

Казахский национальный университет имени аль-Фараби

УДК 631.52:633.11

На правах рукописи

АМАЛОВА АКЕРКЕ ЫКЛАСКЫЗЫ

**Идентификация локусов количественных признаков
компонентов урожайности и качества зерна мягкой пшеницы
на основе использования двуродительских картирующих популяций**

6D060700 – Биология

Диссертация на соискание степени
доктора философии (PhD)

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

Зарубежный научный консультант:
Simon Griffiths, PhD

Республика Казахстан
Алматы, 2023

СОДЕРЖАНИЕ

НОРМАТИВНЫЕ ССЫЛКИ	5
ОПРЕДЕЛЕНИЯ	6
ОБОЗНАЧЕНИЯ И СОКРАЩЕНИЯ	7
ВВЕДЕНИЕ	8
1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	13
1.1 Мягкая пшеница (<i>Triticum aestivum</i> L.) – одна из важнейших зерновых культур в мире	13
1.1.1 Ботаническое описание, разновидности и систематика пшеницы.	13
1.1.2 История происхождения генома мягкой пшеницы.....	16
1.1.3 Производство мягкой пшеницы в мире.....	18
1.1.4 Посевные площади и производство мягкой пшеницы в Казахстане.....	19
1.2 Компоненты урожайности мягкой пшеницы	22
1.3 Показатели качества зерна мягкой пшеницы	24
1.4 ДНК маркеры и их использование в генетике и селекции растений.....	29
1.5 Генетическое картирование локусов количественных признаков.	31
1.5.1 Типы двуродительских картирующих популяций.....	31
1.5.2 Методы картирования локусов количественных признаков.....	34
2 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	37
2.1 Материалы исследований.....	37
2.2 Методы исследований	38
2.2.1 Методика проведения полевых опытов.....	38
2.2.2 Методика определения показателей качества зерна.....	42
2.2.3 Молекулярно-генетические методы.....	42
2.2.4 Статистическая обработка в прикладных программах	43
3 РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ	44
3.1 Сравнительный анализ двух генетических карт двуродительских картирующих популяций мягкой пшеницы – Памяти Азиева × Paragon и Avalon × Cadenza	44
3.2. Оценка фенотипической изменчивости двух двуродительских картирующих популяций мягкой пшеницы, выращенных в условиях северного, центрального, южного и юго-восточного Казахстана.....	46
3.2.1 Фенологическая оценка двух двуродительских картирующих популяций	46
3.2.2 Анализ компонентов урожайности двух двуродительских картирующих популяций в условиях Казахстана	49
3.3 Изучение вариабельности показателей качества зерна двух картирующих популяций, выращенных в условиях северного, центрального, южного и юго-восточного Казахстана.....	64

3.4	Идентификация и картирование локусов количественных признаков (QTL) адаптивности, компонентов урожайности и качества зерна на основе использования двух двуродительских картирующих популяций яровой мягкой пшеницы.....	71
3.4.1	Идентификация и картирование QTL адаптивности, компонентов урожайности и качества зерна мягкой пшеницы на основе использования картирующей популяции Памяти Азиева × Paragon.....	71
3.4.1.1	Генетическое картирование QTL признаков адаптивности мягкой пшеницы на основе использования картирующей популяции Памяти Азиева × Paragon.....	72
3.4.1.2	Идентификация QTL компонентов урожайности с использованием картирующей популяции мягкой пшеницы Памяти Азиева × Paragon.....	75
3.4.1.3	Идентификация QTL показателей качества зерна мягкой пшеницы на основе использования картирующей популяции Памяти Азиева × Paragon.....	84
3.4.1.4	Плейотропный эффект QTL, связанных с урожайностью и качеством, идентифицированных на различных хромосомах мягкой пшеницы с использованием картирующей популяции Памяти Азиева × Paragon.....	89
3.4.2	Идентификация QTL адаптивности, компонентов урожайности и качества зерна на основе использования картирующей популяции мягкой пшеницы Avalon × Cadenza.....	92
3.4.2.1	Выявление и картирование QTL адаптивности мягкой пшеницы с использованием картирующей популяции Avalon × Cadenza....	92
3.4.2.2	Идентификация QTL для компонентов урожайности мягкой пшеницы с использованием картирующей популяции Avalon × Cadenza.....	94
3.4.2.3	Идентификация QTL показателей качества зерна мягкой пшеницы с использованием картирующей популяции Avalon × Cadenza.....	102
3.4.2.4	Анализ идентифицированных QTL, связанных с признаками адаптивности, урожайности и качества зерна на основе использования картирующей популяции мягкой пшеницы Avalon × Cadenza.....	107
3.4.3	Сравнительный анализ результатов генетического картирования двух картирующих популяций по показателям компонентов урожайности и качества зерна мягкой пшеницы.....	110
3.5	Создание KASP-маркеров для признаков адаптивности и компонентов урожайности мягкой пшеницы.....	113
3.5.1	Генотипирование отечественных образцов мягкой пшеницы с использованием KASP-маркеров для повышения продуктивности.....	115

3.5.2	Валидация значимости KASP-маркеров для повышения продуктивности отечественных образцов мягкой пшеницы.....	121
	ЗАКЛЮЧЕНИЕ	123
	СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ	125
	ПРИЛОЖЕНИЕ А	143
	ПРИЛОЖЕНИЕ Б	146
	ПРИЛОЖЕНИЕ В	147
	ПРИЛОЖЕНИЕ Г	150
	ПРИЛОЖЕНИЕ Д	151
	ПРИЛОЖЕНИЕ Е	152

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:

FRET (*Fluorescence resonance energy transfer*) – перенос энергии электронного возбуждения, происходящий между двумя флуорофорами (донорной (репортер) и акцепторной (гаситель) молекулы), когда они находятся на малом расстоянии (менее 10 нм), при этом энергия донора переносится на акцептор и наблюдается его излучение.

GGE (Генотип (G) + взаимодействие генотип-среда (GE)) – анализ формирования одним и тем же генотипом разных фенотипов в различных средах.

GWAS (*Genome Wide Association Study*) – метод полногеномного поиска ассоциаций, позволяющий выявить связь между геномными вариантами и фенотипическими проявлениями.

Аллель – различные формы одного и того же гена, расположенные в одинаковых участках (локусах) гомологичных хромосом.

Ген – участок молекулы ДНК, кодирующий синтез белка (-ов), детерминирующий (-ие) определенный признак.

Генотип – совокупность аллелей гена или группы генов, контролирующей какой-либо признак.

Лocus – местоположение определённого гена на генетической карте хромосомы.

Локусы количественных признаков (*Quantitative trait loci, QTL*) – это участок генома, отвечающий за тот или иной количественный признак.

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.

Продуктивность – это средняя урожайность с одного растения.

cM – (сантиморган) единица измерения генетической сцепленности между полиморфными фрагментами генома, которая определена как дистанция, на которой вероятность рекомбинации генов в мейозе составляет 1 %.

Сорт – это совокупность растений, созданная в результате селекционной работы и обладающая ценными биологическими и хозяйственными свойствами, передающимися по наследству.

Урожайность – это уровень урожая с определенной площади посева.

Фенотип – это 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

AMMI	– аддитивный анализ основных эффектов и мультипликативного взаимодействия (<i>additive main effects and multiplicative interaction</i>)
A×C	– дигиплоидная картирующая популяция Avalon × Cadenza
ANOVA	– дисперсионный анализ (<i>analysis of variances</i>)
CIM	– метод сложного интервального картирования (<i>composite interval mapping</i>)
GC	– содержание клейковины, % (<i>gluten content</i>)
GGE	– Генотип (G) + взаимодействие генотип-среда(GE)
GPC	– содержание белка в зерне, % (<i>grain protein content</i>)
GWAS	– метод полногеномного поиска ассоциаций (<i>Genome Wide Association Study</i>)
HD	– время колошения, дни (<i>heading date</i>)
KASP	– конкурентная аллель-специфическая полимеразная цепная реакция (<i>KBiosciences competitive allele specific PCR</i>)
KH	– твердозерность зерна, % (<i>kernel hardness</i>)
LOD	– десятичный логарифм шансов (<i>logarithm of odds</i>)
NKS	– количество зерен главного колоса, шт. (<i>number of kernels per spike</i>)
NPS	– количество продуктивных колосьев на растение, шт. (<i>number of productive spikes</i>)
PA×P	– рекомбинантно-инбредная картирующая популяция Памяти Азиева × Paragon
PH	– высота растения, см (<i>plant height</i>)
QTL	– локусы количественных признаков (<i>Quantitative Trait Loci</i>)
SED	– седиментация в 2-х % растворе уксусной кислоты, мл (<i>sedimentation value in acetic acid</i>)
SL	– длина главного колоса, см (<i>spike length</i>)
SMD	– период колошения от созревания, дни (<i>seed maturation date</i>)
SNP	– полиморфизм по единичному нуклеотиду (<i>Single Nucleotide Polymorphism</i>)
TKW	– масса 1000 зерен, г (<i>thousand kernel weight</i>)
TWL	– натура зерна, г/л (<i>grain test weight</i>)
Vit	– стекловидность зерна, % (<i>vitreousness</i>)
YM2	– урожайность зерна с 1 м ² , г/м ² (<i>kernels yield per m²</i>)
ДГЛ	– дигиплоидные линии (<i>doubled haploid lines, DHL</i>)
КазНИИЗиР	– Казахский научно-исследовательский институт земледелия и растениеводства
НПЦЗХ им. А.И. Бараева	– Научно-производственный центр зернового хозяйства им. А.И. Бараева
РИЛ	– рекомбинантно-инбредные линии (<i>recombinant inbred lines</i>)
сМ	– сантиморган
СХОС	– Сельско-хозяйственная опытная станция

ВВЕДЕНИЕ

Общая характеристика диссертационного исследования. Исследование посвящено идентификации локусов количественных признаков адаптивности, компонентов урожайности и качества зерна яровой мягкой пшеницы на основе использования двуродительских картирующих популяций.

Актуальность исследования. Мягкая пшеница (*Triticum aestivum* L.) является одним из самых богатых источников энергии и белков для населения мира. Увеличение производства мягкой пшеницы имеет важное значение для продовольственной безопасности в глобальном масштабе [1]. Пшеница занимает примерно 17 % площади мировых пахотных земель и составляет около 35 % основных продуктов питания во многих странах [2]. Казахстан является одним из крупнейших производителей зерна мягкой пшеницы в мире. Большая часть посевных площадей этой культуры находится в северных регионах страны. Однако, средняя урожайность пшеницы в Казахстане составляет всего 1,18 т/га [3], в то время как Продовольственная и сельскохозяйственная организация Объединенных Наций (ФАО) прогнозирует, что страна потенциально может увеличить урожайность до 3 т/га [4]. Успех возделывания и производства мягкой пшеницы во многом зависит от сортового генофонда, агротехники и селекционных программ, направленных на создание высокопродуктивных сортов. Прогресс в генетическом улучшении злаков за последнее столетие был основан, том числе, на использовании отдельных генов с относительно четкими эффектами на фенотип. Поскольку признаки урожайности и качества являются сложными, демонстрируют непрерывную изменчивость и контролируются многими генами (локусами), идентификация и картирование локусов количественных признаков (QTL, *quantitative traits loci*), создание новых информативных маркеров хозяйственно-ценных признаков имеют большое значение для селекционно-генетических программ. Использование различных типов картирующих популяций и информативных ДНК-маркеров, включая KASP-маркеров (конкурентная аллель-специфическая полимеразная цепная реакция, *KBiosciences competitive allele specific PCR*), может служить эффективным инструментом при создании новых высокопродуктивных и высококачественных сортов.

Объекты исследования: Две двуродительские картирующие популяции яровой мягкой пшеницы: 1) 101 дигаплоидные линии картирующей популяции Avalon × Cadenza, 2) 94 рекомбинантно-инбредных линий картирующей популяции Памяти Азиева × Paragon. Также для валидации KASP-маркеров использовано 95 сортов мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L., в том числе допущенных к использованию на территории Республики Казахстан.

Предмет исследования. Идентификация и картирование QTL, связанных с признаками адаптивности, компонентами урожайности и качества зерна мягкой пшеницы, на основе использования двух двуродительских картирующих популяций мягкой пшеницы.

Цель исследования. Идентифицировать и картировать локусы количественных признаков урожайности и качества зерна мягкой пшеницы на основе использования двуродительских картирующих популяций.

Задачи исследования:

1. Охарактеризовать генетические карты двух двуродительских картирующих популяций мягкой пшеницы, построенных с помощью использования ДНК маркеров.

2. Изучить фенотипическую изменчивость двух двуродительских картирующих популяций, выращенных в условиях северного, центрального, южного и юго-восточного Казахстана.

3. Изучить уровень вариабельности показателей качества зерна двух картирующих популяций, выращенных в условиях северного, центрального, южного и юго-восточного Казахстана.

4. Идентифицировать и картировать локусы количественных признаков, связанных с адаптивностью, компонентами урожайности и качества зерна мягкой пшеницы на основе использования двух двуродительских картирующих популяций.

5. Создать информативные KASP-маркеры для наиболее важных QTL, связанных с признаками адаптивности и компонентами урожайности мягкой пшеницы, для повышения эффективности селекции мягкой пшеницы для условий Казахстана.

Методы исследования. В работе использованы полевые эксперименты, биохимические, молекулярно-генетические и статистические методы. Полевые эксперименты проведены в рамках комплексных исследований в следующих организациях: Карагандинской СХОС им. А. Ф. Христенко (Караганда, Карагандинская область), Карабалыкская СХОС (Карабалык, Костанайская область), Казахский НИИ рисоводства им. И. Жахаева (Кызылорда, Кызылординская область), Научно-производственный центр зернового хозяйства им. А.И. Бараева (Шортанды, Акмолинская область), Северо-Казахстанской СХОС (Петропавловск, Северо-Казахстанская область) и КазНИИЗиР (Алматы, Алматинская область). Определение качества зерна осуществлялось согласно ГОСТ РК в лаборатории биохимии и качества зерна КазНИИЗиР. Молекулярно-генетические исследования проводились с использованием соответствующих методологий и материально-технической базы лаборатории молекулярной генетики Института биологии и биотехнологии растений (ИББР) КН МНВО РК. Для генотипирования образцов мягкой пшеницы были использованы методы выделения и очистки ДНК, полимеразной цепной реакции (ПЦР), современные методы ДНК-генотипирования. QTL картирование с использованием двуродительских картирующих популяций осуществлено с применением прикладной генетико-статистической программы *Windows QTL Cartographer v2.5* [5]. Для визуализации QTL на генетической карте использовались программы *Windows QTL Cartographer v2.5* и *MapChart v2.32* [6]. Для статистической обработки полученных данных использованы программы: *GenStat* [7] и *GraphPad* [8], *SSPS* [9], *Rstudio* [10]. В ходе выполнения

диссертационной работы проводилось активное сотрудничество с коллегами из John Innes Centre (г. Норвич, Великобритания). PhD-докторант прошла научную стажировку в John Innes Centre в лаборатории зарубежного научного консультанта по теме исследований в рамках программы докторантуры (2019 г.).

Научная новизна исследования заключается в 1) идентификации 89 предположительно новых QTL и подтверждении 71 ранее известных QTL, обнаруженных в других исследованиях, связанных с адаптивностью, урожайностью и качеством зерна мягкой пшеницы в условиях Казахстана, и 2) разработке и валидации 12 KASP-маркеров для выявления наиболее перспективных генотипов яровой мягкой пшеницы. Всего в работе было идентифицировано 864 QTL, ассоциированных с показателями адаптивности (время колошения, период от колошения до созревания, высота растения), урожайности (длина колоса, количество продуктивных колосьев, количество зерен на колос, масса 1000 зерен, урожайность на 1 м²) и качества зерна (натура, содержание белка в зерне, содержание клейковины, стекловидность, твердозерность, седиментация в уксусной кислоте). Из них 160 стабильные и 525 главные QTL, а 89 являлись предположительно новыми. Впервые идентификация QTL осуществлена на основе использования двуродительских картирующих популяций Памяти Азиева × Paragon и Avalon × Cadenza в 4 областях Казахстана.

Теоретическая значимость заключается в идентификации локусов количественных признаков, связанных с адаптивностью, урожайностью и качеством зерна мягкой пшеницы на основе использования бипарентального генетического картирования с привлечением рекомбинантно-инбредной и дигаплоидной популяции в условиях различных агроклиматических зон возделывания мягкой пшеницы.

Практическая значимость заключается в выделении 40 перспективных рекомбинантно-инбредных и 15 дигаплоидных линий из двух картирующих популяций, превосходящие сорта стандарты по ряду показателей урожайности и качества зерна. Данные линии включены в селекционный процесс в Карабалыкской СХОС, НЦПЗХ им. А.И. Бараева (Приложение Г, Д). Подтвержден предварительный набор из 12 KASP-маркеров, ассоциированных с отдельными показателями урожайности для использования на ранних этапах селекционного процесса.

Основные положения диссертации, выносимые на защиту:

1. Установлено, что две генетические карты двуродительских дигаплоидной (А×С, 3647 ДНК-маркеров) и рекомбинантно-инбредной (РА×Р, 4595 SNP-маркеров) картирующих популяций, имеют высокое разрешение для QTL-картирования по комплексу признаков адаптивности, урожайности и качества зерна.

2. Выделенные в результате анализа двух картирующих популяций мягкой пшеницы по группе признаков урожайности и качества зерна, были выделены 40 перспективных рекомбинантно-инбредных и 15 дигаплоидных линий, как

ценные генотипы для использования в селекционных программах по улучшению мягкой пшеницы в Казахстане.

3. Идентифицированные в результате QTL-анализа двух картирующих популяций 525 главных локусов количественных признаков, связанных с показателями адаптивности, урожайности и качества зерна, включая 160 стабильных QTL, представляют важную информацию для поиска генов, контролирующих сложные признаки.

4. 89 QTL, идентифицированных в двух картирующих популяциях, ассоциированных с показателями адаптивности, урожайности и качества зерна, являются предположительно новыми.

5. Создан набор KASP-маркеров, ассоциированных с признаками адаптивности и урожайности мягкой пшеницы. Подтверждена эффективность 12 KASP-маркеров, статистически достоверно ассоциированных с хозяйственно-ценными признаками, для идентификации ценных генотипов яровой мягкой пшеницы.

Связь с планом основных научных работ. Диссертационная работа выполнена в рамках проектов грантового финансирования МОН (ныне МНВО) РК AP08855387 «Сгруппированное ассоциативное картирование для поиска генов и использования для повышения урожайности, качества, и устойчивости к болезням мягкой пшеницы» (2020-2022 г.г.), AP14871383 «Разработка KASP-маркеров с целью создания конкурентоспособных сортов мягкой пшеницы, твердой пшеницы и ячменя в Казахстане» (2022-2024 г.г.), и проекта «Создание новых ДНК-маркеров засухоустойчивости яровой мягкой пшеницы, выращиваемой в условиях Северного Казахстана» в рамках научно-технической программы по линии МСХ РК BR06249219 «Селекция и семеноводство засухоустойчивых, продуктивных, высококачественных сортов яровой пшеницы на основе классических методов селекции и современных подходов биотехнологии для условий Северного Казахстана» (2018-2020 г.г.). Научный руководитель проектов к.б.н., профессор Е.К. Туруспеков.

Апробация работы. Результаты диссертационной работы доложены и опубликованы на международных научно-практических конференциях: международный конгресс «VII Съезд Вавиловского общества генетиков и селекционеров, посвященный 100-летию кафедры генетики СПбГУ, и ассоциированные симпозиумы» (Россия, 2019 г.), VI международной конференции PlantGen2021 (Россия, 2021 г.), международная научная конференция студентов и молодых ученых «Фараби Әлемі» (Казахстан, 2019, 2020, 2021 г.), международной конференции по ветеринарии, сельскому хозяйству и науке о жизни (Турция, 2022 г.), IV международном конгрессе по селекции растений (Турция, 2022 г.). Основные результаты диссертационной работы ежегодно заслушивались на научно-техническом совете факультета «Биология и биотехнология», на заседаниях кафедры «Биоразнообразие и биоресурсов» КазНУ им. аль-Фараби, на научных семинарах лаборатории молекулярной генетики, конференциях молодых ученых и на Ученом Совете РГП на ПХВ «Института биологии и биотехнологии растений». Результаты

диссертационной работы частично включены в отчеты о научно-исследовательской работе по проектам BR06249219, AP08855387 и AP14871383.

Публикации. Основное содержание диссертации опубликовано в 16 печатных работах, в том числе: 5 статей в международных рецензируемых журналах с импакт-фактором, индексируемых в Scopus и/или Web of Science; 3 статьи в изданиях, входящих в перечень научных изданий, рекомендованных Комитетом по обеспечению качества в сфере образования и науки (КОКСОН) МНВО РК; 1 патент (полезная модель), 7 тезисов в материалах международных и республиканских конференций, из которых 4 зарубежные.

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

Объем и структура диссертации. Диссертация изложена на 152 страницах и состоит из разделов, включающих обозначения и сокращения, введение, обзора литературы, материалы и методы, результаты и обсуждения, заключение, список использованных источников из 230 наименований из них 179 на английском языке. Диссертационная работа содержит 41 таблицу, 40 рисунков, 6 приложений.

1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Мягкая пшеница (*Triticum aestivum* L.) – одна из важнейших зерновых культур в мире

Мягкая пшеница (*Triticum aestivum* L.) – это однолетнее растение семейства Злаковых (Poaceae), одна из ведущих зерновых культур во многих странах мира. Зерно мягкой пшеницы используют для выпечки хлеба, производства кондитерских изделий, для приготовления комбикормов и других целей.

Пшеница играет важную роль в питании человека, обеспечивая 1/5 часть калорийности рациона человека и содержит больше белка, чем все виды мяса вместе взятые. Калорийность 100 г зерна мягкой пшеницы составляет 305 кКал. В 100 г зерна мягкой пшеницы содержится: 11,8 г – белков; 59,5 г – углеводов; 2,2 г – жиров; 10,8 г – клетчатки и 14,0 г – воды. Помимо вышеперечисленного в зерне мягкой пшеницы содержатся витамины, минеральные вещества и аминокислоты. В состав зерна входят 10 витаминов (на 100 г): витамин А (ретиноловый эквивалент) – 2 мг, витамин В1 (тиамин) – 0,44 мг; витамин В2 (рибофлавин) – 0,15 мг; витамин Е (токоферол) – 3 мг; витамин В4 (холин) – 90 мг; витамин В3 (РР) (ниацин) – 7,8 мг; витамин В5 (пантотеновая кислота) – 1,1 мг; витамин В6 (пиридоксин) – 0,5 мг; витамин В9 (фолиевая кислота) – 39 мкг; витамин Н (биотин) – 10,4 мкг [11]. Естественно, в зависимости от сорта пшеницы эти данные могут варьироваться.

Пшеница, являясь одной из самых важных сельскохозяйственных культур в мире, возделывается на пяти континентах, занимает больше посевных площадей по всему миру, чем любая другая культура [12].

Пшеница входит в «большую тройку» зерновых культур, ежегодно собирая более 600 млн тонн зерна. Ведущими производителями пшеницы являются Китай, Европейский союз, Индия и Россия. Прогнозируется, что к 2050 году население мира превысит девять миллиардов человек и это приведет к увеличению спроса на продукты питания [13]. Этот повышенный спрос усугубляется конкуренцией со стороны сельскохозяйственных культур, используемых для производства биотоплива, усилением нагрузки на сельскохозяйственные системы из-за изменения климата и изменения пищевых привычек [14].

Так как расширение посевных площадей для сельского хозяйства ограничено, поэтому чтобы удовлетворить растущий спрос, необходимо усилить селекционно-генетические программы, направленные на создание новых конкурентных сортов, повышение урожайности, качества, стрессоустойчивости, для увеличения производства сельскохозяйственных культур на существующих сельскохозяйственных угодьях.

1.1.1 Ботаническое описание, разновидности и систематика пшеницы

Пшеница относится к семейству Poaceae, к роду *Triticum* L., включающему различные дикорастущие и культурные виды [15-16]. Существует несколько классификаций рода *Triticum* L. [17-21].

Согласно классификации Гончарова и Кондратенко (2008), род *Triticum* L. подразделяется на пять секций, включающих около 27 видов. Все виды пшениц разделены по числу хромосом на четыре генетические группы [22].

– Секция *Monococcum* Dum. – диплоидные

1. *T. boeoticum* Boiss. – Пшеница беотийская, или Однозернянка дикая
2. *T. monococcum* L. – Пшеница однозернянка
3. *T. sinskajae* A.Filat. et Kurk. – Пшеница Синская
4. *T. urartu* Thumanjan ex Gandilyan – Пшеница Урарту

– Секция *Dicoccoides* Flaksb. – тетраплоидные

5. *T. aethiopicum* Jakubz. – Пшеница эфиопская
6. *T. carthlicum* Nevski – Пшеница карталинская
7. *T. dicoccoides* (Körn. ex Asch. & Graebn.) Schweinf. – Полба дикая
8. *T. dicoccum* Schrank – Двухзернянка, или полба, или эммер
9. *T. durum* Desf. – Пшеница твёрдая
10. *T. karamyshevii* Nevski – Пшеница Карамышева
11. *T. polonicum* L. – Пшеница польская
12. *T. turanicum* Jakubz. – Пшеница туранская
13. *T. turgidum* L. – Пшеница тучная, или Пшеница английская

– Секция *Triticum* – гексаплоидные

14. *T. aestivum* L. – Пшеница мягкая
15. *T. dimococcum* Schieman et Staudt
16. *T. compactum* Host – Пшеница плотноколосая
17. *T. macha* Dekapr. & Menabde – Пшеница маха
18. *T. spelta* L. – Пшеница спельта
19. *T. sphaerococcum* Percival – Пшеница шарозёрная
20. *T. vavilovii* (Thum.) Jakubz. – Пшеница Вавилова

– Секция *Timopheevii* A.Filat. & Dorof. (тимофеева) – тетраплоидные и гексаплоидные

21. *T. araraticum* Jakubz. – Пшеница араратская
22. *T. timopheevii* Zhuk. – Пшеница Тимофеева
23. *T. zhukovskyi* Menabde et Erizjan – Пшеница Жуковского

– Секция *Compositum* N. Gontsch. (копозитум) – тетра-, гекса-, октаплоидные

24. *T. borisii* Zhebrak – Пшеница Борисова
25. *T. erebuni* Gandil – Пшеница Эребуни
26. *T. flaksbergeri* Navr. – Пшеница Фляксбергера
27. *T. kiharae* Dorof. & Migush. – Пшеница Кихара

Среди этих видов наиболее распространёнными и возделываемыми являются мягкая (*T. aestivum*) и твёрдая (*T. durum*) пшеница. Для успешного возделывания сортов этих важных зерновых культур и получения хорошего

урожая важны их экологическая пластичность, устойчивость к низким и высоким температурам, к избытку и недостатку влаги, а также к разным болезням и вредителям [23].

Мягкая пшеница представлена яровыми, озимыми, факультативными (двуручками) и переходными формами. Она представляет собой однолетнее, травянистое растение высотой от 30 до 150 см. Корневая система – мочковатая, придаточные корни отходят от подземных стеблевых узлов. Стебель – цилиндрическая соломина с узлами и обычно полыми 5-8 междоузлиями. Окраска соломины при созревании может изменяться от белой до фиолетовой. На стеблевых узлах расположены очередные, сидячие листья, состоящие из листового влагалища и листовой пластинки. Листовая пластинка линейная, с параллельными рядами жилок. Соцветие – сложный колос, длиной от 3 до 15 см. Колос состоит из одиночных колосков. Колоски длиной 10-17 мм, одиночные, сидячие, на оси расположены двумя правильными рядами. Нижняя цветковая чешуя выпуклая, с остью или без ости. Колос у мягких пшениц шире и короче, чем у твёрдых пшениц. Также пшеницы отличаются наличием остей (остистая) или их отсутствием (безостая). У мягких пшениц остей или вовсе не бывает, или они сравнительно не длинные (не превышают длины колоса) [24].

Пшеница – преимущественно самоопыляемое растение. Цветение у большинства видов закрытое, открытое цветение характерно только для группы диплоидных пшениц. Плод пшеницы – голая или плёнчатая зерновка с хорошо заметной продольной бороздкой, находящаяся в колосе, прикрытая цветковыми чешуями. Цвет зерновки варьируется от белого до красно-бурого [25].

Сорта мягкой пшеницы различаются не только по морфологическим признакам, в том числе связанными с разновидностями, но, главным образом, по биологическим и производственным особенностям. К примеру, в США пшеницу разделяют на 6 классов в зависимости от целевого использования зерна. Например, для хлебопекарных целей, чтобы получить пористый хлеб в хорошем объеме, наиболее подходящими являются твердозерная краснозерная яровая (*Hard Red Spring*) и озимая (*Hard Red Winter*) пшеницы. Для кондитерских целей, для выпечки крекеров, кределей или нежного бисквита, больше подойдут мягкозерная краснозерная озимая (*Soft Red Winter*) или мягкозерная белозерная озимая (*Soft White Winter*) пшеницы. Появился еще один класс пшеницы – твердозерная белозерная (*Hard White*) пшеница, которая по своим хлебопекарным качествам близка к краснозерной пшенице, но хлеб из нее имеет более мягкий и сладкий вкус, ее используют для изготовления лапши быстрого приготовления и дрожжевого хлеба [26].

Различают несколько разновидностей мягкой пшеницы, описанных в таблице 1. Разновидности мягкой пшеницы различаются между собой рядом морфологических признаков, в основном особенностями строения колоса и окраски зерновки: 1) наличием остей; 2) опушением колосковой чешуи; 3) окраской колоса; 4) окраской остей; 5) окраской зерна [27].

Таблица 1 – Признаки разновидностей мягкой пшеницы [27 с. 101]

Разновидность	Остистость	Опушенность колосковых чешуй	Окраска		
			колоса	остей	зерна
<i>albidum</i> Alef.	Безостый	Неопушенные	Белая	-	Белое
<i>lutescens</i> Alef.	Безостый	Неопушенные	Белая	-	Красное
<i>milturum</i> Alef.	Безостый	Неопушенные	Красная	-	Красное
<i>alborubrum</i> Koern.	Безостый	Неопушенные	Красная	-	Белое
<i>erytrospermum</i> Koern.	Остистый	Неопушенные	Белая	Белая	Красное
<i>graecum</i> Koern.	Остистый	Неопушенные	Белая	Белая	Белое
<i>ferrugineum</i> Alef.	Остистый	Неопушенные	Красная	Красная	Красное
<i>erythroleucon</i> Koern.	Остистый	Неопушенные	Красная	Красная	Белое
<i>nigriaristatum</i>	Остистый	Неопушенные	Белая	Черная	Красное
<i>caesiu</i> Alef.	Остистый	Неопушенные	Серая	Красная	Красное
<i>pyrothrix</i> Alef.	Безостый	Опушенные	Красная	-	Красное
<i>velutinum</i> Schubl.	Безостый	Опушенные	Белая	-	Красное
<i>hostianum</i> Clem.	Остистый	Опушенные	Красная	Белая	Красное
<i>barbarossa</i> Alef.	Остистый	Опушенные	Красная	Красная	Красное

Большая часть возделываемых сортов мягкой пшеницы на территориях стран бывшего СССР относится к разновидностям *albidum*, *erytrospermum*, *ferrugineum*, *lutescens*, *milturum* [28,29].

1.1.2 История происхождения генома мягкой пшеницы

В результате своей эволюционной истории современная пшеница является аллополиплоидом, возникшим в результате гибридизации хромосом разных видов трибы пшеницевых (*Triticeae*) [30]. Внутри трибы *Triticeae* рода *Triticum* филогенетически близки два рода *Aegilops* и *Secale*, составляющие вместе с ним подтрибу *Fruментасеае* Dum [31]. Возникают множество споров касательно филогенетических связей между родами *Aegilops* и *Triticum*, но согласно классификации Линнея, род *Aegilops* был отнесен к самостоятельному роду [32].

В исследованиях А. Bozzini и других исследователей показано, что род *Triticum* филогенетически ближе к роду *Secale*, чем роду *Aegilops* [33]. В настоящее время для рода *Aegilops* большинством исследователей используется классификация, предложенная Н. Kihara, М. Tanaka [34]. Около 400 000 лет назад в результате гибридизации *T. urartu* (AA) и *Aegilops squarosa* (BB) появился тетраплоидный дикий эммер *T. turgidum* ssp. *dicoccoides* (AABB) [35].

На Ближнем Востоке примерно 10 000 лет назад произошла domestикация *T. turgidum* ssp. *dicoccoides* (AABB) [36]. В последующем, в результате селекции и закрепления мутаций, ответственных за потерю пленчатого покрытия зерна, появились голозерные формы данного вида, что благоприятствовало появлению современной твердой пшеницы *T. durum* (AABB) [37].

Второй тип гибридизации между полбами (AABB) и *Ae. tauschii* (DD) дал начало гексаплоидной пшенице *T. aestivum* (AABBDD). Эволюция современных пшениц представлена на рисунке 1, где также показаны примеры колоса и зерна [38].

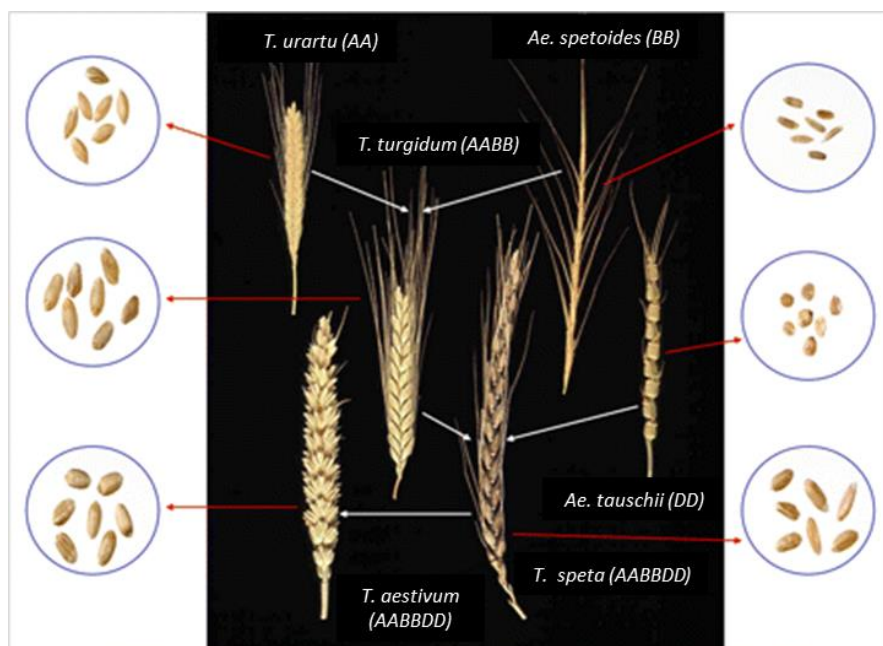


Рисунок 1 – Схема эволюции происхождения современных пшениц [38 с. 1540]

Гексаплоидные пшеницы (мягкая пшеница – один из видов гексаплоидной пшеницы), по сравнению с тетраплоидными пшеницами, эволюционно являются более молодыми. Следы мягкой пшеницы, обнаруженные археологами на территории Турции, Ирана, Ирака и острова Крит, датируются 5 – 6 тысячелетием до н.э. Эти находки доказывают, что ее родина – Передняя Азия, Ближний и Средний Восток [39].

Твердая (тетраплоидная) и мягкая (гексаплоидная) пшеницы имеют общие геномы А и В и долгую эволюционную историю, пути которых разошлись только ~ 8000–10.000 лет назад. Присутствие генома D в мягкой пшенице, помимо дополнительных копий генов, также определяет новые и сложные взаимодействия между тремя геномами [40]. Три генома гексаплоидной пшеницы (А, В и D) *T. aestivum* называются гомеологичными геномами, каждый из которых содержит по семь хромосом, и имеют сходство последовательностей на 96-98 % в кодирующих регионах. Размер генома мягкой пшеницы оценивается в ~ 17 Гб [41].

Секвенирование генома мягкой пшеницы долгое время считалось непреодолимой задачей. Именно необходимость повышения урожайности пшеницы стала главной целью и предпосылкой к секвенированию генома. Международный консорциум по секвенированию генома пшеницы (IWGSC), созданный в 2005 году, состоит из представителей основных стран-производителей пшеницы, специалистов по растениям, а также государственных и частных селекционеров. Данный консорциум начал работу по секвенированию генома эталонного гексаплоидного сорта мягкой пшеницы Chinese Spring, где за секвенирование каждой хромосомы отвечала отдельная группа исследователей.

К примеру, ученые из Института цитологии и генетики СО РАН (Россия, Новосибирск), присоединившийся к консорциуму в 2007 году, занимались секвенированием хромосомы 5В [42].

Первый этап по секвенированию генома был начат в июле 2014 года с публикации черновика последовательности генома на основе хромосомы 3В в журнале Science [43]. Построение физических карт по всем хромосомам были завершены к концу 2015 года. В июне 2016 года перед публикацией была доступна полная сборка генома. Впоследствии вся сборка генома была интегрирована с физическими картами и другими ресурсами последовательностей, которая была доступна перед публикацией в январе 2017 году [44].

В настоящее время работа многих исследователей сосредоточена на предоставлении высококачественной эталонной последовательности генома, которая привязана к генетическим картам, объединяет различные ресурсы данных, обеспечивает автоматическую и ручную аннотацию генов, геномных признаков и напрямую связывает геномные данные с хозяйственно-ценными признаками, что позволит в будущем, основываясь на данных работах создать более высокопродуктивные сорта, которые будут устойчивы к засухе и болезням [45].

1.1.3 Производство мягкой пшеницы в мире

По данным USDA производство пшеницы в мире в 2020-2021 г.г. снизилось по сравнению 2019-2020 г.г. Такое снижение было связано с Аргентиной и Бразилией, где наблюдался дефицит осадков, что, как следствие, привело к низкой урожайности. Но несмотря на это, мировое производство пшеницы в 2020-2021 годах составило 776,3 млн т. По прогнозам USDA, по производству пшеницы в 2021-2022 годах ожидается на уровне 778,8 млн т, что на 2 млн т больше, чем в предыдущем году [3].

Согласно данным USDA, лидерами по производству пшеницы являются Китай (134,3 млн т), Европейский Союз (126,7 млн т), Индия (107,6 млн т) и замыкает группу лидеров Россия (85,4 млн т), на эти страны приходится 58 % мирового производства [3].

Китай занимает первое место в рейтинге благодаря значительным площадям. В целом, площадь, засеянная пшеницей в 2020-2021 году, оценивалась в 23,3 млн га, что близко к почти среднему уровню данных 2019-2020 г.г. Производство пшеницы в 2020-2021 годах в Китае составило 134,3 млн т, что также относительно схоже с данными полевого сезона 2019-2020 г.г. по среднему уровню производства (рисунок 2).

Европейский союз занимает второе место, где производство пшеницы составило 126,69 млн т (2020-2021 г.г.), при сравнении с показателями в 2019-2020 г.г. урожайность снизилась на 0,19 т/га.

Также к странам-лидерам по производству пшеницы относятся США, Канада, Австралия, Украина, Пакистан, Турция, Аргентина, Иран и Казахстан (рисунок 2).

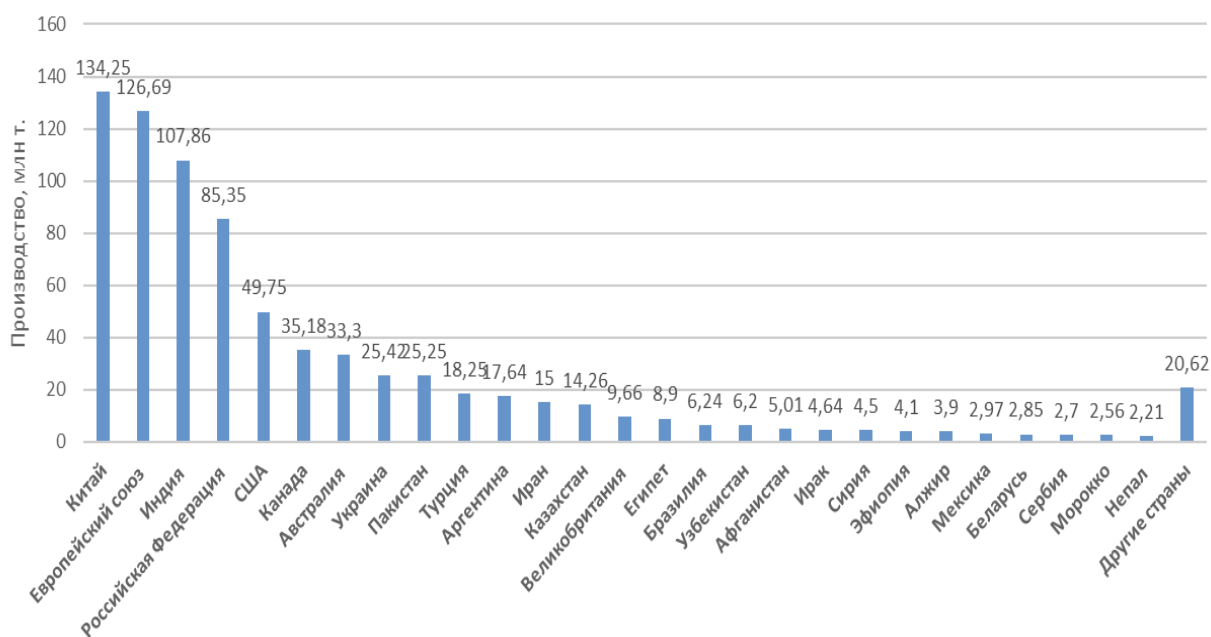


Рисунок 2 – Мировое производство пшеницы в разрезе основных стран-производителей в 2020-2021 г.г. [3]

Среди африканских стран самые большие площади, отведенные под производство пшеницы, с общим объемом производства более 1 млн т в год имеют Эфиопия, Алжир, Египет, Марокко и Южно-Африканская Республика.

В пятерку основных экспортеров зерна пшеницы в 2020-2021 г.г. вошли Россия – 39,5 млн т; Европейский Союз – 27,5 млн т; Канада и США – по 27,0 млн т; Австралия – 19,5 млн т. При этом за последний год Австралия увеличила экспорт пшеницы на 93 %. Также список экспортеров пополнила Индия, которая в 2020-2021 г.г. практически в 4 раза нарастила объем торговли пшеницей. Бразилия увеличила поставки зерна на внешний рынок более, чем в 2 раза.

Пятерку стран импортеров пшеницы в 2020-2021 г.г. составили: Египет – 13,0 млн т; Индонезия – 10,5 млн т; Китай – 10,5 млн т; Турция – 8,2 млн т; Филиппины – 6,8 млн т. В 2020-2021 г.г. ощутимо сократился импорт пшеницы в такие страны, как Турция – на 24 %, Австралия – на 78 % и Саудовская Аравия – на 18 %, соответственно [3].

Согласно прогнозу, объем производства пшеницы в мире на 2022 год составит 777 млн т, что связано с улучшением прогноза на урожай в Австралии. Но в связи с последствиями событий в Украине в апреле 2022 года могут быть скорректированы показатели по производству пшеницы в мире [46].

1.1.4 Посевные площади и производство мягкой пшеницы в Казахстане

Казахстан расположен в сердце Евразийского континента, входит в девятку крупнейших стран мира и демонстрирует стабильный экономический рост. В настоящее время Казахстан входит в первую десятку мировых производителей пшеницы, при этом большая часть посевных площадей (около 17,5 млн га в 2020 г.) приходится на неорошаемую яровую мягкую пшеницу [46].

По оценкам Продовольственной и сельскохозяйственной организации Объединенных Наций (ФАО), к 2030 году совокупное производство пшеницы в Казахстане, Украине и России должно составить 25–30 % мирового экспорта пшеницы. До настоящего времени Казахстан, Украина и Россия обеспечивали 21 % мирового экспорта пшеницы, в частности Казахстан (4 %), Украина (6 %) и Россия (11 %). Среди этих стран на Казахстан приходится примерно 15 % производства пшеницы [46].

Посевные площади под пшеницей в Казахстане менялись с течением времени: пиковое значение в 19,6 млн га в конце 1960-х годов снизилось до 8,7 млн га к 1999 году и почти восстановились до 17,5 млн га к 2020 году (рисунок 3).

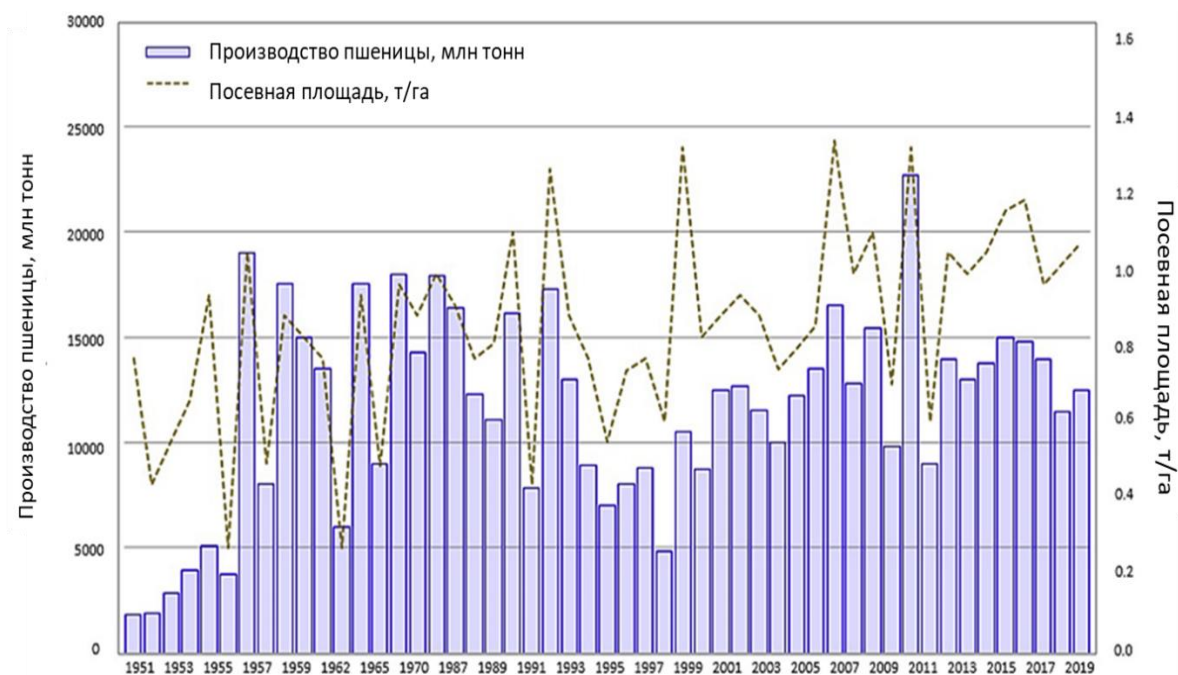


Рисунок 3 – Производство и посевные площади пшеницы в Республике Казахстан в 1951-2019 годы [47]

По мнению аналитиков «АПК-Информ», основной причиной сокращения производства зерновых в 2021 году является их низкая средняя урожайность, которая формировалась в достаточно сложных агроклиматических условиях года. Средняя урожайность для зерновых и зернобобовых в целом оценивается в 2021 г. на уровне 10,4 ц/га, что на 19 % ниже показателя предыдущего сезона. В т.ч. урожайность пшеницы снизилась на 21 %, составив 9,3 ц/га [48].

Как показано на рисунке 4, на 3 северные области Казахстана (Акмолинская, Костанайская, Северо-Казахстанская области) в совокупности приходится около 80 % посевных площадей и 85–90 % собираемого урожая пшеницы [3].

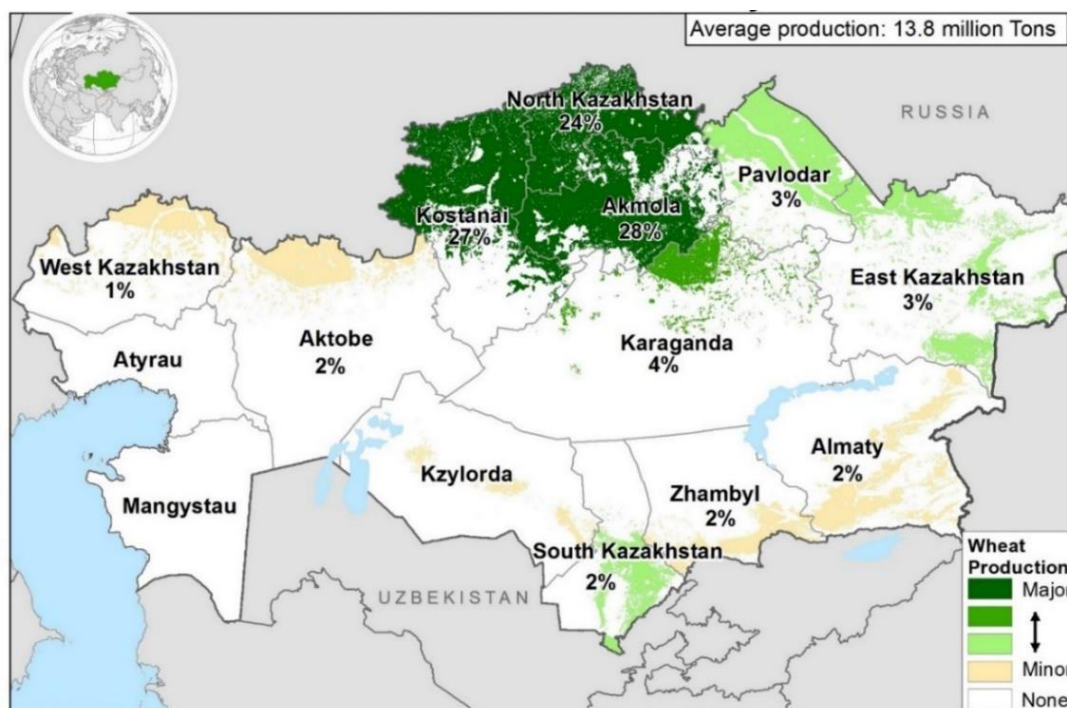


Рисунок 4 – Карта Казахстана с информацией по производству пшеницы в разрезе регионов [3]

Согласно данным Бюро национальной статистики Агентства по стратегическому планированию и реформам РК, валовой сбор зерновых и зернобобовых культур в стране в 2021 г. оценивается в 14,9 млн т, что является минимальным показателем, начиная с 2012 г., и на 18 % уступает уровню предыдущего сезона [48]. Согласно данным за 2022 г. при средней урожайности зерновых культур 13,0 ц/га было произведено 20,1 млн т зерна. При этом, в 2021 году при средней урожайности 9,8 ц/га было намолочено 14,9 млн т, меньше на 25,9 % по сравнению с показателями 2022 года. Наиболее критичным для формирования урожая 2021 года стало снижение урожайности зерновых в Акмолинской на 25 %, Костанайской на 30 % и Северо-Казахстанской на 20 % областях по сравнению с показателями 2020 года. Также наибольшее снижение урожайности в 2021 году было отмечено для Актюбинской области на 48 %, а наиболее стабильным показатель оказался в Алматинской области, где средняя урожайность зерновых в текущем сезоне не изменилась относительно прошлогоднего уровня. Стоит также отметить, что в Восточно-Казахстанской и Павлодарской областях было зафиксировано повышение урожайности на 27 % и на 37 %, соответственно, по сравнению с предыдущим сезоном, что несколько компенсировало общее снижение среднего показателя по стране [49].

