A	B	A	A	A
Г 2580	A	B	A	B	A	B	A	A	B	A	A	A

Продолжение таблицы В

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Г 2589	В	А	А	В	А	В	А	А	В	А	А	А
Г 2601	А	А	А	В	А	А	А	А	В	А	А	А
Г 2607	А	А	А	А	А	А	А	В	В	В	А	А
Г 2611	В	А	А	В	А	А	А	А	В	А	А	А
Г 2638	А	А	А	В	А	А	В	А	В	А	А	А
Г 2640	В	А	А	В	А	В	А	В	В	В	А	А
Г 2654	А	А	А	В	А	А	А	В	В	В	А	А
AC Navigator	А	А	А	В	А	В	А	В	В	В	А	А
Alemanno	А	А	В	В	В	В	А	В	В	А	В	А
Brindur	А	А	А	В	А	В	А	В	В	А	А	А
Capeiti-8	А	А	А	В	В	В	А	В	В	А	А	А
Chiara	А	А	А	В	А	В	А	А	В	В	В	А
Claudio	А	А	А	В	А	А	А	В	В	В	В	А
Colosseo	А	А	А	В	А	А	А	В	В	В	В	А
Cosmodur	А	А	В	В	В	А	А	А	В	А	В	А
Granizo	А	А	А	В	А	А	А	В	В	А	А	А
Kyperounda	А	В	В	В	В	В	А	В	В	А	В	А
CLTR11390	А	А	А	В	А	В	А	В	В	А	А	А
PI 184526	А	А	В	В	А	А	А	А	В	А	А	А
PI 352514	А	А	А	В	А	В	А	В	В	А	А	А
PI 210845	А	А	В	В	А	В	А	В	В	А	А	А
PI 266846	А	А	В	В	А	В	А	В	В	А	А	А
PI 387479	А	А	В	В	А	В	А	А	В	А	А	А
PI 208911	А	А	А	В	А	В	А	В	В	А	А	А
PI 185723	А	А	В	В	А	В	В	В	В	А	А	А
PI 94755	А	В	А	В	А	В	А	А	В	В	А	А
PI 115816	А	В	В	В	А	В	В	А	А	В	А	В
PI 343446	А	В	В	А	В	В	В	А	А	А	А	А
Алле́ль А	48	59	50	15	60	35	52	29	3	45	58	52
Алле́ль В	17	6	15	50	5	60	13	36	62	20	7	13