В то же время экспорт пшеницы из Казахстана в 2021-2022 г.г. оценивается на уровне 6 млн т, что на 4 % превышает показатель предыдущего сезона. Это обусловлено, с одной стороны, ожидаемым сокращением внутреннего потребления зерна до 7,9 млн т – на 11 % к показателю предыдущего сезона, а с другой стороны – прогнозируемым приростом импорта пшеницы до 700 тыс. т [49].

Таким образом, яровая мягкая пшеница доминирует в общем объеме производства пшеницы в Казахстане, на ее долю приходится 15,5 млн т, в то время как твердая пшеница составляет примерно 8,5 % от общего объема производства пшеницы в Казахстане - почти 1,4 млн т. Некоторое количество озимой пшеницы выращивается на юге страны, но составляет незначительную долю от общего объема производства пшеницы в Казахстане, около 0,3 млн т зерна [49].

1.2 Компоненты урожайности мягкой пшеницы

Наиболее важным агрономическим признакам относят такие показатели как высота растения, индекс урожая, биомасса, количество продуктивных колосьев, длина колоса, количество зерен в колосе, вес тысячи зерен, вес с колоса и растения, урожайность на м²; а физиологические признаки – это такие как содержание хлорофилла, скорость фотосинтеза, способствующие повышению урожайности зерна пшеницы [50-53]. Внедрение высокоурожайных генотипов пшеницы с улучшенными выше перечисленными агрономическими и физиологическими характеристиками приведут к повышению урожайности [54]. К примеру, в Мексике высокая урожайность зерна была связана с коротким периодом колошения и более прохладной и низкой температурой воздуха во время налива зерна [55]. Точно также значительное увеличение урожайности в Китае связано с увеличением количества зерна в колосе, массой 1000 зерен и высотой растения [56].

Селекционная работа в Казахстане была начата более 100 лет назад. В начале прошлого века были открыты и основаны порядка 30 селекционно-опытных станций (СХОС) дополнительно расширена была сеть селекционных НИИ, СХОС и общее количество их по растениеводству достигало 100, среди них до сих пор работают КазНИИЗиР, Карабалыкская СХОС, Актюбинская СХОС, Павлодарский научно-исследовательский институт сельского хозяйства, Карагандинский научно-исследовательский институт растениеводства и селекции, НПЗЦХ им А.И. Бараева, Красноводопадская СХОС и многие другие научные организации. Эти организации являются основными учреждениями-оригинаторами сортов мягкой и твердой пшеницы и других зерновых культур, рекомендованных для различных зерносеющих регионов страны [57]. К примеру, в КазНИИЗиР в результате селекционно-генетической работы было создан целый ряд сортов яровой и озимой пшеницы, многие из которых допущены к использованию в производстве для различных зон их возделывания. Так, в настоящее время в РК допущено к использованию в производстве 18 сортов яровой мягкой пшеницы (Алем, Алмакен, Арай, Женис, Казахстанская раннеспелая, Казахстанская 10, Казахстанская 15, Казахстанская 17, Казахстанская 19, Казахстанская 25, Лютесценс 32, Лютесценс 90, Мирас, Надежда, Оскемен, Самгау, Степная 50 и Табыс 60) селекции КазНИИЗиР. Среди них 7 сортов возделываются в южных и юго-восточных, а остальные в северных, центральных и восточных областях страны. Четыре сорта (Ильинская, СКЭНТ-3, Лютесценс 70 и Икар) яровой мягкой пшеницы созданы путем совместной

работы КазНИИЗиР и НИИСХ Северного Зауралья (Россия), которые, как и сорт Казахстанская 10, допущены к использованию в производстве Российской Федерации [58]. Такие селекционно-генетической работы по созданию новых сортов были проведены и в других научных организациях как Карабалыкская СХОС, Актюбинская СХОС, Павлодарский научно-исследовательский институт сельского хозяйства, Карагандинский научно-исследовательский институт растениеводства и селекции, НПЗЦХ им А.И. Бараева, Красноводопадская СХОС и др., созданные сорта и гибриды данных организаций включены в государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию на территории Республики Казахстан.

Территория Казахстана характеризуется разнообразием природно-климатических зон и крайней нестабильностью метеорологических условий. При этом большая часть сельскохозяйственных угодий Казахстана находится в зоне рискованного земледелия, с низким количеством годовых осадков 150-320 мм [59]. В Казахстане основные сроки посева яровой пшеницы приходятся на апрель-май месяцы. Норма высева влияет на урожайность яровой мягкой пшеницы. Учитывая почвенно-климатические условия Казахстана, специалисты считают оптимальными нормы высева для северных регионов – 2,8 – 3,5 млн/га всхожих зерен, для центральных регионов – 2,5 – 3,0 млн/га всхожих зерен, для юга – 2,2 – 2,6 млн/га всхожих зерен. Для яровой мягкой пшеницы благоприятны незасоленные, слабокислые, черноземные, каштановые и дерново-подзолистые почвы. Крайне важен химический и механический состав почвы, поскольку существует некая биологическая особенность яровой мягкой пшеницы – слабая корневая система, не позволяющая ей полноценно усваивать полезные элементы грунта. Климат северного региона Казахстана вполне более благоприятен для возделывания яровой мягкой пшеницы [60].

Северный Казахстан один из наиболее экономически важных регионов агропромышленного комплекса Республики. Здесь сосредоточено основное товарное производство зерна яровой мягкой пшеницы [61]. Организация селекционных работ в Северном Казахстане начата в 1936 году с образованием Шортандинской опытной станции селекционером В.П. Кузьминым. Наряду с Шортандинской СХОС в 1936-1937 годы были также созданы Карабалыкская СХОС в Костанайской области и Карагандинская СХОС им. А.Ф. Христенко в Карагандинской области. Под руководством академика В.П.Кузьмина созданы сорта яровой мягкой пшеницы Акмолинка 1, Акмолинка 5, Снегурка, Шортандинка, Целиноградка, Пиротрикс 28, Целинная 21. В результате изучения местных форм пшениц и сортов был определен западно-сибирский экологический тип (экотип) для северного региона. Этот экотип пшеницы, установленный Н.Л. Удольской, отличается продолжительным периодом кущения и выхода в трубку, раскидистой и полураскидистой формой куста, мощной корневой системой, тёмно-зеленой окраской и опушением листьев. Переждав неблагоприятные условия весны и начала лета, такие сорта успешно развиваются в более позднее время, когда фаза колошения приурочивается к максимуму летних осадков в середине лета [62].

В.К. Мовчан успешно применил метод скрещивания озимых сортов с яровыми, апробированный впервые в Северном Казахстане академиком В.П. Кузьминым при создании сортов яровой мягкой пшеницы Астана и Акмола 2. Озимые сорта пшеницы были трансформированы в яровые, а затем использованы в качестве материнских форм при скрещивании. Данные сорта являются сортами-стандартами северного Казахстана и различаются по спелости – Астана (среднеранний), Акмола 2 (среднеспелый) и Целинная юбилейная (среднепоздний), сочетают в себе высокую урожайность и устойчивость к засухе, полеганию и болезням, а также обладают высокими мукомольными и хлебопекарными качествами [62 с. 210].

Для условий сухостепной зоны Западного Казахстана селекционерами выделяются следующие особенности для сортов яровой мягкой пшеницы: сорта должны быть среднеспелыми; иметь мощную, хорошо развитую первичную и вторичную корневую систему; невысокий, устойчивый к полеганию стебель; сравнительно небольшую, умеренно развитую надземную массу с высокой эффективностью фотосинтетической активности; остистые сорта должны обладать грубыми остями; продуктивная кустистость может колебаться от 1 до 3 стеблей [63].

В засуху сорта должны формировать урожай 8-10 ц/га, в благоприятные периоды – 20-25 ц/га. С увеличением аридизации климата сухостепной зоны Западного Казахстана вклад селекции в прирост урожайности яровой пшеницы возрастает по сравнению с первыми сортами, районированными на западе Казахстана в 1950-1960 годах: мягкой пшеницы – Сарроза, Саруба, Саратовская 210, Саратовская 29, были созданы также новые сорта Актюбинской СХОС как Актюбе 39, Степная 2, Степная 50, Степная 60, Степная 100, которые в засушливые годы имели наиболее высокую урожайность [64].

Наиболее возделываемыми сортами яровой мягкой пшеницы в Казахстане являются следующие сорта отечественной и иностранной селекции: Астана, Акмола 2, Шортандинская 95 улучшенная, Карабалыкская 90, Омская 18, Омская 28, Омская 30, Омская 35, Омская 36, Омская 38, Казахстанская раннеспелая, Карагандинская 22, Лютесценс 32, Любава, Памяти Азиева, Степная 60, Саратовская 32 [65]. В настоящее время государственный реестр селекционных достижений, допущенных на территории РК, насчитывает 120 сортов яровой и 60 озимой мягкой пшеницы [66].

1.3 Показатели качества зерна мягкой пшеницы

В мире казахстанская пшеница известна высоким качеством зерна, в частности высоким содержанием белка (протеин), однако в селекции имеются проблемы по сочетанию высокого белка с другими показателями качества и урожайности. В селекции пшеницы список показателей качества, изменяется в зависимости от определяемых целей, задач и конечного типа использования зерна [67, с. 35].

В разных странах существуют разные нормы и системы стандартизации качества сырья. При этом существуют широко используемые международные

классификации. С точки зрения качества важны условно разделяемые технологические свойства (цвет, влажность, вкус, зараженность вредными организмами, запах, чистота), мукомольные свойства (удельный вес, стекловидность, типичный состав, масса 1000 зерен, выравненность, натура, зольность), хлебопекарные свойства (состав муки, содержание и качество клейковины, физические показатели теста, автолитическая активность, газообразовательная способность).

В селекции перечень показателей качества, подвергают отбору в процессе селекции, который определяется целями и задачами конкретных селекционных программ и различаются в зависимости от вкусов и традиций различных стран [68]. Примеры показателей оценки качества зерна в разных странах указаны в таблице 2.

Таблица 2 – Показатели, используемые для оценки качества зерна новых линий/сортов в США, Европе, Казахстане [67, с. 36]

Показатели качества		
США	Европа	Казахстан
Содержание белка	Содержание белка	Содержание белка
Твердозерность	Высокомолекулярные	Стекловидность
SDS Седиментация	субъединцы глютеина	Седиментация в 2-х %
Выход муки	Седиментация Зелени	растворе уксусной
Содержание белка в муке	Эластичность клейковины	кислоты
Сила муки (альвеограф)	Сила муки (альвеограф)	Выход муки
Фаринограф	Экстенсометр	Количество и качество
Хлебопекарная оценка	Хлебопекарная оценка	клейковины
(Миксограф)		Сила муки (альвеограф)
		Фаринограф
		Хлебопекарная оценка

В США пшеницу подразделяют на 6 классов в зависимости от цвета и целевого использования зерна. Оценка качества зерна производится по таким показателям как натура зерна, влажность, содержание белка (12 %), зольность (14 %), число падений, содержание клейковины, наличие примесей и зараженность насекомыми и т.д. По мнению многих специалистов, стабильность показателей качества зерна в США объясняется такими благоприятными условиями, как мягкая зима, теплая весна и жаркое лето, сопровождающееся достаточным количеством осадков, такая стабильность по годам приводит к минимальным повреждениям и зараженности насекомыми [69].

В Китае согласно требованиям, GB 1351-2008, пшеницу разделяют на 6 классов: белая пшеница твердых сортов, белая пшеница мягких сортов, красная пшеница твердых сортов, красная пшеница мягких сортов, смешанная пшеница и бессортовая. Оценка пшеницы проводится по следующим показателям: плотность зерна (г/л), дефект зерен (%), сорные примеси (%), влажность (%), цвет и запах зерна и индекс твердозерности [70].

В Канаде в зависимости от районов произрастания пшеницы разделяют на 3 группы: западную, прерии, восточную. Основная часть возделываемой

пшеницы приходится на восточную группу, в которую вошло 10 типов пшениц, в западную – 7 типов, прерии – 2 типов. Каждый из типов, в свою очередь, разделяется по следующим показателям качества: натура зерна, состояние зерна, содержание белка, наличие сорной примеси и т.д. [71].

Во Франции официальная классификация пшениц включает 4 категории, такие как премиум (premium), высшая (superior), средняя (medium), доступная (access), с учетом натуры, содержания белка, силы муки, числа падений [72].

В Великобритании более 10 лет назад была основана классификация пшеницы на классы для удобства зарубежным клиентам выбора мукомольной пшеницы для хлеба или печенья по спецификациям, без подробного знания отдельных сортов. Данная классификация основана на следующих показателях: натура зерна, влажность, число падений, массовая доля белка, содержание клейковины [73].

В государственном стандарте на зерно пшеницы Украины, принятой в 2009 году, классификация основана на следующих показателях зерна мягкой пшеницы: натура, влажность, стекловидность, содержание примесей, содержание белка и клейковины, качества клейковины, число падений [74].

В Казахстане пшеницу подразделяют на 6 типов:

1 тип – мягкая яровая краснозерная, общая стекловидность не менее 75 %;

2 тип – твердая яровая, общая стекловидность не менее 70 %;

3 тип – мягкая яровая белозерная, общая стекловидность не менее 60 %;

4 тип – мягкая озимая краснозерная, общая стекловидность не менее 75 %;

5 тип – мягкая озимая белозерная, общая стекловидность не ограничивается;

6 тип – твердая озимая, общая стекловидность не ограничивается.

Пшеницу в зависимости от качества зерна подразделяют на классы в соответствии с требованиями, указанными в таблице 3 [75].

Таблица 3 – Требования ГОСТ по определению качество зерна мягкой пшеницы [75, с. 2]

Наименование показателя	Характеристика и ограничительная норма для мягкой пшеницы по классам				
	2	3	4	5	6
	1 класс	2 класс	3 класс	4 класс	5 класс
Тип, подтип	I и IV типы, 1-2 подтипы; III тип, 1 подтип и V тип.		I, III, IV типы, 1-3 подтипы и V тип.	I, III, IV типы, все подтипы; V тип и смесь типов	
Состояние	В здоровом, негреющемся состоянии				
Цвет	Свойственный здоровому зерну данного типа и подтипа				
	Допускается первая степень обесцвеченности		Допускается первая и вторая степени обесцвеченности	Допускается любая степень обесцвеченности	Допускается любая степень обесцвеченности и потемневшая
Запах	Свойственный здоровому зерну пшеницы, без плесневого, солодового, затхлого и других посторонних запахов				

продолжение таблицы 3

1	2	3	4	5	6
Массовая доля белка, в пересчете на сухое вещество, %, <i>не менее*</i>	14,5	13,5	12,0	10,0	Не ограничивается
Количество клейковины, %, <i>не менее</i>	32,0	28,0	23,0	18,0	Не ограничивается
Качество клейковины, <i>не ниже:</i>					Не ограничивается
группы,	I		II		
ед. ИДК	43-77		18-102		
Число падения, с, <i>не менее</i>	200		150	80	Не ограничивается
Стекловидность, %, <i>не менее</i>	60		40	Не ограничивается	
Натура, г/л, <i>не менее</i>	750		730	710	Не ограничивается
Влажность, %, <i>не более</i>	14,0				
Сорная примесь, %, <i>не более:</i>	2,0				5,0
в том числе:					
минеральная примесь	0,3				1,0
в числе минеральной примеси:					
галька	0,1				
испорченные зерна**	1,0				
куколь	0,5				
трудноотделимая примесь (овсюг, татарская гречиха)	2,0	В пределах ограничительной нормы общего содержания сорной примеси			
Зерновая примесь, %, <i>не более</i>	5,0				15,0
Примечание; ** При переработке в макаронную муку или манную крупу – не более 0,2 %					

По мимо этого в Казахстане проводились различные комплексные исследования по анализу качества зерна и муки мягкой пшеницы Казахстана [76-78]. К примеру, проанализирована коллекция яровой мягкой пшеницы, состоящая из 96 сортов, проанализирована по показателям качества зерна: твердозерность, содержание протеина и клейковинных фракций (глиаина и глютеина), состав ВМС и НМС-глютеина, качество и количество клейковины, натурная масса, стекловидность, седиментация муки, содержание крахмала, число падения. В результате образцы яровой мягкой пшеницы характеризовались по содержанию протеина как класс «сильная», по стекловидности и седиментации как класс «ценная» и по качеству клейковины были нестабильны в условиях увлажнения [67, с. 45].

Также проведены работы по сравнительному анализу качества зерна, муки и хлеба сортов пшеницы российской селекции, выращенных в условиях

Северного Казахстана. Анализ показал, что хлебопекарные свойства муки российских сортов соответствуют «сильной» пшенице. По качеству клейковины шесть из 15 (40%) сибирских сортов можно отнести к высшему классу в условиях Северного Казахстана. Анализ оценки зерна и теста показали, что российские сорта пшеницы формируют качественное зерно в экстремальных условиях Северного Казахстана при том, что сами сорта были созданы в регионе с достаточной влагообеспеченностью и другим типом почвы. Выделенные сорта с высоким качеством зерна могут стать основой для создания новых высококачественных сортов для условий Северного Казахстана [77, с. 30].

В результате экологических испытаний в Акмолинской области были выделены следующие сорта яровой мягкой пшеницы: Акмола 2, Лютесценс 90, Карабалыкская 90, Росинка 3, Карабалыкская 20, которые могут быть использованы для дальнейшего массового размножения в сельскохозяйственном производстве данного региона [78 с. 43].

Такие же исследования были проведены в условиях Восточного Казахстана по следующим показателям качества зерна: масса 1000 зёрен, натура зерна, клейковина, стекловидность. К наиболее «ценным» были отнесены сорта: Элемент 22, Омская 35, Степная волна, Ульбинка 25. Высокий показатель по содержанию клейковины в зерне был выявлен авторами у сортов: Омская 35 (37,1%), Степная волна (36,9%) и Ульбинка 25 (36,2%) [79].

Трудной задачей селекции является совмещение в сортах высокого качества с его высокой урожайностью, зачастую эти признаки имеют отрицательную корреляцию [80]. При этом из 120 сортов яровой мягкой пшеницы, допущенных к использованию и включенных в Государственный реестр селекционных достижений РК, 32 сорта соответствуют по ГОСТу для «сильной пшеницы». Из 60 сортов озимой мягкой пшеницы 7 сортов также отнесены к сортам «сильной пшеницы». К сортам наиболее ценным по качеству отнесено 15 сортов озимой мягкой пшеницы и 22 сорта яровой мягкой пшеницы, соответственно [66, с.15].

Ключевыми параметрами качества зерна для хлебопекарной пшеницы являются твердозерность, содержание белка, количество и качество клейковины, седиментация [67, с. 36].

Клейковина – нерастворимый в воде белковый комплекс, остающийся после отмывки теста от водорастворимых веществ, крахмала и клетчатки. Отмытая из теста клейковина называется сырой. Основную массу белков клейковины составляют глютелин и глиадин. В настоящее время хорошо известен состав клейковины, свойства и многие факторы, влияющие на ее качество. Содержание сырой клейковины в зерне пшеницы колеблется в широких пределах от 10 до 60 %. Высококлеяковинными считаются сорта пшеницы, содержащие более 32 % сырой клейковины. Количество и качество клейковины – свойства, на которые оказывает влияние много различных факторов, важнейшие из которых – это сортовые особенности, условия выращивания и уборки урожая, неблагоприятные воздействия на зерно при хранении и обработке [81].

Натура зерна – масса зерна в определенном объеме. Метрическая система мер, натура характеризуется массой литра зерна в граммах или гектолитрах в килограммах. Пользующаяся мировой известностью швейцарская фирма «Бюллер», строящая мельницы с самой совершенной технологией, гарантирует получение 75 % муки типа высшего сорта лишь при условии переработки пшеницы с натурой не менее 785 г/л [82].

Стекловидность – консистенция эндосперма зерна на поперечном срезе; определяется просмотром срезов зерна на диафаноскопе. Зерно делят на стекловидное, мучнистое и частично стекловидное. Стекловидность пшеницы в значительной мере определяет оттенок цвета зерна и связана с его технологическим достоинством [83, с. 7].

Твердозерность – один из показателей структурно-механических свойств зерна, который оказывает влияние на особенности его измельчения. Показатель твердозерности как показатель технологического типа, используется для разделения мягких пшениц в классификации хлебопекарных сортов только в Казахстане. Это играет важную роль при оптимизации зон районирования и возделывания типов пшениц [83, с. 8].

На качество зерна в процессе производства оказывают влияние многочисленные факторы, включая погодные условия, окультуренность почв и приемы их обработки, предшественники, удобрения, семена и посев, вредители, болезни и сорняки, орошение, величина урожая, полегание растений, способы и сроки уборки, очистка и сушка и др. [83, с. 9].

Таким образом, качество зерна является очень важным сложным признаком, значения показателей которых влияют на конечный тип использования зерна и муки сортов мягкой пшеницы. В связи с этим, необходимо изучение генетики качества зерна, в том числе с использованием новых геномных технологий, генетического картирования с вовлечением разнообразного генетического материала от картирующих популяций до мировых коллекций с целью дальнейшего развития селекционно-генетических программ, направленных на улучшение пшеницы.

1.4 ДНК маркеры и их использование в генетике и селекции растений

С развитием молекулярной генетики и геномных технологий в 1980 годах и позднее селекционные программы сельскохозяйственных растений получили дополнительные инструменты для развития и ускорения процесса создания новых и улучшения существующих сортов. Были разработаны различные типы молекулярных маркеров и осуществлялся прогресс в технологиях секвенирования нового поколения и других, направленных на повышение урожайности. Прогресс в генетике растений, молекулярной селекции, геномной селекции и редактирования генома способствовало более глубокому пониманию генетического разнообразия, доступного для улучшения сельскохозяйственных культур с помощью современных технологий и методов. Генотипирование путем секвенирования и сопоставление ассоциаций на основе технологии

секвенирования нового поколения облегчили идентификацию новых генетических маркеров для двуродительских картирующих популяций [84].

Генетические маркеры являются важными инструментами в области растениеводства и представляют собой гены или последовательности ДНК с известной локализацией на хромосоме, контролирующие определенный ген или признак [85]. Генетические маркеры можно разделить на две категории: классические маркеры и молекулярные маркеры [86]. Морфологические, цитологические и биохимические маркеры представляют собой типы классических маркеров, а примеры ДНК-маркеров включают, например, полиморфизм по длине фрагментов рестрикции (RFLP) [87], полиморфизм длин амплифицированных фрагментов (AFLP) [88], простые повторяющиеся последовательности (SSR или микросателлитные маркеры) [89], однонуклеотидный полиморфизм (SNP) и технологии разнообразных массивов (DagT) и др. [90].

Морфологические маркеры позволяют визуально различать такие признаки, как форма семян, окраска цветков, высота растения и другие важные признаки. Они не требуют использования каких-либо специализированных биохимических и молекулярных методов. Селекционеры успешно использовали такой тип маркеров в программах селекции различных сельскохозяйственных культур [91]. Маркеры, которые связаны с вариациями, присутствующими в числах, размерах, формах, порядке и положении хромосом, известны как цитологические маркеры. Эти вариации показывают различия в распределении эухроматина и гетерохроматина. Данный тип маркеров можно использовать для дифференциации нормальных и мутантных хромосом. Такие маркеры также используются для идентификации групп сцепления и физического картирования [92]. Биохимические маркеры, к примеру изоферменты, представляют собой мультимолекулярные формы (аллельные вариации) ферментов, которые кодируются разными генами, но имеют одинаковые функции [93]. Биохимические маркеры успешно применяются для выявления генетического разнообразия, структуры популяции, потока генов и подразделения популяции [94].

ДНК маркеры представляют собой нуклеотидные последовательности и могут быть использованы в исследованиях полиморфизма, присутствующего между нуклеотидными последовательностями разных образцов. В основе этих полиморфизмов лежат инверсия, делеция, точечные мутации, дубликации и транслокации; однако они не обязательно влияют на активность генов. Идеальный ДНК-маркер должен быть кодоминантным, равномерно распределенным по всему геному, высоко воспроизводимым и способным обнаруживать более высокий уровень полиморфизма [95].

В течение последних трех десятилетий мир стал свидетелем быстрого роста знаний о последовательностях генома растений и физиологической и молекулярной роли различных генов растений, что произвело революцию в молекулярной генетике и в селекционных программах растений. Вышеперечисленные различные типы молекулярных ДНК-маркеров успешно

применяются в селекционно-генетических исследованиях, в современной молекулярной селекции, в том числе для генотипирования, генетического картирования, маркер-опосредованной селекции зерновых культур и т.п. [96 с. 170].

1.5 Генетическое картирование локусов количественных признаков

Создание конкурентоспособных сортов требует целенаправленных программ, которые должны включать в себя широкую оценку генетических ресурсов с использованием современных генетических и селекционных инструментов с целью внедрения новых генетических вариаций. Поскольку сложные агрономические признаки пшеницы контролируются многими генами, идентификация, картирование и использование локусов количественных признаков (QTL) имеет большое значение для современной селекции растений.

Локус количественных признаков (*Quantitative trait loci, QTL*) – это участок генома, отвечающий за тот или иной количественный признак. QTL идентифицируют статистическими методами и интегрируют на основе генотипических и фенотипических данных в результате применения картирующих популяций или обширных коллекций изучаемого вида растений. Основываясь на позиции маркера на карте сцепления, можно определить локализацию QTL на определенном участке хромосомы, согласно уровню статистической вероятности.

В течение последних десятилетий многие исследования по картированию QTL у пшеницы были выполнены в различных частях мира [97-102], тем самым предоставляя прочную платформу для повышения эффективности селекции за счет успешного внедрения маркер-вспомогательной селекции [103-105] и подходов к геномной селекции [106-109].

1.5.1 Типы двуродительских картирующих популяций

Популяция, используемая для генетического картирования генов или QTL, обычно известна как картирующая популяция. Картирующая популяция имеет достаточно плотно заполненную молекулярными маркерами генетическую карту и матрицу фенотипических данных, которые являются предпосылками для картирования генов или QTL. Классическая картирующая популяция состоит из отдельных гибридов, которые произошли от гибридизации между двумя контрастирующими родителями одного вида или родственных видов. Родители картирующей популяции должны быть разнообразными как на фенотипическом, так и на генотипическом уровне, особенно по исследуемым признакам [96 с. 171].

Для изучения генетического картирования используются различные типы картирующих популяций: 1) F₂ поколения; 2) беккросные формы (BC); 3) дигаплоидные линии (DH); 4) рекомбинантно-инбредные линии (RIL); 5) почти изогенные линии (NILs); 6) многородительские популяции интеркроссирования расширенного поколения (MAGIC); 7) сгруппированное ассоциативное картирование (NAM) [110].

Большую популярность также набирают экспериментальные популяции с несколькими родителями, такие как: сгруппированное ассоциативное картирование (NAM) и интеркроссы продвинутого поколения с несколькими родителями (MAGIC), генетическое разнообразие нескольких родителей приводит к популяции с большим фенотипическим разнообразием, что делает ее пригодной для картирования QTL с высоким разрешением [110 с. 178]. Классические двуродительские картирующие популяции были успешно использованы в исследованиях абиотической [111-113] и биотической устойчивости к стрессам [114], качества зерна [115-116]. Наиболее популярными являются два типа экспериментальных популяций – дигаплоидные линии (ДГЛ) и рекомбинантно-инбредные линии (РИЛ).

Удвоенные гаплоиды или дигаплоиды (ДГ) растений обладают полной гомозиготностью, которая может быть достигнута в одном поколении от гибридных растений. Процедура получения ДГ включает два основных этапа: индукцию гаплоидов и удвоение хромосом. Удвоение хромосом гаплоидных растений успешно достигается с использованием колхицина. Однако, успех и эффективность гаплоидной индукции различаются у разных видов сельскохозяйственных культур и зависит от эффективного протокола. Использование картирующих популяций, разработанных на основе метода ДГ, может ускорить получение новых сортов сельскохозяйственных культур, также успешно они могут быть использованы в картировании генов и локусов ценных признаков растений [117].

Существует множество примеров, когда дигаплоидные популяции успешно использовались для построения генетических карт гексаплоидной пшеницы и картирования QTL [118]. Одним из таких примеров является дигаплоидная популяция мягкой пшеницы Chinese Spring × SQ1, разработанная в Великобритании. Результаты исследования показывают, что популяция, созданная в Великобритании, хорошо подходила для выращивания растений в юго-восточном Казахстане [102 с. 867, 119-121]. Также одним из успешных примеров является британская эталонная дигаплоидная картирующая популяция Avalon × Cadenza (A×C), которая была протестирована в трех различных регионах Казахстана в 2013-2015 годах. Данная популяция была разработана в рамках генетического улучшения пшеницы Великобритании [122] и проанализирована в различных регионах мира [123-128].

Рекомбинантно-инбредные линии (РИЛ) являются набором линий последовательного инбридинга в течение нескольких поколений для создания селекционных линий. У самоопыляемых культур создание РИЛ реализуется с помощью подхода *Single Seed Descent* (SSD), или потомство от одного семени, который включает в себя непрерывное самоопыление особей из исходной популяции F₂ до тех пор, пока не будет достигнут желаемый уровень гомозиготности. РИЛ в F₈ поколении часто используются для генетических исследований, где ожидается 99 % гомозиготность [129]. Будучи почти гомозиготными, РИЛ, подобно ДГ линиям, могут использоваться для оценки

взаимодействия QTL со окружающей средой, а также для оценки аддитивных и эпистатических эффектов вклада нескольких локусов в экспрессию признаков.

Также имеются консенсусные генетические карты, которые объединяют генетическую информацию из нескольких картирующих популяций и представляют собой более широкий охвата генома и высокую плотность маркеров [130]. Более высокая плотность маркеров на консенсусной карте дает возможность картировать больше QTL с более узкими интервалами и идентифицировать более тесно связанные маркеры для открытия новых генов. В 2004 году была разработана консенсусная карта по мягкой пшенице на основе четырех дигиплоидных картирующих популяций с использованием SSR маркеров [131]. Такие же консенсусные карты были разработаны с использованием SNP маркеров [132-133].

Одна из наиболее известных картирующих популяций на основе РИЛ – популяция ITMI (*International Triticeae Mapping Initiative*), была получена от скрещивания синтетической пшеницы W7984 с яровой мягкой пшеницей Opata 85. Данная популяция использовалась различными группами ученых в разных странах мира для идентификации и локализации генов и QTL, контролирующих хозяйственно-ценные признаки пшеницы. На основе генетической карты популяции были картированы гены устойчивости пшеницы к болезням и вредоносным насекомым, устойчивость к абиотическим стрессорам, идентифицированы QTL, контролирующие признаки адаптации растений, урожайность и качество зерна [134-136].

В рамках международного проекта «ADAPTAWHEAT» [137] была разработана картирующая популяция Памяти Азиева × Парагон (РА×Р) [138]. Ранее популяция РА×Р была генотипирована с помощью технологии KASP [139]. Также данная популяция прошла успешные испытания на устойчивость к листовой и стеблевой ржавчине на стадии проростков и взрослых растений, где выявлено 24 QTL устойчивости к ржавчинным болезням [140-141]. Кроме того, картирующая популяция РА×Р показала широкий диапазон изменчивости признаков, связанных с урожайностью, на юго-востоке Казахстана в 2015-2020 г.г. [142].

Также одним из недавних примеров по созданию картирующих популяций в Казахстане является картирующая популяция Almaly × Anza, состоящая из 205 РИЛ мягкой пшеницы. Данная популяция была создана путем скрещивания казахстанского сорта озимой мягкой пшеницы Алмалы и американского сорта яровой мягкой пшеницы Anza на основе метода SSD. Родительские формы популяции Almaly × Anza контрастируют между собой по устойчивости к листовой ржавчине и признаками продуктивности. В результате исследования идентифицированы генотипы мягкой пшеницы, обладающие высокой устойчивостью к листовой ржавчине [143]. Другой пример картирующей популяции, разработанной для изучения устойчивости к болезням мягкой пшеницы, является популяция Almaly × Avocet. Первый родитель данной популяции, казахстанский сорт озимой пшеницы Алмалы, имеет высокий потенциал урожайности и устойчивость к трем видам ржавчины, является

носителем генов *Lr1*, *Lr28* и *Lr34*. Второй родитель, австралийский сорт яровой мягкой пшеницы Avocet, является восприимчивым к трем типам ржавчины и широко используется в работах, связанных с устойчивостью к ржавчинам. Все изученные линии популяции *Almaly* × Avocet были протестированы в условиях юго-восточного Казахстана и проявляли устойчивую и среднеустойчивую реакцию к возбудителю желтой ржавчины на стадии взрослого растения [144]. Таким образом, в последние годы создание картирующих популяций является актуальным и создание новых картирующих популяций важно для развития местных проектов по селекции пшеницы [145-146].

1.5.2 Методы картирования локусов количественных признаков

За последнее время был предложен ряд методов идентификации и генетического картирования QTL. Касательно растений, существует большая потребность в идентификации QTL, контролирующей большинство важных агрономических признаков.

В настоящее время наиболее широко используемыми стратегиями, применяющимися для генетического картирования у растений, являются сцепленное картирование и полногеномный поиск ассоциаций или неравновесное сцепление генов (*linkage disequilibrium*). Сцепленное картирование, традиционный метод картирования, зависит от генетической рекомбинации во время построения картирующих популяций. Создание картирующих популяций включает: 1) подбор родительских образцов, контрастных по исследуемым признакам; 2) выбор молекулярных маркеров, по которым отличаются родители; 3) разработка картирующей популяции; 4) генотипирование и фенотипирование картирующей популяции; 5) идентификация QTL с использованием подходящего статистического метода [96 с. 175].

При построении генетических карт картирующих популяций используется ряд статистических компьютерных программ, таких как ICIMapping [147], JoinMap [148], MadMapper [149], MAPMAKER/QTL, Mapmanager QTX [150], MapQTL [151], MSTmap [152], PlabQTL [153], QGENE [154], и QTL Cartographer [5] которые находятся в свободном доступе на интернет сайтах [155]. Для идентификации QTL обычно используют три метода: регрессионный анализ, простое и сложное интервальное картирование.

Регрессионный анализ выявляет ассоциации маркер-признак, не требуя построения групп сцепления, поэтому данный анализ может быть осуществлен с помощью простых статистических программ. Недостаток этого метода заключается в том, что чем меньше маркеров используется в анализе и чем дальше от QTL расположены маркеры, тем меньше вероятность обнаружить локализацию QTL. Метод простого интервального картирования (*SIM, simple interval mapping*) проверяет наличие QTL через каждые 2 сМ между каждой парой соседних маркеров. Сложное интервальное картирование (*CIM, composite interval mapping*) является более сложной статистической моделью и позволяет дополнительно оценивать взаимодействие различных локусов. Основой этого

метода является интервальный тест, с применением которого программа пытается разделить и изолировать отдельные эффекты QTL, комбинируя картирование интервалов с помощью множественной регрессии [96, с. 179].

Достоверности взаимосвязи между выявленными локусами и полиморфизмом по тому или иному признаку оценивают на основе порогового значения отношения максимального правдоподобия, для чего подсчитывается десятичный логарифм шансов LOD (*logarithm of odds*). При анализе учитываются только QTL с $LOD \geq 3.0$ ($P < 0,001$). Также для каждого QTL в каждом эксперименте устанавливается доля фенотипической изменчивости признака (R^2), определяемая данным QTL [156].

Несмотря на недавний резкий рост работ по полногеномному анализу ассоциаций (GWAS) [157-158] по пшенице, в том числе проводимых исследований и в Казахстане [159-161], QTL-анализ, основанный на использовании двуродительских картирующих популяций и связанных карт сцепления, по-прежнему играют важную роль в генетическом анализе сложных признаков, связанных с урожайностью и его компонентами [162-165]. К примеру, в работе Huang и др. (2003) было идентифицировано несколько QTL, связанных с такими агрономическими признаками, как количество продуктивных колосьев (*QTn.ipk-5D*, *QTn.ipk-2D*, *QTn.ipk-3B* и *QTn.ipk-1B*) [166]. На основе использования рекомбинатно-инбредной картирующей популяций Cutler \times ACBarrie были обнаружены QTL по признакам время цветения (*QFlt.dms-2D*, *QFlt.dms-5B*, *QFlt.dms-2D*, *QFlt.dms-7A* и *QFlt.dms-6B.2*) и время созревания (*QMat.dms-2D*, *QMat.dms-2D*, *QMat.dms-7A.2* и *QMat.dms-4A.1*) [167]. В работе Chen с соавторами (2019) при изучении дигаплоидной популяции Nanxuan10 \times Lumai14 было идентифицировано 40 QTL, связанных с морфологическими признаками зерна, такими как длина, ширина и толщина, соотношение длины/ширины, длины/толщины и соотношение ширины/толщины зерна [168]. В работе Xu и др., 2017, отмечено что QTL связанные с содержанием хлорофилла и скоростью процесса фотосинтеза и концентрации CO_2 были локализованы вблизи с QTL, связанных с компонентами урожайности [169]. QTL, которые одновременно контролируют появление флагового листа и признаки, связанные с урожайностью, также были идентифицированы на хромосомах 1B, 2D, 4A, 4D, 4B, 5A, 5B, 6B, 6D и 7D у мягкой пшеницы [170, 171]. Такие плейотропные эффекты полезны для понимания взаимоотношений между QTL и пирамидирования различных генов [172]. QTL-анализ таких признаков, как полегание [173], твердозерность [174], содержание белка в зерне [175-176], и масса 1000 зерен [177], раннее колошение [178], засуха устойчивость [179, 180] и устойчивость к болезням [181-183] у пшеницы в основном основывался на использовании картирующих популяций.

Результативность этого метода зависит от построения соответствующей картирующей популяции, наличия рекомбинаций, хорошей матрицы фенотипических данных и доступности автоматизированных платформ генотипирования однонуклеотидного полиморфизма (SNP). Открытие новых генов для определенных агрономических признаков стало возможным после

недавних прорывов в разработке автоматизированных платформ генотипирования SNP маркеров. Наличие высокопроизводительных массивов SNP привело к массовому генотипированию коллекций генетических ресурсов пшеницы [184-188], в том числе образцов из Казахстана [189].

Генотипирование с помощью различных типов молекулярных маркеров дало возможность определения генетического сцепления между исследуемыми признаками путём построения генетических карт посредством изучения совместного сцепления маркеров и фенотипов в картирующих популяциях. Существует база данных молекулярно-генетических карт зерновых культур, размещенная на сайте GrainGenes [190]. Также информацию про важные гены пшеницы приводится в периодически обновляемом каталоге генных символов пшеницы [191]. Таким образом, QTL, описанные в опубликованных ранее работах, являются ценными источниками для сравнительного анализа новых идентифицированных QTL на основе картирующих популяций.

2 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1 Материалы исследований

Материалом исследований служили две двуродительские картирующие популяции мягкой пшеницы: Памяти Азиева \times Paragon и Avalon \times Cadenza.

Картирующая популяция Памяти Азиева \times Paragon (РА \times Р) была получена в результате скрещивания двух яровых сортов мягкой пшеницы Памяти Азиева (Российская Федерация) и Paragon (Великобритания), состоит из 94 рекомбинантно-инбредных линий (РИЛ) [138, с. 119; 139, с. 1091].

Сорт Памяти Азиева объединяет в себе сочетание засухоустойчивости, устойчивости к мучнистой росе и характеризуется содержанием большого количества зерен в колосе, что обеспечивает высокую урожайность. Памяти Азиева рекомендован для Западно-Сибирского региона РФ, включен в Государственный реестр селекционных достижений Республики Казахстан, рекомендован к использованию в Северном Казахстане [66 с. 14]. Британский сорт Paragon является высокопродуктивным сортом, обладает устойчивостью к широкому спектру болезней, имеет высококачественные хлебопекарные свойства в Великобритании и чувствителен к фотопериоду [192 с. 152].

Картирующая популяция РА \times Р была разработана в рамках сотрудничества ИББР с *John Innes Centre* (Великобритания) в проекте «ADAPTAWHEAT», финансируемом 7-й рамочной программой Европейского Союза (2012-2015 г.г.). (рисунок 5).

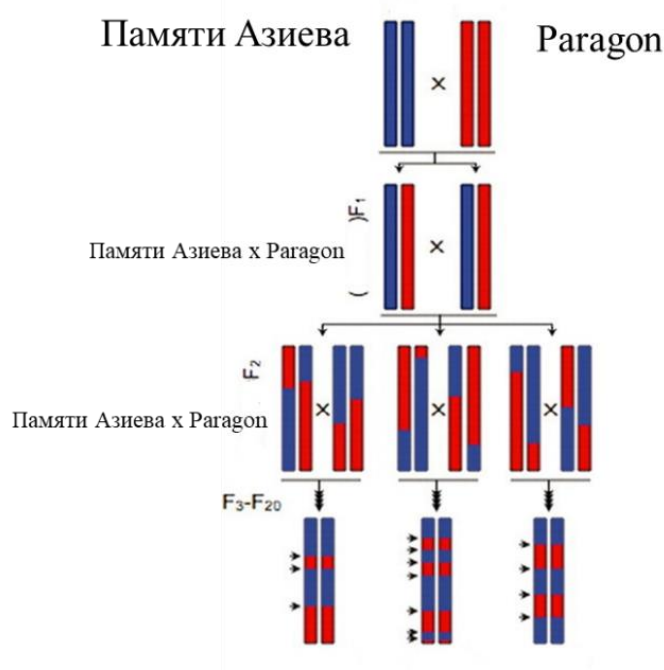


Рисунок 5 – Рекомбинантно-инбредные линии популяции Памяти Азиева \times Paragon [160]

Дигаплоидная популяция Avalon \times Cadenza (А \times С) состоит из 201 образца мягкой пшеницы, включающая в себя 100 линий озимого типа и 101 линию

ярового типа. В нашем исследовании анализировалась только 101 линия ярового типа.

Дигаплоидная популяция была получена от скрещивания известных британских сортов мягкой пшеницы: Avalon (озимая пшеница) и Cadenza (яровая пшеница). Родительские сорта различаются по аллелям чувствительности к фотопериоду: *Ppd-A1*, *Ppd-D1*, *Ppd-B1* и по генам яровизации: *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1* (Avalon) и *Vrn-A1a* (Cadenza). Они также различаются по генам карликовости, где Avalon несет аллель *Rht-D1b*, а Cadenza – аллель дикого типа *Rht-D1a* [193, с. 3].

Дигаплоидная популяция А×С была разработана в рамках программы *Wheat Genetic Improvements Network* (WCIN) учеными из John Innes Centre: Клэр Эллербрук, Лиз Сайерс и Тони Уорландом (рисунок 6).

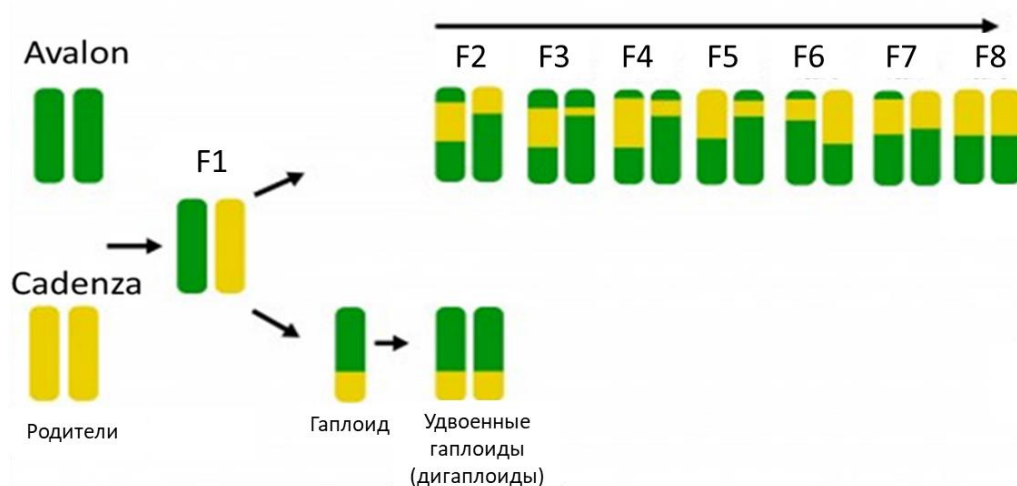


Рисунок 6 – Дигаплоидная популяция Avalon × Cadenza

Также в работе анализировались 95 сортов мягкой пшеницы, допущенных к использованию на территории Республики Казахстан для валидации KASP-маркеров (Приложение А).

2.2 Методы исследований

В диссертационной работе использованы полевые и лабораторные исследования с использованием селекционных, биохимических, молекулярно-генетических и статистических методов.

2.2.1 Методика проведения полевых опытов

Рекомбинатно-инбредные линии популяции Памяти Азиева × Paragon высевались в двух рандомизированных повторностях на экспериментальных полевых участках в трех областях Казахстана: в Казахском научно-исследовательском институте земледелия и растениеводства (КазНИИЗиР, Алмалыбак, Алматинская область) в период с 2015 по 2020 годы [142, с. 12]; в Северо-Казахстанской СХОС (Петропавловск, Северо-Казахстанская область) в 2018 и по 2019 годам.; в Научно-производственном центре зернового хозяйства

им. А.И. Бараева (НПЦЗХ, Шортанды, Акмолинская область) в период с 2018 по 2020 годы (рисунок 7) [194].

Дигиплоидная популяция Avalon × Cadenza также выращивалась в двух повторностях на экспериментальных участках научно-исследовательских учреждений в четырех областях Казахстана в Карагандинской СХОС им. А. Ф. Христенко (КА, Караганда, Карагандинская область), Карабалыкская СХОС (КБ, Карабалык, Костанайская область), Казахский НИИ рисоводства им. И. Жахаева (КО, Кызылорда, Кызылординская область) в рамках международного проекта ADAPTAWHEAT (руководитель Казахской группы – профессор Е.К. Турусбеков) в течение трех лет 2013, 2014 и 2015 годах [145]. Также данная популяция анализирована нами в двух повторностях на юго-востоке Казахстана на экспериментальных полях КазНИИЗиР в 2019 и 2020 годах (рисунок 7).



Рисунок 7 – Карта проведения полевых экспериментов в четырех регионах Казахстана

Полевые опыты были заложены на экспериментальных опытных участках согласно методическим указаниям Б.А. Доспехова (1985 г.) [195]. Фенологические наблюдения, оценки и учеты состояния растений по фазам развития проводили согласно протоколам Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР) (1985 г.) [196]. Линии двух картирующих популяций и их родительские образцы выращивались в двухкратной рандомизированной повторности по 25 семян в каждом ряду, с междурядьем в 15 см. В качестве сорта-стандарта на юго-востоке Казахстана высевался сорт Казахстанская раннеспелая, на юге – сорт Казахстанская 4, в центре – Карагандинская 22, на севере – сорт Карабалыкская 90 и Астана, в соответствии с рекомендациями ГСИ РК. Климатические и метеорологические условия выращивания представлены в таблице 4.

Таблица 4 – Климатические и метеорологические условия выращивания двух картирующих популяций на экспериментальных участках в Казахстане

Организации	Карабалыкская СХОС			Карагандинская СХОС им. А. Ф. Христенко			Казахский НИИ рисоводства им. И. Жахаева		
Широта / Долгота	53°45' / 62°03'			49°40' / 72°41'			44°51' / 65°30'		
Высота, м	189			570			129		
Тип почвы	Чернозем (гумус 4,5-5,0 %)			Темно-каштановые (гумус 3,0-3,5 %)			Лугово-болотный (гумус 1,97-1,98 %)		
Год исследования	2013	2014	2015	2013	2014	2015	2013	2014	2015
Осадки (вегет. период), мм	444,9	270,20	218,47	131,30	165,00	192,30	36,90	35,40	68,00
Осадки (среднее между годами), мм	311,90±68,50			162,86±17,64			46,76±10,63		
Max T, °C	22,1	23,1	24,6	28,6	28,7	29,7	18,6	20,1	20,3
Min T, °C	12,2	11,8	13,6	15,2	10,6	15,1	11,4	14,0	10,4
Mean T, °C	17,4	18,3	17,9	23,1	22,4	23,9	15,4	17,7	16,3
Средняя температура между годами, °C	17,86±0,26			23,13±0,43			16,46±0,67		
Условия	Богара			Богара			Полив		

Организации	Северо-Казахстанская СХОС		КазНИИЗиР						НПЦЗХ им. Бараева		
Широта / Долгота	4°10' / 69°31'		43°21' / 76°53'						51°40' / 71°00'		
Высота, м	141		740						363		
Тип почвы	Чернозем (гумус 4,5-5,0 %)		Светло-каштановая (гумус 2,0-2,5 %)						Южно-карбонатный чернозем (гумус 3,6 %)		
Годы исследования	2018	2019	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2018	2019	2020
Осадки (вегет. период), мм	272,2	150,6	227,8	550,2	301,30	217,40	298,80	278,60	320,8	430,3	426,2
Осадки (среднее между годами), мм	211,4±60,80		312, 35±49,73						392,42±35,84		
Max T, °C	20,76	20,96	27,28	23,96	27,01	25,15	27,04	24,24	19,80	23,80	20,66
Min T, °C	10,77	10,18	16,84	16,04	14,66	14,77	12,94	14,15	9,77	12,38	17,64
Mean T, °C	16,07	16,34	21,38	19,93	20,75	19,64	19,81	19,80	15,20	17,13	19,20
Средняя температура между годами, °C	16,20±0,14		20,21±0,28						17,17±1,15		
Условия	Богара		Богара						Богара		
Примечание: Средняя, максимальная и минимальная температура в течение вегетационного периода обозначалась как Mean T, Max T, Min T, соответственно											

Фенологическая оценка осуществлялась по следующим фазам: всходы, кущение, элонгации стебля, появление флагового листа, трубкование, колошение, цветение, созревание (рисунок 8).



Рисунок 8 – Фенологическая оценка образцов популяции Памяти Азиева × Paragon на стадиях кущения и цветения на экспериментальных участках КазНИИЗиР, 2018 год

Структурный анализ урожая двух картирующих популяций выполнялся в фазу полной спелости зерна по следующим показателям: высота растений (PH, *plant height*, см), количество продуктивных колосьев на растение (NPS, *number of productive spikes*, шт), длина главного колоса (SL, *spike length*, см), количество зерен главного колоса (NKS, *number of kernels per spike*, шт), масса 1000 зерен (TKW, *thousand kernel weight*, г), урожайность зерна с 1 м²/ (YM2, *kernels yield per m²*, г/м²) (рисунок 9).



Рисунок 9 – Колосья и зерно линии РА×Р-30 картирующей популяции мягкой пшеницы Памяти Азиева × Paragon

Также были заложены полевые опыты и проведен структурный анализ 95 сортов и линий мягкой пшеницы для подтверждения значимости KASP-маркеров. Полевые опыты были заложены в условиях Алматинской области в 2021 году (КазНИИЗиР) и в условиях Акмолинской области в период от 2018 по 2021 годы (НПЦЗХ им. Бараева). Все данные, полученные в ходе полевых испытаний картирующих популяций в разрезе повторностей, локальностей и годов выращивания, были в дальнейшем использованы в виде фенотипических матриц для QTL-картирования.

2.2.2 Методика определения показателей качества зерна

Определение показателей качества зерна осуществляли с использованием соответствующих ГОСТов, указанных в таблице 5 [64, с. 37].

Таблица 5 – Методы и стандарты определения показателей качества зерна

Показатели качества зерна	Нормативные документы (стандарты, методы)	
	отечественные	международные
Натура зерна (TWL, <i>grain test weight</i> , г/л)	ГОСТ 10840-64 [197]	ААСС 55-10
Твердозерность (КН, <i>kernel hardness</i>) ед. SKCS (Индекс твердозерности)	–	ААСС3970 ААСС 55-30
Стекловидность (Vit, <i>vitreousness</i> , %)	ГОСТ 10987-76 [198]	–
Содержание белка в зерне (GPC, <i>grain protein content</i> %)	ГОСТ 10846-91[199]	ААСС 46-30
Количество клейковины (зерно, мука) (GC, <i>gluten content</i> %)	ГОСТ 13586. 1-68 СТ РК [200]	–
Седиментация в 2-х % растворе уксусной кислоты / (SED, <i>sedimentation value in acetic acid</i> , мл)	-	Синицин, Зелова 1978 [201]

Данные, полученные в ходе оценки показателей качества зерна двух картирующих популяций в дальнейшем использованы нами в виде матриц для QTL-картирования локусов количественных признаков.

2.2.3 Молекулярно-генетические методы

В работе использованы следующие молекулярно-генетические методы: выделение и очистка ДНК, полимеразная цепная реакция (ПЦР), генотипирование с использованием технологии KASP. Выделение тотальной ДНК проводили по *DeLaporta* (1983) [202]. Концентрацию тотальной ДНК определяли на спектрофотометре NanoDrop 2000 (*Thermo Fisher Scientific*, США). О качестве выделенной ДНК судили по отношению величин оптической плотности OD₂₆₀/OD₂₈₀. Также для проверки количества и качества выделенной ДНК, кроме спектрофотометрирования, использовали электрофорез в 1 % агарозном геле. Для каждого идентифицированного в результате QTL-анализа значимого SNP-маркера, связанного с исследуемыми признаками, с помощью использования программ, был осуществлен дизайн двух аллель-специфических прямых и одного обратного KASP праймера. Праймеры KASP заказывались в компании *LGC Genomics* (*Beverly, MA, США*). Генотипирование проводилось по

технологии KASP по протоколу компании *LGC Genomics (Beverly, MA, США)*. Флуоресценция по конечной точке считывалась с использованием ридера плашек *Fluoroscanner Ascent (Thermo Fisher Scientific, США)* и визуализирование полученных результатов осуществлялось с использованием программы *KlusterCaller* [203].

2.2.4 Статистическая обработка данных

Статистическая обработка данных фенологических и фенотипических показателей выполнялась в прикладной коммерческой программе *GraphPad* [8]. Корреляционный анализ был проведен с помощью программы *Rstudio* [10]. Анализ генотип-среда определяет относительную продуктивность генотипов в конкретных экологических условиях (специфическая адаптивность генотипа) [204]. Анализ генотип-среда GGE (взаимодействие генотипа со окружающей средой, *Genotype + Genotype-Environment interaction*) и регрессионный анализ Финли-Уилкинсона (*Finlay Wilkinson's Regression, FWR*) были осуществлены с использованием коммерческой программы *GenStat* [7]. Дисперсионный анализ (ANOVA, *Analysis of Variance*) для исследуемых признаков и критерий Стьюдента (*t*-тест) при значимости $P \leq 0.05$, $P \leq 0.01$, $P \leq 0.001$ для валидации KASP маркеров были проанализированы в программе *Statistical Package for the Social Sciences (SPSS)* [9].

Идентификация QTL, связанных с признаками адаптивности, урожайности и качества зерна, проводилась на основе данных генотипирования и фенотипирования двуродительских картирующих популяций мягкой пшеницы с использованием метода сложного интервального картирования (*composite interval mapping*) программного обеспечения *Windows QTL Cartographer v2.5* [5]. Основой метода сложного интервального картирования является интервальный тест, который комбинирует интервалы картирования с помощью множественной регрессии [96 с. 171]. Для определения статистически значимых QTL использовали логарифм порогового значения отношения шансов (LOD, *logarithm of odds*) ≥ 3.0 . Также для каждого QTL в каждом эксперименте устанавливается доля фенотипической изменчивости признака (R^2), определяемая данным QTL [156]. Для визуализации QTL на генетической карте использовались программы *Windows QTL Cartographer v2.5* и *MapChart v2.32* [6].

3 РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

3.1 Сравнительный анализ двух генетических карт двуродительских картирующих популяций мягкой пшеницы – Памяти Азиева × Paragon и Avalon × Cadenza

В работе использованы две картирующие популяции мягкой пшеницы: 1) Avalon × Cadenza (A×C), состоящая из 101 дигиплоидной линии, 2) Памяти Азиева × Paragon (РА×Р), включающая 94 рекомбинантно-инбредных линий, и соответствующие генетические карты, созданные ранее в результате генотипирования картирующих популяций с использованием технологий секвенирования нового поколения [138, 139, 142 с. 13, 145, 194].

Генетическая карта популяции РА×Р состоит из 4595 полиморфных SNP маркеров. Общая длина генетической карты составила 2723,90 сМ. Наибольшее количество маркеров было отмечено на хромосоме 2В, длина которой составила 150,6 сМ. Наименьшее количество, 20 маркеров, отмечено на хромосоме 4D, длина которой составила 16,8 сМ. В целом, из 4595 полиморфных маркеров 1939 маркеров (42,2 %) были локализованы в геноме А, 2099 маркеров (45,7 %) были картированы в геноме В и 557 маркеров (12,1 %) – в геноме D, соответственно (рисунок 10) [194].

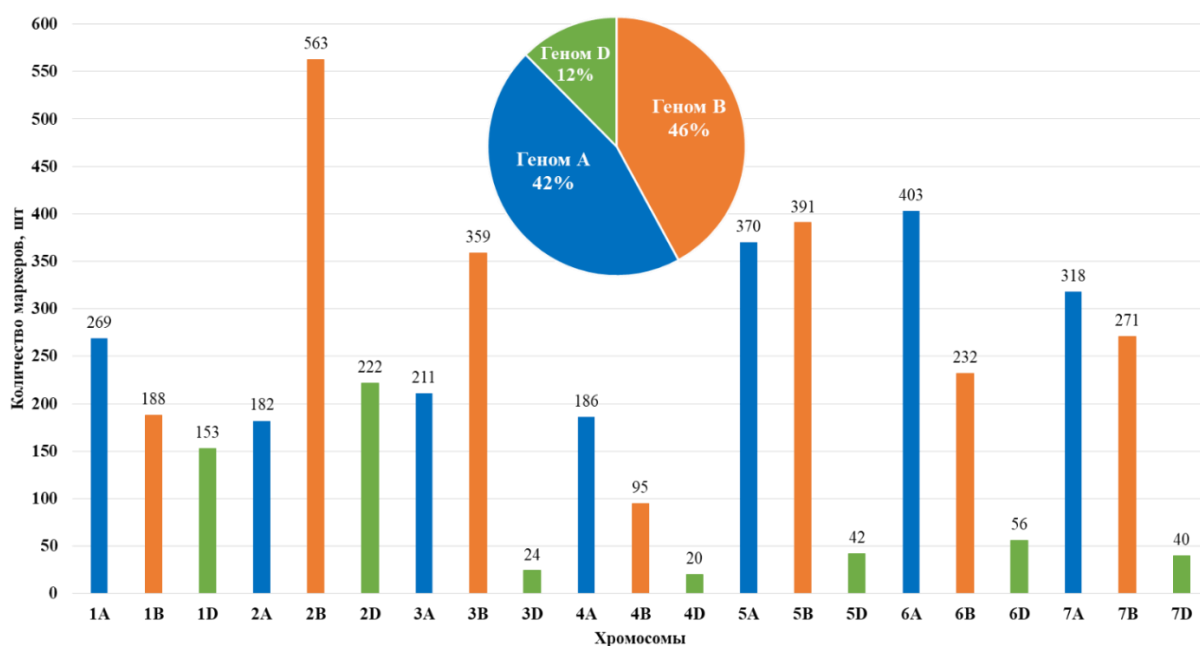


Рисунок 10 – Распределение 4 595 полиморфных SNP маркеров по 21 хромосоме рекомбинантно-инбредной популяций мягкой пшеницы Памяти Азиева × Paragon

Генетическая карта британской популяции А×С состоит из 3647 полиморфных ДНК-маркеров, в том числе 22 AFLP маркера, 16 консервативных ортологичных последовательностей (COS), 88 DArT маркеров, 3325 SNP

маркеров, 153 SSR маркера, 3 маркера сайта с меткой последовательности (STS) и 12 генов.

Общая длина карты составляет 3246,9 сМ. Длина хромосомы варьировала в пределах от 16.80 сМ (хромосома 6D) до 264.8 сМ (хромосома 5B). В общем, из 3647 полиморфных маркеров 1246 маркеров (34,2 %) были локализованы авторами в геноме А, 1606 маркеров (44,1 %) были картированы в геноме В и 795 маркеров (21,7 %) в геноме D, соответственно (рисунок 11) [145].

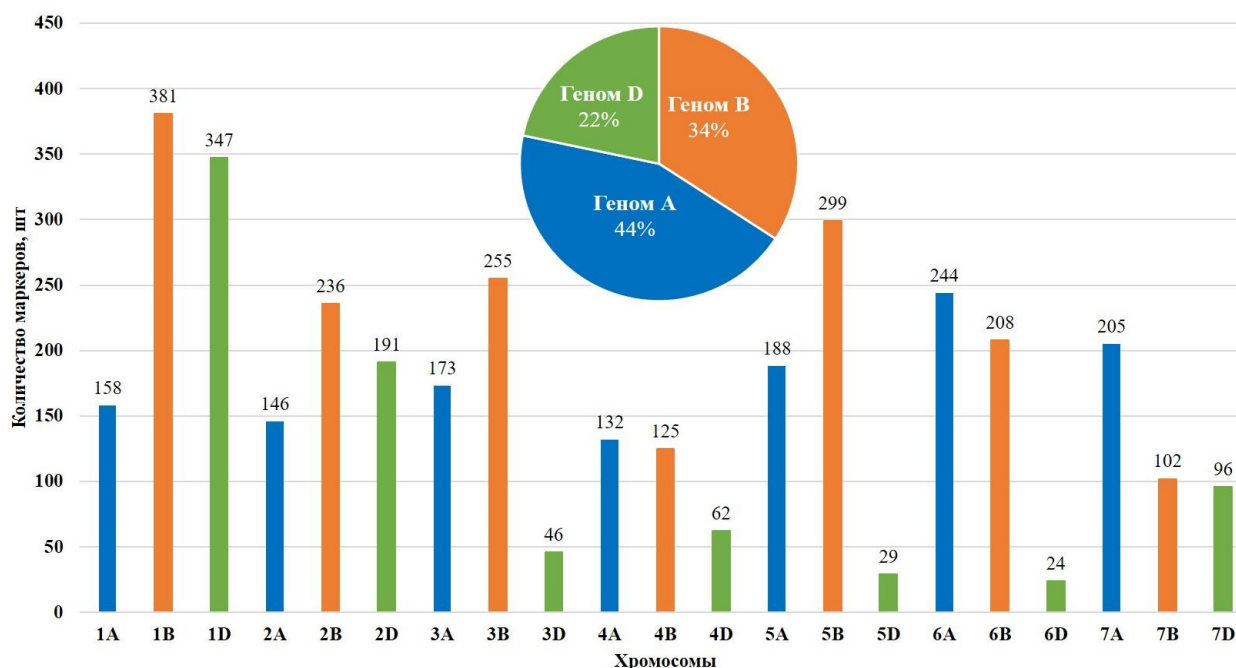


Рисунок 11 – Распределение 3647 полиморфных ДНК-маркеров по 21 хромосоме дигиплоидной картирующей популяций мягкой пшеницы Avalon × Cadenza

Сравнение генетических карт двух двуродительских картирующих популяций (РА×Р и А×С) показало, что общая длина генетической карты у А×С больше, чем у РА×Р (таблица 6).

Следует отметить, что картирующие популяции РА×Р и А×С имеют 222 общих SNP маркера, расположенных на 18 хромосомах трех геномов – А (97 маркеров), В (93 маркера) и D (32 маркера), соответственно. Для обеих генетических карт наименьшее количество маркеров было отмечено для генома D, в особенности для хромосом 3D-7D (рисунки 10 и 11). Также следует отметить, что низкая плотность ДНК маркеров может привести к снижению разрешения генетической карты и возможному появлению ложноположительных или ложноотрицательных результатов картирования QTL.

При этом, дигиплоидная популяция А×С была сконструирована с использованием двух британских сортов, а рекомбинантно-инбредная популяция РА×Р была создана с использованием двух генетически отдаленных родительских форм. Обе популяции были тестированы в зерносеющих регионах Казахстана.

Таблица 6 – Сравнительная характеристика генетических карт картирующих популяций мягкой пшеницы Памяти Азиева × Paragon и Avalon × Cadenza

Хромосома	Памяти Азиева × Paragon			Avalon × Cadenza		
	Кол-во маркеров	Длина хромосомы, сМ	Плотность маркеров на хромосому (маркер/сМ)	Кол-во маркеров	Длина хромосомы, сМ	Плотность маркеров на хромосому (маркер/сМ)
1A	269	93,7	2,87	158	109,4	0,7
1B	188	133,8	1,41	381	178,2	0,5
1D	153	88,4	1,73	347	125,4	0,4
2A	182	141,8	1,28	146	233,8	1,6
2B	563	150,6	3,74	236	141,5	0,6
2D	222	157,3	1,41	191	194,3	1,0
3A	211	169,0	1,25	173	183,2	1,1
3B	359	218,9	1,64	255	240,5	0,9
3D	24	57,9	0,41	46	116,1	2,6
4A	186	115,4	1,61	132	156,7	1,2
4B	95	109,6	0,87	125	111,2	0,7
4D	20	16,8	1,19	62	123,7	2,0
5A	370	207,1	1,79	188	203,7	1,1
5B	391	206,3	1,90	299	264,8	0,9
5D	42	108,6	0,39	29	104,4	3,7
6A	403	127,5	3,16	244	166,4	0,7
6B	232	126,7	1,83	208	136,7	0,7
6D	56	124,1	0,45	24	16,8	0,7
7A	318	159,1	1,99	205	219	1,1
7B	271	126,0	2,15	102	74,1	0,7
7D	40	85,3	0,47	96	147	1,5
Субгеном А	1939	1013,6	1,99	1246	1272,2	1,1
Субгеном В	2099	1071,9	1,93	1606	1147	0,7
Субгеном D	557	638,4	0,86	795	827,7	1,7
Итого	4595	2723,90	1,60	3647	3246,9	1,2

Генетические карты двух картирующих популяций были использованы для идентификации QTL, связанных с компонентами урожайности и качества зерна популяций мягкой пшеницы в условиях Казахстана.

3.2 Оценка фенотипической изменчивости двух двуродительских картирующих популяций мягкой пшеницы, выращенных в условиях северного, центрального, южного и юго-восточного Казахстана

Для идентификации QTL, необходимы две матрицы данных: 1) матрица генотипов, 2) матрица фенотипов. Осуществлена фенологическая и фенотипическая оценка двух двуродительских картирующих популяций мягкой пшеницы, состоящей из 94 РИЛ и 101 ДГЛ, выращенных в условиях северного, центрального, южного и юго-восточного Казахстана [142, с. 15; 145,194, 205-206].

3.2.1 Фенологическая оценка двух двуродительских картирующих популяций

Проведены фенологические наблюдения картирующей популяции РА×Р, состоящей из 94 РИЛ, которые анализировались в трех областях: Северо-Казахстанской (Северо-Казахстанская СХОС), Акмолинской (НПЦЗХ им. А.И. Бараева) и Алматинской (КазНИИЗиР). Также при закладке полевых опытов популяции РА×Р в каждой локальности совместно с родителями выращивались местные сорта-стандарты: Астана (Северо-Казахстанская СХОС и НПЦЗХ им. А.И. Бараева) и Казахстанская 4 (КазНИИЗиР) [194].

Средние значения по признаку времени колошения (HD) были в пределах от $42,5 \pm 0,18$ дня (НПЦЗХ) до $60,4 \pm 0,15$ дня (КазНИИЗиР). Средние показатели по признаку период от колошения до созревания (SMD) составили от $35,4 \pm 0,20$ (КазНИИЗиР) до $56,5 \pm 0,11$ дня (НПЦЗХ). Короткий вегетационный период был отмечен в условиях Северо-Казахстанской области $87,4 \pm 0,24$ дня, по сравнению с другими двумя областями проведения опытов на Акмолинской области (НПЦЗХ) – $99,0 \pm 0,20$ дня и в условиях Алматинской области (КазНИИЗиР) – $95,0 \pm 0,31$ дня (таблица 7).

При сравнительной характеристике РИЛ с местными сортами-стандартами в условиях Северо-Казахстанской области в среднем было отмечено позднее колошение (76 РИЛ), созревание (86 РИЛ) и продолжительный период вегетации (93 РИЛ) у РИЛ относительно местного сорта-стандарта Астана (таблица 7).

Таблица 7 – Фенологические наблюдения дигиплоидной картирующей популяции Памяти Азиева × Paragon в трех областях Казахстана

Признак	Организаций	Стандарт	Памяти Азиева	Paragon	Min	Max	Mean ± SE
Время колошения (<i>heading date</i> , HD), дни	СевКаз СХОС	$40,0 \pm 2,0$	$40,5 \pm 1,5$	$44,5 \pm 1,5$	39,0	46,2	$42,3 \pm 0,16$
	НПЦЗХ	$45,0 \pm 1,0$	$42,0 \pm 2,5$	$41,0 \pm 2,5$	37,7	51,3	$42,5 \pm 0,18$
	КазНИИЗиР	$45,0 \pm 4,5$	$59,7 \pm 1,9$	$58,7 \pm 2,1$	57,2	66,0	$60,5 \pm 0,15$
Период от колошения до созревания (<i>seed maturation date</i> , SMD), дни	СевКаз СХОС	$45,5 \pm 3,5$	$46,5 \pm 2,5$	$47,3 \pm 2,3$	38,5	49,3	$45,1 \pm 0,19$
	НПЦЗХ	$49,0 \pm 3,2$	$55,9 \pm 4,2$	$57,0 \pm 3,8$	54,3	61,0	$56,5 \pm 0,11$
	КазНИИЗиР	$42,2 \pm 3,7$	$36,7 \pm 1,0$	$34,7 \pm 1,2$	14,7	38,0	$35,4 \pm 0,20$
Вегетационный период (<i>vegetation period</i> , VP), дни	СевКаз СХОС	$85,5 \pm 1,5$	$87,0 \pm 1,0$	$91,8 \pm 0,8$	82,8	92,7	$87,4 \pm 0,24$
	НПЦЗХ	$94,0 \pm 4,2$	$98,0 \pm 6,6$	$98,0 \pm 6,1$	95,0	106,3	$99,0 \pm 0,20$
	КазНИИЗиР	$87,7 \pm 0,7$	$96,3 \pm 1,2$	$93,4 \pm 2,1$	76,2	96,8	$95,0 \pm 0,31$
Примечание – значения представлены в виде средних значений ± стандартная ошибка							

При этом в условиях Акмолинской области (НПЦЗХ) было отмечено раннее колошение (87 РИЛ), позднее созревание и продолжительный вегетационный период у всех РИЛ по сравнению с местным сортом-стандартом Астана. В условиях Алматинской области РИЛ популяции РА×Р показали позднее колошение и ранее созревание и у 89 РИЛ продолжительный вегетационный период по сравнению с местным сортом Казахстанская 4 (таблица 7).

При сравнительной оценке популяции РА×Р с родителями Памяти Азиева и Paragon линии показали оптимальные показатели и были схожи с обоими родителями [142 с. 15].

Также осуществлены фенологические наблюдения британской картирующей популяции А×С, состоящей из 101 ДГЛ, выращенной на опытных полях научно-исследовательских учреждений в четырёх областях Казахстана – Костанайская область (Карабалыкская СХОС, север (КБ)), Карагандинская область (Карагандинская СХОС им. А.Ф. Христенко, центр (КА)), Кызылординская область (КазНИИ рисоводства им. И. Жахаева, юг (КО)) и Алматинская область (КазНИИЗиР, юго-восток) [145].

При проведении полевых экспериментов в каждой области совместно с дигаплоидной популяцией А×С выращивались местные сорта-стандарты и один из родителей популяции сорт «Cadenza». В качестве сортов-стандартов яровой мягкой пшеницы в данном исследовании служили три сорта: Карабалыкская 90 (КБ), Карагандинская 22 (КА), Казахстанская 4 (КО и КазНИИЗиР).

В результате фенологических наблюдений дигаплоидной картирующей популяции А×С по признаку времени колошения (HD) отмечено значительное различие между регионами на основе средних значений за годы исследований. Самое раннее колошение было зарегистрировано в двух регионах: в центральном (КА) – $42,3 \pm 0,11$ дней и в северном Казахстане (КБ) – $49,4 \pm 0,13$ дней. Поздний период колошения был отмечен на юго-востоке страны (КазНИИЗиР) – $68,7 \pm 0,27$ дней и на юге (КО) – $56,6 \pm 0,31$ дней (таблица 8).

По признаку период от колошения до созревания (SMD) линии показали также разницу для четырёх областей: самое раннее созревание семян наблюдалось в условиях КО ($22,5 \pm 0,22$ дня), затем в условиях КазНИИЗиР ($34,9 \pm 0,25$ дня) и далее в условиях Карагандинской СХОС ($47,2 \pm 0,12$ дня), и замыкает тройку Карабалыкская СХОС ($49,0 \pm 0,13$ дня). Длина вегетационного периода британской картирующей популяции А×С в условиях четырех областей варьировала от $79,2 \pm 0,24$ дня (КО) до $103,4 \pm 0,37$ дней (КазНИИЗиР) (таблица 8).

Таблица 8 – Фенологические наблюдения британской дигаплоидной картирующей популяции Avalon × Cadenza в четырёх областях Казахстана

Признак	Организаций	Стандарт	Cadenza	Min	Max	Mean ± SE
Время колошения (HD), дни	Карабалыкская СХОС	$40,3 \pm 2,03$	$49,0 \pm 3,61$	45,5	52,0	$49,4 \pm 0,13$
	Карагандинская СХОС	$38,3 \pm 1,76$	$42,7 \pm 1,20$	39,6	44,6	$42,3 \pm 0,11$
	КазНИИ рисоводства	$56,3 \pm 1,86$	$51,3 \pm 1,40$	50,6	64,0	$56,6 \pm 0,31$
	КазНИИЗиР	$45,0 \pm 4,50$	$66,0 \pm 1,20$	64,5	72,5	$68,7 \pm 0,27$
Период от колошения до созревания (SMD), дни	Карабалыкская СХОС	$46,3 \pm 1,67$	$46,0 \pm 3,18$	45,5	52,3	$49,0 \pm 0,13$
	Карагандинская СХОС	$50,3 \pm 4,18$	$50,0 \pm 4,18$	44,7	49,3	$47,2 \pm 0,12$
	КазНИИ рисоводства	$25,6 \pm 3,84$	$26,3 \pm 1,20$	10,3	27,6	$22,5 \pm 0,22$
	КазНИИЗиР	$42,2 \pm 3,7$	$36,5 \pm 1,40$	31,0	40,0	$34,9 \pm 0,25$
Вегетационный период (VP), дни	Карабалыкская СХОС	$87,0 \pm 2,73$	$99,0 \pm 6,39$	95,5	100,7	$98,5 \pm 0,80$
	Карагандинская СХОС	$88,6 \pm 3,18$	$92,7 \pm 2,96$	86,0	96,7	$89,5 \pm 0,17$
	КазНИИ рисоводства	$81,9 \pm 4,93$	$77,6 \pm 1,15$	73,0	85,6	$79,2 \pm 0,24$
	КазНИИЗиР	$87,7 \pm 0,70$	$102,5 \pm 1,15$	69,5	106,0	$103,4 \pm 0,37$
Примечание – значения представлены в виде средних значений ± стандартная ошибка						

Вследствие сравнительного анализа фенологических фаз ДГЛ с родителем (Cadenza) и местными сортами-стандартами установлено позднее колошение у

всех образцов, выращенных в условиях Карабалыкской СХОС, Карагандинской СХОС и КазНИИЗиР, по сравнению с местными стандартами: Карабалыкская 90, Карагандинская 22, Казахстанская 4, соответственно. По признаку период от колошения до созревания (SMD) у ДГЛ отмечен короткий период созревания в условиях КА, КО и КазНИИЗиР относительно сортов-стандартов и родителя Cadenza (таблица 8).

При сравнительном анализе ДГЛ со сортами-стандартами наблюдался наиболее продолжительный вегетационный период у линий, выращенных в условиях Карабалыкской СХОС, Карагандинской СХОС и КазНИИЗиР, по сравнению с местными сортами. Для популяции А×С, проанализированной по фенологическим показателям в четырех регионах Казахстана, отмечен короткий вегетационный период на юге (КО), чем на севере и на юго-востоке страны. У популяции РА×Р, выращенной в двух регионах страны, отмечен короткий вегетационный период на экспериментальных площадках Северо-Казахстанской СХОС на севере, чем на юго-востоке.

При сравнительной характеристике двух картирующих популяций можно заметить, что в обеих популяциях раннее колошение зафиксировано больше на севере, чем на юге и юго-востоке. Но, при этом короткий период от колошения до созревания наблюдали у линий, выращенных на юге и юго-востоке страны [206 с. 224].

Таким образом, популяция РА×Р, состоящая из 94 РИЛ, и популяция А×С, состоящая из 101 ДГЛ мягкой пшеницы, были охарактеризованы по раннеспелости и позднеспелости и периодам вегетации в условиях Казахстана. Кроме того, была проведена сравнительная оценка данных популяций с местными сортами – стандартами, районированными в условиях Казахстана. Полученные данные использованы для генетического картирования локусов количественных признаков адаптивности.

3.2.2 Анализ компонентов урожайности двух двуродительских картирующих популяций в условиях Казахстана

На основе полученных данных по фенотипированию двух популяций мягкой пшеницы А×С и РА×Р в условиях Казахстана, осуществлен анализ образцов по следующим показателям: высота растения (PH), количество продуктивных колосьев на растение (NPS), длина главного колоса (SL), количество зерен главного колоса (NKS), масса 1000 зерен (TKW), урожайность зерна с 1 м² (YM2) [145,194].

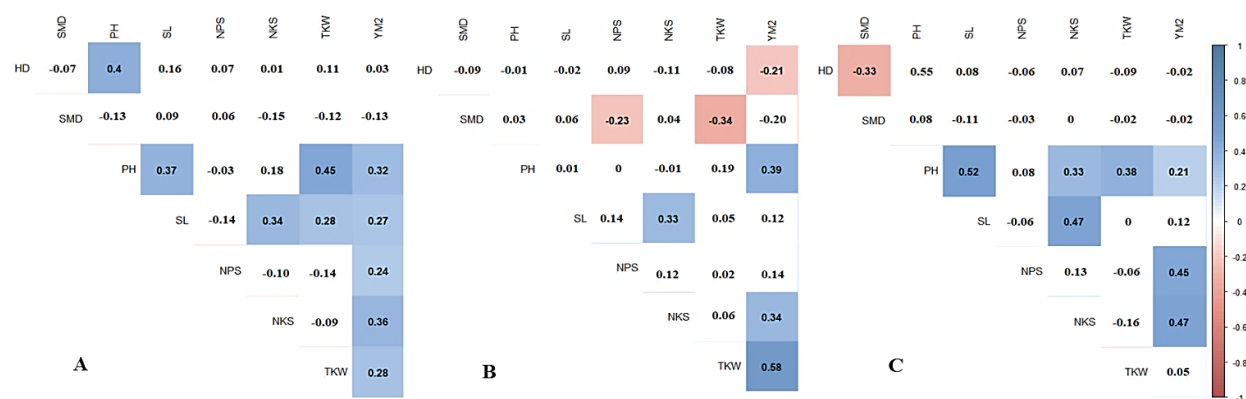
Проведен анализ структуры урожая для рекомбинантно-инбредной популяции РА×Р в трех областях (Северо-Казахстанская (север), Акмолинская (север), Алматинская (юго-восток)). Средние показатели по признаку PH колебались в пределах от $92,0 \pm 0,78$ см (КазНИИЗиР) до $55,7 \pm 0,45$ см (НПЦЗХ) (таблица 9). Для РИЛ, выращенных в условиях Алматинской области (КазНИИЗиР) средние значения компонентов урожайности (SL, NPS, NKS и YM2) превышали таковые в других условиях. Однако, среднее значение TKW на севере было выше, чем на юго-востоке страны [194].

Таблица 9 – Оценка морфометрических показателей и компонентов урожайности рекомбинатно-инбредных линий популяции Памяти Азиева × Paragon в трех областях Казахстана

Признаки	Организация	Стандарт	Памяти Азиева	Paragon	Min	Max	Mean ± SE
РН, см	СевКаз СХОС	89,7 ± 3,25	81,3 ± 3,25	66,3 ± 3,3	61,5	91,8	76,4 ± 0,62
	НПЦЗХ	60,9 ± 4,71	55,2 ± 7,13	54,3 ± 7,54	44,3	65,7	55,7 ± 0,45
	КазНИИЗиР	103,3 ± 2,19	95,9 ± 2,2	91,4 ± 6,15	61,7	106,9	92,0 ± 0,78
SL, см	СевКаз СХОС	9,3 ± 0,10	10,3 ± 0,50	8,8 ± 0,60	7,8	12,4	9,6 ± 0,08
	НПЦЗХ	8,4 ± 0,56	8,6 ± 1,08	8,9 ± 0,38	7,6	10,8	9,0 ± 0,07
	КазНИИЗиР	10,2 ± 0,22	11,0 ± 0,50	11,0 ± 0,36	8,7	13,8	11,0 ± 0,10
NPS, шт	СевКаз СХОС	2,8 ± 0,21	2,9 ± 0,14	2,6 ± 0,20	1,6	3,8	2,4 ± 0,04
	НПЦЗХ	2,8 ± 0,84	2,0 ± 0,42	1,9 ± 0,45	1,1	2,9	1,7 ± 0,04
	КазНИИЗиР	5,1 ± 0,95	3,8 ± 0,40	4,0 ± 0,44	2,5	5,3	3,7 ± 0,05
NKS, шт	СевКаз СХОС	35,1 ± 2,96	32,0 ± 4,35	35,3 ± 12,7	27,6	43,7	34,8 ± 0,37
	НПЦЗХ	30,9 ± 3,64	37,5 ± 4,98	34,8 ± 2,43	27,7	42,5	35,8 ± 0,35
	КазНИИЗиР	45,5 ± 0,87	46,1 ± 4,3	57,7 ± 3,02	40,5	60,5	49,4 ± 0,50
TKW, г	СевКаз СХОС	33,8 ± 4,50	32,1 ± 6,80	30,5 ± 8,3	28,4	42,5	35,8 ± 0,27
	НПЦЗХ	33,5 ± 1,99	34,2 ± 0,64	32,9 ± 1,59	25,6	44,9	34,6 ± 0,34
	КазНИИЗиР	40,9 ± 2,34	31,3 ± 1,2	28,2 ± 2,11	22,4	36,2	30,3 ± 0,26
YM2, г/м ²	СевКаз СХОС	278,7 ± 106,70	317,3 ± 98,1	221,4 ± 126,7	133,4	310,6	226,5 ± 4,15
	НПЦЗХ	300,6 ± 43,22	294,9 ± 50,6	251,3 ± 75,7	73,7	464,3	271,0 ± 7,91
	КазНИИЗиР	619,4 ± 0,94	679,1 ± 103,0	779,2 ± 23,68	294,5	881,9	519,8 ± 11,80
Примечание 1 Значения представлены в виде средних значений ± стандартная ошибка 2 РН, см - высота растения; SL, см - длина главного колос; NPS, шт - количество продуктивных колосьев на растение; NKS, шт - количество зерен главного колоса; TKW, г - масса 1000 зерен; YM2, г/м ² - урожайность зерна с 1 м ²							

Анализ корреляции по Пирсону для фенологических и фенотипических показателей популяции РА×Р показал отрицательную корреляцию между РН и YM2 в условиях Северо-Казахстанской СХОС (рисунок 12).

В двух северных регионах РН положительно коррелировала с YM2, такая же тенденция наблюдалась в юго-восточном регионе. NKS, один из значимых признаков, связанный с урожайностью зерна с 1 м², положительно коррелировал во всех трех областях с SL с индексами корреляции 0.47 (КазНИИЗиР), 0.34 (Северо-Казахстанская СХОС) и 0.33 (НПЦЗХ). Однако, наблюдалась значимая положительная корреляция между TKW и YM2 в двух областях в северном регионе. Корреляция этих двух компонентов урожайности (NKS и TKW) сопоставима с результатами в таблице 8, поскольку самый высокий показатель средних значений NKS был зарегистрирован в условиях КазНИИЗиР, а средние значения по TKW в двух областях в северном регионе был значительно выше, чем в юго-восточном регионе [194].



А – Северо-Казахстанская СХОС (Северо-Казахстанская обл.), Б – НППЦХ им. Бараева (Акмолинская обл.), В – КазНИИЗиР (Алматинская обл.) HD – дата цветения (дни), SMT – период от колошения до созревания (дни), VP – вегетационный период (дни), PH – высота растения (см), NPS – количество продуктивных колосьев, SL – длина главного колоса (см), TKW – масса 1000 зерен (г), NKS – количество зерен с главного колоса (шт.), YM2 – урожайность зерна с 1 м²(г/м²). Выделены корреляции с P < 0,05. Цвет указывает на положительную (синий) или отрицательную (красный) корреляцию

Рисунок 12 – Корреляционный анализ по Пирсону между фенологическими и фенотипическими признаками популяции Памяти Азиева × Paragon в трех областях

Трехфакторный дисперсионный анализ (ANOVA) для генотипов картирующей популяции РА×Р показал высокую значимость (P < 0.001) между двумя факторами (областью и годом исследования) для всех изучаемых признаков (таблица 10). По результатам ANOVA также была отмечена значимость при анализе между тремя факторами (генотипом, областью, годом) для признаков HD (1.28), SL (1.24), NPS (1.25) и NKS (1.24), соответственно (таблица 10).

Таблица 10 – Трехфакторный дисперсионный анализ (ANOVA) между фенологическими и фенотипическими признаками популяции Памяти Азиева × Парাগон

Признаки	Генотип (G)	Область (R)	Год (Y)	G:R	G:Y	R:Y	G:R:Y
HD, дни	3,83***	7951,19***	422,57***	2,02***	1,40*	113,02***	1,28*
SMD, дни	0,88 ns	2949,95***	470,28***	1,03 ns	0,89 ns	57,50***	1,07 ns
PH, см	5,23 ***	1691,58 ***	13,62 ***	1,20 ns	0,84 ns	46,04 ***	1,04 ns
SL, см	6,32 ***	247,12 ***	23,16 ***	1,07 ns	1,00 ns	92,80 ***	1,24 *
NPS, шт	1,48 **	323,58 ***	63,09 ***	1,49***	1,18 ns	82,96 ***	1,25 *
NKS, шт	3,01 ***	451,80 ***	22,65 ***	1,36 **	1,20 ns	94,52 ***	1,24 *
TKW, г	4,51 ***	64,90 ***	801,56 ***	0,89 ns	0,90 ns	494,77***	0,90 ns

Примечание

1 P_F (>F) – вывод о наличии статистически значимых отличий между группами (различия признаков статистически значимы при * P < 0.05, ** P < 0.01, *** P < 0.001, ns – не значимое);

2 HD, дни – время колошения; SMD, дни – период от колошения до созревания; PH, см – высота растения; SL, см – длина главного колоса; NPS, шт – количество продуктивных колосьев; NKS, шт – количество зерен с главного колоса; TKW, г – масса 1000 зерен

В результате изучения популяции РА×Р в трех областях Казахстана были отобраны наиболее перспективные линии, выделившиеся по исследуемым признакам таблицы 11.

Таблица 11 – Образцы популяции Памяти Азиева × Paragon превышающие местные сорта-стандарты по фенологическим и фенотипическим признакам в трех областях Казахстана

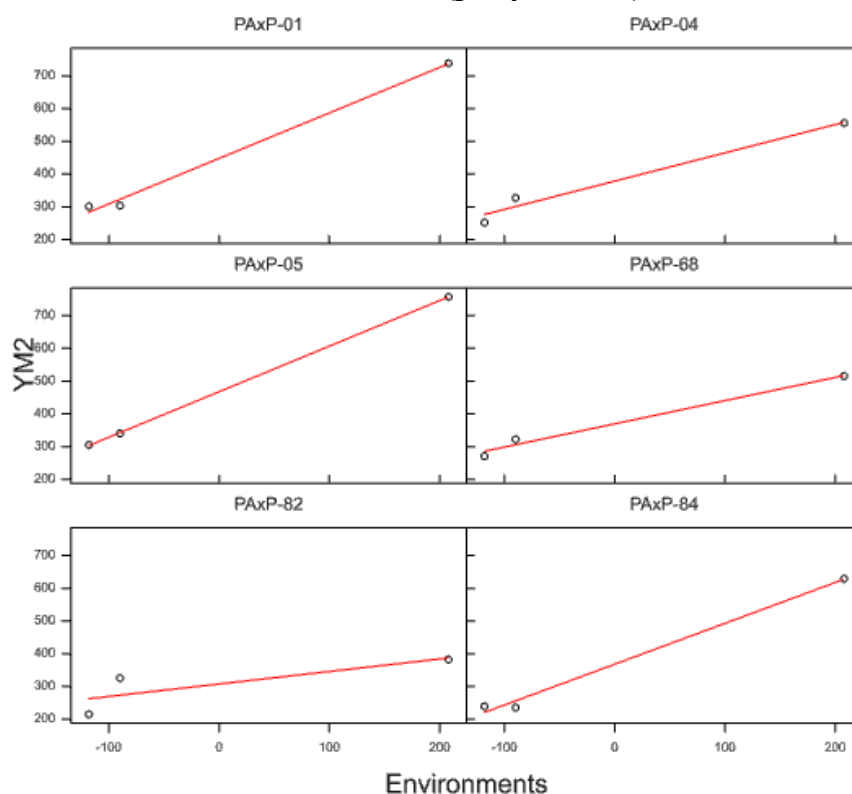
Признак	Северо-Казахстанская область	Акмолинская область	Алматинская область
1	2	3	4
Вегетационный период, дни	Минимум (82-83 дней) – РАхР-09, РАхР-10, РАхР-11, РАхР-12, РАхР-29, РАхР-32, РАхР-79; максимум (92 дней) – РАхР-49, РАхР-53, РАхР-62.	Минимум (95 дней) – РАхР-28, РАхР-08, РАхР-57, РАхР-47; максимум (104-106 дней) – РАхР-72, РАхР-48.	Минимум (76 дней) – РАхР-86, РАхР-89; максимум (96 дней) – РАхР-01, РАхР-06, РАхР-03, РАхР-54, РАхР-04, РАхР-60.
Высота растения, см	Минимум (61 см) – РАхР-89 максимум (91 см) – РАхР-54	Минимум (44 см) – РАхР-51 максимум (65 см) – РАхР-40, РАхР-73	Минимум (61 см) – РАхР-51 максимум (106 см) – РАхР-54
Длина главного колоса, см	9-12 см (62 РИЛ): РАхР-01, РАхР-04, РАхР-05, РАхР-12, РАхР-13, РАхР-14, РАхР-15, РАхР-16, РАхР-17, РАхР-18, РАхР-19, РАхР-22, РАхР-26, РАхР-27, РАхР-29, РАхР-31, РАхР-32, РАхР-33, РАхР-34, РАхР-36, РАхР-37, РАхР-39, РАхР-41, РАхР-44, РАхР-45, РАхР-46, РАхР-47, РАхР-48, РАхР-49, РАхР-50, РАхР-51, РАхР-52, РАхР-53, РАхР-54, РАхР-55, РАхР-56, РАхР-57, РАхР-58, РАхР-59, РАхР-60, РАхР-63, РАхР-64, РАхР-67, РАхР-68, РАхР-70, РАхР-72, РАхР-73, РАхР-74, РАхР-75, РАхР-77, РАхР-78, РАхР-80, РАхР-81, РАхР-82, РАхР-84, РАхР-85, РАхР-86, РАхР-87, РАхР-91, РАхР-92, РАхР-93, РАхР-94	9-10 см (76 РИЛ): РАхР-01-02, РАхР-03, РАхР-04, РАхР-05, РАхР-07, РАхР-08, РАхР-09, РАхР-10, РАхР-12, РАхР-14, РАхР-15, РАхР-17, РАхР-19, РАхР-20, РАхР-25, РАхР-26, РАхР-27, РАхР-28, РАхР-30, РАхР-31, РАхР-32, РАхР-33, РАхР-35, РАхР-36, РАхР-38, РАхР-39, РАхР-40, РАхР-41, РАхР-43, РАхР-44, РАхР-45, РАхР-46, РАхР-47, РАхР-48, РАхР-49, РАхР-50, РАхР-51, РАхР-52, РАхР-53, РАхР-54, РАхР-55, РАхР-56, РАхР-57, РАхР-58, РАхР-59, РАхР-60, РАхР-61, РАхР-62, РАхР-63, РАхР-64, РАхР-65, РАхР-67, РАхР-68, РАхР-69, РАхР-70, РАхР-71, РАхР-72, РАхР-73, РАхР-74, РАхР-75, РАхР-77, РАхР-78, РАхР-79, РАхР-80, РАхР-82, РАхР-83, РАхР-84, РАхР-85, РАхР-86, РАхР-87, РАхР-88, РАхР-91, РАхР-92, РАхР-93, РАхР-94	10-13 см (71 РИЛ): РАхР-01, РАхР-03, РАхР-04, РАхР-05, РАхР-07, РАхР-08, РАхР-09, РАхР-10, РАхР-11, РАхР-12, РАхР-13, РАхР-14, РАхР-15, РАхР-16, РАхР-17, РАхР-18, РАхР-19, РАхР-20, РАхР-22, РАхР-25, РАхР-26, РАхР-27, РАхР-28, РАхР-31, РАхР-32, РАхР-33, РАхР-36, РАхР-37, РАхР-38, РАхР-39, РАхР-42, РАхР-44, РАхР-45, РАхР-46, РАхР-47, РАхР-49, РАхР-50, РАхР-52, РАхР-53, РАхР-54, РАхР-55, РАхР-59, РАхР-60, РАхР-61, РАхР-62, РАхР-63, РАхР-64, РАхР-65, РАхР-67, РАхР-68, РАхР-69, РАхР-70, РАхР-72, РАхР-73, РАхР-74, РАхР-75, РАхР-78, РАхР-79, РАхР-80, РАхР-81, РАхР-82, РАхР-83, РАхР-84, РАхР-85, РАхР-86, РАхР-87, РАхР-88, РАхР-91, РАхР-92, РАхР-93, РАхР-94
Количество продуктивных колосьев на растение, шт.	2-3 шт (8 РИЛ): РАхР-40, РАхР-53, РАхР-68, РАхР-69, РАхР-70, РАхР-72, РАхР-73, РАхР-77	2-3 шт: РАхР-28	5 шт: РАхР-01
Количество зерен с главного колоса, шт.	35-43 шт (39 РИЛ): РАхР-01, РАхР-04, РАхР-05, РАхР-09, РАхР-11, РАхР-16, РАхР-17, РАхР-18, РАхР-20, РАхР-22, РАхР-24, РАхР-25, РАхР-26, РАхР-27, РАхР-29, РАхР-30, РАхР-32, РАхР-33, ,	33-44 шт (87 РИЛ): РАхР-01, РАхР-02, РАхР-03, РАхР-04, РАхР-05, РАхР-06, РАхР-07, РАхР-08, РАхР-09, РАхР-10, РАхР-11, РАхР-12, РАхР-13, РАхР-14, РАхР-15, РАхР-17, РАхР-18, РАхР-19, РАхР-20, РАхР-21, РАхР-22, РАхР-23, РАхР-24,	45-60 шт (71 РИЛ): РАхР-01, РАхР-02, РАхР-03, РАхР-04, РАхР-05, РАхР-07, РАхР-08, РАхР-09, РАхР-10, РАхР-11, РАхР-12, РАхР-13, РАхР-14, РАхР-15, РАхР-16, РАхР-17, РАхР-18, РАхР-20, РАхР-21, РАхР-22, РАхР-23, РАхР-24, РАхР-25, РАхР-26, РАхР-27, РАхР-28,

продолжение таблицы 11

1	2	3	4
	<p>РАхР-37, РАхР-39, РАхР-46, РАхР-48, РАхР-49, РАхР-50, РАхР-51, РАхР-52, РАхР-54, РАхР-60, РАхР-62, РАхР-64, РАхР-70, РАхР-76, РАхР-77, РАхР-80, РАхР-81, РАхР-82, РАхР-83, РАхР-84, РАхР-86</p>	<p>РАхР-25, РАхР-26, РАхР-27, РАхР-28, РАхР-29, РАхР-30, РАхР-31, РАхР-32, РАхР-33, РАхР-35, РАхР-36, РАхР-37, РАхР-38, РАхР-39, РАхР-40, РАхР-41, РАхР-42, РАхР-43, РАхР-44, РАхР-45, РАхР-46, РАхР-47, РАхР-48, РАхР-49, РАхР-50, РАхР-51, РАхР-52, РАхР-53, РАхР-54, РАхР-55, РАхР-56, РАхР-57, РАхР-58, РАхР-59, РАхР-60, РАхР-61, РАхР-62, РАхР-63, РАхР-64, РАхР-65, РАхР-66, РАхР-67, РАхР-68, РАхР-69, РАхР-70, РАхР-71, РАхР-73, РАхР-74, РАхР-75, РАхР-77, РАхР-79, РАхР-80, РАхР-81, РАхР-82, РАхР-83, РАхР-84, РАхР-86, РАхР-87, РАхР-88, РАхР-89, РАхР-90, РАхР-92, РАхР-93, РАхР-94</p>	<p>РАхР-31, РАхР-33, РАхР-36, РАхР-37, РАхР-38, РАхР-46, РАхР-47, РАхР-49РАхР-50, РАхР-52, РАхР-53, РАхР-54, РАхР-55, РАхР-56, РАхР-60, РАхР-61, РАхР-62, РАхР-64, РАхР-65, РАхР-66, РАхР-67, РАхР-68, РАхР-69, РАхР-70, РАхР-71, РАхР-73, РАхР-76, РАхР-77, РАхР-78, РАхР-79, РАхР-80, РАхР-81, РАхР-82, РАхР-83, РАхР-84, РАхР-85, РАхР-86, РАхР-88, РАхР-91, РАхР-92, РАхР-94</p>
<p>Масса 1000 зерен, г</p>	<p>34-42 г (73 РИЛ): РАхР-01, РАхР-03, РАхР-05, РАхР-06, РАхР-08, РАхР-10, РАхР-11, РАхР-12, РАхР-13, РАхР-14, РАхР-15, РАхР-16, РАхР-17, РАхР-18, РАхР-19, РАхР-20, РАхР-23, РАхР-24, РАхР-25, РАхР-26, РАхР-27, РАхР-28, РАхР-29, РАхР-30, РАхР-31, РАхР-32, РАхР-33, РАхР-34, РАхР-36, РАхР-37, РАхР-38, РАхР-41, РАхР-44, РАхР-46, РАхР-47, РАхР-48, РАхР-49, РАхР-50, РАхР-51, РАхР-52, РАхР-53, РАхР-54, РАхР-55, РАхР-57, РАхР-58, РАхР-59, РАхР-60, РАхР-61, РАхР-62, РАхР-63, РАхР-64, РАхР-65, РАхР-67, РАхР-70, РАхР-71, РАхР-72, РАхР-73, РАхР-74, РАхР-75, РАхР-76, РАхР-77, РАхР-78, РАхР-79, РАхР-80, РАхР-81, РАхР-83, РАхР-85, РАхР-87, РАхР-88, РАхР-90, РАхР-91, РАхР-93, РАхР-94</p>	<p>33-44 г (62 РИЛ): РАхР-05, РАхР-06, РАхР-07, РАхР-08, РАхР-09, РАхР-10, РАхР-11, РАхР-12, РАхР-13, РАхР-14, РАхР-15, РАхР-16, РАхР-17, РАхР-18, РАхР-19, РАхР-20, РАхР-21, РАхР-22, РАхР-23, РАхР-24, РАхР-25, РАхР-26, РАхР-27, РАхР-28, РАхР-29, РАхР-30, РАхР-31, РАхР-32, РАхР-34, РАхР-36, РАхР-37, РАхР-38, РАхР-40, РАхР-41, РАхР-43, РАхР-44, РАхР-45, РАхР-46, РАхР-47, РАхР-48, РАхР-49, РАхР-50, РАхР-51, РАхР-52, РАхР-54, РАхР-57, РАхР-58, РАхР-59, РАхР-61, РАхР-69, РАхР-70, РАхР-71, РАхР-73, РАхР-75, РАхР-76, РАхР-77, РАхР-78, РАхР-79, РАхР-80, РАхР-87, РАхР-88, РАхР-94</p>	<p>33-36 г (11 РИЛ): РАхР-06, РАхР-19, РАхР-24, РАхР-29, РАхР-30, РАхР-52, РАхР-54, РАхР-57, РАхР-59, РАхР-87, РАхР-88</p>
<p>Урожайность зерна с 1 м², г/м²</p>	<p>281- 310 г/м² (6 РИЛ): РАхР-01; РАхР-05; РАхР-20; РАхР-28; РАхР-73; РАхР-80</p>	<p>303-464 г/м² (38 РИЛ): РАхР-01, РАхР-04, РАхР-05, РАхР-09, РАхР-13, РАхР-14, РАхР-16, РАхР-17, РАхР-19, РАхР-20, РАхР-21, РАхР-23, РАхР-27, РАхР-28, РАхР-29, РАхР-40, РАхР-43, РАхР-44, РАхР-45, РАхР-46, РАхР-47, РАхР-48, РАхР-52, РАхР-54, РАхР-56, РАхР-58, РАхР-59, РАхР-61, РАхР-68, РАхР-70, РАхР-71, РАхР-73, РАхР-76, РАхР-79, РАхР-80, РАхР-82, РАхР-87, РАхР-94</p>	<p>703-881 г/м² (19 РИЛ): РАхР-01, РАхР-03, РАхР-05, РАхР-06, РАхР-07, РАхР-10, РАхР-11, РАхР-14, РАхР-16, РАхР-18, РАхР-20, РАхР-21, РАхР-25, РАхР-31, РАхР-35, РАхР-36, РАхР-52, РАхР-81, РАхР-84</p>

Урожайность – это сложный признак, обусловленный взаимодействием генотипа и среды. Высокую урожайность (УМ2) по сравнению с сортами-стандартами наблюдали в условиях НПЦЗХ им. Бараева у 38 РИЛ, в условиях Северо-Казахстанской СХОС – 6 РИЛ и КазНИИЗиР – 19 РИЛ, соответственно (рисунок 13). Три линии – РА×Р-01, РА×Р-05, РА×Р-20 выделены во всех трех областях по признакам, связанным с урожайностью.

В частности, регрессионный анализ Финли-Уилкинсона показал, что РА×Р-01 и РА×Р-05 имели высокую УМ2 во всех трех областях, тем самым отметив высокий генетический потенциал (рисунок 13) [194].



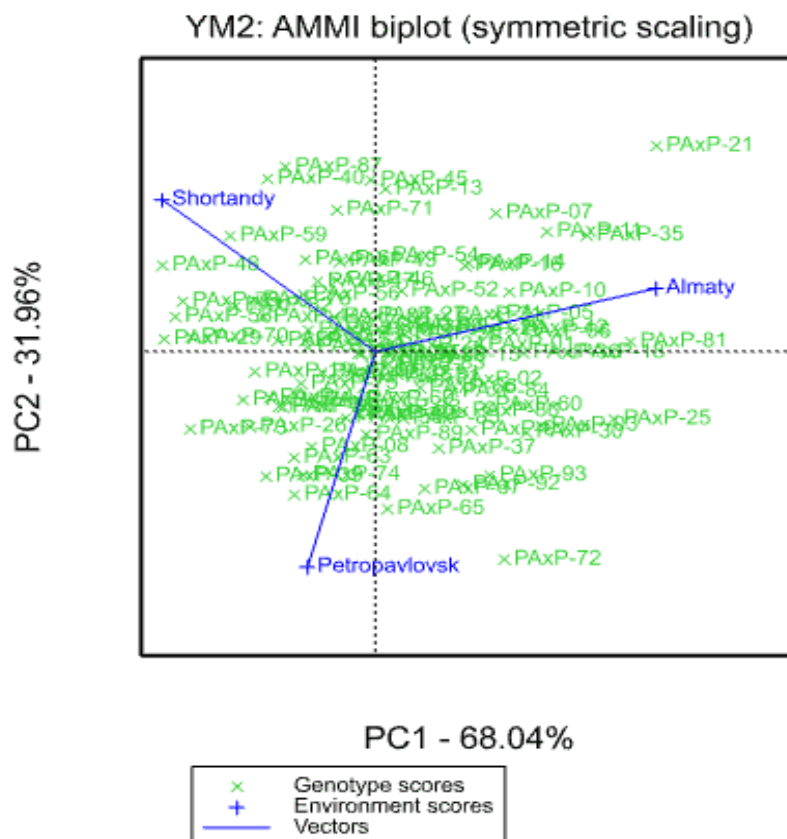
УМ2 – урожайность зерна с 1 м², г/м²

Рисунок 13 – Регрессионный анализ Финли-Уилкинсона по УМ2 для РИЛ, выращенных в трех областях Казахстана

Для интерпретации результатов полевых исследований используются различные статистические методы оценки адаптации, пластичности и стабильности сортов, что является удобным инструментом для выделения перспективных, потенциально высокоурожайных и экологически пластичных образцов в контрастных климатических условиях окружающей среды конкретного региона.

Одним из таких методов является аддитивный анализ основных эффектов и мультипликативного взаимодействия (*Additive main effects and multiplicative interaction*, АММИ). Полученные результаты проведенного нами АММИ для средних значений по УМ2, разделенных по оси абсцисс, указывают на различия в основных эффектах в трех областях, а по оси ординат – на различия во взаимодействии между северным и юго-восточным Казахстаном. Наблюдаемые

взаимодействия анализа «генотип × среда» ($G \times E$) в модели АММІ разделились между PC1 и PC2, составили по 68,04 % и 31,96 %, соответственно (рисунок 14) [194].



Примечание: Petropavlovsk - Северо-Казахстанская область, Almaty - Алматинская область, Shortandy - Акмолинская область; синим цветом – области, зеленым цветом – генотипы

Рисунок 14 – Диаграмма АММІ для средних значений YM2 для популяции RA×P в трех областях Казахстана

Оценка графика АММІ для YM2 показала, что самые высокие средние показатели по урожайности были на юго-востоке. Несколько РИЛ, в том числе RA×P-21, RA×P-07, RA×P-11, RA×P-35, продемонстрировали более высокие показатели урожайности в двух областях в Алматинской и Акмолинской. Четыре РИЛ (РА×P-72, РА×P-65, РА×P-92, РА×P-93) отличились в двух областях Алматинской и Северо-Казахстанской областях, но не в Акмолинской области (рисунок 14).

Также был проведен такой же анализ морфометрических показателей и компонентов урожайности для дигаплоидной популяции АхС. В результате анализа показано, что средние показатели по PH, SL, NPS, TKW у линий А×С были менее оптимальными по сравнению с местным стандартом (таблица 12) [145].

В условиях орошения в южном Казахстане (КО) средние значения YM2 линий АхС были сопоставимы с показателями сорта-стандарта, а Cadenza показал высокую урожайность по сравнению с местным сортом Казахстанская 4 (таблица 12).

Таблица 12 – Оценка морфометрических показателей и компонентов урожайности дигамной популяции Avalon × Cadenza в четырех областях Казахстана

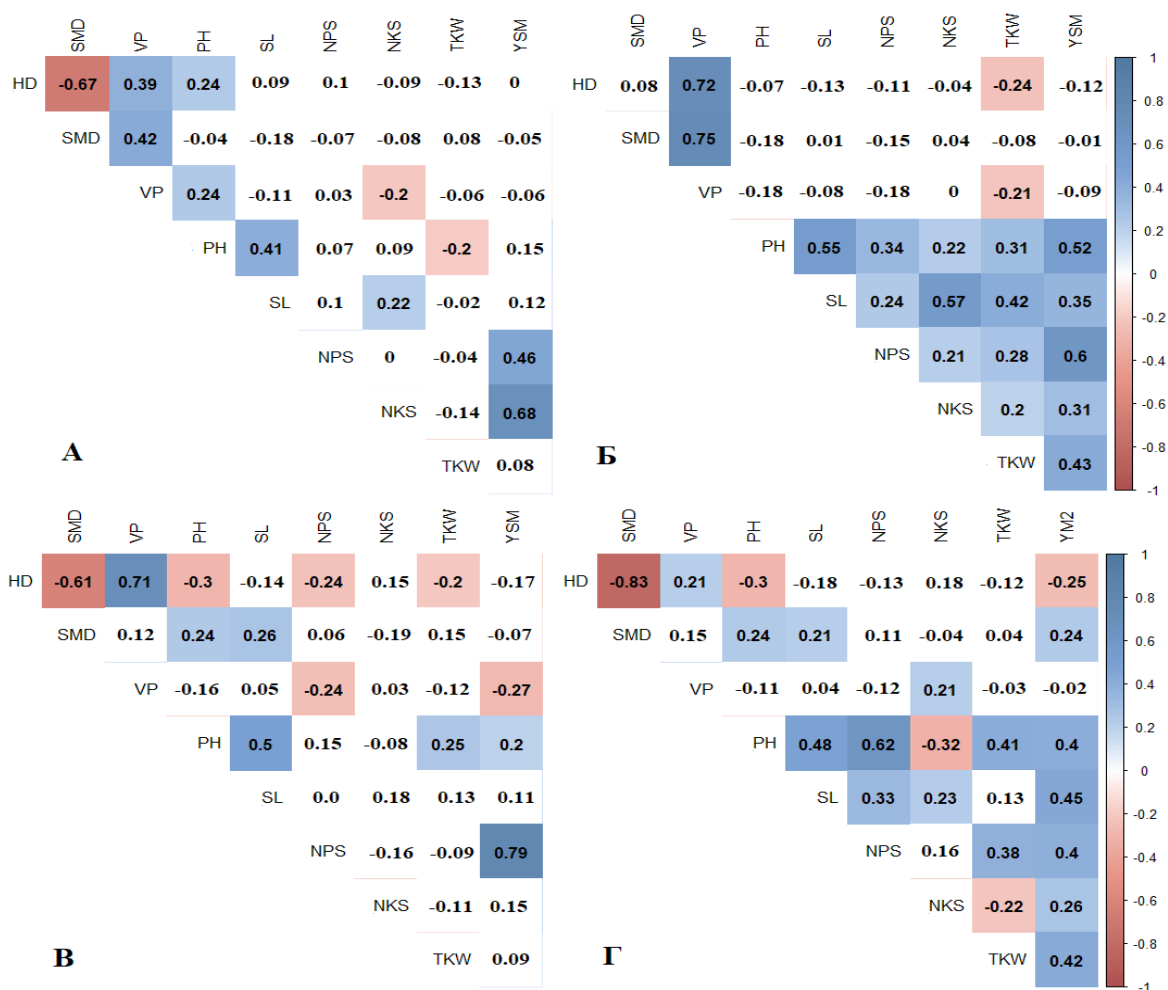
Признак	Организаций	Стандарт	Cadenza	min	max	mean+SD
РН, см	Карабалыкская СХОС	54,6 ± 1,77	53,2 ± 1,76	32,9	64,1	53,4 ± 0,39
	Карагандинская СХОС	51,2 ± 5,27	44,3 ± 5,08	36,4	60,7	47,1 ± 0,56
	КазНИИ рисоводства	85,7 ± 7,41	62,0 ± 3,38	46	71,4	58,1 ± 0,59
	КазНИИЗиР	103,3 ± 2,19	73,7 ± 2,75	37,7	96,2	63,8 ± 1,12
SL, см	Карабалыкская СХОС	6,0 ± 0,13	6,2 ± 0,45	4,7	7,1	6,05 ± 0,05
	Карагандинская СХОС	5,7 ± 0,39	6,1 ± 0,56	4,1	8,0	6,37 ± 0,06
	КазНИИ рисоводства	8,8 ± 0,58	8,2 ± 0,28	6,9	9,7	8,35 ± 0,06
	КазНИИЗиР	10,2 ± 0,22	9,5 ± 0,25	6,8	11,9	9,0 ± 0,10
NPS, шт	Карабалыкская СХОС	2,3 ± 0,17	2,2 ± 0,38	1,5	2,9	2,3 ± 0,03
	Карагандинская СХОС	1,3 ± 0,11	1,1 ± 0,07	1,2	1,6	1,3 ± 0,01
	КазНИИ рисоводства	2,0 ± 0,32	2,6 ± 0,31	1,5	2,7	2,01 ± 0,02
	КазНИИЗиР	5,1 ± 0,95	4,8 ± 0,75	1,0	4,7	2,2 ± 0,08
NKS, шт	Карабалыкская СХОС	16,2 ± 0,10	13,4 ± 0,67	10,7	21,7	14,6 ± 0,28
	Карагандинская СХОС	24,5 ± 0,11	27,8 ± 4,73	19,0	34,9	26,5 ± 0,32
	КазНИИ рисоводства	44,2 ± 1,47	43,6 ± 1,72	40,5	49,7	45,4 ± 0,19
	КазНИИЗиР	45,5 ± 0,87	59,4 ± 1,75	31,3	84,3	58,5 ± 0,84
TKW, г	Карабалыкская СХОС	33,8 ± 1,28	32,1 ± 1,10	30,0	36,1	33,3 ± 0,14
	Карагандинская СХОС	45,8 ± 3,90	30,0 ± 5,15	28,9	38,7	33,6 ± 0,23
	КазНИИ рисоводства	35,3 ± 0,99	39,3 ± 0,44	33,2	41,6	37,8 ± 0,17
	КазНИИЗиР	40,9 ± 2,34	37,03 ± 2,78	21,4	46,4	32,7 ± 0,35
YM2, г/м ²	Карабалыкская СХОС	556,7 ± 16,3	466,6 ± 12,0	188,2	847,2	402,1 ± 11,3
	Карагандинская СХОС	163,5 ± 55,2	101,2 ± 60,2	61,5	450,2	146,5 ± 5,79
	КазНИИ рисоводства	466,7 ± 67,5	540,3 ± 68,5	241,4	564,2	432,3 ± 5,77
	КазНИИЗиР	619,4 ± 0,94	473,9 ± 30,6	177,8	752,4	398,1 ± 11,5
Примечание 1 Значения представлены в виде средних значений ± стандартная ошибка 2 РН, см – высота растения; SL, см – длина главного колоса; NPS, шт – количество продуктивных колосьев; NKS, шт – количество зерен с главного колоса; TKW, г – масса 1000 зерен; YM2, г/м ² – урожайность зерна с 1 м ²						

Был проведен анализ корреляции Пирсона на основе средних данных для исследуемых признаков в четырех регионах. По данным полевых экспериментов в Северном Казахстане корреляционный анализ не показал корреляций между урожайностью HD, SMD и РН. Однако TKW, который является одним из важных хозяйственно-ценных признаков, отрицательно коррелировал с РН ($P < 0.05$), что свидетельствует о том, что высота растений неблагоприятна влияет на урожайность пшеницы в этом регионе (рисунок 15, А).

Отрицательная корреляция между массой тысячи зерен (TKW) и вегетационным периодом, а также его важными слагаемыми (HD, SMD), и положительная корреляция TKW с высотой растений (РН) были обнаружены для эксперимента, проведенного в условиях Карагандинской области (КА). Также отрицательная корреляция была выявлена между TKW и HD, YM2 и SMT на юге (КО) (рисунок 15 Б, В).

На основе фенологических и фенотипических наблюдений популяции А×С

в условиях КазНИИЗиР также наблюдалась отрицательная корреляция между HD и YM2, что свидетельствует о том, что позднее колошение отрицательно влияет на показатели урожайности на юго-востоке Казахстана. Однако, здесь была выявлена положительная корреляция между коротким периодом от колошения до созревания (SMD) и YM2 (рисунок 15, Г). Корреляционный анализ показал отрицательное влияние позднего колошения на основные компоненты урожая - YM2 и TKW в центральном (КА), южном (КО) и юго-восточных регионах (КазНИИЗиР), но не на севере (рисунок 15).



HT – дата цветения (дни), SMT – период от колошения до созревания (дни), VP - вегетационный период (дни), PH – высота растения (см), NPS – количество продуктивных колосьев, SL – длина главного колоса (см), TKW – масса 1000 зерен (г), NKS – количество зерен на колос (шт), YM2-урожайность зерна с 1 м²(г/м²). Выделены корреляции с P <0,05. Цвет указывает на положительную (синий) или отрицательную (красный) корреляцию.

А – Карабалыкская СХОС (север), Б – Карагандинской СХОС им. А.Ф. Христенко (центр), В – КазНИИ рисоводства им. И. Жахаева (юг), Г – КазНИИЗиР (юго-восток)

Рисунок 15 – Корреляционный анализ по Пирсону между фенологическими и фенотипическими признаками популяции Avalon × Cadenza в четырёх регионах Казахстана

Трёхфакторный анализ ANOVA, проведенный для генотипов дигамной популяции А × С, позволил обнаружить высокую значимость между двумя факторами (регион и год) для всех исследуемых признаков. Анализ

показал достоверную значимость ($P < 0.001$) между тремя факторами (генотип, регион, год) для ТКВ (5.47) и РН (4.29) (таблица 13).

Таблица 13 – Трехфакторный дисперсионный анализ (ANOVA) между фенологическими и фенотипическими признаками популяции Avalon × Cadenza

Признаки	РН, см	SL, см	NPS, шт	NKS, шт	ТКВ, г	УМ2, г/м ²
Генотип (G)	15.08***	4.401***	2.00***	5.078***	8.991***	4.500***
Регион (R)	1318.1***	2207.8***	1262.4***	16451.6***	1344.4***	1404.2***
Год (Y)	305.9***	436.9***	25.9***	716.2***	544.3***	181.3***
G:R	10.17***	4.60***	2.59***	5.43***	7.33***	3.5***
G:Y	4.84***	2.25***	1.22*	3.69***	6.21***	1.59***
R:Y	125.01***	309.69***	119.07***	657.89***	144.87***	178.83***
G:R:Y	4.29***	2.14***	1.18*	3.59***	5.47***	1.98***
<p>Примечание 1 Pr (>F) – вывод о наличии статистически значимых отличий между группами (различия признаков статистически значимы при * P < 0.05, ** P < 0.01, *** P < 0.001, ns – не значимое); 2 РН, см – высота растения; SL, см – длина главного колоса; NPS, шт – количество продуктивных колосьев; NKS, шт – количество зерен с главного колоса; ТКВ, г – масса 1000 зерен; УМ2, г/м² – урожайность зерна на 1 м²</p>						

В результате изучения популяции А×С в четырех областях Казахстана, были отмечены и отобраны наиболее перспективные линии, выделившиеся по исследуемым признакам. В результате анализа картирующей популяции, выращенной в четырех регионах, были выделены указанные в таблице 14, которые превышали сорта-стандарты по следующим признакам: длина колоса, количество продуктивных колосьев, масса 1000 зерен, урожайность с зерна с 1 м².

Две линии – А×С-52, А×С-55 были выделены в трех условиях в Карабалыкской СХОС, Карагандинской СХОС, КазНИИ рисоводства им. Жахаева по признакам, связанным с урожайностью (таблица 14) [145].

Таблица 14 – Образцы популяции Avalon × Cadenza, превышающие местные сорта-стандарты по фенологическим и фенотипическим признакам в четырех областях Казахстана

Признак	Карабалыкская СХОС	Карагандинская СХОС	КазНИИ рисоводства им Жахаева	КазНИИЗИР
1	2	3	4	5
Вегетационный период, дни	Минимум (95 дней) - АхС-21 максимум (100 дней) - АхС-140, АхС-132, АхС-152, АхС-141, АхС-120, АхС-193, АхС-146, АхС-88, АхС-145, АхС-196	Минимум (86 дней) - АхС-023 максимум (93 дней) - АхС-119, АхС-122	Минимум (73-74 дней) - АхС-137, АхС-117 максимум (85 дней) - АхС-125, АхС-116, АхС-085	Минимум (98 дней) - АхС-126 максимум (106 дней) - АхС-146

продолжение таблицы 14

1	2	3	4	5
Высота растения, см	Минимум (46 см) - АхС-191 максимум (64 см) - АхС-188	Минимум (36 см) - АхС-137; АхС-194 Максимум (59-60 см) - АхС-074, АхС-071, АхС-073, АхС-021	Минимум (46-74 см) АхС-192, АхС-080, АхС-074, максимум (70-71 см) - АхС-071, АхС-062, АхС-203	Минимум (37-45 см): АхС-193, АхС-196, АхС-074 максимум (96 см): АхС-147
Длина главного колоса, см	6,1-7,1 см (42 ДГЛ): АхС-001, АхС-002, АхС-017, АхС-019, АхС-021, АхС-022, АхС-023, АхС-027, АхС-041, АхС-044, АхС-054, АхС-058, АхС-065, АхС-071, АхС-074, АхС-079, АхС-085, АхС-087, АхС-096, АхС-098, АхС-101, АхС-114, АхС-119, АхС-141, АхС-147, АхС-148, АхС-150, АхС-152, АхС-156, АхС-162, АхС-163, АхС-165, АхС-167, АхС-168, АхС-176, АхС-186, АхС-188, АхС-193, АхС-194, АхС-196, АхС-200, АхС-205	5-8 см (88 ДГЛ): АхС-001, АхС-002, АхС-006, АхС-007, АхС-008. АхС-016, АхС-017, АхС-018, АхС-019, АхС-021, АхС-022, АхС-023, АхС-024, АхС-027, АхС-041, АхС-042, АхС-043, АхС-044, АхС-046, АхС-052, АхС-053, АхС-054, АхС-055, АхС-058, АхС-062, АхС-065, АхС-070, АхС-071, АхС-073, АхС-074, АхС-079, АхС-080, АхС-081, АхС-084, АхС-085, АхС-087, АхС-092, АхС-093, АхС-096, АхС-098, АхС-099, АхС-101, АхС-102, АхС-103, АхС-104, АхС-105, АхС-107, АхС-108, АхС-109, АхС-114, АхС-115, АхС-116, АхС-117, АхС-119, АхС-120, АхС-126, АхС-129, АхС-130, АхС-132, АхС-133, АхС-134, АхС-135, АхС-140, АхС-141, АхС-143, АхС-145, АхС-146, АхС-147, АхС-148, АхС-150, АхС-152, АхС-162, АхС-163, АхС-164, АхС-165, АхС-166, АхС-167, АхС-168, АхС-172, АхС-186, АхС-188, АхС-191, АхС-192, АхС-195, АхС-196, АхС-200, АхС-203, АхС-205	8,9-9,7 см (20 ДГЛ): АхС-021, АхС-024, АхС-042, АхС-062, АхС-070, АхС-073, АхС-084, АхС-085, АхС-107, АхС-125, АхС-139, АхС-140, АхС-141, АхС-150, АхС-158, АхС-164, АхС-166, АхС-195, АхС-200, АхС-203	10,0-11,0 см (9 ДГЛ): АхС-006, АхС-042, АхС-046, АхС-053, АхС-140, АхС-141, АхС-146, АхС-158, АхС-195
Количество продуктивных колосьев на растение, шт.	2,4 -2,9 шт. (32 ДГЛ): АхС-008, АхС-016, АхС-017, АхС-024, АхС-041, АхС-044, АхС-052, АхС-055, АхС-070, АхС-071, АхС-080, АхС-081, АхС-085, АхС-087, АхС-088, АхС-093, АхС-099, АхС-108, АхС-114, АхС-116, АхС-119, АхС-141, АхС-143, АхС-147, АхС-148	1,4-1,6 шт (12 ДГЛ): АхС-017, АхС-022, АхС-042, АхС-043, АхС-046, АхС-052, АхС-053, АхС-054, АхС-065, АхС-079, АхС-085, АхС-162	2,1-2,7 шт (49 ДГЛ): АхС-001, АхС-017, АхС-018, АхС-023, АхС-041, АхС-052, АхС-054, АхС-055, АхС-058, АхС-062, АхС-071, АхС-073, АхС-079, АхС-092, АхС-093, АхС-098, АхС-099, АхС-107, АхС-108. АхС-109, АхС-114, АхС-115, АхС-117, АхС-120, АхС-125, АхС-130	3,2-4,7 шт (13 ДГЛ): АхС-001, АхС-007, АхС-041, АхС-044, АхС-062, АхС-085, АхС-107, АхС-140, АхС-148, АхС-166, АхС-191, АхС-194, АхС-195

продолжение таблицы 14

1	2	3	4	5
	<p>АхС-152, АхС-162, АхС-163, АхС-168, АхС-192, АхС-193, АхС-200</p>		<p>АхС-132, АхС-133, АхС-135, АхС-138, АхС-139, АхС-141, АхС-143, АхС-146, АхС-147, АхС-148, АхС-150, АхС-152, АхС-156, АхС-163, АхС-164, АхС-165, АхС-172, АхС-176, АхС-194, АхС-195, АхС-196, АхС-200, АхС-203</p>	
<p>Количество зерен на колос, шт.</p>	<p>16,3-21 шт (30 ДГЛ): АхС-002, АхС-006, АхС-007, АхС-016, АхС-017, АхС-019, АхС-022, АхС-024, АхС-027, АхС-041, АхС-042, АхС-043, АхС-044, АхС-046, АхС-054, АхС-055, АхС-062, АхС-071, АхС-074, АхС-081, АхС-087, АхС-098, АхС-135, АхС-140, АхС-147, АхС-156, АхС-158, АхС-167, АхС-193, АхС-200</p>	<p>24-35 шт (72 ДГЛ): АхС-001, АхС-002, АхС-006, АхС-008, АхС-016, АхС-017, АхС-019, АхС-021, АхС-022, АхС-023, АхС-027, АхС-042, АхС-043, АхС-044, АхС-046, АхС-052, АхС-053, АхС-054, АхС-055, АхС-058, АхС-062, АхС-070, АхС-071, АхС-073, АхС-074, АхС-079, АхС-080, АхС-096, АхС-099, АхС-101, АхС-104, АхС-105, АхС-107, АхС-108, АхС-109, АхС-114, АхС-116, АхС-117, АхС-119, АхС-120, АхС-125, АхС-126, АхС-129, АхС-130, АхС-134, АхС-135, АхС-139, АхС-141, АхС-143, АхС-145, АхС-146, АхС-147, АхС-148, АхС-162, АхС-163, АхС-164, АхС-165, АхС-166, АхС-167, АхС-168, АхС-172, АхС-176, АхС-186, АхС-188, АхС-191</p>	<p>44,4 - 49,0 шт (75 ДГЛ): АхС-007, АхС-008, АхС-016, АхС-018, АхС-021, АхС-022, АхС-024, АхС-027, АхС-041, АхС-042, АхС-043, АхС-044, АхС-046, АхС-052, АхС-054, АхС-055, АхС-058, АхС-062, АхС-070, АхС-071, АхС-073, АхС-074, АхС-079, АхС-080, АхС-081, АхС-084, АхС-085, АхС-087, АхС-088, АхС-092, АхС-093, АхС-099, АхС-101, АхС-102, АхС-103, АхС-104, АхС-105, АхС-107, АхС-108, АхС-114, АхС-115, АхС-116, АхС-117, АхС-119, АхС-120, АхС-122, АхС-125, АхС-129, АхС-133, АхС-134, АхС-135, АхС-137, АхС-138, АхС-139, АхС-140, АхС-141, АхС-143, АхС-145, АхС-150, АхС-152, АхС-156, АхС-158, АхС-162, АхС-163, АхС-167, АхС-168, АхС-170, АхС-173, АхС-176, АхС-188, АхС-191, АхС-192, АхС-193, АхС-194, АхС-195</p>	<p>46-84 шт (97 ДГЛ): АхС-001, АхС-006, АхС-007, АхС-008, АхС-016, АхС-017, АхС-018, АхС-019, АхС-021, АхС-022, АхС-024, АхС-027, АхС-041, АхС-042, АхС-043, АхС-044, АхС-046, АхС-052, АхС-053, АхС-054, АхС-055, АхС-058, АхС-062, АхС-070, АхС-071, АхС-073, АхС-074, АхС-079, АхС-081, АхС-084, АхС-085, АхС-087, АхС-088, АхС-092, АхС-093, АхС-096, АхС-098, АхС-099, АхС-101, АхС-102, АхС-103, АхС-104, АхС-105, АхС-107, АхС-108, АхС-109, АхС-114, АхС-115, АхС-116, АхС-117, АхС-119, АхС-120, АхС-125, АхС-126, АхС-130, АхС-132, АхС-133, АхС-134, АхС-135, АхС-137, АхС-138, АхС-139</p>

продолжение таблицы 14

1	2	3	4	5
		<p>АхС-192, АхС-193, АхС-194, АхС-195, АхС-196, АхС-200, АхС-203</p>		<p>АхС-140, АхС-141, АхС-143, АхС-145, АхС-146, АхС-147, АхС-148, АхС-150, АхС-152, АхС-156, АхС-158, АхС-162, АхС-163, АхС-164, АхС-165, АхС-166, АхС-167, АхС-168, АхС-170, АхС-172, АхС-173, АхС-176, АхС-186, АхС-191, АхС-192, АхС-193, АхС-194, АхС-195, АхС-196, АхС-200, АхС-203, АхС-205</p>
<p>Масса 1000 зерен, г</p>	<p>33,9- 36,0 г (31 ДГЛ): АхС-006, АхС-007, АхС-016, АхС-021, АхС-041, АхС-053, АхС-084, АхС-092, АхС-096, АхС-099, АхС-101, АхС-102, АхС-109, АхС-115, АхС-116, АхС-117, АхС-120, АхС-122, АхС-125, АхС-126, АхС-129, АхС-130, АхС-135, АхС-162, АхС-166, АхС-192, АхС-193, АхС-194, АхС-196, АхС-200, АхС-203</p>	<p>37,0 - 38,0 г (8 ДГЛ): АхС-022, АхС-023, АхС-042, АхС-043, АхС-044, АхС-074, АхС-098, АхС-203</p>	<p>35,5 - 41,0 г (96 ДГЛ): АхС-001, АхС-002, АхС-006, АхС-007, АхС-008, АхС-016, АхС-018, АхС-019, АхС-021, АхС-022, АхС-023, АхС-027, АхС-041, АхС-042, АхС-043, АхС-044, АхС-046, АхС-052, АхС-053, АхС-054, АхС-055, АхС-058, АхС-062, АхС-065, АхС-070, АхС-071, АхС-073, АхС-074, АхС-079, АхС-080, АхС-081, АхС-084, АхС-085, АхС-087, АхС-088, АхС-092, АхС-093, АхС-096, АхС-098, АхС-099, АхС-101, АхС-102, АхС-103, АхС-104, АхС-105, АхС-107, АхС-108, АхС-109, АхС-114, АхС-115, АхС-117, АхС-119, АхС-120, АхС-122, АхС-125, АхС-126, АхС-129, АхС-130, АхС-132, АхС-133, АхС-134, АхС-135, АхС-137, АхС-138, АхС-139, АхС-140, АхС-141, АхС-145, АхС-146, АхС-147, АхС-148, АхС-150, АхС-156, АхС-158, АхС-162, АхС-163, АхС-164, АхС-165, АхС-166, АхС-167, АхС-168, АхС-170, АхС-172, АхС-173, АхС-176, АхС-186, АхС-188, АхС-191, АхС-192, АхС-193, АхС-194, АхС-195, АхС-196, АхС-200, АхС-203, АхС-205</p>	<p>46,4 г (1 ДГЛ): АхС-098</p>

продолжение таблицы 14

1	2	3	4	5
Урожайности зерна с 1 м ² , г/м ²	558,8-847,2 г/м ² (9 ДГЛ): АхС-006, АхС-027, АхС-043, АхС-052, АхС-055, АхС-071, АхС-080, АхС-193, АхС-200	163-450 г/м ² (26 ДГЛ): АхС-001, АхС-022, АхС-023, АхС-024, АхС-041, АхС-043, АхС-044, АхС-046, АхС-052, АхС-053, АхС-054, АхС-055, АхС-058, АхС-062, АхС-065, АхС-070, АхС-073, АхС-074, АхС-096, АхС-105, АхС-107, АхС-108, АхС-114, АхС-116, АхС-129, АхС-200	480,0- 564,1 г/м ² (27 ДГЛ): АхС-001, АхС-007, АхС-041, АхС-046, АхС-052, АхС-054, АхС-055, АхС-071, АхС-073, АхС-079, АхС-107, АхС-108, АхС-114, АхС-115, АхС-117, АхС-135, АхС-138, АхС-139, АхС-148, АхС-150, АхС-156, АхС-158, АхС-163, АхС-164, АхС-176, АхС-194, АхС-195	634,0- 752,4 г/м ² (4 ДГЛ): АхС-006, АхС-008, АхС-041, АхС-079

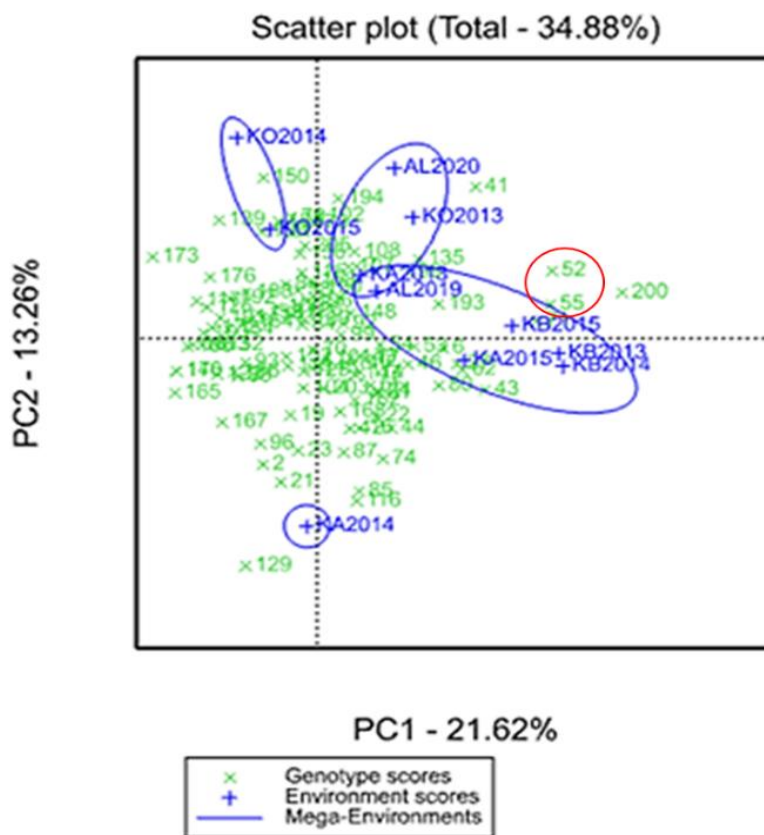
В результате анализа средних значений урожайности УМ2 показано, что 9 линий популяции А×С превышали по урожайности местный сорт-стандарт Карабалыкская 90 (556,7 г/м²) в Северном Казахстане. Также полевые эксперименты в центральном, южном и юго-восточных регионах показали, что 22, 26 и 4 дигиплоидных линий А×С, соответственно, имели более высокие показатели урожайности, чем соответствующие местные сорта-стандарты. Две линии, А×С-52 и А×С-55, продемонстрировали более высокую урожайность по сравнению со сортами-стандартами сразу в трех исследуемых регионах (КБ, КА, КО). Это свидетельствует о высоком генетическом потенциале данных генотипов [145].

Анализ взаимодействия «генотип×среда», в результате которого по признаку урожайность с 1 м² (УМ2) GGE биplot (генотип (G) + взаимодействие генотип-среда (GE)) разделил четыре региона на четыре мегасреды. РС1 (21, 62 %) разделил КА2014, КА2015, КБ2013, КБ2014 от остальных регионов, а РС2 (13, 26 %) отделил КО2014 и КО2015 от исследуемых регионов (рисунок 16) [145].

Применение анализа «генотип×среда» (GGE) дало возможность лучше понять назначение конкретных ДГЛ для их возможного использования в селекционных проектах в четырех разных регионах по признакам урожайности, в частности по УМ2.

Проявление фенологических и фенотипических признаков в значительной степени зависело от географического положения и основных климатических условий окружающей среды, включая температуру воздуха, количество осадков, продолжительность светового дня, состав почвы и т. д. (таблица 4). Следовательно, эти факторы, особенно температура и количество осадков на

ключевых стадиях роста растений, могут привести к разным характеристикам растений в одной и той же коллекции образцов в разных регионах выращивания пшеницы [207-209].



Области показаны синим цветом, генотипы ДГЛ популяции Avalon × Cadenza - зеленым.

Рисунок 16 – GGE биplot для средних значений по признаку YM2 в северном (КБ, Костанайская обл.), центральном (КА, Карагандинская обл.), южном (КО, Кызылординская обл.) и юго-восточном (АЛ, Алматинская обл.) регионах

Анализ метеорологических данных показал, что сильные дожди в начале сентября в Северном Казахстане выпадали чаще, чем в предыдущие десятилетия, что также может привести к изменению целей селекции в сторону раннего созревания. Следовательно, отрицательная корреляция признаков, связанная с урожайностью, с HD и SMD, наблюдаемая в этом исследовании, хотя и не значительно, является дополнительным доказательством необходимости корректировки местных селекционных приоритетов для северных регионов Казахстана [145].

Таким образом, две двуродительские картирующие популяции яровой мягкой пшеницы (А×С и РА×Р) были проанализированы по шести признакам, связанные с морфометрическими показателями и компонентами урожайности. Результаты полевых экспериментов показали, что две картирующие популяции хорошо адаптировались к местным условиям окружающей среды. По результатам полевых данных по двум картирующим популяциям А×С и РА×Р в

четырёх областях Казахстана по группам признаков урожайности были отобраны 40 перспективных рекомбинантно-инбредных и 15 дигаллоидных линии, превосходящие сорта стандарты. Полученные данные полевых экспериментов использованы для идентификации локусов количественных признаков (QTL), связанных с адаптивностью и компонентами урожайности [145, 194].

3.3 Изучение variability показателей качества зерна двух картирующих популяций, выращенных в условиях северного, центрального, южного и юго-восточного Казахстана

В существующей системе оценки классификации хлебопекарных пшениц физические кондиции зерна определяют согласно ГОСТ по натурной массе и стекловидности, который зачастую отождествляется с показателем твердозерности.

Проанализированы 94 РИЛ картирующей популяции RA×R, выращенные в двух регионах страны – на юго-востоке (КазНИИЗиР) и на севере (Северо-Казахстанская СХОС), проанализированы по показателям качества – натура (г/л), содержание белка в зерне (%), содержание клейковины (%), стекловидность (%), твердозерность (ед.), седиментация в 2-х % растворе уксусной кислоты (мл) (рисунок 17).

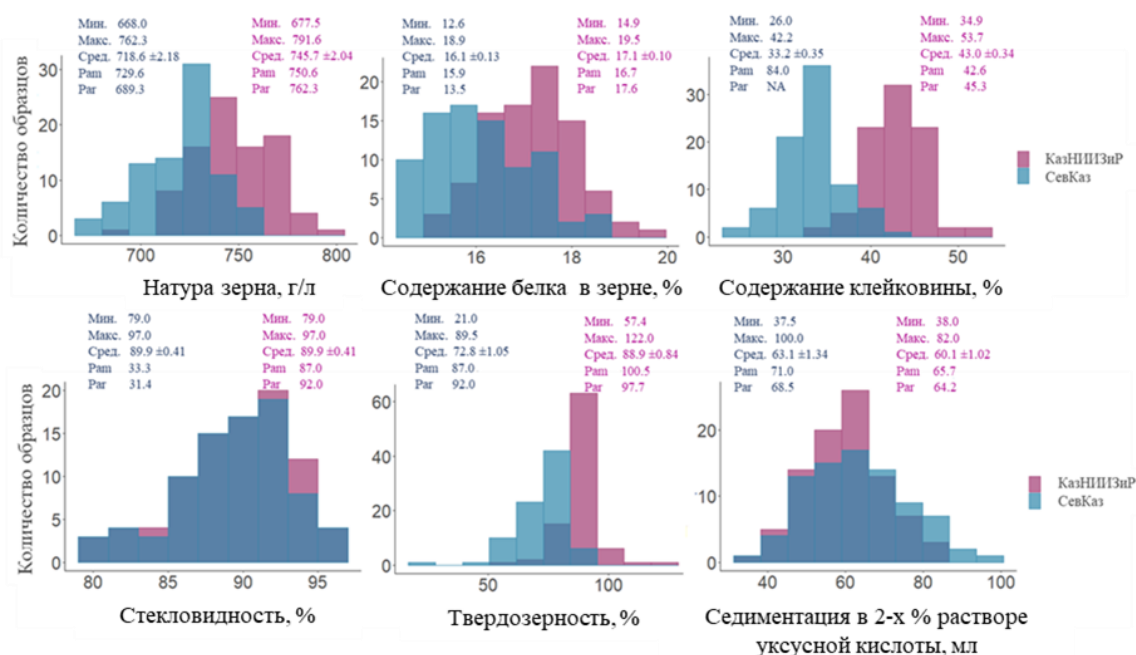


Рисунок 17 – Биномиальное распределение показателей качества зерна рекомбинантно-инбредных линий популяции RA×R, выращенной в двух регионах на севере (Северо-Казахстанская СХОС) и на юго-востоке (КазНИИЗиР)

Натура зерна представляет собой массу установленного объема семян. Натура связана с размерами и выполнимостью зерна. Она рассчитывается на

массу 1 литра зерна в граммах (таблица 3). Для мягкой пшеницы нормами ГОСТа определены следующие показатели природы зерна по классам: 1 и 2 класс – 750 г/л, 3 класс – 730 г/л, 4 класс – 710 г/л, соответственно (таблица 3). По средним показателям природы зерна (TWL) у линий популяции РА×Р наблюдался размах между двумя регионами от $718,6 \pm 2,18$ г/л в севере до $745,7 \pm 2,04$ г/л на юго-востоке (рисунок 17). В результате осуществлено ранжирование линий популяции по классам. Так, по данному признаку к 1 и 2 классам были отнесены 38 и 4 РИЛ, выращенные в условиях КазНИИЗиР и Северо-Казахстанской СХОС, соответственно. Четыре РИЛ (РА×Р-03, РА×Р-14, РА×Р-20, РА×Р-28) были отнесены к 1 и 2 классу в обоих регионах. К 3 классу по натуре зерна были выделены 35 РИЛ в условиях КазНИИЗиР и 27 РИЛ в условиях Северо-Казахстанской СХОС. Также 19 и 30 РИЛ были отнесены к 4 классу по натуре зерна. Значения показателя у родительских сортов популяции, выращенных были выше на юго-востоке, чем на севере (таблица 15).

Таблица 15 – Распределение образцов мягкой пшеницы популяции Памяти Азиева × Paragon согласно классам

Показатели качества зерна								
Натура зерна, г/л			Содержание белка в зерне, %			Содержание клейковины, %		
Классы	Северо-Казахстанской СХОС	КазНИИЗиР	Классы	Северо-Казахстанской СХОС	КазНИИЗиР	Классы	Северо-Казахстанской СХОС	КазНИИЗиР
1/2 класс (750 г/л)	4 РИЛ	38 РИЛ	1 класс (14,5 %)	88 РИЛ	94 РИЛ	1 класс (32 %)	58 РИЛ	94 РИЛ
3 класса (730 г/л)	27 РИЛ	35 РИЛ	2 класс (13,5 %)	3 РИЛ		2 класс (28 %)	27 РИЛ	
4 класса (710 г/л)	30 РИЛ	19 РИЛ	3 класс (12,0 %)	1 РИЛ		3 класс (23 %)	5 РИЛ	
Стекловидность, %			Твердозерность, %			Седиментация в 2-х % растворе уксусной кислоты, мл		
Классы	Северо-Казахстанской СХОС	КазНИИЗиР	Классы	Северо-Казахстанской СХОС	КазНИИЗиР	Классы	Северо-Казахстанской СХОС	КазНИИЗиР
1/2 класс (60 %)	94 РИЛ	94 РИЛ	Тверд., (>65 ед)	74 РИЛ	91 РИЛ	Сильная (> 70 мл)	28 РИЛ	17 РИЛ
3 класс (40 %)	-	-	Среднетверд. (53-65 ед)	12 РИЛ	2 РИЛ	Ценная (51-70 мл)	46 РИЛ	58 РИЛ
-	-	-	Полумягко зерные (35-47 ед.),	2 РИЛ	-	Филлер (31-50 мл)	17 РИЛ	19 РИЛ

Процентное количественное значение белка характеризует его содержание. Признано, что все классы пшеницы должны иметь показатель на уровне от 12 % до 14,5 %. По содержанию белка в зерне на севере показатели колебались от 12,6 % до 18,9 %, а на юго-востоке показатели варьировались от 14,9 % до 19,5 %. По содержанию белка в зерне (GPC) отмечены схожие

показателя по средним значениям в двух регионах (рисунок 17). Линии популяция RA×P, выращенной в условиях юго-востока, были отнесены к первому классу по содержанию белка. РИЛ, протестированные в условиях севера, распределились по трем классам: 1-ый – 88 РИЛ, 2-ой – 3 РИЛ и 3-ий – 1 РИЛ. Образцы с содержанием белка > 16 % могут служить как отличный улучшитель в ряду «сильных пшениц». Отличными улучшителями отмечены на севере – 47 РИЛ, юго-востоке – 55 РИЛ (таблица 15).

По содержанию сырой клейковины (GC) средние показатели варьировали в пределах от $33,2 \pm 0,35$ % (Северо-Казахстанская СХОС) до $43,0 \pm 0,34$ % (КазНИИЗиР) (рисунок 17). 94 РИЛ в условиях юго-востока были отнесены к первому классу по содержанию клейковины. 58, 27 и 5 РИЛ, выращенные на севере, были разделены между первым, вторым и третьим классом по содержанию клейковины, соответственно (таблица 15).

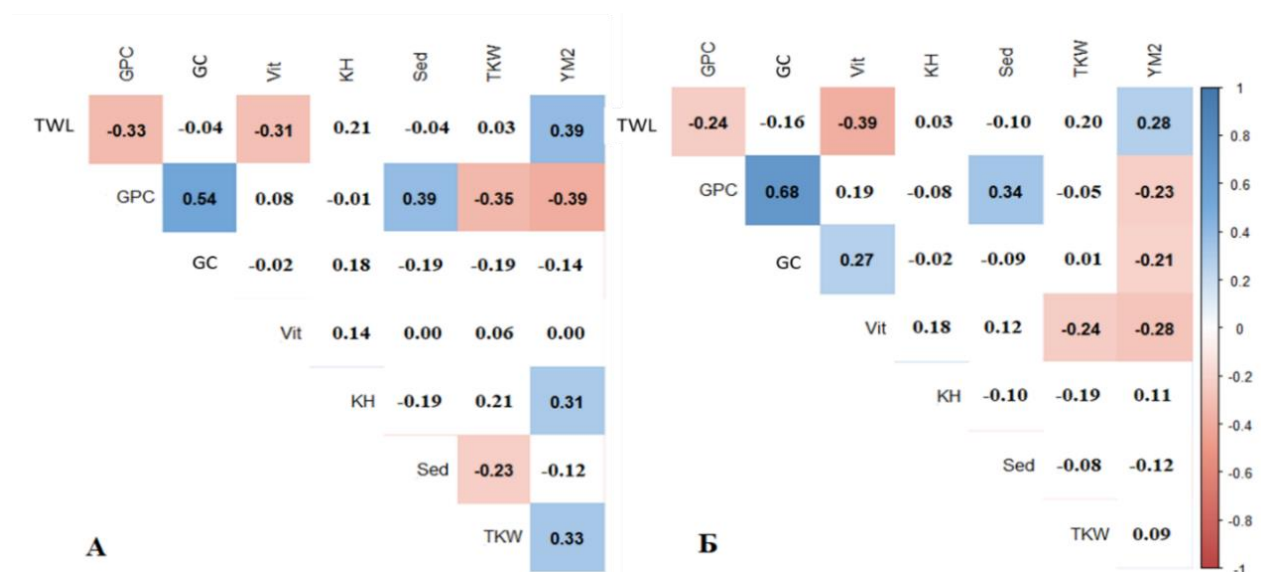
Средние показатели по стекловидности (VIT) между двумя регионами были схожими. РИЛ, протестированные в двух регионах, были отнесены к первому и второму классу по стекловидности т.е. были выше 60 % (рисунок 17, таблица 15).

Показатель твердозерности – это признак, используемый для мягких пшениц, который присутствует в классификации хлебопекарных сортов в Республике Казахстан и СНГ [67, с. 38]. Для классификации сортов по технологическому типу использования индекс твердозерности определяют на приборе SKCS 4100 при одновременном анализе диаметра массы и влажности зерна, а также на ИК-основе. По показателю твердозерности образцы мягкой пшеницы разделяют как полумягкозерные (35-47 ед.), смесь (48-52 ед.), среднетвердозерные (53-65 ед.) и твердозерные (65> ед.) классы [67, с. 38].

По средним показателям твердозерности (КН) 74 и 91 РИЛ были отнесены к классу твердозерности в условиях севера и юго-востока, соответственно. К классу среднетвердозерные были отнесены 12 и 2 РИЛ в условиях севера и юго-востока, соответственно. Анализ седиментации муки в 2-х % растворе уксусной кислоты проводится с градацией от 0-30 мл – слабая, 31-50 мл – филлер, 51-70 мл – ценная, > 70 мл – сильная пшеница, соответственно [64, с. 44]. Седиментация в 2-х % растворе уксусной кислоты (SED) в двух регионах была разделена между тремя классами как сильная, ценная и филлер указана в таблице 15.

Также проведен корреляционный анализ Пирсона по исследуемым признакам в двух регионах. Наблюдалась положительная корреляция между GPC и SED, GC в двух регионах. На юго-востоке отмечена положительная корреляция между GC и VIT (рисунок 18).

Выявлена положительная корреляция между КН и YM2 на севере. Зафиксирована положительная корреляция между у YM2 с TWL, но отрицательная корреляция отмечена GPC с TWL. Отрицательная корреляция в двух регионах отмечена между TWL с GPC, и TWL с VIT. В КазНИИЗиР отмечена отрицательная корреляция между YM2 с GC и VIT. На севере отрицательная корреляция отмечена между TKW с SED (рисунок 18).



TWL – натура зерна (г/л), GPC – содержание белка в зерне (%), GC – содержание сырой клейковины (%), Vit – стекловидность зерна (%), KH – твердозерность зерна (ед), Sed – седиментация в 2-х % растворе уксусной кислоты (мл), TKW – масса 1000 зерен (г), YM2-урожайность зерна с 1 м²(г/м²). Выделены корреляции с P < 0,05. Цвет указывает на положительную (синий) или отрицательную (красный) корреляцию

Рисунок 18 – Корреляционный анализ по Пирсону между признаками качества зерна популяции РА×Р в двух регионах Казахстана: А – Северо-Казахстанская СХОС (север), Б – КазНИИЗиР (юго-восток)

Также проанализированы 101 ДГЛ картирующей популяции А×С, выращенной в условиях четырех регионов Казахстана, по следующим показателям качества зерна – натура (г/л), содержание белка в зерне (%), стекловидность (%), твердозерность (ед.).

Натура косвенно характеризует выполненность зерна. Под выполненностью зерна понимают степень его налива и созревания. Выполненное зерно имеет большое технологическое значение и характеризует его пищевую ценность, в нем содержится больше эндосперма, а значит и крахмала, сахара, белков. По средним показателям натуры зерна для линий популяции А×С наблюдался диапазон изменчивости от 674,42 ± 2,73 г/л в КБ до 737,12 ± 1,65 г/л в КА (таблица 16).

Таблица 16 – Показатели качества зерна дигаплоидной популяции А×С, выращенной в условиях Карабалыкской СХОС, Карагандинской СХОС им. А.Ф. Христенко, Казахского НИИ рисоводства им. И. Жахаева, КазНИИЗиР

Организация		TWL, г/л	GPC, %	Vit, %	KH, %	SED, мл
	1	2	3	4	5	6
Карабалыкская СХОС	min	567,00	14,60	58,50	78,33	31,67
	max	726,33	17,10	84,00	113,50	52,00
	mean	674,42±2,73	15,50±0,05	71,92 ±0,47	89,71 ±0,77	40,32 ±0,47
	Cadenza	689,50	13,75	84,50	103,50	32,00

продолжение таблицы 16

1	2	3	4	5	6	1
Карагандинская СХОС им. А. Ф. Христенко	min	694,00	14,97	51,00	68,75	30,33
	max	790,00	16,98	66,33	90,33	56,33
	mean	737,12±1,65	16,10±0,04	56,20±0,25	77,53±0,32	46,35±0,43
	Cadenza	660,00	15,60	57,00	78,00	49,33
Казахский НИИ рисоводства им. И. Жахаева	min	636,00	8,90	35,00	58,00	21,00
	max	763,00	13,45	81,00	83,00	36,00
	mean	687,85 ±2,40	11,08±0,06	58,27±1,02	72,41±0,51	26,22 ±0,24
	Cadenza	694,50	10,95	76,50	82,00	26,00
КазНИИЗиР	min	617,00	17,00	NA	NA	38,00
	max	786,00	21,50	NA	NA	84,00
	mean	700,22 ±3,70	19,14±0,10	NA	NA	54,14 ±0,81
	Cadenza	747,00	17,40	NA	NA	48,00

Примечание - TWL – натура зерна (г/л), GPC – содержание белка в зерне (%), Vit – стекловидность зерна (%), КН – твердозерность зерна (%), SED – седиментация в 2-х % растворе уксусной кислоты (мл).

20, 8 и 1, дигаллоидные линии популяции А×С, выращенные в трех условиях КА, КазНИИЗиР и КО, отнесены к 1 и 2 классам. При этом линия А×С-172 была отнесена к 1 и 2 классу в двух регионах (КО и КазНИИЗиР). Такая же тенденция была зафиксирована у 5 ДГЛ (А×С-41, А×С-55, А×С-62, А×С-71, А×С-73), которые были отнесены к 1 и 2 классу по натуре зерна в условиях КА и КазНИИЗиР. К 3 классу по натуре зерна были отнесены 3, 14 и 43 ДГЛ, выращенные в условиях КО, КазНИИЗиР и КА, соответственно (таблица 17).

Также отмечены 2 ДГЛ (А×С-129, А×С-107), которые были отнесены к 3 классу в трех локальностях (КА, КазНИИЗиР, КО). К 4 классу по натуре зерна были отмечены 10, 13, 21 и 35 ДГЛ, выращенные в условиях КБ, КО, КазНИИЗиР и КА, соответственно. Судя по показателям натуре зерна, большинство линий, выращенных в условиях КА, были разделены по четырем классам.

Таблица 17– Распределение образцов мягкой пшеницы популяции Avalon x Cadenza согласно классам качества зерна

Натура зерна, г/л				
Классы	Карабалыкская СХОС	Карагандинская СХОС им. А.Ф. Христенко	Казахского НИИ рисоводства им. И. Жахаева	КазНИИЗиР
1	2	3	4	5
1/2 класс (750 г/л)	-	20 ДГЛ	1 ДГЛ	8 ДГЛ
3 класс (730 г/л)	-	43 ДГЛ	3 ДГЛ	14 ДГЛ
4 класс (710 г/л)	10 ДГЛ	35 ДГЛ	13 ДГЛ	21 ДГЛ
Содержание белка в зерне, %				
1 класс (14, 5%)	101 ДГЛ	101 ДГЛ	-	101 ДГЛ
2 класс (13, 5 %)	-	-	1 ДГЛ	-

продолжение таблицы 17

1	2	3	4	5
3 класс (12, 0%)	-	-	4 ДГЛ	-
4 класс (8-11 %)	-	-	95 ДГЛ	-
Стекловидность, %				
1/2 класс (60 %)	101 ДГЛ	101 ДГЛ	43 ДГЛ	NA
3 класс (40 %)			53 ДГЛ	NA
Твердозерность, %				
Тверд. (>65 ед)	101 ДГЛ	101 ДГЛ	88 ДГЛ	NA
Среднетверд (53-65 ед)	-	-	8 ДГЛ	NA
Седиментация в 2-х % растворе уксусной кислоты, мл				
Сильная (> 70 мл)	-	-	-	3 ДГЛ
Ценная (51-70 мл)	1 ДГЛ	14 ДГЛ	-	61 ДГЛ
Филлер (31-50 мл)	100 ДГЛ	86 ДГЛ	5 ДГЛ	37 ДГЛ
Слабая (0-30 мл)	-	1 ДГЛ	95 ДГЛ	-

Содержание белка (протеина) в зерне популяции АхС колебалось в пределах от $11,08 \pm 0,06$ % в КО до $19,14 \pm 0,10$ % в КазНИИЗиР (таблица 16). Можно отметить, что ДГЛ, выращенные в КА, КВ, КазНИИЗиР, были отнесены к первому классу при градации по содержанию белка, т.е. показатели выше 14,5 %. По содержанию протеина на уровне 14,0-16,0 % и выше, характеризуется классом сильная, представленных удовлетворительными ($\geq 14,0$ %), хорошими ($\geq 15,0$ %) и отличными улучшителями ($\geq 16,0$ %). Относительно градации среди класса сильных пшениц 19, 72 и 99 ДГЛ были отнесены к отличным улучшителям КБ, КА, КазНИИЗиР, соответственно.

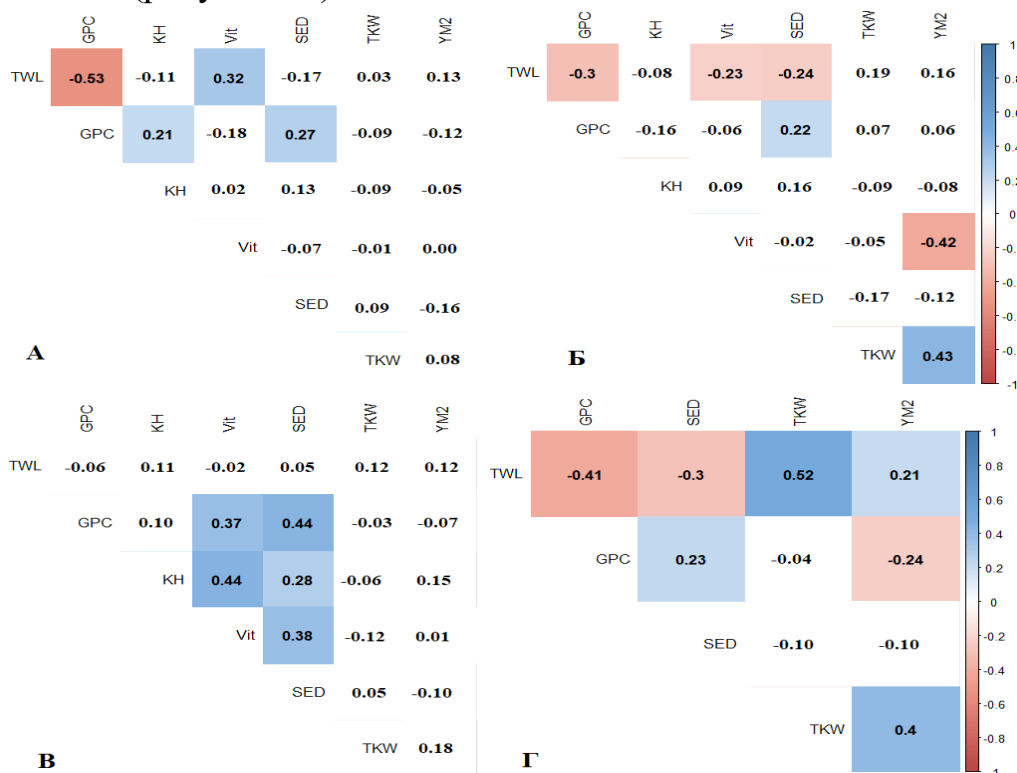
ДГЛ, выращенные в Казахский НИИ рисоводства им. И. Жахаева (КО), по содержанию белка в зерне были разделены между вторым (1), третьим (4) и четвертым (95) классами. Линия АхС-001 была отнесена к классу «ценная» ($\geq 13,0$ % протеина) и 4 ДГЛ (АхС-071, АхС-120, АхС-203) были отнесены к филлерам ($\geq 12,0$ %). Содержание белка в зерне линий, выращенных в условиях богары, было выше, чем у линий, выращенных на поливе в КО (таблица 17).

Популяция АхС на основе средних значений по показателю стекловидности колебалась в пределах от $56,20 \pm 0,25$ % в КА до $71,92 \pm 0,47$ % в КБ. Линии популяции, протестированной в условиях КА и КБ, были отнесены к 1 и 2 классу по стекловидности, т.е. показали выше 60 %. Линии, выращенные в условиях КО, распределились по трем классам по данному показателю (таблица 17).

По показателю твердозерности ДГЛ, проанализированные в условиях центрального (КА) и северного (КБ) Казахстана, были отнесены к классу твердозерные. Среди ДГЛ, выращенных в КО, основная часть (88 образцов) была представлена генотипами класса «твердозерная», 8 ДГЛ отнесены к классу среднетвердозерная.

По результатам определения седиментации в 2-х % растворе уксусной кислоты, 95 ДГЛ, выращенных в условиях КО, были представлены как слабая пшеница. 87 и 14 ДГЛ, выращенных в условиях КА, распределились между классами филлер и ценная пшеница, соответственно. Большинство линий, выращенных в условиях КБ, отнесены к классу филлер (таблица 17). 61, 3, и 37 ДГЛ, выращенные в условиях юго-востока, были представлены как ценная, сильная пшеница и филлер, соответственно.

Проведен корреляционный анализ между показателями качества зерна и урожайности. Положительная корреляция между признаками качества была отмечена между SED и GPC во всех четырех областях исследования популяции АхС. Отрицательная корреляция зафиксирована между признаками TWL и GPC в условиях Карабалыкской СХОС, Карагандинской СХОС и КазНИИЗиР. Также отрицательная корреляция отмечена между признаками TWL и Vit в Карагандинской СХОС, при этом между этими же признаками в условиях КА наблюдалась положительная корреляция. При анализе корреляционной связи между показателями качества зафиксирована отрицательная корреляция между Vit, GPC и YМ2 в условиях Карагандинской СХОС и КазНИИЗиР, соответственно (рисунок 19).



TWL – натура зерна (г/л), GPC – содержание белка в зерне (%), Vit – стекловидность зерна (%), KH – твердозерность зерна (ед), Sed – седиментация в 2-х % растворе уксусной кислоты (мл), TKW – масса 1000 зерен (г), YМ2-урожайность зерна с 1 м²(г/м²). Выделены корреляции с P < 0,05. Цвет указывает на положительную (синий) или отрицательную (красный) корреляцию.

А – Карабалыкская СХОС (север), Б – Карагандинская СХОС им. А. Ф. Христенко (центр), В – КазНИИ рисоводства им. И. Жахаева (юг), Г – КазНИИЗиР (юго-восток)

Рисунок 19 – Корреляционный анализ по Пирсону между признаками качества зерна популяции АхС в четырёх областях Казахстана

Таким образом, двуродительские картирующие популяции яровой мягкой пшеницы были охарактеризованы по 6 показателям качества зерна. В результате анализа картирующей популяции RA×P, выращенной в Северо-Казахстанской области, был отмечен широкий спектр распределений по классам по следующим признакам: натура зерна, содержание белка в зерне, содержание клейковины, твердозерности. При анализе показателей качества дигаплоидной популяции A×C отмечен широкий диапазон распределения по классам по признаку натура зерна между четырьмя областями исследования. Также содержание белка в зерне у дигаплоидных линий, выращенных в условиях богары (Карабалыкская СХОС, Карагандинская СХОС им. А. Ф. Христенко и КазНИИЗиР), было выше, чем у линий, выращенных на поливе в Казахском НИИ рисоводства им. И. Жахаева. По показателям качества зерна выявлены 35 ценных и 12 сильных рекомбинантно-инбредных линий в популяции RA×P и 12 ценных и 3 сильных дигаплоидных линий в популяции A×C. Полученные результаты использованы для идентификации QTL, связанных с показателями качества зерна.

3.4 Идентификация и картирование локусов количественных признаков (QTL) адаптивности, компонентов урожайности и качества зерна на основе использования двух двуродительских картирующих популяций яровой мягкой пшеницы

В результате анализа взаимодействия генотип-среда показана связь урожайности не только генотипа, но и условий выращивания. Это связано с воздействием природных условий во время основных фаз роста и развития растений, например, колошение и созревание, связанных с формированием продуктивности. Полевые эксперименты двух популяций в новых условиях, увеличивают шансы к возможности идентификации новых локусов количественных признаков. Для идентификации QTL картирующих популяций, связанных с признаками адаптивности, компонентами урожайности и качества зерна, на основе использования методов QTL анализа, были использованы следующие данные: 1) фенологические и фенотипические данные двух картирующих популяций мягкой пшеницы, выращенные в различных регионах Казахстана; 2) генетические карты двух картирующих популяций [145, 194].

3.4.1 Идентификация локусов количественных признаков компонентов урожайности и качества зерна мягкой пшеницы на основе использования картирующей популяции Памяти Азиева × Paragon

Проведен QTL анализ рекомбинантно-инбредной картирующей популяции Памяти Азиева × Paragon в трех областях (Северо-Казахстанской, Акмолинской, Алматинской областях) в 11 условиях (с учетом региона и года исследований) по 8 хозяйственно-ценным признакам – время колошения (HD), период колошения от созревания (SMD), высота растения (PH), длина главного колоса (SL), количество продуктивных колосьев (NPS), количество зерен главного колоса (NKS), масса 1000 зерен (TKW), урожайность зерна с 1 м² (YM2).

Также осуществлен QTL анализ по 6 показателям качества зерна: натура зерна (TWL), твердозерность (KH), стекловидность (VIT), содержание белка в зерне (GPC), содержание сырой клейковины (GC), седиментация в 2-х % растворе уксусной кислоты (SED), картирующей популяции PA×P выращенной в условиях двух регионов (Северо-Казахстанской СХОС, северный Казахстан и КазНИИЗиР, юго-восточный Казахстан урожая 2015-2019 г.г.).

В результате использования данных генотипирования и фенотипирования 94 РИЛ картирующей популяции Памяти Азиева × Paragon, было идентифицировано 296 QTL, ассоциированных с 8 показателями, связанными с адаптивностью и урожайностью [194] и 86 QTL ассоциированные с 6 показателями качества зерна.

3.4.1.1 Генетическое картирование QTL признаков адаптивности мягкой пшеницы на основе использования картирующей популяции Памяти Азиева × Paragon

В результате QTL анализа картирующей популяции PA×P для признаков адаптивности всего было идентифицировано 102 QTL из них 51 QTL был отнесен к главным QTL, т.е. доля фенотипической изменчивости признаков (R^2) была выше 10 %. Общее количество QTL которые были обнаружены в двух и более условиях т.е стабильных составило 15 QTL [194].

Количество стабильных QTL (т.е. QTL которые были обнаружены в двух и более условиях), идентифицированных для группы признаков, связанных с HD, SMD и PH, составило от 3 QTL (SMD) до 8 QTL (PH). Доля фенотипической изменчивости признаков (R^2) для каждого идентифицированного стабильного QTL составил от 12 % (*Qph-PA×P.ipbb-7B*) до 26 % (*Qhd-PA×P.ipbb-7A*). Самый высокий LOD равен 8.2 и обнаружен для признака «высота растения» (*Qph-PA×P.ipbb-7A*). Для 8 QTL были обнаружены аддитивные эффекты, где донором аллеля был родительский сорт Памяти Азиева, а 7 QTL имели аддитивные эффекты с участием аллеля от родительского сорта Paragon (таблица 18).

Четыре QTL были обнаружены для HD по одному QTL на хромосомах 2A, 7A, 7B и 7D. Лocus *Qhd-PA×P.ipbb-7A* был обнаружен для условий трех областей и имел значение LOD от 3.1 до 8.1, с аддитивным эффектом от родительского сорта Paragon (-0,9 дней). Второй locus, *Qhd-PA×P.ipbb-7B*, был обнаружен для условий двух областей и имел значение LOD в пределах от 3.7 до 9.6, аддитивный эффект был равен 0.72 дня, где донором аллеля являлся родительский сорта Памяти Азиева [194].

Для SMD были обнаружены три QTL на хромосомах 1A, 5D и 6A. Среди QTL для SMD у 2 QTL донором аллеля аддитивного эффекта являлся родительский сорт Памяти Азиева и 1 QTL, идентифицированного для условий Северного Казахстана (донор аллеля аддитивного эффекта родительский сорт Paragon) (таблица 18).

Для PH выявлено 8 QTL, расположенных на хромосомах 2B (3 QTL), 5A (2 QTL), 6A, 7A и 7B, соответственно. R^2 для QTL колебался от 12 % до 22 %. Три QTL *Qph-PA×P.ipbb-2B.3*, *Qph-PA×P.ipbb-5A.1* и *Qph-PA×P.ipbb-5A.2* были

идентифицированы только для условий юго-восточного Казахстана (КазНИИЗиР) в период полевых экспериментов в 2015-2020 годах (таблица 18).

Таблица 18 – QTL, связанные с признаками адаптацией растений (HD, SMD и PH)

QTL	Интервал, сМ	Хромосома	LOD	R ² , %	Аддитивный		Условия (регион, год)
					Эффект	Аллель	
<i>Qhd-PA</i> × <i>P.ipbb-2A</i>	42,6-110,4	2A	4,8	15	-0,61	Paragon	К 18 / С 19, С ср
<i>Qhd-PA</i> × <i>P.ipbb-7A</i>	17,2-56,5	7A	8.1	26	-0,9	Paragon	К 20 / Н 20 / С 18, С 19, С ср
<i>Qhd-PA</i> × <i>P.ipbb-7B</i>	9,8-36,5	7B	8.1	25	0,72	Памяти Азиева	К 18 / С 18, С 19, С ср
<i>Qhd-PA</i> × <i>P.ipbb-7D</i>	61,3-85,0	7D	3	14	1,64	Памяти Азиева	Н 18, Н ср
<i>Qsmd-PA</i> × <i>P.ipbb-1A</i>	75,5-93,0	1A	4.2	17	-1,41	Paragon	Н 18, С 19, С ср
<i>Qsmd-PA</i> × <i>P.ipbb-5D</i>	56,2-99,9	5D	3,5	16	0,49	Памяти Азиева	К ср, Н 18
<i>Qsmd-PA</i> × <i>P.ipbb-6A</i>	6,5-35,4	6A	4.2	16	0,61	Памяти Азиева	С 18
<i>Qph-PA</i> × <i>P.ipbb-2B.1</i>	63,7-103,6	2B	5.4	17	-3,04	Paragon	К 15, К 16 / С 19
<i>Qph-PA</i> × <i>P.ipbb-2B.2</i>	85,5-110,3	2B	7.2	22	-4,56	Paragon	К 16, К 18 / С 18
<i>Qph-PA</i> × <i>P.ipbb-2B.3</i>	93,5-112,7	2B	6.1	18	-3,6	Paragon	К 17, К 18, К 20, К ср
<i>Qph-PA</i> × <i>P.ipbb-5A.1</i>	67,3-91,2	5A	7.4	22	3,63	Памяти Азиева	К 15, К ср
<i>Qph-PA</i> × <i>P.ipbb-5A.2</i>	80,9-108,1	5A	7.7	24	3,99	Памяти Азиева	К 16, К 18, К 20
<i>Qph-PA</i> × <i>P.ipbb-6A</i>	53,2-69,0	6A	7,8	18	3.19	Памяти Азиева	К 16, К 20, К ср / С 18
<i>Qph-PA</i> × <i>P.ipbb-7A</i>	43,3-63,8	7A	8.2	19	-3,57	Paragon	С 18
<i>Qph-PA</i> × <i>P.ipbb-7B</i>	10,1-45,9	7B	4.3	12	2,84	Памяти Азиева	К 16, К ср / С 18

Примечание – К 15, К 16, К 17, К 18, К 19, К 20 - КазНИИЗиР, Н 18, Н 19, Н 20 – НПЗЦХ им Бараева, С 18, С 19 - СевКаз, ср - среднее значение

Самый высокий аддитивный эффект для PH отмечен для *Qph-PA*×*P.ipbb-2B.2* (донор аллеля – Paragon), что привело к уменьшению высоты растений до 4,56 см (таблица 18). Примечательно, что все идентифицированные QTL для PH, где донором аллели является родительский сорт Paragon, уменьшает высоту растения, в то время как QTL, где донором аллеля выступает родительский сорт Памяти Азиева, увеличивает высоту растения (таблица 18), при этом Памяти Азиева был выше Paragon в всех трех локальностях (таблица 9).

Самый высокий LOD, равный 8.2, был зарегистрирован для *Qph-PA*×*P.ipbb-7A* (донором аллеля является Paragon), обнаруженного только для условий Северо-Казахстанской области в 2018 году. Также 2 QTL с самыми высокими значениями LOD были *Qph-PA*×*P.ipbb-5A.2* и *Qph-PA*×*P.ipbb-6A*, с аллелем аддитивного эффекта от родительского сорта Памяти Азиева (рисунок 20).

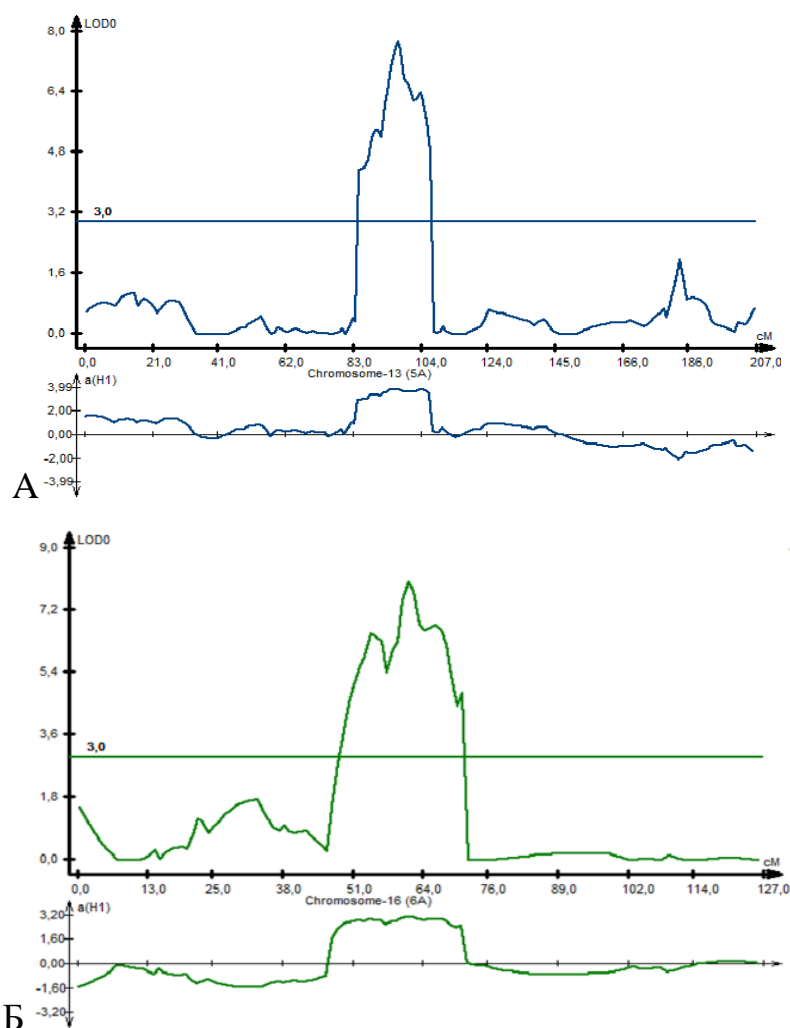


Рисунок 20 – Локализация идентифицированных QTL по признаку высоты растений (РН), выявленных на хромосомах 5А (А) и 6А (В)

Интересно, что единственный общий QTL ($Qhd-PA \times P.ipbb-7A$), обнаруженный для всех трех областей, был идентифицирован для HD и локализован на хромосоме 7А с пиком на 43,2 сМ (таблица 18). $Qhd-PA \times P.ipbb-7A$ был локализован вблизи гена яровизации (вернализации) $Vrn-A3$ (TaFTA), который расположен на 45 сМ и связан с микросателлитным маркером $barc154$ [210].

Кроме того, генетическое местоположение локуса $Qhd-PA \times P.ipbb-7A$ также совпало с QTL для HD, о котором ранее сообщалось в исследовании Ну и соавторов [211]. Вероятнее всего, что $Qhd-PA \times P.ipbb-7A$ связан с $Vrn-A3$, и влияет на время цветения РИЛ популяции РАхР (таблица 18).

Наибольшее количество QTL было идентифицировано для РН (8 QTL), где три QTL были картированы на хромосоме 2В и два QTL были локализованы на хромосоме 5А (таблица 18). У половины QTL по РН донором аллеля являлся родительский сорт Памяти Азиева, включая эти два указанных локуса на хромосоме 5А. $Qph-PA \times P.ipbb-5A.2$ показал высокое значение LOD (от 4.2 до 7.7) и обнаружен только в эксперименте, проведенном в условиях КазНИИЗиР в

2016 г., 2018 г., 2020 г., и не выявлен на тестируемых северных территориях. При этом, *Qph-PA*×*P.ipbb-6A* показал самое высокое значение LOD (7.8) в условиях СевКаз, но был обнаружен с низкими значениями LOD (3.4) в КазНИИЗиР (таблица 18). В обоих случаях родительский сорт Памяти Азиева был источником эффективных аллелей, что показывает значимость данного сорта из Государственного реестра селекционных достижений, допущенных к использованию в производстве в РК, и РИЛ анализируемой картирующей популяции с соответствующими благоприятными аллелями, как источника для селекционных программ, направленных на повышение адаптивности.

3.4.1.2 Идентификация QTL компонентов урожайности с использованием картирующей популяции мягкой пшеницы Памяти Азиева × Paragon

В результате QTL анализа картирующей популяции *PA*×*P* по показателям урожайности всего было идентифицировано 194 QTL из них 123 QTL был отнесен к главным QTL за период исследования. Общее количество QTL которые были обнаружены в двух и более условиях т.е стабильных составило 38 QTL.

Обнаружены стабильные QTL для группы показателей, связанных с урожайностью, варьировавшие для разных признаков от 6 QTL (SL и TKW) до 11 QTL (NKS). R^2 для QTL варьировался от 10 % (*Qnps-PA*×*P.ipbb-2D*, *QYM2-PA*×*P.ipbb-4A*) до 40 % (*Qnks-PA*×*P.ipbb-6D*). Самый высокий LOD, равный 10.9, был обнаружен для локуса *Qsl-PA*×*P.ipbb-4A*. Среди стабильных QTL у 18 QTL донором аллеля с аддитивным эффектом являлся родительских сорт Памяти Азиева, у 14 QTL – Paragon и 5 QTL имели аддитивные эффекты от аллелей разных родителей в зависимости от региона и/или года (таблица 19) [194].

Таблица 19 – QTL, связанные с признаками с урожайностью (SL, NPS, NKS, TKW и YM2)

QTL	Интервал	Хромосома	LOD	R ² , %	Аддитивный		Условия (регион, год)
					Эффект	Аллель	
1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Qsl-PA</i> × <i>P.ipbb-4A</i>	26,6-45,3	4A	10,9	18	-0,56	Paragon	К 15 – К 20, К ср / Н 18, Н ср
<i>Qsl-PA</i> × <i>P.ipbb-4B</i>	69,9-102,4	4B	4,7	17	0,38	Памяти Азиева	Н 19,С 19
<i>Qsl-PA</i> × <i>P.ipbb-5A.1</i>	35,3-59,6	5A	4,6	13	-0,37	Paragon	Н 20,С 18
<i>Qsl-PA</i> × <i>P.ipbb-5A.2</i>	80,5-93,4	5A	6,5	21	0,65	Памяти Азиева	К 18, К 20, К ср
<i>Qsl-PA</i> × <i>P.ipbb-5B</i>	38,1-71,3	5B	7,9	26	0,43	Памяти Азиева	К 18, С 19
<i>Qsl-PA</i> × <i>P.ipbb-7D</i>	11,8-69,1	7D	4,9	30	-0,75	Paragon	К 16, К 18 С 19
<i>Qnps-PA</i> × <i>P.ipbb-1A.1</i>	0,0-35,0	1A	3	11	-0,15	Paragon	К 20, Н ср
<i>Qnps-PA</i> × <i>P.ipbb-1A.2</i>	61,3-93,0	1A	3,4	13	-0,27 0,44	Paragon Памяти Азиева	К 15, К 19 / С 18

продолжение таблицы 19

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Qnps-PA</i> × <i>P.ipbb-2D</i>	71,4-120,5	2D	3.3	10	0,14	Памяти Азиева	С 18
<i>Qnps-PA</i> × <i>P.ipbb-5A.1</i>	16,5-43,4	5A	3	11	0,2	Памяти Азиева	Н 18, С 18
<i>Qnps-PA</i> × <i>P.ipbb-5A.2</i>	40,9-54,0	5A	5.6	19	-0,78 0,54	Paragon Памяти Азиева	К 16, К 18
<i>Qnps-PA</i> × <i>P.ipbb-5A.3</i>	86,8-102,2	5A	4.7	15	0,23	Памяти Азиева	С 18
<i>Qnps-PA</i> × <i>P.ipbb-5A.4</i>	135,1- 156,6	5A	4.4	14	-0,22	Paragon	С 18
<i>Qnks-PA</i> × <i>P.ipbb-2D.1</i>	0,0-9,8	2D	6.4	21	-3,5	Paragon	К 18, К 19
<i>Qnks-PA</i> × <i>P.ipbb-2D.2</i>	140,5- 157,0	2D	6,9	21	-2,27	Paragon	К 15, К 16, К ср
<i>Qnks-PA</i> × <i>P.ipbb-3B.1</i>	12,4-25,6	3B	5.7	20	2,96	Памяти Азиева	К 17, К 19
<i>Qnks-PA</i> × <i>P.ipbb-3B.2</i>	29,4-41,0	3B	5,8	16	3,57	Памяти Азиева	К 16
<i>Qnks-PA</i> × <i>P.ipbb-3B.3</i>	48,8-79,4	3B	4.6	15	4.11	Памяти Азиева	К 16, К ср
<i>Qnks-PA</i> × <i>P.ipbb-3B.4</i>	113,8- 156,0	3B	5.1	18	2,31	Памяти Азиева	С 18, С 19
<i>Qnks-PA</i> × <i>P.ipbb-4B</i>	84,2-102,0	4B	6.7	23	2.13	Памяти Азиева	С 18
<i>Qnks-PA</i> × <i>P.ipbb-5A</i>	69,9-93,0	5A	4.1	14	3.03	Памяти Азиева	К 18, К 20
<i>Qnks-PA</i> × <i>P.ipbb-6B</i>	0,0-16,8	6B	4.3	15	-2,26	Paragon	С 18, С 19
<i>Qnks-PA</i> × <i>P.ipbb-6D</i>	0,0-62,1	6D	5.6	40	-5,22	Paragon	К 20, Н 18
<i>Qnks-PA</i> × <i>P.ipbb-7A</i>	99,1-128,2	7A	3.3	11	1,63	Памяти Азиева	К 16, К ср
<i>Qtkw-PA</i> × <i>P.ipbb-1A</i>	74,3-93,0	1A	4	12	0,82	Памяти Азиева	К 18, К 19, К ср
<i>Qtkw-PA</i> × <i>P.ipbb-2B.1</i>	71,3-89,3	2B	3,9	17	- 1,02 3,85	Paragon Памяти Азиева	К 18, С 18
<i>Qtkw-PA</i> × <i>P.ipbb-2B.2</i>	82,1-104,4	2B	9,9	34	-2,16	Paragon	Н 19, Н ср / С 19, С ср
<i>Qtkw-PA</i> × <i>P.ipbb-4B.1</i>	54,2-85,8	4B	3,8	14	-0,96	Paragon	К 15, К 20 К ср
<i>Qtkw-PA</i> × <i>P.ipbb-4B.2</i>	70,5-102,0	4B	3,6	12	-0,25 1,5	Paragon Памяти Азиева	Н 19, С 18
<i>Qtkw-PA</i> × <i>P.ipbb-6A</i>	62,3-77,6	6A	5,9	15	1,92	Памяти Азиева	К 18, С 19
<i>QYM2-PA</i> × <i>P.ipbb-2A</i>	35,1-48,3	2A	4,8	14	-17	Paragon	С 18
<i>QYM2-PA</i> × <i>P.ipbb-2D.1</i>	0,0-16,5	2D	3,8	22	36,7	Памяти Азиева	Н ср, С 18
<i>QYM2-PA</i> × <i>P.ipbb-2D.2</i>	149,2- 157,0	2D	7.2	21	-17,3	Paragon	С 18, С ср
<i>QYM2-PA</i> × <i>P.ipbb-3 A</i>	66,0-94,0	3A	3,5	12	-60,9	Paragon	К 20, К ср
<i>QYM2-PA</i> × <i>P.ipbb-4A</i>	13,3-36,4	4A	3.3	10	-57,0	Paragon	Н 18, С ср
<i>QYM2-PA</i> × <i>P.ipbb-5A.1</i>	0,0-27,6	5A	4,5	18	33,4	Памяти Азиева	К 20, К ср
<i>QYM2-PA</i> × <i>P.ipbb-5A.2</i>	27,6-47,4	5A	4	13	-32,4 61,8	Paragon Памяти Азиева	Н 18, С 19
<i>QYM2-PA</i> × <i>P.ipbb-7B</i>	8,5-33,1	7B	3.3	12	22,8	Памяти Азиева	С 18, С 19
Примечание – К 15, К 16, К 17, К 18, К 19, К 20 - КазНИИЗиР, Н 18, Н 19, Н 20 - НПЗЦХ им Бараева, С 18, С 19 - СевКаз, ср - среднее значение							

Наибольшее количество стабильных QTL было обнаружено для признака количество зерен главного колоса (NKS). 11 QTL для NKS были идентифицированы и картированы на хромосомах 2D (2 QTL), 3В (4), 4В, 5А, 6В, 6D, 7А. Семь QTL показали аддитивный эффект в диапазоне от 1,63-4,11 шт., донором аллели являлся родительский сорт Памяти Азиева. 2 QTL, локализованных на хромосоме 2D и 3 QTL, локализованные на хромосоме 3В, были обнаружены для условий юго-восточного Казахстана урожая 2015-2019 г.г. 3 QTL (*Qnks-PA*×*P.ipbb-3B.4*, *Qnks-PA*×*P.ipbb-4B*, *Qnks-PA*×*P.ipbb-6B*), локализованные на хромосомах 3В, 4В и 6В, соответственно, были идентифицированы только в условиях Северо-Казахстанской СХОС. Примечательно, что локус *Qnks-PA*×*P.ipbb-6D* показал самый высокий вклад в проявление фенотипической изменчивости по данному признаку – R^2 был равен 40 % и донором аллелей эффекта является сорт Paragon (5,22 шт.).

Также были идентифицированы 14 QTL для ТКВ (6 QTL) и УМ2 (8 QTL). Локус *QUM2-PA*×*P.ipbb-5A.2* был обнаружен для условий Северного Казахстана (СевКаз, НПЦЗХ), для него были обнаружены самые высокие аддитивные эффекты от родительского сорта Памяти Азиевой (61,8 г), выявленные в эксперименте в НПЦЗХ в 2018 г. Также этот QTL показал аддитивные эффекты от сорта Paragon (32,4 г), для условий СевКаз в 2019 году. *Qtkw-PA*×*P.ipbb-2B.2*, который был обнаружен в Северном Казахстане, показал самое высокое значение LOD (9.9) и R^2 (34 %). Среди всех QTL *Qtkw-PA*×*P.ipbb-2B.2* продемонстрировал самый высокий аддитивный эффект, где донором аллели выступает родительский сорт Памяти Азиева (3,85 г) (таблица 19, рисунок 21).

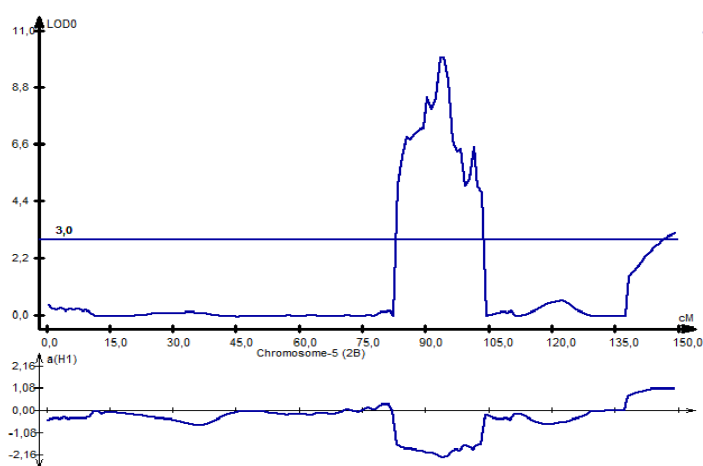
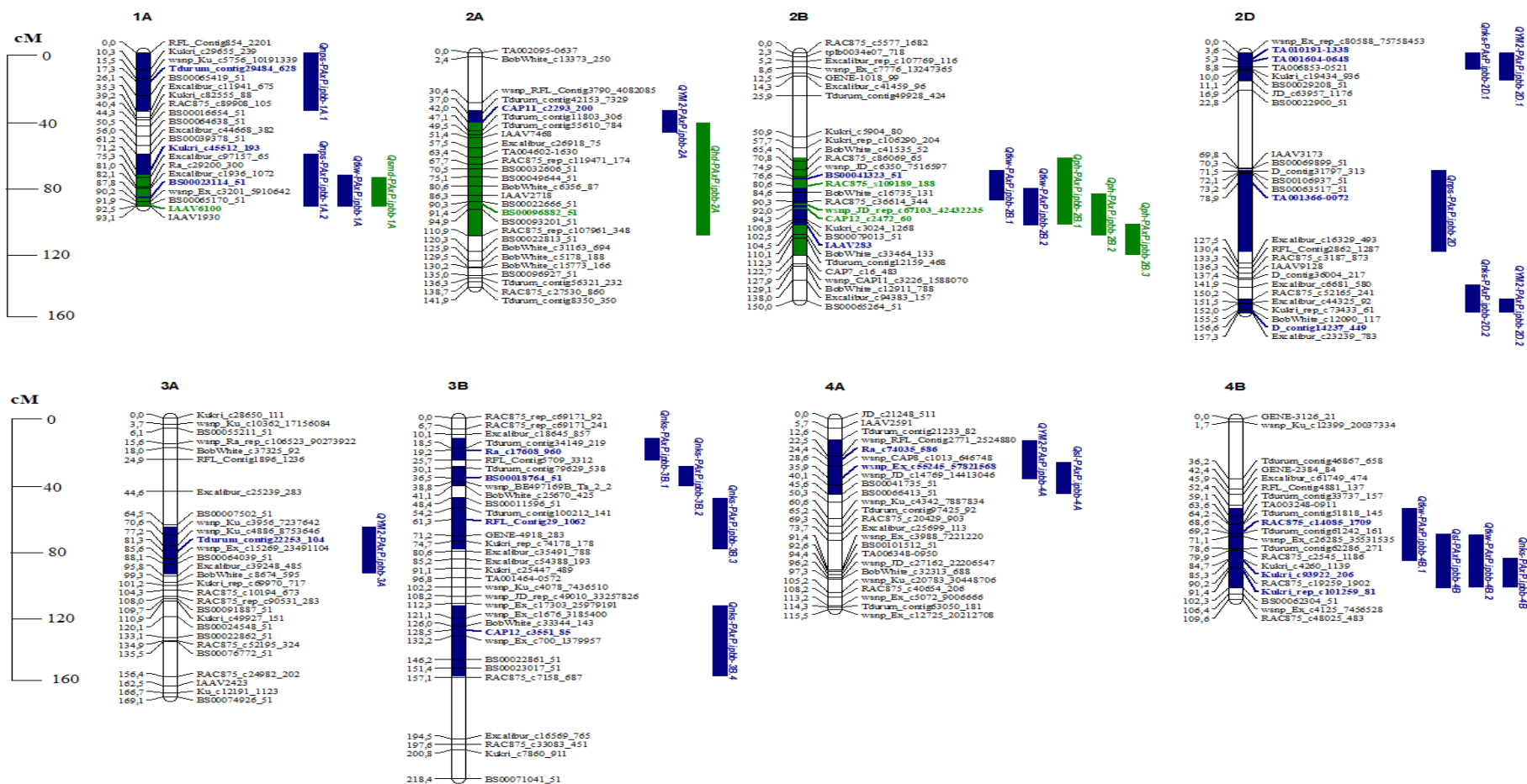


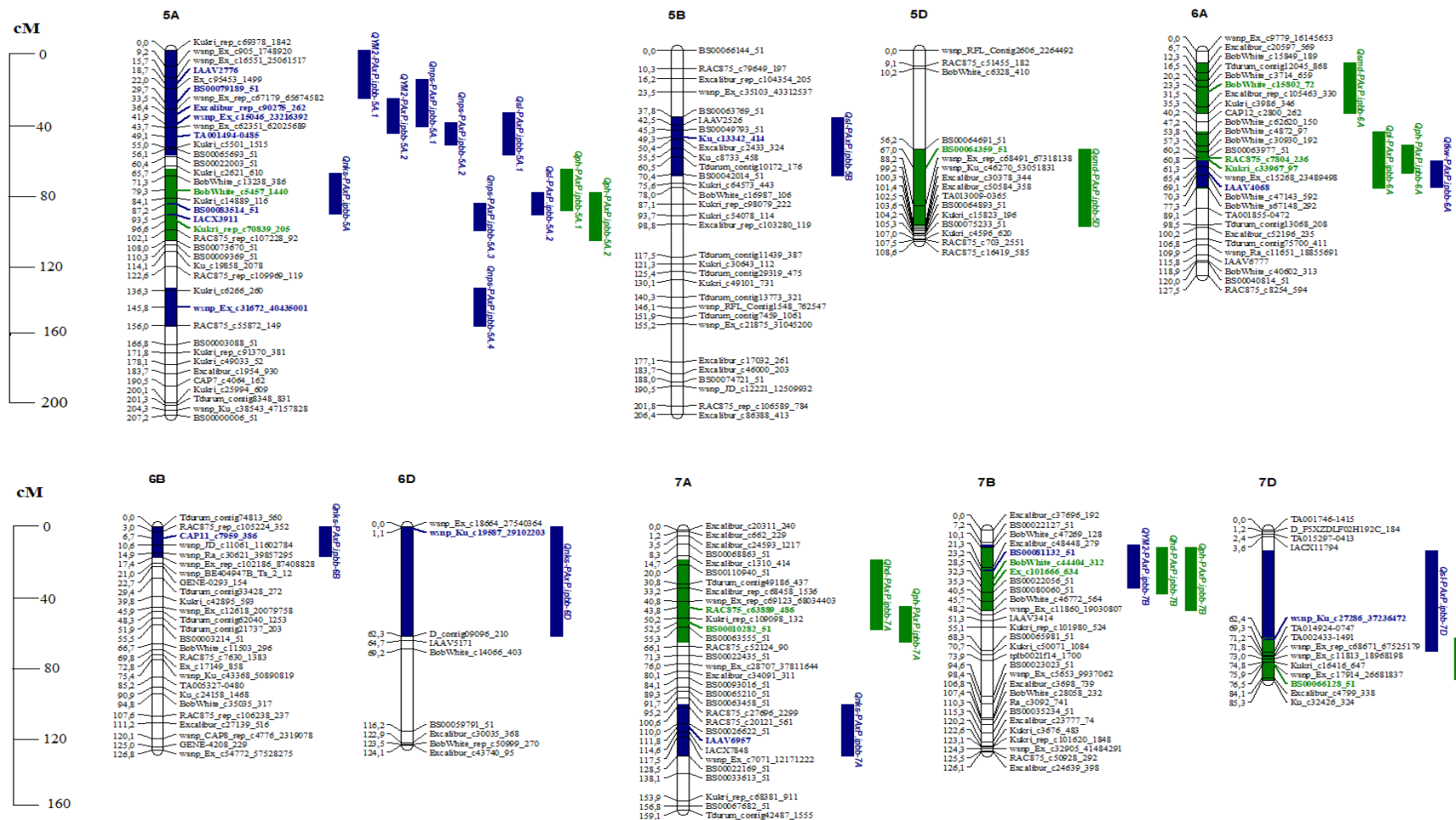
Рисунок 21 – Локализация QTL (*Qtkw-PA*×*P.ipbb-2B.2*), связанного с признаком «масса 1000 зерен» (ТКВ), картированный на хромосоме 2В, обнаруженный для условий Северного Казахстана в 2018 г.

Плейотропный эффект QTL обнаружен для 8 QTL, картированных на 6 разных хромосомах мягкой пшеницы. На хромосомах 2D и 4В были локализованы QTL, связанные с компонентами урожайности. На четыре хромосомы (1А, 2В, 5А и 7В) локализованы QTL, связанные с адаптацией (HD, SMD и PH), и компонентами урожайности (SL, ТКВ, NPS и NKS) (таблицы 18-19, рисунок 22-23).



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

Рисунок 22 – Схематическое представление QTL для признаков, связанных с адаптивностью и компонентами урожайности, идентифицированных на хромосомах 1A-4B популяции мягкой пшеницы Памяти Азиева × Paragon [160]



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

Рисунок 23 – Схематическое представление идентифицированных QTL для признаков, связанных с адаптивностью, компонентами урожайности на хромосомах 5А-7D мягкой пшеницы популяции Памяти Азиева × Paragon [160]

Таким образом, в результате использования данных генотипирования и фенотипирования 94 РИЛ картирующей популяции Памяти Азиева × Paragon, выращенных в 11 условиях (Северо-Казахстанской обл. (2018 г., 2019 г.), Акмолинской обл. (2018-2020 г.г.), Алматинской обл. (2015-2020 г.г.)), было идентифицировано 296 QTL, ассоциированных с 8 показателями, связанными с адаптивностью и урожайностью. Из них 174 QTL были отнесены к главным QTL, т.е. доля фенотипической изменчивости признаков (R^2) была выше 10 %. Для анализированных показателей, связанных с адаптивностью и урожайностью количество главных QTL, колебалось от 14 QTL (SMD) до 28 (SL). 53 QTL были обнаружены в двух и более условиях и были отнесены к стабильным QTL. Для изученных признаков количество стабильных QTL варьировалось от 3 QTL (SMD) до 11 (NKS) (таблица 20). Распределение этих стабильных QTL среди трех геномов было следующим: в геноме А – 26 QTL, в геноме В – 18 QTL и в геноме D – 9 QTL, с основной локализацией на хромосомах геномов А и В (рисунок 22-23). Общее количество стабильных QTL, идентифицированных для группы признаков, связанных с адаптацией растений, составило 15 QTL (таблица 20), а количество QTL для группы признаков, связанных с компонентами урожайности – 38 QTL (таблица 19). В условиях НПЦЗХ не было обнаружено ни одного QTL для PH и NPS, что, по-видимому, свидетельствует о достаточно стрессовых условиях, повлиявших на данные признаки в картирующей популяции (таблица 9). Это указывает на то, что наследуемость признаков снижается при стрессе, поэтому становится труднее идентифицировать QTL. Количество идентифицированных QTL связанных с компонентами урожайности, включая NPS, NKS и TKW в НПЦЗХ также было меньше по сравнению с КазНИИЗиР и СевКаз (таблица 20).

Таблица 20 – Список идентифицированных QTL на основе использования картирующей популяции Памяти Азиева × Paragon

Признаки	Всего QTL	Главные QTL	Стабильные QTL
Время колошения (HD, дни)	34	18	4
Период колошения от созревания (SMD, дни)	18	14	3
Высота растения (PH, см)	50	19	8
Длина главного колоса (SL, см)	55	28	6
Количество продуктивных колосьев (NPS, шт.)	35	27	7
Количество зерен главного колоса (NKS, шт.)	40	25	11
Масса 1000 зерен (TKW, г)	34	23	6
Урожайность зерна с 1 м ² (YM2, г/м ²)	30	20	8
Всего	296	174	53

Общее количество идентифицированных QTL, обнаруженных для условий трех областей, составило 32 стабильных QTL в Алматинской области (КазНИИЗиР), 32 стабильных QTL в Северо-Казахстанской области (СевКаз) и 16 стабильных QTL в Акмолинской области (НПЦЗХ), соответственно. Только один QTL (*Qhd-PA* × *P.ipbb-7A*) среди изученных признаков был

идентифицирован во всех трех локальностях. Было идентифицировано 10 общих QTL для двух локальностей - КазНИИЗиР и СевКаз, и 5 общих QTL для КазНИИЗиР и НПЗЦХ. Для локальностей северного региона (НПЗЦХ и СевКаз) было идентифицировано 10 общих QTL. При этом, 3 лосуса (*QYM2-PA* × *P.ipbb-2D.1*, *QYM2-PA* × *P.ipbb-4A*, *QYM2-PA* × *P.ipbb-5A.2*) были обнаружены только для условий Северного Казахстана (НПЗЦХ и СевКаз) (рисунок 24) [194].

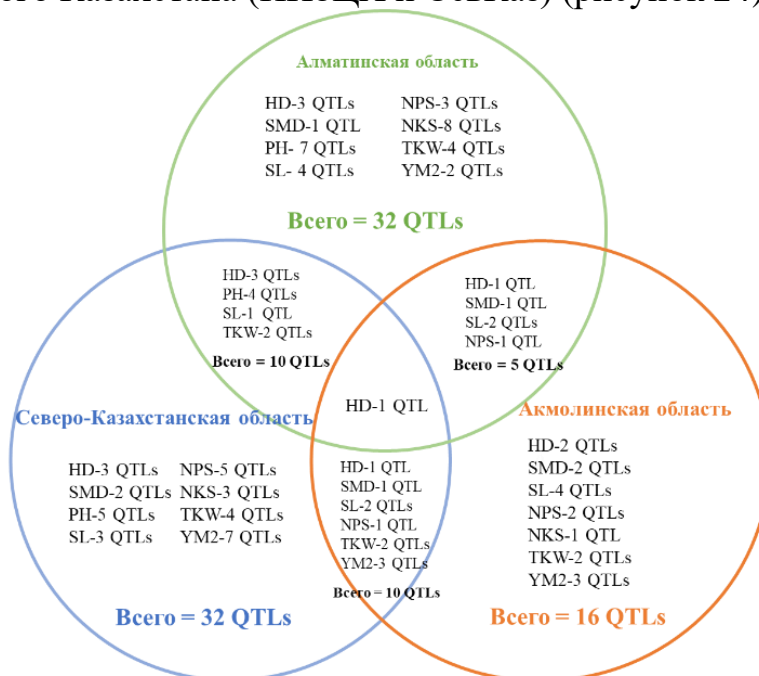


Рисунок 24 – Количество стабильных QTL для восьми изученных признаков, идентифицированных для условий трех областей Казахстана

Анализ источников литературы, включая соответствующие базы данных, показал, что 25 QTL соответствовали ранее опубликованным локусам (QTL, МТА). При этом идентифицировано 28 QTL, которые являются предположительно новыми QTL для восьми анализируемых признаков (таблица 21).

Таблица 21 – Список идентифицированных QTL, основанный на полевых исследованиях популяции Памяти Азиева × Paragon, по сравнению с локусами, выявленными в ранее опубликованных работах

QTL	Хромосома	Позиция, сМ	Позиция	Литература
			сМ, маркеры, интервал	
1	2	3	4	5
<i>Qhd-PA</i> × <i>P.ipbb-2A</i>	2A	42,6-110,4	43,5-46,5	Ну и др., 2020 [211, с. 925]
			104,6	Chen и др., 2020 [212, с. 1830]
<i>Qhd-PA</i> × <i>P.ipbb-7A</i>	7A	17,2-56,5	50,4-54,4	Ну и др., 2020 [211, с. 925]
<i>Qhd-PA</i> × <i>P.ipbb-7B</i>	7B	9,8-36,5	23,5-26,5	Ну и др., 2020 [211, с. 925]
<i>Qph-PA</i> × <i>P.ipbb-2B.1</i>	2B	63,7-103,6	72,6	El-Feki и др., 2018 [164, с. 133]
			58,1-62,5	Börner и др., 2002 [134, с. 925]

продолжение таблицы 21

1	2	3	4	5
<i>Qph-PA×P.ipbb-2B.2</i>	2B	85,5-110,3	93,9	Tahmasebi и др., 2017 [213, с. 40]
			Kukri_c34553_89	Muhammad и др., 2021 [214, с. 10]
<i>Qph-PA×P.ipbb-5A.1</i>	5A	67,3-91,2	50,5-81,5	Amalova и др., 2021a [145]
			60,4	Griffiths и др., 2012 [124, с. 165]
			73	Tahmasebi и др., 2017 [213, с. 40]
<i>Qph-PA×P.ipbb-5A.2</i>	5A	80,9-108,1	80,1-110,0	Abugalieva, 2007 [120, с.37]
			87	Ma и др., 2015 [125, с.70]
<i>Qph-PA×P.ipbb-6A</i>	6A	53,2-69,0	61,0-71,0	El-Feki и др., 2018 [164, с. 133]
			66,0-66,57	Ren и др., 2021 [215, с. 815]
<i>Qph-PA×P.ipbb-7B</i>	7B	10,1-45,9	29,7-44,1	El-Feki и др., 2018 [164, с. 133]
<i>Qsl-PA×P.ipbb-4A</i>	4A	26,6-45,3	24,2-34,5	Börner и др., 2002 [134, с. 925]
			31,5-37,5	Hu и др., 2020 [211, с. 925]
<i>Qsl-PA×P.ipbb-5A.1</i>	5A	35,3-59,6	35,3-63,5	Amalova и др., 2021a [145]
			43,2-50,4	Börner и др., 2002 [134, с. 925]
<i>Qsl-PA×P.ipbb-5A.2</i>	5A	80,5-93,4	82,0-100,8	Abugalieva, 2007 [120, с.37]
			84,2	Onyemaobi и др., 2018 [109]
<i>Qsl-PA×P.ipbb-7D</i>	7D	11,8-69,1	39,6	Ma и др., 2015 [125, с.70]
<i>Qnps-PA×P.ipbb-1A.1</i>	1A	0,0-35,0	29,2-55,4	Amalova и др., 2021a [145]
			30	Quarrie и др., 2005 [102, с. 870]
<i>Qnps-PA×P.ipbb-1A.2</i>	1A	61,3-93,0	78,56	Turuspekov и др., 2017 [159, с. 190]
<i>Qnps-PA×P.ipbb-5A.3</i>	5A	86,8-102,2	98,1-105,7	Amalova и др., 2021a [145]
			107,6-108,7	Quarrie и др., 2005 [102, с. 870]
			98,9	Amalova и др., 2021b [146]
<i>Qnks-PA×P.ipbb-2D.1</i>	2D	0,0-9,8	11,8-20,6	Amalova и др., 2021a [145]
			0,0-38,0	Börner и др., 2002 [134, с. 925]
<i>Qnks-PA×P.ipbb-5A</i>	5A	69,9-93,0	77,7-84,2	Onyemaobi и др., 2018 [109]
			84,1	Shi и др., 2017 [216, с. 1412]
<i>Qnks-PA×P.ipbb-7A</i>	7A	99,1-128,2	114,9	Gahlaut и др., 2021 [217, с. 758631]
<i>Qtkw-PA×P.ipbb-2B.1</i>	2B	71,3-89,3	78,2-78,8	Tura и др., 2020 [165, с. 245]
<i>Qtkw-PA×P.ipbb-4B.1</i>	4B	54,2-85,8	45,5-72,7	Tura и др., 2020 [165, с. 245]
<i>Qtkw-PA×P.ipbb-4B.2</i>	4B	70,5-102,0	77,9	Amalova и др., 2021b [146]
<i>Qtkw-PA×P.ipbb-6A</i>	6A	62,3-77,6	51,3-64,3	Amalova и др., 2021a [145]
			58,2-66,1	Tura и др., 2020 [165, с. 245]
			65	Ma и др., 2015 [125, с.70]
			63	Tahmasebi и др., 2017 [213, с. 40]
			78	Sukumaran и др., 2015 [157, с. 357]
<i>QYM2-PA×P.ipbb-5A.1</i>	5A	0,0-27,6	6	Tahmasebi и др., 2017 [213, с. 40]
<i>QYM2-PA×P.ipbb-5A.2</i>	5A	27,6-47,4	32,33	Wang и др., 2017 [218]

Сравнение идентифицированных 25 известных QTL также показало, что 21 из них был идентифицирован в предыдущих исследованиях для HD (3), PH (6), PL (1), SL (4), NPS (2), NKS (2), TKW (3) и YM2 (1) с использованием популяций РИЛ и ДГ (таблица 20). Так, 3 QTL для HD (*Qhd-PA×P.ipbb-2A*, *Qhd-PA×P.ipbb-7A* и *Qhd-PA×P.ipbb-7B*) были локализованы ранее в аналогичном интервале на соответствующих хромосомах в исследованиях, связанных с урожайностью и датой колошения с использованием картирующих РИЛ популяций [210-211].

Четыре QTL соответствовали результатам исследований дигиплоидной популяции Chinese Spring × SQ1, где QTL для PH (*Qph-PA×P.ipbb-5A.2*), SL (*Qsl-PA×P.ipbb-5A.2*) и NPS (*Qnps-PA×P.ipbb-1A.1*, *Qnps-PA×P.ipbb-5A.3*), обнаруженные в исследованиях лаборатории для разных регионов страны, были идентифицированы ранее для условий Юго-Восточного Казахстана [102, с. 870; 120 с. 37]. 7 QTL соответствовали результатам исследований эталонной дигиплоидной популяции Великобритании Avalon × Cadenza, где ассоциации QTL с PH, SL, NPS, NKS и TKW были выявлены для северных, центральных и южных регионов Казахстана [145]. Локализация локуса *Qnps-PA×P.ipbb-1A.2* была схожа с генетическими позициями QTL, выявленных при анализе 6 хозяйственно-ценных признаков с помощью GWAS на основе оценки коллекции сортов мягкой пшеницы в трех разных регионах Казахстана [159, с. 190]. Два QTL (*Qnps-PA×P.ipbb-5A.3* и *Qtkw-PA×P.ipbb-4B.2*) были схожи с локусами, идентифицированными в результате GWAS компонентов урожайности в коллекции яровой пшеницы, тестируемой в поливных и неполивных условиях в Северном Казахстане [146].

Таким образом, QTL-анализ с использованием генетических и полевых данных рекомбинантно-инбредных линий картирующей популяции PA×P, выращенных в трех регионах Казахстана, позволил идентифицировать 296 QTL, из которых 53 QTL были стабильными в нескольких годах и/или регионах (рисунок 21-22). Обнаружен только один стабильный QTL, общий для всех трех тестируемых регионов, что объяснено значительным влиянием окружающей среды проявлением на изученные признаки (таблица 10).

Общее количество идентифицированных QTL, обнаруженных в трех областях, составило 32 стабильных QTL для условий Алматинской области и Северо-Казахстанской области и 16 стабильных QTL в Акмолинской области (НПЦХ). Кроме того, не было выявлено стабильных QTL для PH в НПЦЗХ, тогда как в Северо-Казахстанской СХОС и КазНИИЗиР было обнаружено 7 и 5 QTL, соответственно. С другой стороны, в условиях Северо-Казахстанской СХОС и КазНИИЗиР для признака SMD не были обнаружены общие стабильные QTL, что, по-видимому, отражает их различия по средним значениям SMD – 35,4 и 45,1 дней, соответственно (таблица 9).

Вероятнее всего, этот результат связан со средним значением SMD, зарегистрированным у родительских сортов (Памяти Азиева и Paragon) на этих участках, так как местный родительский сорт Памяти Азиева в условиях Северо-Казахстанской СХОС и КазНИИЗиР показал одинаковые характеристики SMD

(таблица 9). Более того, результаты корреляции Пирсона свидетельствуют о том, что SMD в КазНИИЗиР отрицательно коррелирует с HD, в то время как в условиях Северо-Казахстанской СХОС и НПСЗХ такой связи не наблюдается.

3.4.1.3 Идентификация QTL показателей качества зерна мягкой пшеницы на основе использования картирующей популяции Памяти Азиева × Paragon

Осуществлен QTL-анализ 94 РИЛ картирующей популяции RA×P, выращенной в условиях двух регионов (Северо-Казахстанской СХОС, северный Казахстан и КазНИИЗиР, юго-восточный Казахстан) урожая 2015-2019 г.г., по 6 показателям качества зерна: натура зерна (TWL), твердозерность (КН), стекловидность (ВИТ), содержание белка в зерне (GPC), содержание сырой клейковины (GC), седиментация в 2-х % растворе уксусной кислоты (SED). Всего обнаружено 86 QTL из них 55 QTL были отнесены к главным QTL ($R^2 > 10\%$). 15 QTL были обнаружены в двух и более условиях – регионах/годах исследования. Для анализированных показателей качества (кроме твердозерности) количество стабильных QTL колебалось от 2 QTL (ВИТ) до 4 (GPC) (таблица 22).

Таблица 22 – Количество идентифицированных локусов количественных признаков картирующей популяции Памяти Азиева × Paragon в двух регионах исследования

Признаки	Всего QTL	Главные QTL	Стабильные QTL	Стабильные QTL	
				Северо-Казахстанской СХОС	КазНИИЗиР
Натура зерна (TWL, г/л)	22	16	3	3	3
Седиментация в 2-х % растворе уксусной кислоты (SED, мл)	22	12	3	2	3
Твердозерность (КН, %)	3	3	0	0	0
Стекловидность (ВИТ, %)	4	2	2	2	2
Содержание белка в зерне (GPC, %)	17	11	4	2	2
Содержание сырой клейковины (GC, %)	18	11	3	2	3
Всего	86	55	15	11	13

Высокий показатель LOD (16.9) был обнаружен для локуса *Qsed-RA×P_ipbb-1D* (хромосома 1D, идентифицированного для признака SED для условий северного и юго-восточного регионов. Количество стабильных QTL среди трех геномов А, В и D составило 9, и по 3, соответственно. Число стабильных QTL, идентифицированных для двух регионов, не значительно отличается – на юго-востоке было обнаружено 13 QTL, на севере – 11 QTL. Проведенный QTL-анализ позволил идентифицировать 15 стабильных QTL по 6 показателям качества зерна для двух регионов.

Для признака «натура зерна» было идентифицировано 22 QTL, картированные на 12 хромосомах. Локусы *QTWL-PA×P.ipbb-1A*, *QTWL-PA×P.ipbb-4A*, *QTWL-PA×P.ipbb-7D* были отнесены к стабильным QTL, которые локализованы на хромосомах 1A, 4A и 7D (таблица 23).

Таблица 23 – Список идентифицированных QTL по показателям качества зерна картирующей популяции Памяти Азиева × Paragon в двух регионах Казахстана (урожай с 2015 по 2019 годов)

Признак	QTL	Хромосома	Интервал сМ	LOD	Мак. R2. %	Аддитивный		Условия (регион, год)
						Эффект	Аллель	
TWL	<i>Qtwl-PA×P.ipbb-1A</i>	1A	75,2-93,0	4,2	12	12,2	Памяти Азиева	К 19, С 18
TWL	<i>Qtwl-PA×P.ipbb-4A</i>	4A	94,0-115,0	4,8	17	10,5	Памяти Азиева	К 17, С 17, С ср
TWL	<i>Qtwl-PA×P.ipbb-7D</i>	7D	62,4-84,2	4,7	34	12	Памяти Азиева	К 18, К ср / С 19, С ср
GC	<i>QGC-PA×P.ipbb-1D</i>	1D	0,0-30,0	9,7	32	-2,47	Paragon	К 18, С 17, С 19
GC	<i>QGC-PA×P.ipbb-6A.2</i>	6A	53,2-88,9	4,5	20	-1,86	Paragon	К 18, С 18
GC	<i>QGC-PA×P.ipbb-6A.1</i>	6A	40,6-63,8	4,9	17	-1,41	Paragon	К 19, К ср
GPC	<i>QGpc-PA×P.ipbb-4A</i>	4A	27,2-58,0	6	24	0,39	Памяти Азиева	С 19, С ср
GPC	<i>QGpc-PA×P.ipbb-5B</i>	5B	176,7-202,2	3,9	12	-0,36	Paragon	К 16, К ср
GPC	<i>QGpc-PA×P.ipbb-6A</i>	6A	22,3-47,1	4	13	-0,35	Paragon	К 18, К 19, К ср
GPC	<i>QGpc-PA×P.ipbb-7B</i>	7B	20,4-42,7	4	12	-0,47	Paragon	С 18, С ср
SED	<i>Qsed-PA×P.ipbb-1D</i>	1D	0,0-11,9	16,9	50	14,4	Памяти Азиева	К 16 – К 19, К ср / С 17 – С 19, С ср
SED	<i>Qsed-PA×P.ipbb-6B</i>	6B	28,4-66,0	5,8	8	-3,02	Paragon	К 16, К ср / С 18
SED	<i>Qsed-PA×P.ipbb-7A</i>	7A	52,2-73,1	3,5	12	3,96	Памяти Азиева	К 17, С 17
VIT	<i>QVit-PA×P.ipbb-6A</i>	6A	53,0-77,4	6,6	22	-1,98	Paragon	К 17, С 17
VIT	<i>QVit-PA×P.ipbb-7A</i>	7A	40,1-66,1	4,1	13	-1,47	Paragon	К 17, С 17
<p>Примечание 1 TWL – натура зерна (г/л), GPC – содержание белка в зерне (%), GC – содержание клейковины (%), Vit – стекловидность зерна (%), КН – твердозерность зерна (%), SED – седиментация в 2-х % растворе уксусной кислоты (мл). 2 К 15, К 16, К 17, К 18, К 19, - КазНИИЗиР, С 17, С 18, С 19 - СевКаз, ср - среднее значение</p>								

В результате QTL-анализа по показателю «содержание белка в зерне» было обнаружено 17 QTL, локализованных на 9 хромосомах популяции PA×P: 3A, 3B (2 QTL), 4A, 5A (2 QTL), 5B, 6A (2 QTL), 6B, 7A (2 QTL) и 7B, соответственно. При этом, LOD обнаруженных QTL варьировал от 3.0 до 6.0.

Степень фенотипической изменчивости признаков (R^2) для 11 QTL колебалась от 10 % до 40 %. Среди 11 главных QTL, идентифицированных для данного признака, только 4 QTL ($QGpc-PA \times P.ipbb-4A$, $QGpc-PA \times P.ipbb-5B$, $QGpc-PA \times P.ipbb-6A$, $QGpc-PA \times P.ipbb-7B$) были стабильными и обнаружены в нескольких годах и/или регионах. $QGpc-PA \times P.ipbb-4A$ и $QGpc-PA \times P.ipbb-7B$ были идентифицированы только в Северо-Казахстанской СХОС в 2018 и 2019 годах, с аддитивным эффектом 0,39 (от родительского сорта Памяти Азиева) и 0,47 (от родительского сорта Paragon), соответственно. $QGpc-PA \times P.ipbb-5B$ и $QGpc-PA \times P.ipbb-6A$ были обнаружены только в КазНИИЗиР с аддитивным эффектом 0,36 и 0,35 (от сорта Paragon) в 2016 и 2018, 2019 годах, соответственно (таблица 23).

При сравнительном анализе с ранее опубликованными исследованиями, показано, что у 5 стабильных QTL локализация была схожа с другими QTL, описанными в ранее опубликованных работах. 3 стабильных QTL, ассоциированных с содержанием протеина в зерне ($QGpc-PA \times P.ipbb-4A$, $QGpc-PA \times P.ipbb-6A$, $QGpc-PA \times P.ipbb-7B$) картированы в аналогичных интервалах на соответствующих хромосомах, описанных в предыдущих исследованиях [219-221].

По показателю «содержание сырой клейковины» было обнаружено 11 QTL, локализованных на хромосомах 1D (3 QTL), 2B, 3A, 3B, 5A, 6A (3 QTL) и 6B. Среди 11 главных QTL только 3 QTL ($QGC-PA \times P.ipbb-1D$, $QGC-PA \times P.ipbb-6A.1$, $QGC-PA \times P.ipbb-6A.2$) были выделены как стабильные. Локус $QGC-PA \times P.ipbb-1D$ был обнаружен для обоих регионов, значение LOD между регионами было в пределах от 3.7 до 6.9, с аддитивным эффектом -2,45 % в присутствии у генотипов аллеля, наследуемого от родительского сорта Paragon (таблица 23, рисунок 25).

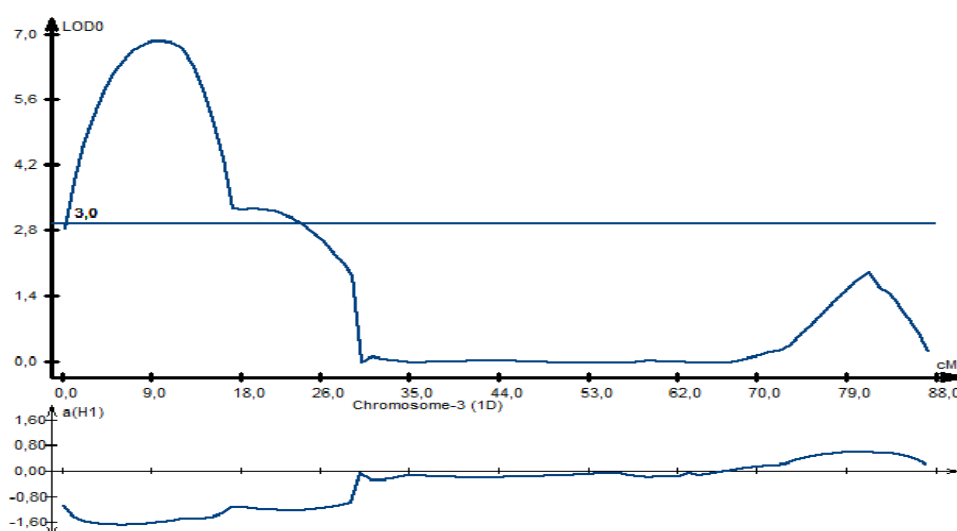


Рисунок 25 – Локализация локуса $QGC-PA \times P.ipbb-1D$, обнаруженного для условий юго-востока и севера Казахстана

Генетическая локализация локуса, связанного с GC ($QGC-PA \times P.ipbb-6A.1$), схожа с ранее опубликованной в работе Barakat и др. [222].

По показателю «седиментация муки в 2-х % растворе уксусной кислоты» нами были идентифицированы 12 главных QTL на семи хромосомах: 1D (2), 2B, 5A, 5B, 6B (2), 7A (3) и 7D. Локусы $Q_{Sed-PA} \times P.ipbb-1D$, $Q_{Sed-PA} \times P.ipbb-6B$, $Q_{Sed-PA} \times P.ipbb-7A$ были идентифицированы в двух и более условиях, тем самым показав стабильность. Локус $Q_{Sed-PA} \times P.ipbb-1D$ был идентифицирован в обоих регионах с 2016 по 2019 годы исследования с LOD в пределах от 6.7 до 16.9 с аддитивным эффектом 14 % в присутствии у генотипов аллеля, наследуемого от родительского сорта Памяти Азиева (таблица 23). Также в работе Goel и др., посвященной оценке показателей качества зерна, как в наших исследованиях ($Q_{sed-PA} \times P.ipbb-1D$) по признаку SED локусы, контролирующие седиментацию, были обнаружены в близких генетических позициях на той же хромосоме [223].

По признакам твердозерность (KH) и стекловидность (VIT) было обнаружено 3 и 4 QTL, соответственно. По твердозерности не выделены стабильные QTL, 3 QTL локализованы на хромосомах 4A, 5B и 7A.

По стекловидности 2 QTL, локализованные на хромосомах 6A и 7A, отмечены как стабильные, встречались в двух регионах (рисунок 26).

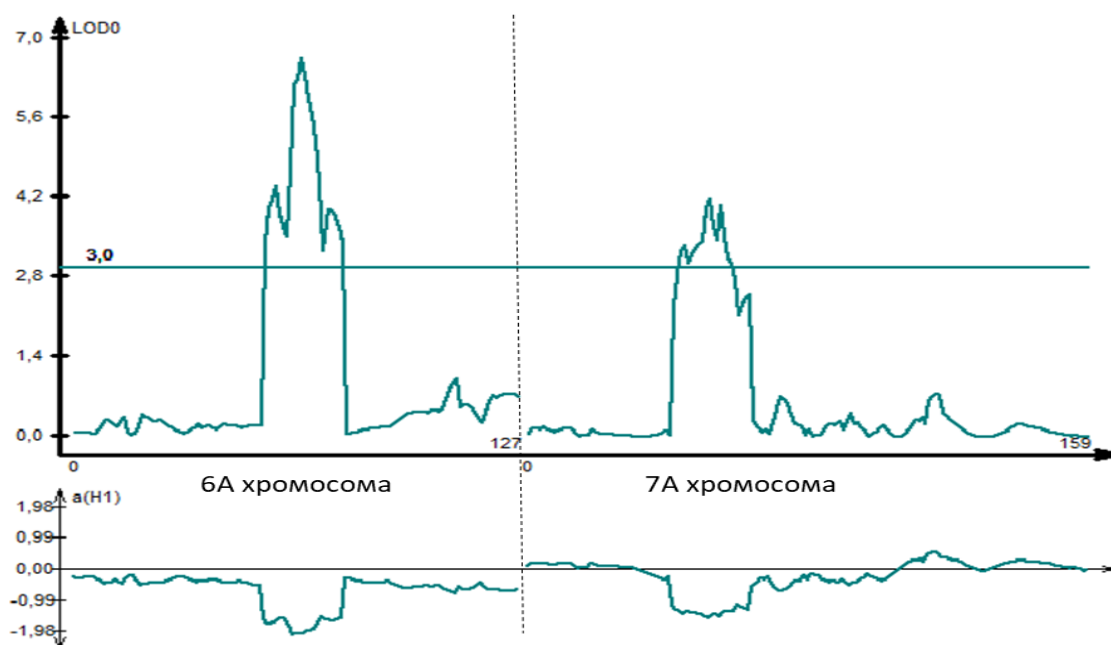
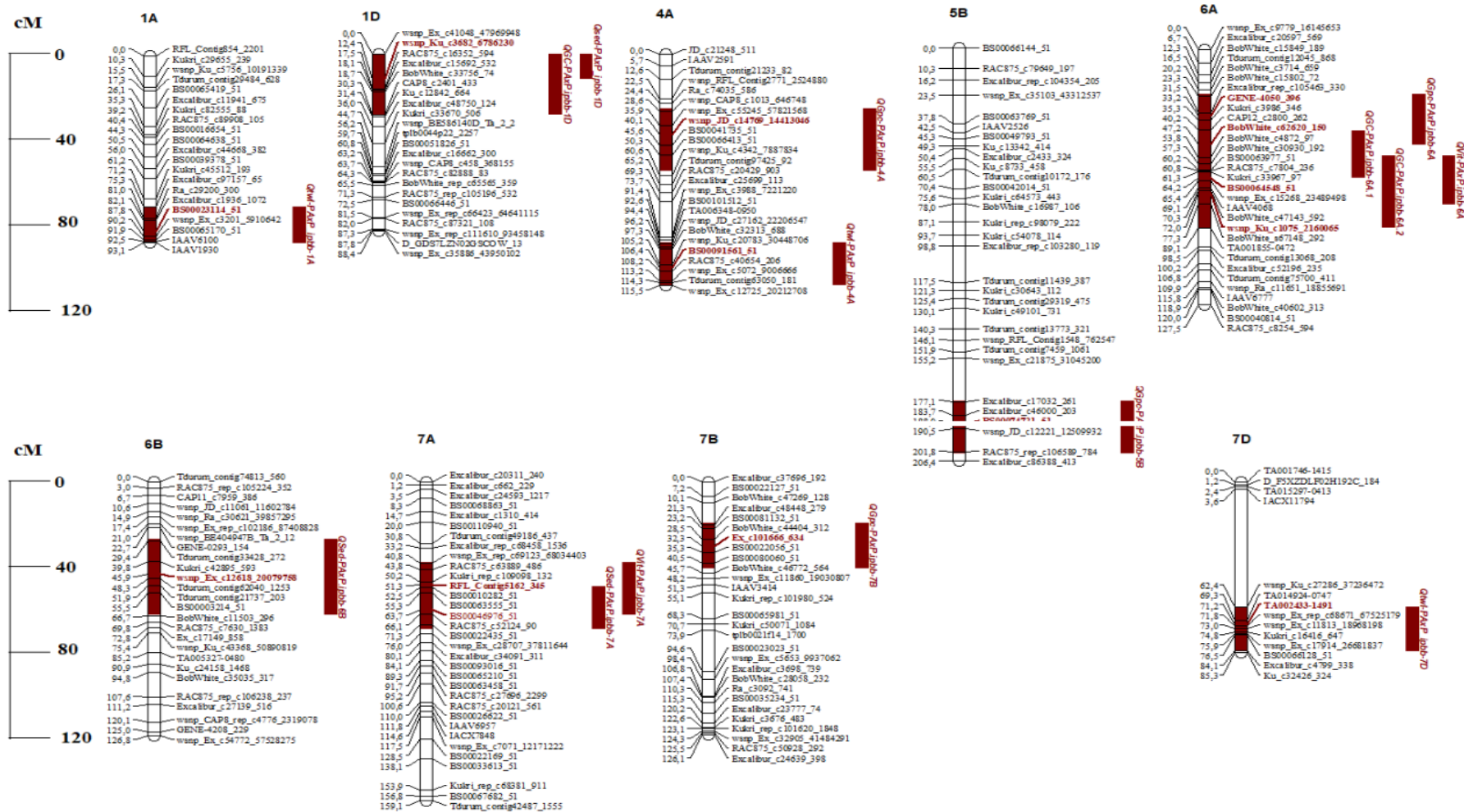


Рисунок 26 – Локализация локусов $Q_{Vit-PA} \times P.ipbb-6A$ и $Q_{Vit-PA} \times P.ipbb-7A$, идентифицированных для двух регионов Казахстана

Плейотропный эффект QTL, идентифицированных при изучении популяции Памяти Азиева \times Paragon, был отмечен по признакам SED, VIT, GC, локусы которых были картированы на хромосомах 1D, 6A и 7A, соответственно (рисунок 27).



QTL признаков качества зерна (коричневый цвет) показаны справа от хромосом. Акронимы QTL указывают на фенотипический признак и хромосому

Рисунок 27 – Схематическое представление идентифицированных QTL для признаков, связанных с качеством зерна, на хромосомах 1A-7D популяции мягкой пшеницы RAxP

3.4.1.4 Плейотропный эффект QTL, связанных с адаптивностью, урожайностью и качеством, идентифицированных на различных хромосомах мягкой пшеницы с использованием картирующей популяции Памяти Азиева × Paragon

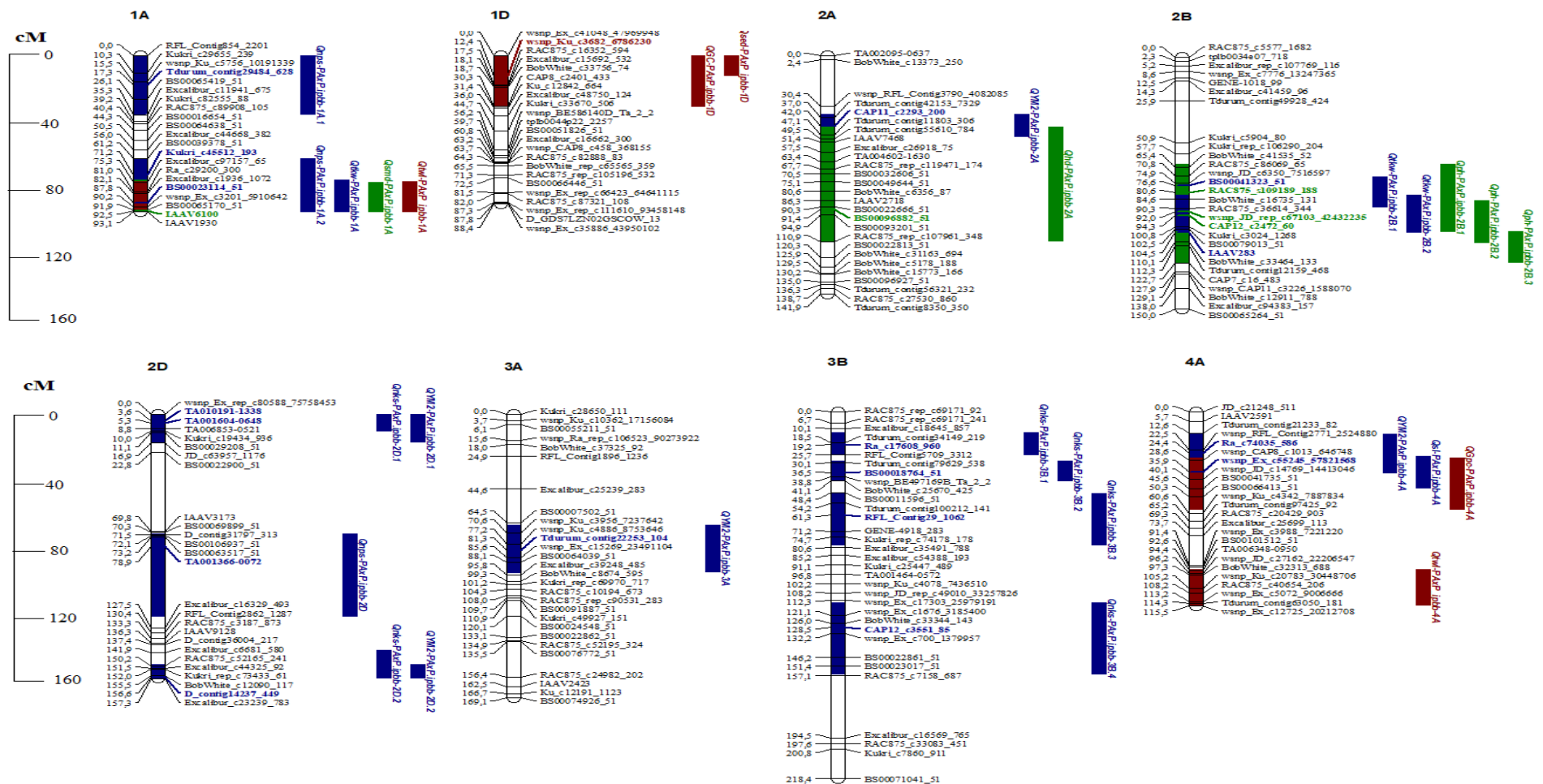
В результате QTL-анализа было идентифицировано 382 QTL для 14 признаков, из них 229 главных QTL, связанных с адаптивностью, продуктивностью и качеством зерна, среди них 68 QTL были стабильными из них 38 QTL являются предположительно новыми локусами. Большая часть стабильных QTL были обнаружены по признакам, связанным с компонентами урожайности – 38 QTL (таблица 24).

Таблица 24 – Общее количество идентифицированных QTL, связанных с адаптивностью, компонентами урожайности и показателями качества зерна Памяти Азиева × Paragon

Критерий	QTL по адаптивности	QTL по компонентам урожайности	QTL по качеству зерна	Итого
Количество признаков	3	5	6	14
Общее количество QTL	102	194	86	382
Количество главных QTL	51	123	55	229
Количество стабильных QTL	15	38	15	68
Количество новых QTL	6	22	10	38

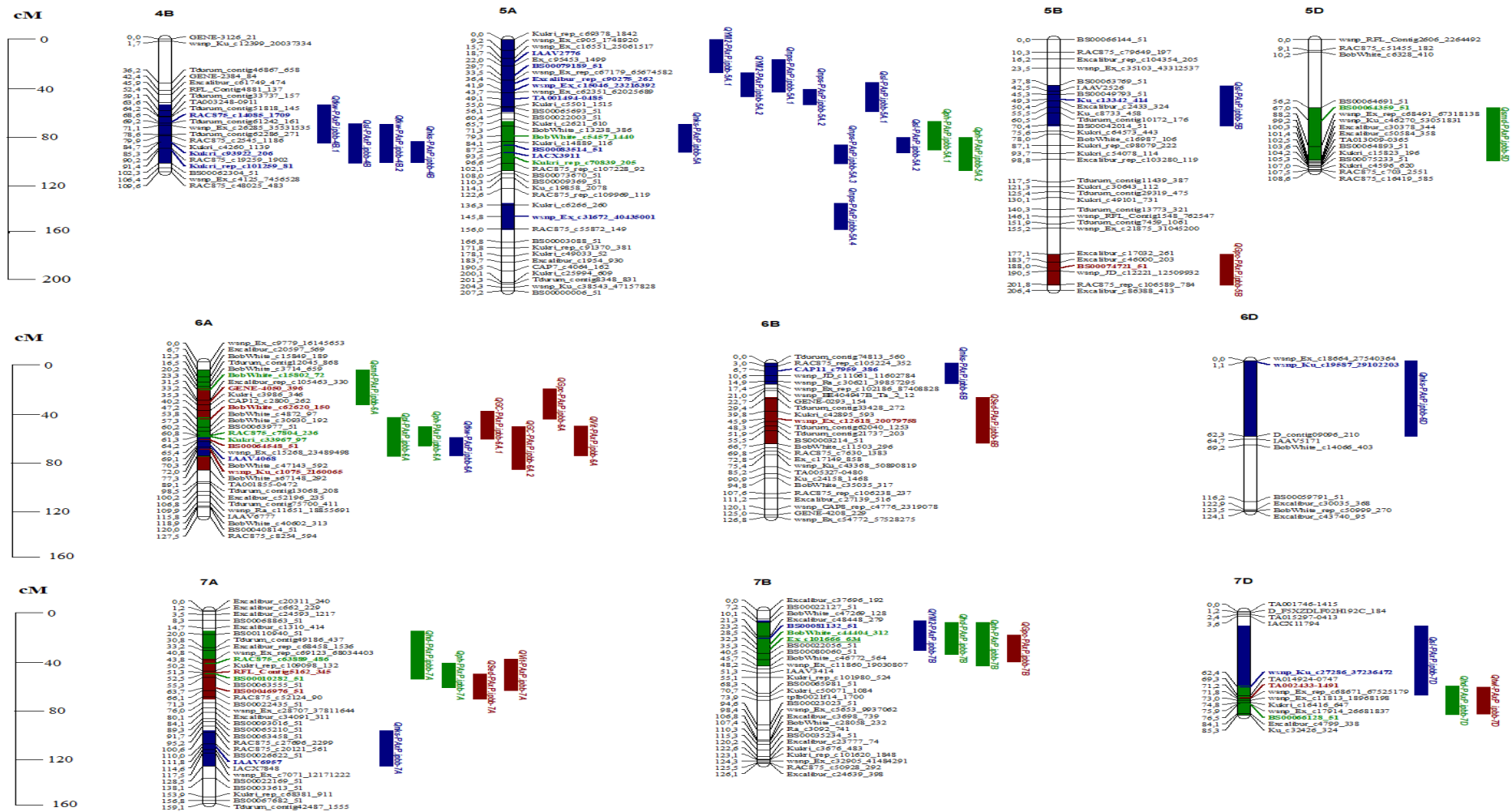
При сравнительном анализе идентифицированных стабильных QTL в разрезе условий выращивания в разных регионах и годах по признакам адаптивности и компонентов урожайности было обнаружено по 32 QTL в экспериментах в условиях Северо-Казахстанской СХОС и КазНИИЗиР и 16 QTL в НПЦЗХ им. Бараева. Наибольшее количество идентифицированных QTL для трех геномов А, В и D составляло 35, 21 и 10 соответственно (рисунки 28-29). Все идентифицированные QTL были картированы на 19 хромосомах мягкой пшеницы.

При этом наибольшее количество QTL (11 QTL) было локализовано на хромосоме 5А. При QTL-анализе обнаружен ряд кластеров QTL, связанных с различными показателями адаптации, урожайности и качества зерна на хромосомах 1А, 6А и 7А, 7В и 7D (рисунки 28-29).



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

Рисунок 28 – Схематическое представление идентифицированных QTL для признаков, связанных с адаптивностью, компонентами урожайности и качеством зерна, на хромосомах 1A-4A мягкой пшеницы популяции Памяти Азиева × Paragon



QTL признаков адаптивности (зеленый цвет), урожайности (синий цвет) и качества зерна (коричневый цвет) показаны справа от хромосом.

Акронимы QTL указывают на фенотипический признак и хромосому

Рисунок 29 – Схематическое представление идентифицированных QTL для признаков, связанных с адаптивностью, компонентами урожайности и качеством зерна на хромосомах 4В-7D мягкой пшеницы популяции Памяти Азиева × Paragon

Интересен тот факт, что QTL связанные с признаками качества зерна VIT, TWL, GPC были сгруппированы в один кластер с признаками, связанными с адаптацией растений и компонентами урожайности. Одним из примеров кластеров, связанных с исследуемыми признаками, является кластер, идентифицированный на хромосоме 1A, в интервале 61,2-93,1 сМ. Также на хромосоме 7B в интервале 10,1-45,7 сМ были идентифицированы QTL, связанные с признаками TWL, VIT, HD, SMD, PH, NPS и TKW (рисунки 28, 29).

Таким образом, полученные результаты могут служить необходимой информацией в селекционных программах по повышению качества зерна мягкой пшеницы в Казахстане.

3.4.2 Идентификация QTL адаптивности, компонентов урожайности и качества зерна на основе использования картирующей популяции мягкой пшеницы Avalon × Cadenza

Проведен QTL анализ дигиплоидной картирующей популяции Avalon × Cadenza в четырёх регионах (север, центр, юг и юго-восток) по 8 хозяйственно-ценным признакам – время колошения (HD), период колошения от созревания (SMD), высота растения (PH), длина главного колоса (SL), количество продуктивных колосьев (NPS), количество зерен главного колоса (NKS), масса 1000 зерен (TKW), урожайность зерна с 1 м² (YM2) и по 5 показателям качества зерна: натура зерна (TWL), твердозерность (KH), стекловидность (VIT), содержание белка в зерне (GPC), седиментация в 2-х % растворе уксусной кислоты (SED).

В результате использования данных генотипирования и фенотипирования картирующей популяции Avalon × Cadenza, было идентифицировано 383 QTL, ассоциированных с 8 показателями, связанными с адаптивностью и урожайностью [145] и 99 QTL ассоциированные с 5 показателями качества зерна.

3.4.2.1 Выявление и картирование QTL адаптивности мягкой пшеницы с использованием картирующей популяции Avalon × Cadenza

В результате QTL анализа картирующей популяции A×C для признаков адаптивности всего было идентифицировано 108 QTL из них 66 QTL был отнесен к главным QTL, т.е. доля фенотипической изменчивости признаков (R²) была выше 10 %. Из них 19 QTL являются стабильными в нескольких годах и/или регионах, связанными с признаками HD, SMD, PH.

В результате использования данных фенологического анализа популяции в четырех регионах (11 условий) было идентифицировано 5 QTL для признака HD. Следует отметить, что один из этих локусов, *QNd-A×C.ippb-1D*, стабильно проявлялся на протяжении 3 лет исследования для условий KB. Другой QTL для HD, *QNd-A×C.ippb-2D*, был идентифицирован только в КО, и донором благоприятного аллеля являлся родительский сорт Avalon. Также *QNd-A×C.ippb-5A* был обнаружен только для условий КазНИИЗиР, с аддитивным эффектом 1,79 дней в присутствии у генотипов аллеля, наследуемого от Avalon (таблица 25).

Таблица 25 – QTL связанные с признаками адаптации растений, идентифицированные в результате тестирования картирующей популяции Avalon × Cadenza в четырех регионах Казахстана

QTL	Хромоосома	Интервал сМ	LOD	R ² , %	Аддитивный		Условия (регион, год)
					Эффект	Аллель	
<i>QHd-A×C.ippb-1D</i>	1D	70,8-114,3	5,1	17	0,73 -0,73	Avalon Cadenza	КБ 13 – КБ 15, КБ ср.
<i>QHd-A×C.ippb-2D</i>	2D	69,0–92,2	5,7	16	1,73	Avalon	КО 13, КО ср.
<i>QHd-A×C.ippb-5A</i>	5A	7,9-32,1	4,5	14	1,9	Avalon	К 19, К ср.
<i>QHd-A×C.ippb-5B</i>	5B	7,0-43,6	5,8	16	1,79 -0,42	Avalon Cadenza	КО 15 КБ ср
<i>QHd-A×C.ippb-6A</i>	6A	30,3–92,3	6,1	16	-0,53	Cadenza	КО 15, КО ср, КА 14, КО ср
<i>QSmD-A×C.ippb-1A</i>	1A	0,0-14,3	5,1	16	-0,94	Cadenza	КБ 14, КБ ср
<i>QSmD-A×C.ippb-5A</i>	5A	0,0-32,5	4,4	15	-1.21	Cadenza	КБ 15, КО ср
<i>QPh-A×C.ipbb-2A</i>	2A	72,0-107,6	5,2	22	2,74	Avalon	КБ 13, КБ 14, КО 13
<i>QPh-A×C.ipbb-2B</i>	2B	0,0-43,5	4,0	14	2,25 -2,41	Avalon Cadenza	КБ 13, КБ 14
<i>QPh-A×C.ipbb-2D</i>	2D	13,1-51,0	11,6	19	-2,66	Cadenza	КА 14, КО 13, КО 14, КО 15
<i>QPh-A×C.ipbb-3A</i>	3A	49,4-98,5	4,3	10	-1,88	Cadenza	КА 14, КО 14, КО 15
<i>QPh-A×C.ipbb-3B</i>	3B	62,7-116,4	4,9	16	2,48 -2,14	Avalon Cadenza	КА 14
<i>QPh-A×C.ipbb-3D</i>	3D	47,4-88,4	4,8	13	2,43	Avalon	КО 15
<i>QPh-A×C.ipbb-4D</i>	4D	19,9–65,1	21,5	48	-4,67	Cadenza	КО 13, КО 14, КО 15
<i>QPh-A×C.ipbb-5A.1</i>	5A	8,3-40,4	3,8	13	-2,25	Cadenza	КБ 13, КО ср
<i>QPh-A×C.ipbb-5A.2</i>	5A	50,5–81,5	3,4	16	2,29	Avalon	КО 14, КБ 15
<i>QPh-A×C.ipbb-5A.3</i>	5A	135,2– 183,7	4,8	15	-3,5 3,24	Cadenza Avalon	КБ 15 КА 13
<i>QPh-A×C.ipbb-5B</i>	5B	42,7–133,2	4,9	13	-4,11	Cadenza	КО 14, КО 15, КО ср
<i>QPh-A×C.ipbb-6B</i>	6B	111,1– 136,0	4,4	16	-5,14	Cadenza	КА 15, КО ср

Примечание – К 19 – Казахский научно-исследовательский институт земледелия и растениеводства; КО 13, КО 14, КО 15 – КазНИИ рисоводства им. Жахаева; КА 13, КА 14, КА 15 – Карагандинская СХОС; КБ 13, КБ 14, КБ 15 – Карабалыкская СХОС, ср - среднее значение

Для SMD нами было обнаружено только 2 QTL, локализованных на хромосомах 1A и 5A. В обоих случаях аддитивный эффект у QTL отмечен у генотипов аллеля, наследуемого от родительского сорта Cadenza (таблица 25).

В результате анализа было генетически картировано 12 QTL для высоты растений (PH). Большинство QTL были обнаружены в экспериментах, проведенных на орошаемом участке КО (9 QTL), в то время как для неполивных условий было идентифицировано по 5 QTL в КБ и КА, а также 2 QTL в КазНИИЗиР. Наличие аллеля от родительского сорта Cadenza дает значительный аддитивный эффект, связанный с уменьшением высоты растений на 2-5 см (таблица 25).

Доля фенотипического проявления признака (R^2), объясняемого идентифицированными QTL, была в пределах от 10 % (для *QPh-A*×*C.ipbb-3A*) до 48 % (*QPh-A*×*C.ipbb-4D*) (таблица 25), где последний QTL был картирован вблизи гена короткостебельности *Rht1* (рисунок 32). *QPh-A*×*C.ipbb-4D* имел высокий LOD (21,5) по сравнению с другими QTL, связанными с РН, при этом этот QTL был значимым только в орошаемом регионе КО (таблица 25, рисунок 30).

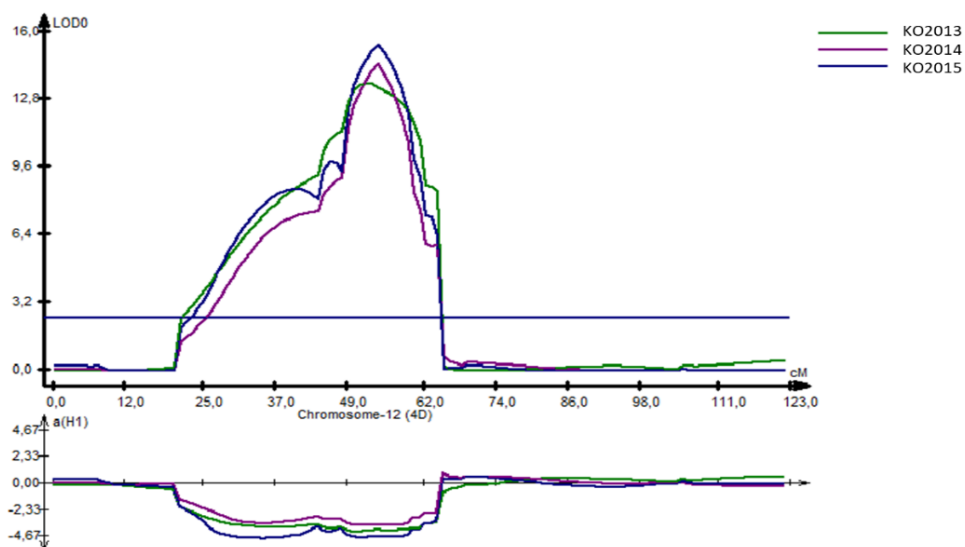


Рисунок 30 – Локализация QTL для высоты растения (РН), выявленного на хромосоме 4D в полевых экспериментах в Кызылорде (КО, Южный Казахстан) в 2013-2015 годах

Главные QTL для высоты растений в данном регионе хромосомы 4D был обнаружен ранее в ряде работ, проведенных в различных географических регионах с различными эколого-климатическими условиями на различных бипарентальных генетических картах – ITMI [158], Chinese Spring x SQ1 [102 с.872, 119-121], и в других работах [159, с. 190]. В КБ было идентифицировано 5 QTL на хромосомах 2A, 2B и 5A. Для этих 5 QTL аддитивный эффект был от родительского сорта Avalon, и только на 5A хромосоме (135,2–183,7 см) QTL имел аддитивный эффект от родительского сорта Cadenza (таблица 25). Примечательно, что наименьшее количество локусов было выявлено для HD и SMD, что указывает на узкий диапазон показателей популяций в протестированных условиях [145].

3.4.2.2 Идентификация QTL для компонентов урожайности мягкой пшеницы с использованием картирующей популяции Avalon × Cadenza

Анализ картирующей популяции А×С позволил выявить 166 главных QTL из 275 QTL для компонентов урожайности признаков. В результате анализа было идентифицировано 57 стабильных QTL для пяти признаков, связанных с урожайностью зерна. Количество стабильных QTL на один признак колебалось в пределах от 9 (TKW) до 13 (NKS). Локусы *QNks-A*×*C.ipbb-4D*, *QTkw-A*×*C.ipbb-4D*, и *QYM2-A*×*C.ipbb-4D* были локализованы на хромосоме 4D в непосредственной близости от гена короткостебельности *Rht1*. Наибольшее

количество QTL выявлено в экспериментах, проведенных на севере (КБ) – 39 QTL, на юге (КО) – 33 QTL и в центре (КА) – 31 QTL (таблица 26).

Таблица 26 – Список локусов количественных признаков, идентифицированных в картирующей популяции Avalon × Cadenza в четырех регионах Казахстана

QTL	Хромосома	Интервал См	LOD	R2. %	Аддитивный		Условия (регион, год)
					Эффект	Аллель	
1	2	3	4	5	6	7	8
<i>QSl-A</i> × <i>C.ipbb-1B</i>	1B	7.2-47.1	3,9	13	0.30 -0.38	Cadenza Avalon	КА 15, КО 13
<i>QSl-A</i> × <i>C.ipbb-2A</i>	2A	93,4-107,3	4,5	17	-0,38 0,39	Cadenza Avalon	КБ 15, КО 14
<i>QSl-A</i> × <i>C.ipbb-2D.1</i>	2D	24,1-51,0	15,7	53	-0,81 0,27	Cadenza Avalon	КБ 15, КО 13 – КО 15, КО ср / К 18, К ср
<i>QSl-A</i> × <i>C.ipbb-2D.2</i>	2D	86,9–193,3	3,6	16	-0,54	Cadenza	КА 14, КО 14
<i>QSl-A</i> × <i>C.ipbb-3D</i>	3D	40,2-98,2	4,2	13	0,74	Avalon	КБ 15, КА 14, КО 15, К ср.
<i>QSl-A</i> × <i>C.ipbb-4A</i>	4A	104,7– 121,6	3,9	12	0,22	Avalon	КБ 13, КБ ср
<i>QSl-A</i> × <i>C.ipbb-5A.1</i>	5A	35,3–63,5	4,4	17	-0,79 0,23	Cadenza Avalon	КБ 13, КО 13
<i>QSl-A</i> × <i>C.ipbb-5A.2</i>	5A	91,6–123,7	4,5	15	0,85 -0,26	Avalon Cadenza	КБ 14, КО 13
<i>QSl-A</i> × <i>C.ipbb-5A.3</i>	5A	159,5– 177,0	4,3	16	0,50 -0,24	Avalon Cadenza	КБ 13, КО 14
<i>QSl-A</i> × <i>C.ipbb-5B</i>	5B	86,3–122,4	4,5	13	-0,38	Cadenza	КБ 13, КО 14
<i>QSl-A</i> × <i>C.ipbb-6A</i>	6A	64,1-101,2	3,6	11	-0,5 0,67	Cadenza Avalon	КБ 15, КА 14
<i>QSl-A</i> × <i>C.ipbb-7A</i>	7A	116,5– 121,1	3,7	13	0,33	Avalon	КА 14, КО ср
<i>QNps-A</i> × <i>C.ipbb-1A</i>	1A	29,2–55,4	5,1	17	-0,18	Cadenza	КБ 13, КБ 14
<i>QNps-A</i> × <i>C.ipbb-1D</i>	1D	75,2-125,0	9,0	47	0,41 -0,27	Avalon Cadenza	КО 14, КБ 13
<i>QNps-A</i> × <i>C.ipbb-2B</i>	2B	79,0–87,2	6,0	23	0,51 -0,23	Avalon Cadenza	КА 14, КА 15 КБ 14, КА 15
<i>QNps-A</i> × <i>C.ipbb-2D</i>	2D	67,2-78,9	25,3	66	-0,38	Cadenza	КА 14, КО 13
<i>QNps-A</i> × <i>C.ipbb-3D.1</i>	3D	22,0-40,4	4,3	17	-0.32 0,10	Cadenza Avalon	КА 13, КБ 13, КБ14
<i>QNps-A</i> × <i>C.ipbb-3D.2</i>	3D	47,5–72,2	6,3	18	0,32	Avalon	КБ 13, КБ 14
<i>QNps-A</i> × <i>C.ipbb-3D.3</i>	3D	91,8-115,0	5,3	17	-0.32	Cadenza	КБ 13, КБ 14
<i>QNps-A</i> × <i>C.ipbb-4B</i>	4B	98,2-109,3	4,8	17	-0.29	Cadenza	КБ 13, КО 14, КО 15
<i>QNps-A</i> × <i>C.ipbb-4D</i>	4D	21,2-65,5	5,2	17	0,27 -0,31	Avalon /Cadenza	К ср, КБ 15
<i>QNps-A</i> × <i>C.ipbb-5A</i>	5A	98,1-105,7	23,9	38	-0.29	Cadenza	КА 14, КО 14
<i>QNps-A</i> × <i>C.ipbb-5D</i>	5D	4.3-16.3	6,6	22	-0.15 0,14	Cadenza Avalon	КА 13, КБ 15

продолжение таблицы 26

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>QNps-A</i> × <i>C.ipbb-7A</i>	7A	191,8–212,8	6,5	19	-0,3	Cadenza	КБ 13 - КБ 15, КБср
<i>QNks-A</i> × <i>C.ipbb-1A</i>	1A	16,3–31,2	4,2	10	0,96	Avalon	КБ 13, КБ 15
<i>QNks-A</i> × <i>C.ipbb-2A</i>	2A	0,0-70,3	3,3	29	-3,28 5,27	Cadenza Avalon	К 19, КА 14
<i>QNks-A</i> × <i>C.ipbb-2B</i>	2B	82,1–93,5	5,1	13	-3,83	Cadenza	КО 14, КБ 13, КБ14
<i>QNks-A</i> × <i>C.ipbb-2D.1</i>	2D	11,8-20,6	4,0	10	-2,19	Cadenza	КА 13, КБ 15
<i>QNks-A</i> × <i>C.ipbb-2D.2</i>	2D	86,8-107,2	3,8	14	-1,41	Cadenza	КО 14, КБ 15
<i>QNks-A</i> × <i>C.ipbb-3D</i>	3D	51,5–72,1	3,3	9	1,38	Avalon	КБ 13, КБ 14
<i>QNks-A</i> × <i>C.ipbb-4B</i>	4B	47,5–62,3	5,8	17	0,83 -2,43	Avalon Cadenza	КО ср КБ 15
<i>QNks-A</i> × <i>C.ipbb-4D</i>	4D	59,6–94,4	3,8	10	1,12	Avalon	КБ 15
<i>QNks-A</i> × <i>C.ipbb-5A</i>	5A	21,6–32,1	7,6	22	-1,59	Cadenza	КБ 14, КБ 15, КБ ср
<i>QNks-A</i> × <i>C.ipbb-5B</i>	5B	195,5–217,6	3,6	9	1,72	Avalon	КБ 13, КБ 14
<i>QNks-A</i> × <i>C.ipbb-6A.2</i>	6A	79,0–133,9	7,2	22	3.83 -3.15	Avalon Cadenza	КА 14, КО 14, КБ 13, КБ 14
<i>QNks-A</i> × <i>C.ipbb-7B</i>	7B	67,2-70,5	3,6	12	-1.22 2.35	Cadenza Avalon	КА 13, КО 13
<i>QTKw-A</i> × <i>C.ipbb-1D</i>	1D	61,1–79,3	4,1	13	-1,06	Cadenza	КБ 15
<i>QTKw-A</i> × <i>C.ipbb-3B</i>	3B	181,3-227,4	3,2	12	-1,12	Cadenza	КО 14, КО 15
<i>QTKw-A</i> × <i>C.ipbb-3D</i>	3D	0,0-22,3	4,1	13	-1,77	Cadenza	КА 14, КО 15
<i>QTKw-A</i> × <i>C.ipbb-4D</i>	4D	21,4-60,6	9,0	26	-2,1 0,96	Cadenza Avalon	КА 13, КО 13 К 18
<i>QTKw-A</i> × <i>C.ipbb-5A</i>	5A	0,0-22,4	7,7	25	-0,89	Cadenza	КА 13, КО 13, КО 15, КО ср
<i>QTKw-A</i> × <i>C.ipbb-5B</i>	5B	125,2–147,7	5,6	18	1,84 -0,93	Avalon Cadenza	КО 15, КБ 15
<i>QTKw-A</i> × <i>C.ipbb-5D</i>	5D	76,1-104,0	4,4	14	-1,64	Cadenza	КА 14
<i>QTKw-A</i> × <i>C.ipbb-6A</i>	6A	51,3–64,3	7,1	18	1,21	Avalon	КО 13, КО ср
<i>QTKw-A</i> × <i>C.ipbb-7D</i>	7D	40,2–46,7	3,4	9	0,54	Avalon	КО 13, КБ ср
<i>QYM2-A</i> × <i>C.ipbb-1B</i>	1B	129,9–159,7	3,8	14	76,6	Avalon	КА 15
<i>QYM2-A</i> × <i>C.ipbb-1D</i>	1D	61,3-105,0	4,2	18	69,2	Avalon	КБ 13, КБ 14
<i>QYM2-A</i> × <i>C.ipbb-2D.1</i>	2D	35,5–72,7	4,7	17	-10,8	Cadenza	КА 13, КА 14, КО 13, КО ср
<i>QYM2-A</i> × <i>C.ipbb-2D.2</i>	2D	87,2–192,6	6,3	38	-78,7	Cadenza	КВ 14, КБ 15, КО 13, КО 15
<i>QYM2-A</i> × <i>C.ipbb-3B</i>	3B	168,8–189,3	3,9	4	38,3	Avalon	КА 15
<i>QYM2-A</i> × <i>C.ipbb-4D</i>	4D	62,9–94,8	4,6	18	-47,2	Cadenza	КО 13, КО ср
<i>QYM2-A</i> × <i>C.ipbb-5A.1</i>	5A	89,4–91,6	11,9	54	615,5	Avalon	КБ 13, КБ 15, КА ср
<i>QYM2-A</i> × <i>C.ipbb-5A.2</i>	5A	175,6-202,6	5,4	18	10,32	Avalon	КА 14, КО 14
<i>QYM2-A</i> × <i>C.ipbb-5D</i>	5D	33,4–71,2	3,6	10	7,52	Avalon	КА 14
<i>QYM2-A</i> × <i>C.ipbb-6A</i>	6A	30,2-54,2	4,7	15	11,1	Avalon	КА 14
<i>QYM2-A</i> × <i>C.ipbb-7B</i>	7B	57,2–64,7	3,6	9	-7,84 6,85	Cadenza Avalon	КА 13, КА 14

Примечание – КО 13, КО 14, КО 15 – КазНИИ рисоводства им. Жахаева; КА 13, КА 14, КА 15 – Карагандинская СХОС; КБ 13, КБ 14, КБ 15 – Карабалыкская СХОС; К 19, К 20 – Казахский научно-исследовательской институт земледелия и растениеводства, ср - среднее значение,

Всего для признака длина главного колоса (SL) было идентифицировано 47 QTL, среди них 12 QTL были стабильными. Причем R^2 у них варьировал от 11 % (*QSl-A* × *C.ipbb-6A*) до 53 % (*QSl-A* × *C.ipbb-2D.1*). Локус *QSl-A* × *C.ipbb-2D.1* был обнаружен как в условиях KB и КазНИИЗиР, так и в условиях КО. Однако, высокий аддитивный эффект (0.85) был отмечен у *Sl-A* × *C.ipbb-5A.2*, и донором благоприятного аллеля являлся родительский сорт Avalon (таблица 26).

По признаку NPS было обнаружено 56 QTL из них 11 QTL были стабильными, где значение R^2 было в диапазоне от 17 % (для *QNps-A* × *C.ipbb-1A*) до 66 % (для *QNps-A* × *C.ipbb-2D*). Локусы *QNps-A* × *C.ipbb-3D.1*, *QNps-A* × *C.ipbb-3D.2* и *QNps-A* × *C.ipbb-3D.3* были картированы в различных регионах хромосомы 3D и обнаружены в результате QTL-анализа данных полевых испытаний картирующей популяции в условиях КА и KB (таблица 26).

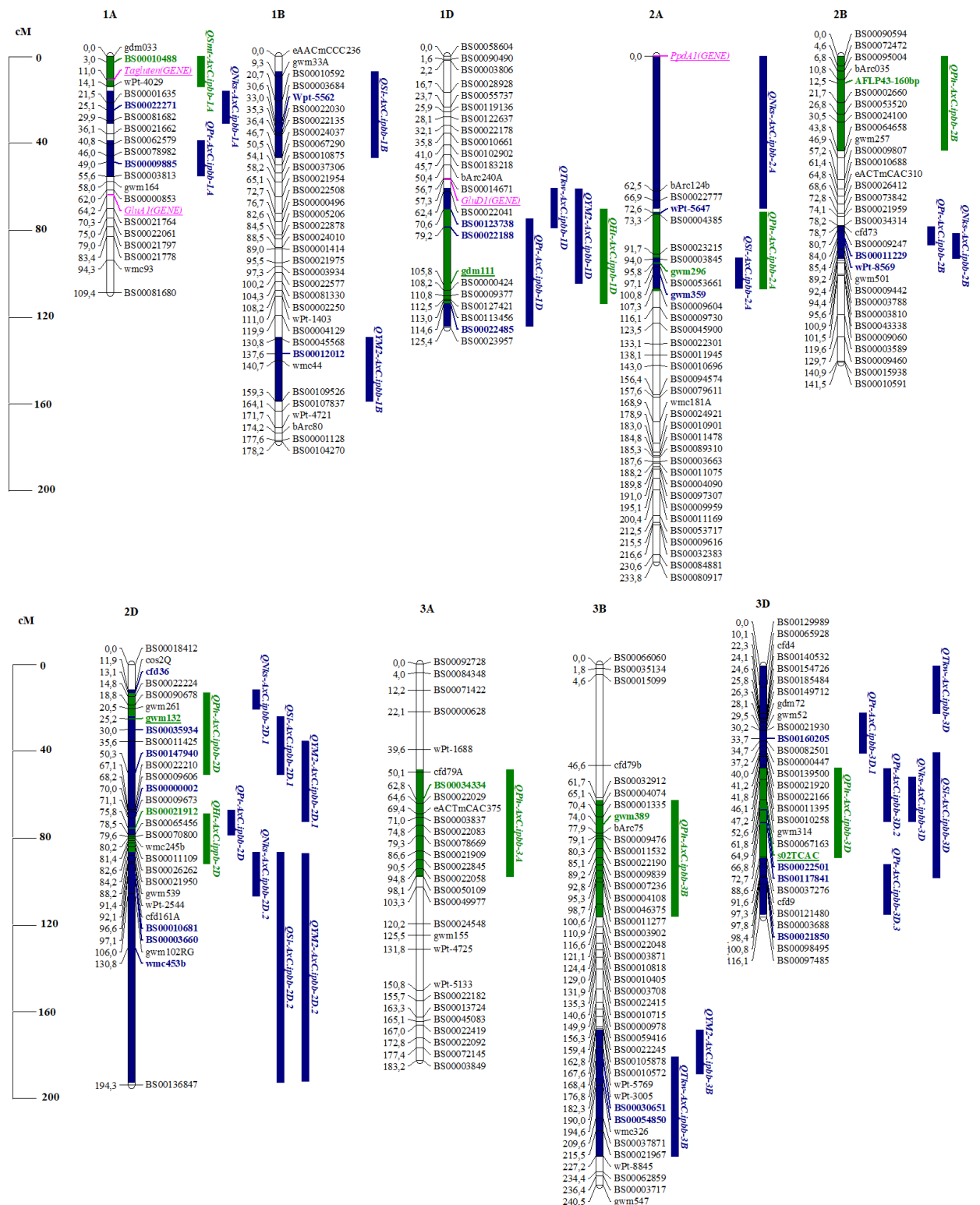
11 стабильных QTL были обнаружены для NKS, всего для этого признака было идентифицировано 60 QTL в четырех локальностях. Высокие аддитивные эффекты были зафиксированы у *QNks-A* × *C.ipbb-6A* (3.83) и *QNks-A* × *C.ipbb-7B* (2.35), причем в обоих случаях донором аллелей был сорт Avalon. Наибольшее количество QTL для NKS было выявлено на основе анализа данных эксперимента, проведенного на севере (КБ) – 10 QTL, где по 3 QTL были локализованы в геномах А и D, и 4 QTL – в геноме В (таблица 26).

Доля фенотипической изменчивости признаков для 9 QTL по признаку ТКВ колебалась от 9 % (для *QTkw-A* × *C.ipbb-7D*) до 26 % (для *QTkw-A* × *C.ipbb-4D*). QTL с наибольшим значением LOD (9.0) для ТКВ был *QTkw-A* × *C.ipbb-4D*. Однако, QTL с наиболее высоким аддитивным эффектом (1,84 г) оказался *QTkw-A* × *C.ipbb-5B*, картированный на хромосоме 5B, где донором положительного аллеля выступил сорт Avalon.

Для YM2 были идентифицированы 11 QTL, среди которых *QYM2-A* × *C.ipbb-5A.1* имел наибольшее значение LOD (11,9) и отличался высоким аддитивным эффектом QTL (615.5) в регионах KB, КА (таблица 26).

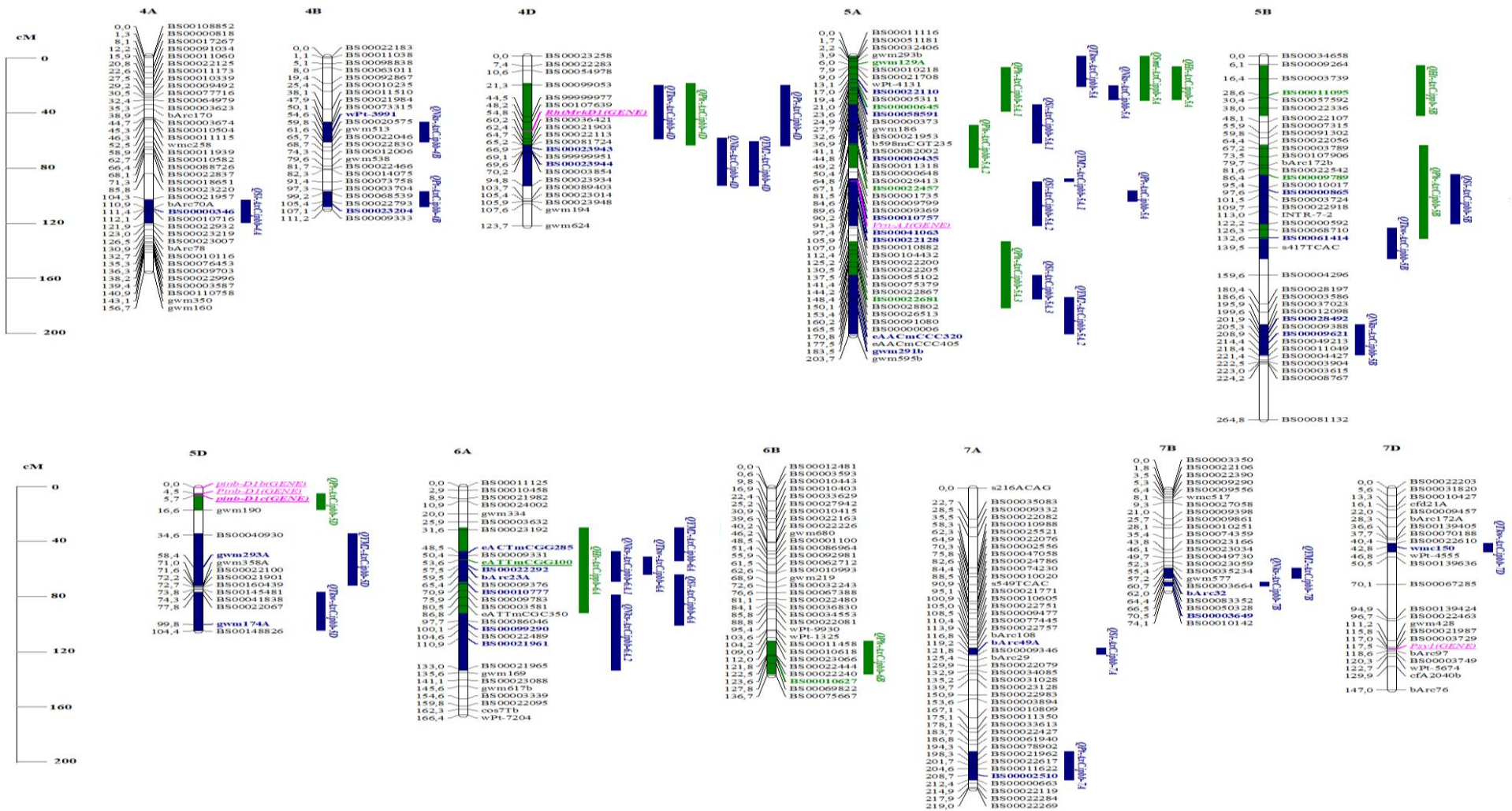
В результате QTL анализа ДГЛ популяции АхС в четырех регионах в 11 условиях было идентифицировано 383 из них 232 главных QTL по восьми хозяйственно-ценным признакам. QTL анализ данных, полученных в результате тестирования картирующей популяции в четырех регионах, позволил идентифицировать 76 стабильных QTL, которые были значимы для восьми агрономических признаков в двух и более условиях/средах (таблицы 27). Количество идентифицированных стабильных QTL, обнаруженных в четырех регионах, значительно различается.

Число идентифицированных QTL для трех геномов А, В и D составило 28 и 18, 29, соответственно, что позволяет предположить, что в хромосомах геномов А и D сосредоточены основные стабильные локусы (рисунки 31-32).



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

Рисунок 31 – Схематическое представление идентифицированных QTL для признаков, связанных с адаптивностью, компонентами урожайности на хромосомах 1A-3D картирующей популяции мягкой пшеницы Avalon × Cadena [145]



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

Рисунок 32 – Схематическое представление идентифицированных QTL для признаков, связанных с адаптивностью, компонентами урожайности на хромосомах 4A-7D картирующей популяции мягкой пшеницы Avalon × Cadenza [145]

Так, большинство QTL было идентифицировано для условий Северного Казахстана (46 QTL), за которым следует Южный Казахстан (41 QTL), далее Центральный Казахстан (37 QTL) и замыкает четверку Юго-Восточный Казахстан (10 QTL). Также отмечено, что основное количество стабильных локусов для признаков NPS и NKS в северном регионе были почти вдвое больше, чем в центральном и южном регионах (таблица 27) [145].

Таблица 27 – Количество идентифицированных локусов количественных признаков картирующей популяции Avalon × Cadenza в четырех регионах исследования

Признаки	Всего QTL	Главные QTL	Стабильные QTL	КБ	КА	КО	КазНИ ИЗИР
Время колошения (HD, дни)	24	24	5	4	1	3	2
Период колошения от созревания (SMD, дни)	23	23	2	2	0	1	0
Высота растения (PH, см)	61	19	12	5	5	8	2
Длина главного колоса (SL, см)	47	23	12	9	5	9	2
Количество продуктивных колосьев (NPS, шт)	56	38	12	10	5	4	1
Количество продуктивных колосьев (NKS, шт)	60	43	13	10	4	5	2
Масса 1000 зерен (TKW, г)	57	35	9	3	4	7	1
Урожайность зерна с 1 м ² (YM2, г/м ²)	55	27	11	3	8	4	0
Всего	383	232	76	46	32	41	10

Сравнительный анализ идентифицированных QTL с другими QTL в ранее проведенных исследованиях показал, что 38 из 76 QTL ранее были опубликованы по результатам других исследователей (таблица 28). Двенадцать QTL совпали с результатами исследований картирующей популяции CS × SQ1 [134, 136], где 5 QTL (NPS, SL) и NKS и TKW по 2 QTL были выявлены в ходе исследований в Казахстане. Еще девять QTL были локализованы в генетических позициях ассоциаций, идентифицированных с помощью метода полногеномного поиска ассоциаций (GWAS – *Genome Wide Association Study*) на основе оценки коллекции мягкой пшеницы, выращенной в трех разных регионах Казахстана по 6 агрономическим признакам [159, с. 190]. Также примечательно, что пять из этих девяти ассоциаций были генетически картированы в других GWAS исследованиях, проведенных по всему миру. Обзор литературы показал, что 14 из 76 QTL, идентифицированных в нашем исследовании, также были обнаружены в предыдущих работах с использованием данной 201 дигаллоидной линии картирующей популяции А×С в Европе [123-125] указанные в таблице 28. Обзор литературы показал, что 38 из этих 76 QTL совпадают с ранее опубликованными в других работах, указанных в таблице 28, что позволяет предположить, что оставшиеся 38 QTL, идентифицированных в данном исследовании являются предположительно новыми [145].

Таблица 28 – Список идентифицированных QTL, основанный на полевых испытаниях картирующей популяции Avalon × Cadenza, по сравнению с локусами, выявленными в ранее опубликованных работах

QTL	Хро мосома	Позиция, сМ	Позиция Хромосома, сМ, маркеры	Литература
1	2	3	4	5
<i>QHt-A</i> × <i>C.ipbb-6A</i>	6A	30,3-92,3	99,39	Turuspekov и др., 2017 [159, с. 190]
<i>QPh-A</i> × <i>C.ipbb-2A</i>	2A	72,0-107,6	70 (<i>xgwm359</i>)	Griffiths и др., 2012 [124, с. 165]
<i>QPh-A</i> × <i>C.ipbb-2D</i>	2D	13,1-51,3	32 (<i>xgwm261</i>)	Griffiths и др., 2012 [124, с. 165]
			37	Ma и др., 2015 [125, с.70]
			28,18	Turuspekov и др., 2017 [159, с. 190]
<i>QPh-A</i> × <i>C.ipbb-3A</i>	3A	49,4-98,5	77	Ma и др., 2015 [125, с.70]
<i>QPh-A</i> × <i>C.ipbb-3B</i>	3B	62,7-116,4	85 (<i>xgwm285</i>)	Griffiths и др., 2012 [124, с. 165]
			59,17	Turuspekov и др., 2017 [159, с. 190]
<i>QPh-A</i> × <i>C.ipbb-4D</i>	4D	20,3-65,1	1 (<i>RhtMrkD1</i>)	Griffiths и др., 2012 [124, с. 165]
			48	Ma и др., 2015 [125, с.70]
<i>QPh-A</i> × <i>C.ipbb-5A.1</i>	5A	8,3-40,4	41.7-46.5	Abugalieva, 2007 [120, с.37]
			1 (<i>xgwm293</i>)	Griffiths и др., 2012 [124, с. 165]
<i>QPh-A</i> × <i>C.ipbb-5A.2</i>	5A	50,5-81,5	60,4	Griffiths и др., 2012 [124, с. 165]
			87	Ma и др., 2015 [125, с.70]
<i>QPh-A</i> × <i>C.ipbb-5B</i>	5B	42,7-133,2	65 (<i>xgwm 408</i>)	Griffiths и др., 2012 [124, с. 165]
<i>QPh-A</i> × <i>C.ipbb-6B</i>	6B	111,1-136,0	134	Ma и др., 2015 [125, с.70]
<i>QSl-A</i> × <i>C.ipbb-1B</i>	1B	7,2-47,1	30,1-44,2	Jantasuriyarat и др., 2004 [97, с. 265]
<i>QSl-A</i> × <i>C.ipbb-2A</i>	2A	93,4-107,3	92,1	Onyemaobi и др., 2018 [109]
<i>QSl-A</i> × <i>C.ipbb-2D.1</i>	2D	24,1-51,0	28,5	Zhou и др., 2017[163, с. 13]
			28,18	Turuspekov и др., 2017 [159, с. 190]
<i>QSl-A</i> × <i>C.ipbb-2D.2</i>	2D	86,9-193,3	62,6-93,9	Echeverry-Solarte и др., 2015 [101, с. 15]
<i>QSl-A</i> × <i>C.ipbb-3D</i>	3D	40,2-98,2	76,1-133,2	Abugalieva, 2007 [120, с.37]]
<i>QSl-A</i> × <i>C.ipbb-4A</i>	4A	104,7-121,6	88,1-109,5	Jantasuriyarat и др., 2004 [97, с 265]
<i>QSl-A</i> × <i>C.ipbb-5A.1</i>	5A	35,3-63,5	78,9	Zhou и др., 2017 [163]
			77,7	Onyemaobi и др., 2018 [109]
<i>QSl-A</i> × <i>C.ipbb-5A.2</i>	5A	91,6-123,7	82,0-100,8	Abugalieva, 2007 [120, с.37]
			84,2	Onyemaobi и др., 2018 [109]
<i>QSl-A</i> × <i>C.ipbb-6A</i>	6A	64,1-101,2	88,2	Zhou и др., 2017 [163, с. 13]
<i>QPt-A</i> × <i>C.ipbb-1A</i>	1A	39,2-55,4	1AS (30)	Quarrie и др., 2005 [102, с. 870]
			52,1-60,0	Abugalieva, 2007 [120, с.37]
			45,65	Turuspekov и др., 2017 [159, с. 190]
<i>QPt-A</i> × <i>C.ipbb-2B</i>	2B	79,0-87,2	60,89	Turuspekov и др., 2017 [159, с. 190]
<i>QPt-A</i> × <i>C.ipbb-4B</i>	4B	98,3-109,3	4BL/S (62,8-90,7)	Quarrie и др., 2005 [102, с. 870]
<i>QPt-A</i> × <i>C.ipbb-5A</i>	5A	98,1-105,9	5AL (107,6-108,7)	Quarrie и др., 2005 [102, с. 870]
<i>QPt-A</i> × <i>C.ipbb-5D</i>	5D	4.3-16.3	9,0-14,4	Abugalieva, 2007 [120, с.37]
<i>QNks-A</i> × <i>C.ipbb-1A</i>	1A	16,3-31,2	1AS (30)	Quarrie и др., 2005 [102, с. 870]
<i>QNks-A</i> × <i>C.ipbb-4B</i>	4B	47,5-62,3	4BL (62,8-90,7)	Quarrie и др., 2005 [102, с. 870]
<i>QTKw-A</i> × <i>C.ipbb-3D</i>	3D	0,0-22,3	0,0-7,4	Tura и др., 2020 [165, с. 245]
<i>QTKw-A</i> × <i>C.ipbb-4D</i>	4D	21,4-60,6	4DL (22,6)	Quarrie и др., 2005 [102, с. 870]
			25	Ma и др., 2015 [125, с.70]
			35,2-35,8	Tura и др., 2020 [165, с. 245]
<i>QTKw-A</i> × <i>C.ipbb-5A</i>	5A	0,0-22,4	5	Ma и др., 2015 [125, с.70]

продолжение таблицы 28

1	2	3	4	5
<i>QTkw-A</i> × <i>C.ipbb-5B</i>	5B	125,2-147,7	144,1	Turuspekov и др., 2017 [159, с. 190]
			149,9-161,5	Tura и др., 2020 [165, с. 245]
<i>QTkw-A</i> × <i>C.ipbb-5D</i>	5D	76,1-104,0	5DL (61,1)	Quarrie и др., 2005 [102, с. 870]
			94.0-96,2	Tura и др., 2020 [165, с. 245]
<i>QTkw-A</i> × <i>C.ipbb-6A</i>	6A	51,3-64,3	65	Ma и др., 2015 [125, с.70]
			58,2-66,1	Tura и др., 2020 [165, с. 245]
<i>QYM2-A</i> × <i>C.ipbb-1B</i>	1B	129,9-159,7	105-110	Tura и др., 2020 [165, с. 245]
<i>QYM2-A</i> × <i>C.ipbb-2D.1</i>	2D	35,5-72,7	36	Ma и др., 2015 [125, с.70]
			52,3	El-Feki и др., 2018 [164, с. 133]
<i>QYM2-A</i> × <i>C.ipbb-2D.2</i>	2D	87,2-192,6	94,63	Lopes и др., 2015 [105, с. 455]
			76,2-76,3	Tura и др., 2020 [165, с. 245]
<i>QYM2-A</i> × <i>C.ipbb-3B</i>	3B	168,8-189,3	188	Ma и др., 2015 [125, с.70]
<i>QYM2-A</i> × <i>C.ipbb-5D</i>	5D	33,4-71,2	21,60	Turuspekov и др., 2017 [159, с. 190]
<i>QYM2-A</i> × <i>C.ipbb-7B</i>	7B	57,2-64,7	66,45	Turuspekov и др., 2017 [159, с. 190]

Таким образом, сравнительная оценка общего количества идентифицированных QTL показала, что среди 383 обнаруженных локусов количественных признаков для всех экспериментов 76 стабильных QTL были значимыми в двух и более средах (условиях). Идентифицированные QTL могут быть использованы в селекционных программах, направленных на создание высокоурожайных сортов мягкой пшеницы [145].

3.4.2.3 Идентификация QTL показателей качества зерна мягкой пшеницы с использованием картирующей популяции Avalon × Cadenza

QTL-анализ дигиплоидной картирующей популяции А×С для показателей, связанных с качеством зерна позволил обнаружить всего 99 QTL из них 64 главных QTL, для 5 показателей качества зерна представлены в таблице 26. Из них только 16 стабильных QTL были идентифицированы в двух и более условиях. Общее число обнаруженных QTL на признак колебалось в пределах от 11 до 27 (таблица 29).

Таблица 29 – Количество идентифицированных QTL по показателям качества зерна в картирующей популяции Avalon × Cadenza в условиях Казахстана

Признаки	Всего QTL	Главные QTL	Стабильные QTL	КБ	КА	КО	КазНИИ ЗиР
Натура зерна (TWL, г/л)	27	13	5	2	2	4	1
Седиментация в 2-х % растворе уксусной кислоты (SED. мл)	23	13	5	2	4	1	2
Твердозерность (КН, %)	11	10	1	0	1	0	NA
Стекловидность (ВИТ, %)	18	10	4	1	2	1	NA
Содержание белка в зерне (GPC, %)	20	18	1	1	1	0	0
Всего	99	64	16	6	9	6	3

Идентифицированные 27 QTL для признака «натура зерна» (TWL) были картированы на 11 хромосомах. При этом LOD обнаруженных QTL варьировал от 3.2 до 14.0, со степенью фенотипической изменчивости признаков (R^2) в пределах от 8.0 % до 39 %. Из 13 главных QTL идентифицированных по данному признаку только 5 QTL (*QTWL-A*×*C.ipbb-1D*, *QTWL-A*×*C.ipbb-2D.1*, *QTWL-A*×*C.ipbb-2D.2*, *QTWL-A*×*C.ipbb-3B*, *QTWL-A*×*C.ipbb-4D*) были стабильными в нескольких годах и/или регионах. Лocus *QTWL-A*×*C.ipbb-4D* был идентифицирован для всех четырёх регионов с аддитивным эффектом в пределах от 5.84 до 19.0 г/л от родительского сорта Cadenza (таблица 30).

Таблица 30 – Список идентифицированных стабильных QTL, ассоциированных с качеством зерна в картирующей популяции Avalon × Cadenza в условиях Казахстана

QTL	Хромосома	Интервал сМ	LOD	R^2 , %	Аддитивный		Условия (регион, год)
					Эффект	Аллель	
1	2	3	4	5	6	7	8
<i>QTWL-A</i> × <i>C.ipbb-1D</i>	1D	14,9-43,5	3,4	8	7,25	Avalon	КО 15, КО ср
<i>QTWL-A</i> × <i>C.ipbb-2D.1</i>	2D	6,5-30,7	6,4	15	-9,74	Cadenza	КБ 13, КО 15, КО ср
<i>QTWL-A</i> × <i>C.ipbb-2D.2</i>	2D	50,0-82,0	7,3	22	-8,03	Cadenza	КА 13, КА ср
<i>QTWL-A</i> × <i>C.ipbb-3B</i>	3B	214,8-240,0	3,2	6	-6,67	Cadenza	КО 15, КО ср
<i>QTWL-A</i> × <i>C.ipbb-4D</i>	4D	20.1-65.5	9.6	26	-19	Cadenza	КБ 13, КБ ср, КА 13, КА ср, КО 15, КО ср, К 19
<i>QGpc-A</i> × <i>C.ipbb-2D</i>	2D	19,6-50,3	8,4	27	0,38	Avalon	КБ 13, КБ ср, КА 13,
<i>QSed-A</i> × <i>C.ipbb-1B</i>	1B	99,3-125,5	10,8	28	-3,56	Cadenza	КА 13, КА 14, К 19
<i>QSed-A</i> × <i>C.ipbb-1D</i>	1D	46,4-70,6	5	12	-2,43	Cadenza	КА 13, КА 14,
<i>QSed-A</i> × <i>C.ipbb-4A</i>	4A	84,5-123,6	4,2	14	2,2	Avalon	КБ 13, КБ ср,
<i>QSed-A</i> × <i>C.ipbb-6A.1</i>	6A	30,7-66,9	6,1	14	-2,99	Cadenza	КА 14, КО 14
<i>QSed-A</i> × <i>C.ipbb-6A.2</i>	6A	99,4-133,0	3,8	14	-1,35	Cadenza	КБ 13, КА 13
<i>QVit-A</i> × <i>C.ipbb-1B</i>	1B	88,5-111,3	9,3	25	-5,29	Cadenza	КО 14, КО ср
<i>QVit-A</i> × <i>C.ipbb-4A</i>	4A	20,5-44,3	5,7	15	-1,38	Cadenza	КА 14, КА ср
<i>QVit-A</i> × <i>C.ipbb-7D.1</i>	7D	0,0-13,1	4,8	14	-2,46	Cadenza	КБ13- КБ14, КБ ср
<i>QVit-A</i> × <i>C.ipbb-7D.2</i>	7D	21,1-46,7	6	21	-1,59	Cadenza	КА 13, КО 14- КО 15, КО ср
<i>QKH-A</i> × <i>C.ipbb-1A</i>	1A	18,6-49,4	3,4	11	-2,98	Cadenza	КА 12, КА 15

Примечание – ср - среднее значение; КО 13, КО 14, КО 15 – КазНИИ рисоводства им. Жахаева; КА 13, КА 14, КА 15 – Карагандинская СХОС, КБ 13, КБ 14, КБ 15 – Карабалыкская СХОС, К 19, К 20- Казахский научно-исследовательский институт земледелия и растениеводства

По показателю стекловидности 18 QTL были локализованы на 8 хромосомах, из них 4 локуса (*QVit-AxC.ipbb-1B*, *QVit-AxC.ipbb-4A*, *QVit-AxC.ipbb-7D.1*, *QVit-AxC.ipbb-7D.2*) были выделены как стабильные QTL, обнаруженные в двух и более условиях (таблица 30). Высокий LOD среди идентифицированных QTL зарегистрирован у *QVit-AxC.ipbb-7D.2*, где значение LOD был в пределах от 3.6 (КА) до 6.0 (КО). Для локуса *QVit-AxC.ipbb-1B* отмечен наибольший аддитивный эффект -5.29 % (от сорта Cadenza) со степенью фенотипической изменчивости – 25 % (рисунок 33).

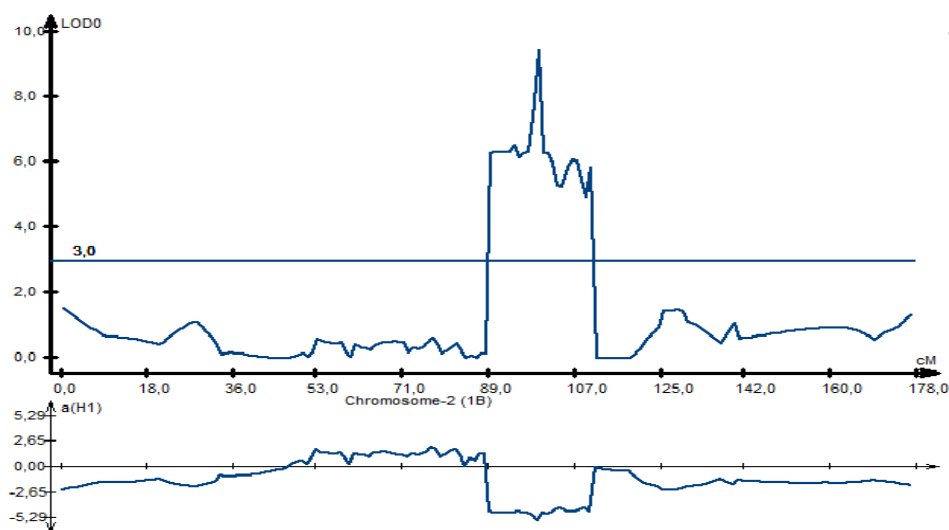


Рисунок 33 – Локализация QTL (*QVit-AxC.ipbb-1B*) по признаку стекловидности в картирующей популяции Avalon × Cadenza, обнаруженного для условий КазНИИ рисоводства им. И. Жахаева

По показателям твердозерности (КН) и стекловидности (ВИТ) нами было идентифицировано 11 и 18 локусов, соответственно. По твердозерности 11 QTL были картированы на 9 хромосомах. *QKH-AxC.ipbb-1A* является единственным стабильным QTL, обнаруженный в КА в 2012 и 2015 годах с аддитивным эффектом -2,98 единиц в присутствии аллеля, наследуемого от родительского сорта Cadenza (таблица 30).

23 QTL обнаружены по признаку SED, которые были картированы на 11 хромосомах гексаплоидной пшеницы (таблица 27). Среди них обнаружены стабильные локусы – *QSed-AxC.ipbb-1B*, *QSed-AxC.ipbb-1D*, *QSed-AxC.ipbb-4A*, *QSed-AxC.ipbb-6A.1*, *QSed-AxC.ipbb-6A.2*, локализованные на хромосомах 1B, 4A и 6A. Обнаруженный для условий КА и КазНИИЗиР локус *QSed-AxC.ipbb-1B* имел значения LOD в пределах от 4.9 до 10.8 с аддитивным эффектом -1.14 % в присутствии аллеля, наследуемого от родительского сорта Cadenza (рисунок 34). Локус (*QSed-AxC.ipbb-1B*) с наибольшим LOD (10.8) среди идентифицированных стабильных QTL, картированный на хромосоме 1B, был обнаружен для признака седиментация в 2-х % растворе уксусной кислоты (SED).

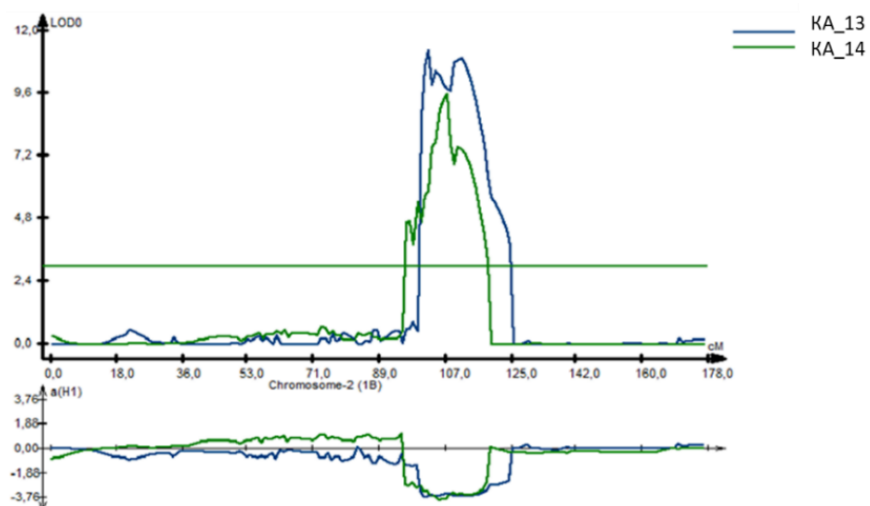


Рисунок 34 – Локализация локуса *Qsed-AxC.ipbb-1B* по признаку «седиментация в 2-х % растворе уксусной кислоты», обнаруженный для КА в 2013 г., 2014 г.

По показателю «содержание протеина в зерне» (GPC) нами было идентифицировано 18 главных QTL, локализованных на 12 хромосомах: 1D, 2A (2 QTL), 2B, 2D (2 QTL), 3A (3 QTL), 3B, 4A (2 QTL), 4D, 5B, 6A, 7B, 7D (2 QTL) (рисунок 36). Локус *QGpc-AxC.ipbb-2D* был обнаружен для северного и центрального региона, со значением LOD в пределах от 3.4 до 8.4 с аддитивным эффектом 0,38 % в присутствии у генотипов аллеля, наследуемого от родительского сорта Avalon (рисунок 35).

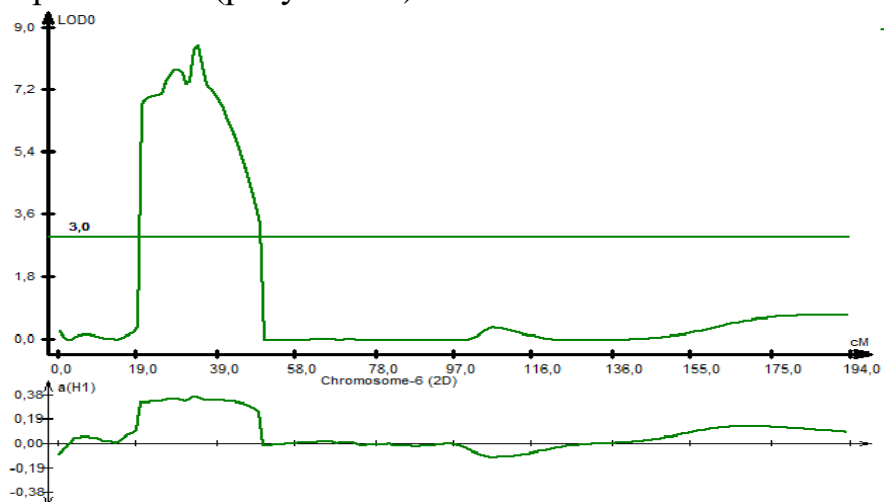
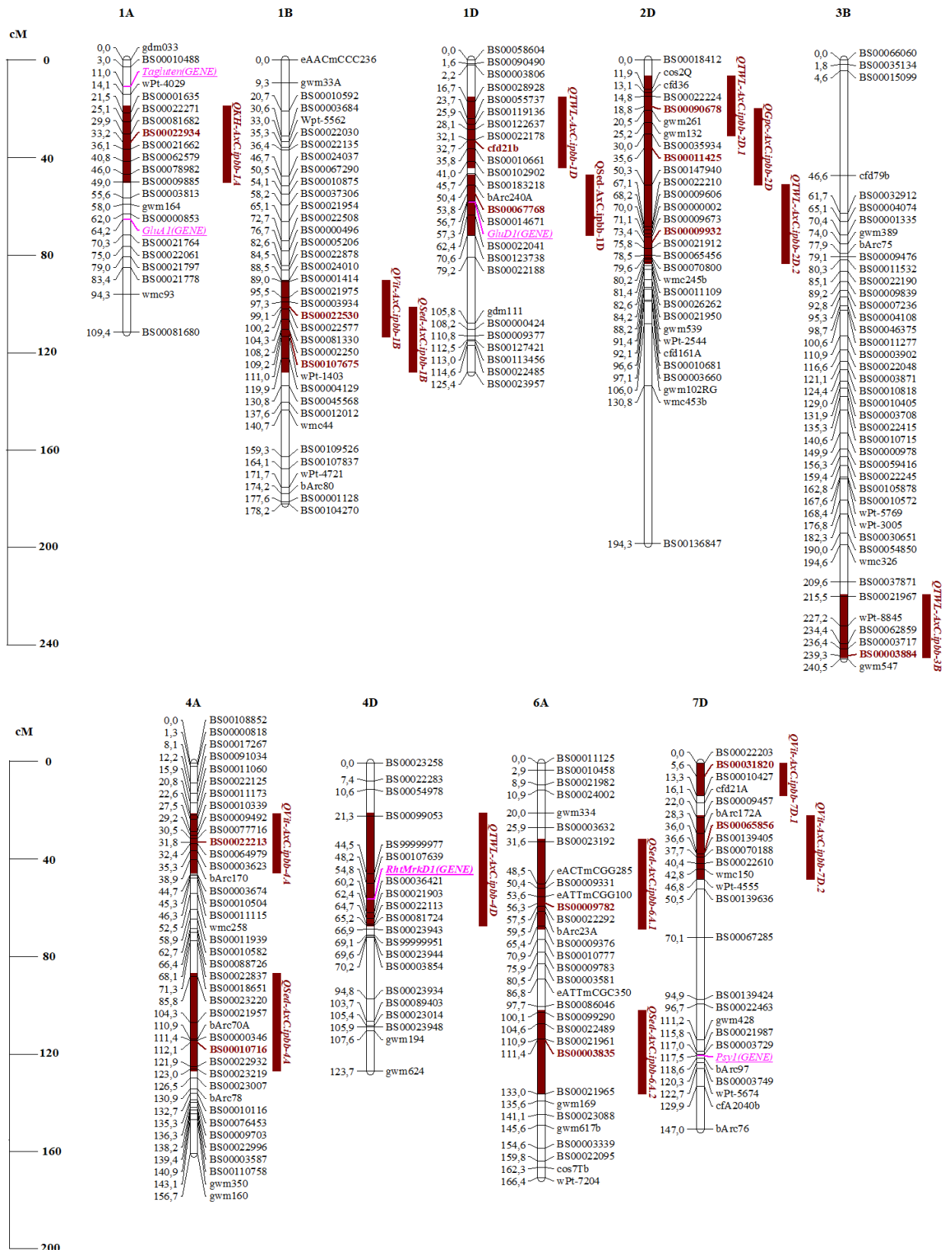


Рисунок 35 – Локализация локуса *QGpc-AxC.ipbb-2D* для «содержания белка в зерне» в картирующей популяции Avalon × Cadenza, обнаруженный для условий севера (КБ, 2013)

Количество стабильных QTL, локализованных в трех геномах А, В и D, включало 5, 3 и 7 QTL, соответственно. Число стабильных QTL, идентифицированных для четырех регионов, распределились следующим образом: в центре – 9, на севере и на юге по 6, на юго-востоке только 3 QTL (рисунок 36).



QTL признаков качества зерна (коричневый цвет) и известные гены (розовый цвет) показаны справа от хромосом. Акронимы QTL указывают на фенотипический признак и хромосому

Рисунок 36 – Схематическое представление идентифицированных QTL на хромосомах 1A-7D в картирующей популяции мягкой пшеницы Avalon × Cadenza в условиях Казахстана

Плейотропный эффект QTL был обнаружен для *QVit-AxC.ipbb-1B* и *Q Sed-AxC.ipbb-1B*, картированных на хромосоме 1B, в интервале от 88,5 сМ до 125,5 сМ. Два локуса, *Q Sed-AxC.ipbb-1D* и *QTWL-AxC.ipbb-4D*, были картированы на хромосомах 1D и 4D, соответственно, вблизи двух известных генов – *Clu-D1*, контролирующего глютеин (один из запасных белков, образующих клейковину) и *RhtD1*, геном короткостебельности (рисунок 36).

Анализ источников литературы показал, что генетическое местоположение локуса *QGpc-AxC.ipbb-2D* совпало с QTL по GPC в ранее опубликованных работах в следующих позициях 48,5 сМ в работе Kulwal и др., 2005 [184, с. 8060], 35,0 сМ в исследовании у Marhosa и др., 2013 [225], 30,4 сМ в работе Echeverry-Solarte и др., 2015 [226] соответственно. Локализация по признаку SED двух локусов *Q Sed-AxC.ipbb-1B* и *Q Sed-AxC.ipbb-1D* совпало с локализацией QTL, в описанных ранее работах Deng и др., 2013 [227] и Guo и др., 2020 [221], соответственно. По признаку стекловидности локализация локуса *QVit-AxC.ipbb-1B* была схожей в ранее опубликованных исследованиях Deng и др., 2015.

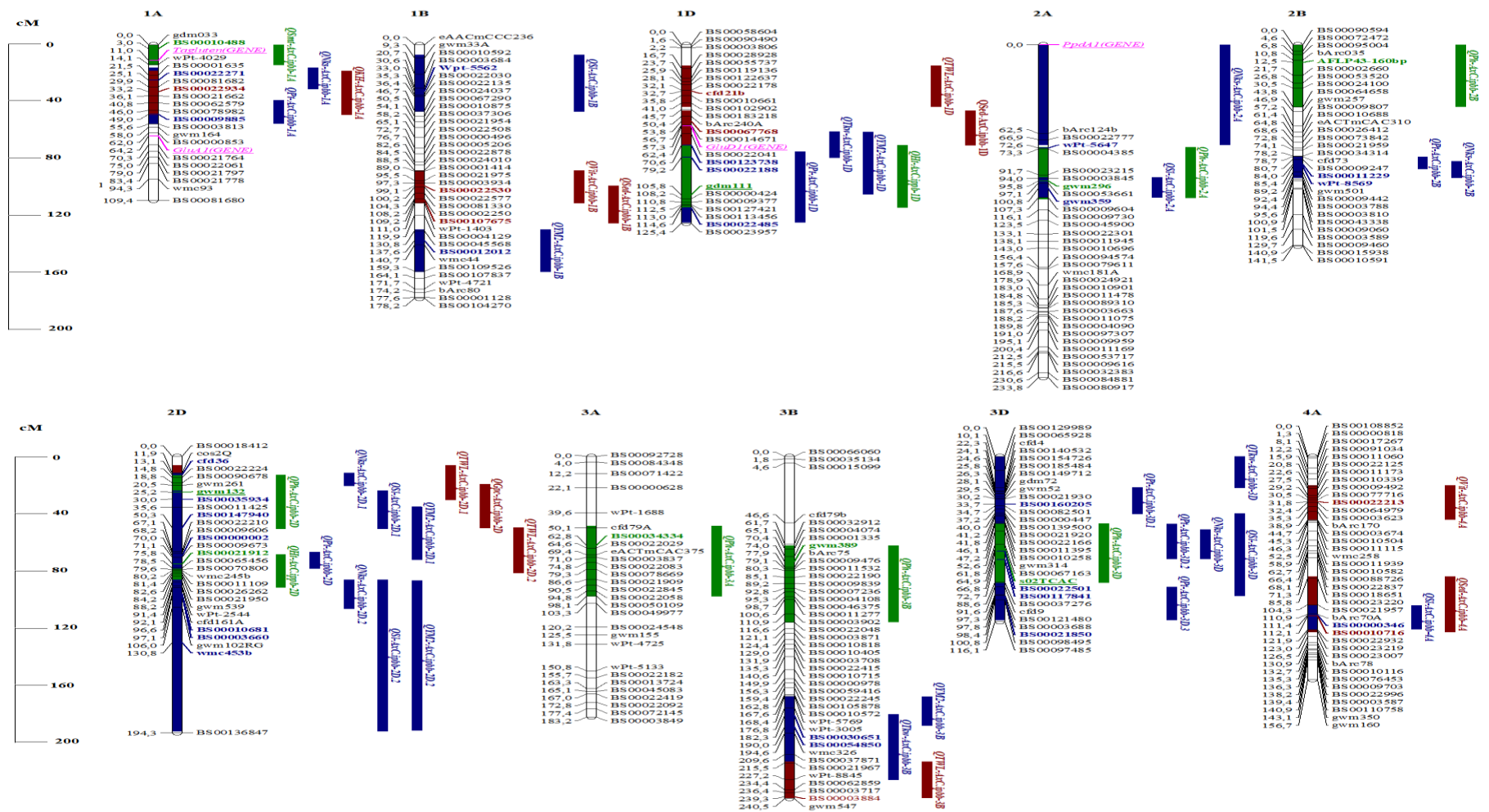
3.4.2.4 Анализ идентифицированных QTL, связанных с признаками адаптивности, урожайности и качества зерна на основе использования картирующей популяции мягкой пшеницы Avalon × Cadenza

В результате проведенного QTL анализа было выявлено 482 QTL для 13 показателей, связанных с адаптивностью, компонентами урожайности и качеством зерна, среди которых 92 QTL оказались стабильными среди них 51 QTL были новыми локусами. Большинство новых QTL были идентифицированы по компонентам урожайности – 29 QTL, 13 новых QTL были обнаружены по признакам, связанных с качеством зерна и 9 новых QTL с адаптивностью растений (таблица 31).

Таблица 31 – Общее количество идентифицированных QTL, связанных с адаптивностью, компонентами урожайности и качеством зерна картирующей популяции мягкой пшеницы Avalon × Cadenza

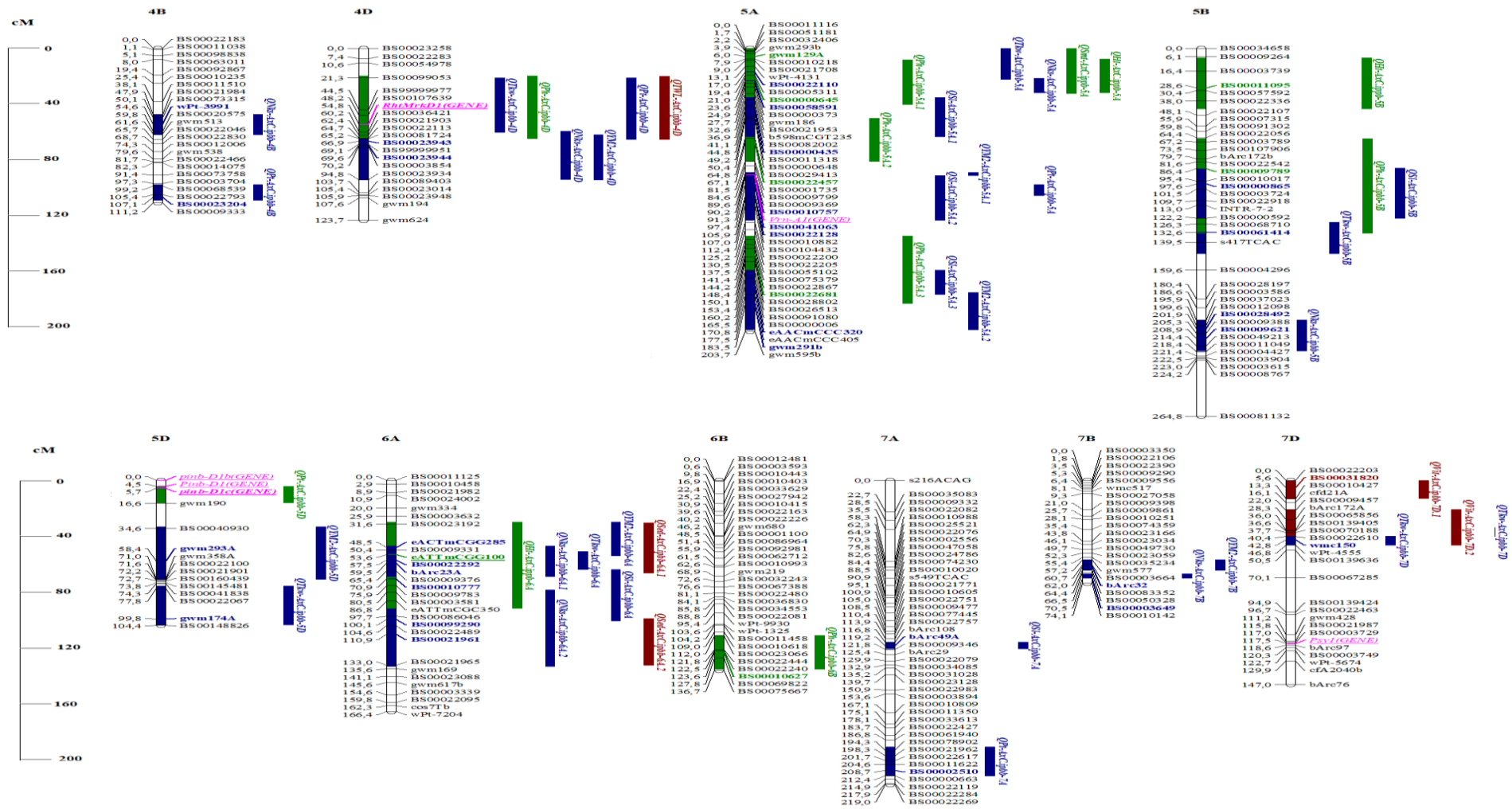
Критерий	QTL по адаптивности	QTL по компонентам урожайности	QTL по качеству зерна	Итого
Количество признаков	3	5	5	13
Общее количество QTL	108	275	99	482
Количество главных QTL	66	166	64	296
Количество стабильных QTL	19	57	16	92
Количество новых QTL	9	29	13	51

Все идентифицированные QTL были картированы на 20 хромосомах и наибольшее количество QTL были локализованы на хромосомах 5A (13 QTL) и 2D (12 QTL) (рисунок 37-38).



QTL признаков адаптивности (зеленый цвет), урожайности (синий цвет) и качества зерна (коричневый цвет) известные гены (розовый цвет) показаны справа от хромосом. Акронимы QTL указывают на фенотипический признак и хромосому

Рисунок 37– Схематическое представление идентифицированных QTL для признаков, связанных с адаптивностью, компонентами урожайности и качеством зерна на хромосомах 1A-4A картирующей популяции мягкой пшеницы Avalon × Cadenza



QTL признаков адаптивности (зеленый цвет), урожайности (синий цвет) и качества зерна (коричневый цвет) известные гены (розовый цвет) показаны справа от хромосом. Акронимы QTL указывают на фенотипический признак и хромосому

Рисунок 38 – Схематическое представление идентифицированных QTL признаков, связанных с адаптивностью, компонентами урожайности и качеством зерна на хромосомах 4В-7D картирующей популяции мягкой пшеницы Avalon × Cadenza

При анализе количества идентифицированных стабильных QTL, сгруппированных по условиям выращивания картирующей популяции Avalon × Cadenza в разных регионах обнаружено 52 QTL на богаре в КБ, 48 QTL в условиях полива в КО, 42 QTL в КА и 12 QTL в КазНИИЗиР на богаре.

Наибольшее количество идентифицированных QTL среди трех геномов А и В, D составляло 34 и 21, 37 соответственно, что предполагает в геномах А и D были локализованы скопление основных стабильных локусов. При анализе QTL-кластеров, связанных с продуктивностью и качеством зерна, можно заметить кластеризацию на хромосомах 1А, 2D, 6А и 7D. Примечателен тот факт, что QTL, связанные с признаками качества зерна КН, VIT и TWL, были сгруппированы в кластеры с такими признаками как NPS, NKS, TKW, YM2 (рисунок 37, 38).

Одним из ярких примеров является кластер, обнаруженный на хромосоме 4D, где в интервале 19,9-65,5 сМ были обнаружены QTL, связанные с признаками TWL, PH, TKW, NPS, где во всех случаях в районе пика LOD был ген *RhtD1* (рисунок 37, 38).

Эти результаты являются дополнительным доказательством важности обширного обмена ценными генетическими ресурсами, генетическими коллекциями, их совместного тестирования с целью выявления новых генов и улучшения генофонда пшеницы. С другой стороны, выявление новых QTL очень важно и лежит в основе значимости полевых испытаний в различных экологических условиях.

3.4.3 Сравнительный анализ результатов генетического картирования двух картирующих популяций по показателям компонентов урожайности и качества зерна мягкой пшеницы

В результате QTL-анализа рекомбинантно-инбредных линий РА×Р был идентифицирован 382 QTL для 14 признаков, связанных с адаптивностью, продуктивностью и качеством зерна, среди них 68 QTL были стабильными и 38 QTL были новыми локусами. Большая часть стабильных QTL были обнаружены по признакам, связанных с компонентами урожайности – 38 QTL, количество новых QTL равно 22 локуса (таблица 24).

В результате проведенного QTL-анализа дигаплоидной картирующей А×С популяции было идентифицировано 482 QTL для 13 показателей, связанных с адаптивностью, компонентами урожайности и качеством зерна, среди которых 92 QTL оказались стабильными и 51 QTL новыми локусами. Большинство новых QTL были идентифицированы по компонентам урожайности – 29 QTL, 13 новых QTL были обнаружены по признакам, связанных с качеством зерна и 9 новых QTL с адаптивностью растений (таблица 31).

Таким образом, вследствие QTL-анализа двух картирующих популяций было обнаружено 6 общих QTL по признакам PH, SL, NPS, TKW на хромосомах 1А, 2D, 5А, 6А (таблица 32).

Таблица 32 – Распределение идентифицированных QTL по хромосомам в двух картирующих популяциях мягкой пшеницы

Хромосома	Avalon x Cadenza	Памяти Азиева x Paragon	Общие QTL
1	2	3	4
1A	<i>Qsmt-A</i> × <i>C.ipbb-1A</i> * <i>Qnps-A</i> × <i>C.ipbb-1A</i> <i>Qnks-A</i> × <i>C.ipbb-1A</i> <i>QKH-A</i> × <i>C.ipbb-1A</i> *	<i>Qsmd-PA</i> × <i>P.ipbb-1A</i> * <i>Qnps-PA</i> × <i>P.ipbb-1A.1</i> <i>Qnps-PA</i> × <i>P.ipbb-1A.2</i> <i>Qtkw-PA</i> × <i>P.ipbb-1A</i> * <i>Qtwl-PA</i> × <i>P.ipbb-1A</i> *	<i>Qnps-A</i> × <i>C.ipbb-1A</i> <i>Qnps-PA</i> × <i>P.ipbb-1A.1</i>
1B	<i>Qsl-A</i> × <i>C.ipbb-1B</i> <i>QYM2-A</i> × <i>C.ipbb-1B</i> <i>QSed-A</i> × <i>C.ipbb-1B</i> <i>QVit-A</i> × <i>C.ipbb-1B</i>		
1D	<i>QHt-A</i> × <i>C.ipbb-1D</i> * <i>Qnps-A</i> × <i>C.ipbb-1D</i> * <i>Qtkw-A</i> × <i>C.ipbb-1D</i> * <i>QYM2-A</i> × <i>C.ipbb-1D</i> * <i>QSed-A</i> × <i>C.ipbb-1D</i> <i>QTWL-A</i> × <i>C.ipbb-1D</i> *	<i>QGC-PA</i> × <i>P.ipbb-1D</i> * <i>Qsed-PA</i> × <i>P.ipbb-1D</i>	
2A	<i>QPh-A</i> × <i>C.ipbb-2A</i> <i>Qsl-A</i> × <i>C.ipbb-2A</i> <i>QNks-A</i> × <i>C.ipbb-2A</i> *	<i>Qhd-PA</i> × <i>P.ipbb-2A</i> <i>QYM2-PA</i> × <i>P.ipbb-2A</i> *	
2B	<i>QPh-A</i> × <i>C.ipbb-2B</i> * <i>QNks-A</i> × <i>C.ipbb-2B</i> * <i>Qnps-A</i> × <i>C.ipbb-2B</i>	<i>Qph-PA</i> × <i>P.ipbb-2B.1</i> <i>Qph-PA</i> × <i>P.ipbb-2B.2</i> <i>Qph-PA</i> × <i>P.ipbb-2B.3</i> * <i>Qtkw-PA</i> × <i>P.ipbb-2B.1</i> <i>Qtkw-PA</i> × <i>P.ipbb-2B.2</i> *	
2D	<i>QGpc-A</i> × <i>C.ipbb-2D</i> <i>QHt-A</i> × <i>C.ipbb-2D</i> * <i>QNks-A</i> × <i>C.ipbb-2D.1</i> * <i>QNks-A</i> × <i>C.ipbb-2D.2</i> * <i>Qnps-A</i> × <i>C.ipbb-2D</i> * <i>QPh-A</i> × <i>C.ipbb-2D</i> <i>Qsl-A</i> × <i>C.ipbb-2D.1</i> <i>Qsl-A</i> × <i>C.ipbb-2D.2</i> <i>QTWL-A</i> × <i>C.ipbb-2D.1</i> * <i>QTWL-A</i> × <i>C.ipbb-2D.2</i> * <i>QYM2-A</i> × <i>C.ipbb-2D.1</i> <i>QYM2-A</i> × <i>C.ipbb-2D.2</i>	<i>Qnks-PA</i> × <i>P.ipbb-2D.1</i> <i>Qnks-PA</i> × <i>P.ipbb-2D.2</i> * <i>Qnps-PA</i> × <i>P.ipbb-2D</i> * <i>QYM2-PA</i> × <i>P.ipbb-2D.1</i> * <i>QYM2-PA</i> × <i>P.ipbb-2D.2</i> *	<i>Qnps-A</i> × <i>C.ipbb-2D</i> <i>Qnps-PA</i> × <i>P.ipbb-2D</i>
3A	<i>QPh-A</i> × <i>C.ipbb-3A</i>	<i>QYM2-PA</i> × <i>P.ipbb-3A</i> *	
3B	<i>QPh-A</i> × <i>C.ipbb-3B</i> <i>Qtkw-A</i> × <i>C.ipbb-3B</i> * <i>QTWL-A</i> × <i>C.ipbb-3B</i> * <i>QYM2-A</i> × <i>C.ipbb-3B</i>	<i>Qnks-PA</i> × <i>P.ipbb-3B.1</i> * <i>Qnks-PA</i> × <i>P.ipbb-3B.2</i> * <i>Qnks-PA</i> × <i>P.ipbb-3B.3</i> * <i>Qnks-PA</i> × <i>P.ipbb-3B.4</i> *	
3D	<i>QNks-A</i> × <i>C.ipbb-3D</i> * <i>Qnps-A</i> × <i>C.ipbb-3D.1</i> * <i>Qnps-A</i> × <i>C.ipbb-3D.2</i> * <i>Qnps-A</i> × <i>C.ipbb-3D.3</i> * <i>QPh-A</i> × <i>C.ipbb-3D</i> * <i>Qsl-A</i> × <i>C.ipbb-3D</i> <i>Qtkw-A</i> × <i>C.ipbb-3D</i>		

продолжение таблицы 32

1	2	3	4
4A	<i>QSed-AxC.ipbb-4A*</i> <i>Qsl-AxC.ipbb-4A</i> <i>QVit-AxC.ipbb-4A*</i>	<i>QGpc-PA×P.ipbb-4A</i> <i>Qsl-PA×P.ipbb-4A</i> <i>Qtwl-PA×P.ipbb-4A*</i> <i>QYM2-PA×P.ipbb-4A*</i>	
4B	<i>QNks-AxC.ipbb-4B</i> <i>Qnps-AxC.ipbb-4B</i>	<i>Qnks-PA×P.ipbb-4B*</i> <i>Qsl-PA×P.ipbb-4B*</i> <i>Qtkw-PA×P.ipbb-4B.1</i> <i>Qtkw-PA×P.ipbb-4B.2</i>	
4D	<i>QNks-AxC.ipbb-4D*</i> <i>Qnps-AxC.ipbb-4D*</i> <i>QPh-AxC.ipbb-4D</i> <i>QTKw-AxC.ipbb-4D</i> <i>QTWL-AxC.ipbb-4D*</i> <i>QYM2-AxC.ipbb-4D*</i>		
5A	<i>QHt-AxC.ipbb-5A*</i> <i>QNks-AxC.ipbb-5A*</i> <i>Qnps-AxC.ipbb-5A</i> <i>QPh-AxC.ipbb-5A.1</i> <i>QPh-AxC.ipbb-5A.2</i> <i>QPh-AxC.ipbb-5A.3*</i> <i>Qsl-AxC.ipbb-5A.1</i> <i>Qsl-AxC.ipbb-5A.2</i> <i>Qsl-AxC.ipbb-5A.3*</i> <i>QSmt-AxC.ipbb-5A*</i> <i>QTKw-AxC.ipbb-5A</i> <i>QYM2-AxC.ipbb-5A.1*</i> <i>QYM2-AxC.ipbb-5A.2*</i>	<i>Qnks-PA×P.ipbb-5A</i> <i>Qnps-PA×P.ipbb-5A.1*</i> <i>Qnps-PA×P.ipbb-5A.2*</i> <i>Qnps-PA×P.ipbb-5A.3</i> <i>Qnps-PA×P.ipbb-5A.4*</i> <i>Qph-PA×P.ipbb-5A.1</i> <i>Qph-PA×P.ipbb-5A.2</i> <i>Qsl-PA×P.ipbb-5A.1</i> <i>Qsl-PA×P.ipbb-5A.2</i> <i>QYM2-PA×P.ipbb-5A.1</i> <i>QYM2-PA×P.ipbb-5A.2</i>	<i>Qnps-PA×P.ipbb-5A.3</i> <i>Qnps-AxC.ipbb-5A</i> <i>Qph-PA×P.ipbb-5A.1</i> <i>QPh-AxC.ipbb-5A.2</i> <i>Qsl-PA×P.ipbb-5A.1</i> <i>Qsl-AxC.ipbb-5A.1</i>
5B	<i>QHt-AxC.ipbb-5B*</i> <i>QNks-AxC.ipbb-5B*</i> <i>QPh-AxC.ipbb-5B</i> <i>Qsl-AxC.ipbb-5B*</i> <i>QTKw-AxC.ipbb-5B</i>	<i>QGpc-PA×P.ipbb-5B*</i> <i>Qsl-PA×P.ipbb-5B*</i>	
5D	<i>Qnps-AxC.ipbb-5D</i> <i>QTKw-AxC.ipbb-5D</i> <i>QYM2-AxC.ipbb-5D</i>	<i>Qsmd-PA×P.ipbb-5D*</i>	
6A	<i>QHt-AxC.ipbb-6A</i> <i>QNks-AxC.ipbb-6A.1*</i> <i>QNks-AxC.ipbb-6A.2*</i> <i>QSed-AxC.ipbb-6A.1*</i> <i>QSed-AxC.ipbb-6A.2*</i> <i>Qsl-AxC.ipbb-6A</i> <i>QTKw-AxC.ipbb-6A</i> <i>QYM2-AxC.ipbb-6A*</i>	<i>QGpc-PA×P.ipbb-6A</i> <i>QGC-PA×P.ipbb-6A.1</i> <i>QGC-PA×P.ipbb-6A.2*</i> <i>Qph-PA×P.ipbb-6A</i> <i>Qsmd-PA×P.ipbb-6A*</i> <i>Qtkw-PA×P.ipbb-6A</i> <i>QVit-PA×P.ipbb-6A*</i>	<i>Qtkw-PA×P.ipbb-6A</i> <i>QTKw-AxC.ipbb-6A</i>
6B	<i>QPh-AxC.ipbb-6B</i>	<i>Qnks-PA×P.ipbb-6B*</i> <i>QSed-PA×P.ipbb-6B*</i>	
6D		<i>Qnks-PA×P.ipbb-6D*</i>	
7A	<i>Qnps-AxC.ipbb-7A*</i> <i>Qsl-AxC.ipbb-7A*</i>	<i>Qhd-PA×P.ipbb-7A</i> <i>Qnks-PA×P.ipbb-7A</i> <i>Qph-PA×P.ipbb-7A*</i> <i>QSed-PA×P.ipbb-7A*</i> <i>QVit-PA×P.ipbb-7A*</i>	

продолжение таблицы 32

1	2	3	4
7B	<i>QNks-A</i> × <i>C.ipbb-7B</i> * <i>QYM2-A</i> × <i>C.ipbb-7B</i>	<i>QGpc-PA</i> × <i>P.ipbb-7B</i> <i>Qhd-PA</i> × <i>P.ipbb-7B</i> <i>Qph-PA</i> × <i>P.ipbb-7B</i> <i>QYM2-PA</i> × <i>P.ipbb-7B</i> *	
7D	<i>QTkw-A</i> × <i>C.ipbb-7D</i> * <i>QVit- A</i> × <i>C.ipbb-7D.1</i> * <i>QVit- A</i> × <i>C.ipbb-7D.2</i> *	<i>Qhd-PA</i> × <i>P.ipbb-7D</i> * <i>Qsl-PA</i> × <i>P.ipbb-7D</i> <i>Qtwl-PA</i> × <i>P.ipbb-7D</i> *	
Примечание * – новые QTL			

Успех идентификации новых QTL для компонентов урожайности зависит от следующих факторов: хорошо сформированная картирующая популяция; генотипирование популяции с высоким разрешением; генетическая и фенотипическая изменчивость популяции; определяемая выбранными родительскими линиями и взаимодействия генотип-среда [110, с. 180]. Следовательно, сочетание этих факторов может привести к открытию новых важных QTL, контролирующих как признаки, связанные с адаптацией растений, так и признаки, связанные с урожайностью и качеством зерна.

Идентификация предположительно новых QTL, выявленных в данном исследовании, подчеркивает значимость совместных и международных коллабораций, поскольку А×С была разработана в качестве эталонной дигиплоидной популяции в рамках британской программы по генетическому улучшению пшеницы [145]. Таким образом, идентификация QTL в картирующих популяции являлось дополнительным вкладом в оценки генетического анализа сложных признаков. Полученные результаты будут использованы для реализации селекционных программ по эффективной адаптации и повышению урожайности мягкой пшеницы в Казахстане.

Выделившиеся по результатам QTL-анализа SNP-маркеры, связанные с адаптивностью и продуктивностью, мягкой пшеницы в условиях Казахстана, были конвертированы в маркеры класса KASP (*KBiosciences competitive allele specific PCR*).

3.5 Создание KASP-маркеров для признаков адаптивности и компонентов урожайности мягкой пшеницы

На основе проведенного QTL-анализа двух картирующих популяций был отобран предварительный набор 17 информативных SNP маркеров. Десять SNP из 17 созданных KASP-маркеров находятся внутри генов, кодирующих белки (Приложение Б). Генетические позиции 2 SNP маркеров (*BobWhite_c44404_312*, *wsnp_JD_c6350_7516597*), связанных с высотой растения, были схожи с позициями других QTL, ранее описанных в других исследованиях [164, с. 133]. С использованием нуклеотидных последовательностей, отобранных SNP маркеров, был осуществлен дизайн праймеров для создания 17 KASP-маркеров для каждой группы идентифицированных ассоциаций (таблица 33).

Таблица 33 – Характеристика KASP-маркеров, разработанных на основе QTL анализа

KASP-маркер	Признак	SNP	Хромосома	Позиция, сМ	Популяция	Аллели от родительского сорта
<i>ipbb_ta_166</i>	NPS/YM2	BS00000002	2D	70,0	A×C	Cadenza
<i>ipbb_ta_167</i>	HT	BS00001414	1B	89,0	A×C	Avalon
<i>ipbb_ta_168</i>	NKS/PH	BS00003592	5B	212,3	A×C	Avalon
<i>ipbb_ta_169</i>	YM2	BS00018120	4D	70,2	A×C	Cadenza
<i>ipbb_ta_171</i>	NPS/NKS/PL/TKW	BS00023192	6A	31,6	A×C	Cadenza Avalon
<i>ipbb_ta_178</i>	PL/PH	BobWhite_c44404_312	7B	44,4	PA×P	Памяти Азиева
<i>ipbb_ta_179</i>	VP/YM2	BS00023023_51	7B	120,8	PA×P	Памяти Азиева/ Paragon
<i>ipbb_ta_180</i>	PH	BS00023225_51	7A	103,6	PA×P	Paragon
<i>ipbb_ta_183</i>	SL/PH/NKS	BS00083514_51	5B	40,3	PA×P	Памяти Азиева
<i>ipbb_ta_184</i>	HT/VP	BS00081132_51	7B	40,3	PA×P	Памяти Азиева
<i>ipbb_ta_185</i>	NKS/YM2	D_contig14237_449	2D	76,5	PA×P	Paragon
<i>ipbb_ta_188</i>	PL/YM2	Excalibur_c48448_279	6B	65,1	PA×P	Памяти Азиева/ Paragon
<i>ipbb_ta_190</i>	PL	IAAV7916	7A	45,5	PA×P	Paragon
<i>ipbb_ta_196</i>	SL	wsnp_Ex_c55245_578215_68	4A	75,5	PA×P	Paragon
<i>ipbb_ta_197</i>	HT/PL/VP	wsnp_Ex_rep_c69123_680_34403	7A	82,9	PA×P	Памяти Азиева/ Paragon
<i>ipbb_ta_198</i>	TKW/PH	wsnp_JD_c6350_7516597	2B	74,8	PA×P	Paragon
<i>ipbb_ta_199</i>	NKS/SL	wsnp_Ku_c27286_372364_72	7D	119,6	PA×P	Paragon

Примечание – HD, дни – время колошения; SMD, дни – период от колошения до созревания; VP, дни – вегетационный период; PH, см – высота растения; PL, см – длина верхнего междоузлия; SL, см – длина главного колоса; NPS, шт. – количество продуктивных колосьев; NKS, шт. – количество зерен с главного колоса; TKW, г – масса 1000 зерен; YM2, г/м² – урожайность зерна с 1 м²

Для каждого KASP маркера осуществлен дизайн двух аллель-специфических прямых и одного обратного праймера. При дизайне маркера учитывалась температура плавления праймеров. Также при дизайне общего праймера выбирался геном-специфичный участок последователей, который отличаются между собой в трех геномах пшеницы. На сайте Ensemble Plant (<http://plants.ensembl.org>) во вкладке Web Tools была использована функция BLAST/BLAT для поиска схожих нуклеотидных последовательностей по всему геному мягкой пшеницы. Сайта Triticeae Toolbox (<https://triticeaetoolbox.org/wheat/>) были взяты необходимые нуклеотидные последовательности SNP маркеров. Для более точного анализа использовались

дополнительно нуклеотидные последовательности мягкой пшеницы Chinese Spring. Далее данные последовательности выравнивались в программе MEGA X (<https://www.megasoftware.net>). От целевого вариативного SNP в прямом, либо 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 *T. aestivum* L., начинающаяся с вариативного нуклеотида, различающегося между различными геномами мягкой пшеницы одной хромосомы для увеличения специфичности обратного праймера. Выбранные нуклеотидные последовательности анализировались на оптимальные значения температуры плавления (T_m : 55-62°C) и отсутствие димеров. Для этих целей использовался сайт компании Thermo Fisher Scientific (www.thermofisher.com). Удостоверившись в отсутствии димеров и оптимальной температуре плавления, к 5'-концу одного из двух аллель-специфических праймеров вставлялась нуклеотидная последовательность красителя FAM (GAAGGTGACCAAGTTCATGCT), другого – красителя HEX/VIC (GAAGGTCCGAGTCAACGGATT).

Таким образом, выделившиеся по результатам QTL анализа 17 SNP-маркеров, которые были стабильными и имели плейотронный эффект с признаками, связанными с адаптивностью и урожайностью мягкой пшеницы в условиях Казахстана, были конвертированы в маркеры класса KASP.

3.5.1 Генотипирование отечественных образцов мягкой пшеницы с использованием KASP-маркеров для повышения продуктивности

Проведено генотипирование 95 сортов яровой мягкой пшеницы с использованием KASP маркеров, разработанных на основе QTL анализа двух картирующих популяций мягкой пшеницы. В качестве контроля применяли родительские сорта двух популяций, которые были ранее генотипированы с использованием SNP маркеров. По результатам генотипирования только 12 из 17 KASP маркеров были полиморфными для данной коллекции (Приложение В).

Для 12 полиморфных KASP маркеров было определено эффективное количество аллелей, рассчитаны информационная мера разнообразия Шеннона и индекс генетического разнообразия Нея (таблица 34).

Таблица 34 – Показатели генетической информативности KASP-маркеров, использованных при генотипировании образцов мягкой пшеницы, полученных из пяти селекционных учреждений

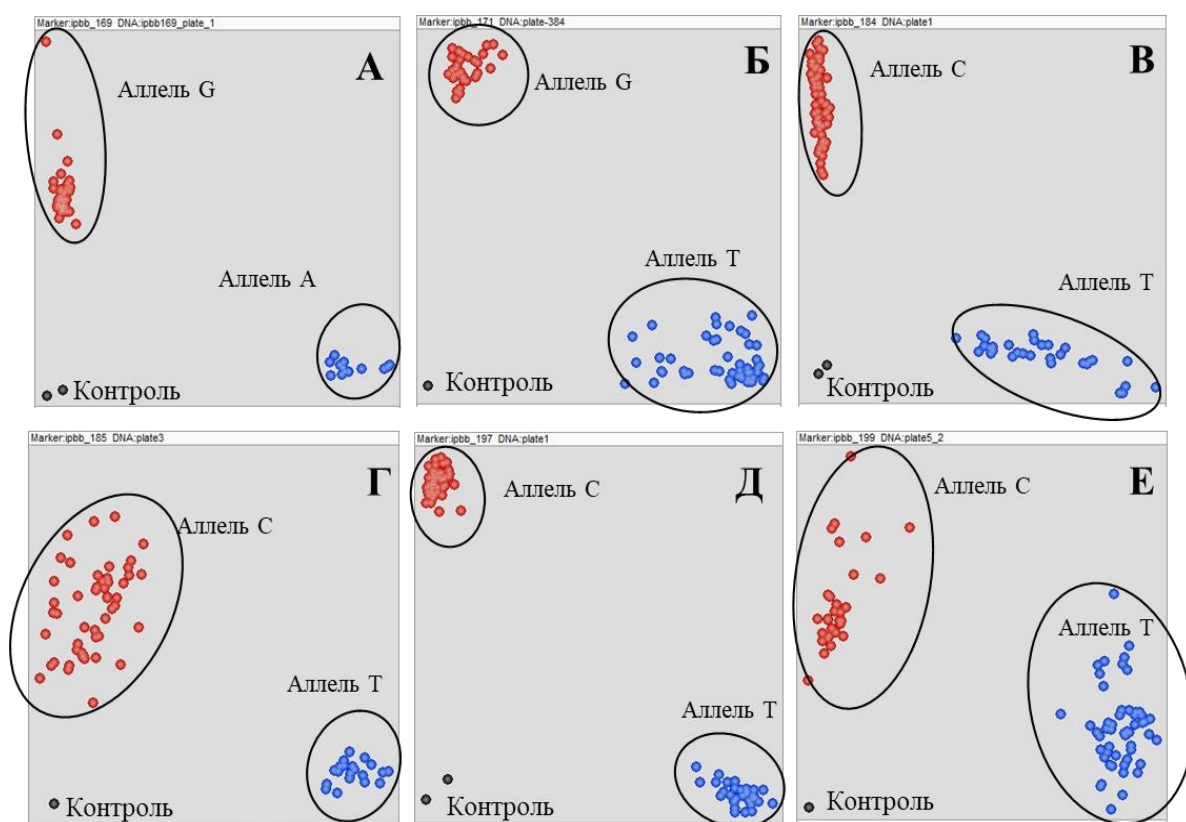
KASP-маркер	N	Ne	I	uh
1	2	3	4	5
<i>ipbb_ta_169</i>	95	1,043	0,102	0,042
<i>ipbb_ta_171</i>	84	1,872	0,658	0,471
<i>ipbb_ta_178</i>	64	1,064	0,139	0,062
<i>ipbb_ta_179</i>	88	1,394	0,457	0,286
<i>ipbb_ta_180</i>	92	1,830	0,646	0,459
<i>ipbb_ta_183</i>	94	1,066	0,141	0,062

продолжение таблицы 34

1	2	3	4	5
<i>ipbb_ta_184</i>	93	1,398	0,459	0,288
<i>ipbb_ta_185</i>	36	1,117	0,215	0,108
<i>ipbb_ta_190</i>	86	1,877	0,660	0,473
<i>ipbb_ta_197</i>	84	1,893	0,665	0,477
<i>ipbb_ta_198</i>	81	1,131	0,232	0,117
<i>ipbb_ta_199</i>	88	1,571	0,550	0,368
Mean ± SE	82,08±4.82	1,423±0.103	0,410±0.066	0,268±0.052

Примечания – n – число образцов; Ne – число эффективных аллелей; I – информативный индекс Шеннона; uh – индекс разнообразия Нея

Результаты генотипирования полиморфных KASP-маркеры использовались для дальнейшего подтверждения статистической связи с агрономическими признаками (рисунок 39).



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

Рисунок 39 – Результаты амплификации 95 сортов яровой мягкой пшеницы по 6 маркерам А – *ipbb_ta_169*, Б – *ipbb_ta_171*, В – *ipbb_ta_184*, Г – *ipbb_ta_185*, Д – *ipbb_ta_197*, Е – *ipbb_ta_199*

Для анализа эффективности KASP маркеров мягкой пшеницы использовались полевые данные Алматинской и Акмолинской областей. Осуществлен анализ *t*-test для выявления статистической значимости маркеров для хозяйственно-ценных признаков. По результатам *t*-теста выявлена статистическая значимость по ряду признаков для образцов мягкой пшеницы

(таблица 35-36).

На основе полевых данных Алматинской области (2021 г.) из 12 маркеров только 5 маркеров показали статистическую значимость для признаков, связанных с адаптацией и компонентами урожайности. При этом KASP маркер (*ipbb_ta_169*) показал значимость не только с высотой растения и длиной верхнего междоузлия, но также с компонентами урожайности (длина колоса, количество продуктивных колосьев, количество зерен на колос, урожайностью с 1 м²), а также KASP маркер (*ipbb_ta_171*) показал статистическую значимость для признаков времени колошения и длине верхнего междоузлия, что указывает на плейотропный эффект генетических факторов (таблица 35).

Таблица 35 – Статистический анализ (t-тест) значимости KASP-маркеров на основе полевых данных Алматинской области в 2021 г.

Признаки	<i>ipbb_ta_169</i>	<i>ipbb_ta_171</i>	<i>ipbb_ta_184</i>	<i>ipbb_ta_197</i>	<i>ipbb_ta_199</i>
HD	0,470	0,016*	0,173	0,062	0,943
PH	0,000***	0,538	0,171	0,305	0,522
PL	0,003**	0,037*	0,044*	0,882	0,786
SL	0,002**	0,914	0,285	0,999	0,269
NPS	0,004**	0,540	0,096	0,484	0,018*
NKS	0,000***	0,713	0,372	0,518	0,328
TKW	0,606	0,303	0,139	0,006**	0,434
YM2	0,033*	0,953	0,322	0,911	0,506

Примечание
 1 Статистическая значимость при * – $P \leq 0.05$; ** – $P \leq 0.01$; *** – $P \leq 0.001$.
 2 HD, дни – время колошения; SMD, дни – период от колошения до созревания; PH, см – высота растения; PL, см – длина верхнего междоузлия; SL, см – длина главного колоса; NPS, шт – количество продуктивных колосьев; NKS, шт – количество зерен с главного колоса; TKW, г – масса 1000 зерен; YM2, г/м² – урожайность зерна с 1 м²

В результате t-теста на основе полевых данных (Акмолинская область, 2018-2021 г.г.), все 12 полиморфных маркеров показали статистическую значимость для признаков, связанных с адаптацией и компонентами урожайности (таблица 36).

Таблица 36 – Статистический анализ (t-тест) значимости KASP-маркеров на основе полевых данных Акмолинской области в 2018-2021 г.г.

2018						
Признаки	<i>ipbb_ta_169</i>	<i>ipbb_ta_171</i>	<i>ipbb_ta_178</i>	<i>ipbb_ta_179</i>	<i>ipbb_ta_185</i>	<i>ipbb_ta_197</i>
HD	0,001***	0,108	0,762	0,762	0,615	0,205
PL	0,732	0,840	0,895	0,895	0,026*	0,382
NPS	0,406	0,449	0,037*	0,037*	0,847	0,018*
NKS	0,304	0,028*	0,579	0,579	0,643	0,670
YM2	0,493	0,218	0,052	0,052	0,861	0,042*
2019						
Признаки	<i>ipbb_ta_169</i>	<i>ipbb_ta_180</i>	<i>ipbb_ta_183</i>	<i>ipbb_ta_190</i>	<i>ipbb_ta_199</i>	
SMD	0,007**	0,881	0,881	0,675	0,002**	
PH	0,614	0,018*	0,018*	0,039*	0,547	
PL	0,853	0,020*	0,020*	0,061	0,786	
NKS	0,154	0,019*	0,019*	0,502	0,831	

продолжение таблицы 36

2020					
Признаки	<i>ipbb_ta_169</i>	<i>ipbb_ta_184</i>	<i>ipbb_ta_185</i>	<i>ipbb_ta_198</i>	<i>ipbb_ta_199</i>
VP	0,831	0,693	0,019*	0,340	0,545
NPS	0,037*	0,041*	0,423	0,000***	0,004**
NKS	0,586	0,814	0,000***	0,367	0,615
2021					
Признаки	<i>ipbb_ta_169</i>	<i>ipbb_ta_171</i>	<i>ipbb_ta_190</i>	<i>ipbb_ta_197</i>	<i>ipbb_ta_198</i>
VP	0,451	0,030*	0,689	0,017*	0,715
PL	0,552	0,843	0,476	0,037*	0,700
SL	0,040*	0,354	0,427	0,085	0,188
NPS	0,816	0,045*	0,723	0,201	0,363
NKS	0,031*	0,677	0,036*	0,085	0,000***
Примечание					
1 Статистическая значимость при * – $P \leq 0.05$; ** – $P \leq 0.01$; *** – $P \leq 0.001$.					
2 HD, дни – время колошения; SMD, дни – период от колошения до созревания; VP, дни – вегетационный период; PH, см – высота растения; PL, см – длина верхнего междоузлия; SL, см – длина главного колоса; NPS, шт – количество продуктивных колосьев; NKS, шт – количество зерен с главного колоса; TKW, г – масса 1000 зерен; YM2, г/м ² – урожайность зерна с 1 м ²					

Статистически значимыми с изучаемыми признаками явились 6 KASP-маркеров на основе полевых данных для Алматинской и Акмолинской области. На данные 6 маркеров был получен патент на полезную модель [229, Приложение Е].

Таблица 37 – Оценка статистической значимости KASP-маркеров

KASP-маркер	Регион выращивания, год				
	Алматинская обл. 2021	Акмолинская обл.			
		2018	2019	2020	2021
<i>ipbb_ta_169</i>	*** (PH/NKS),** (PL/SL), * (YM2)	*** (HD)	** (SMD)	* (NPS)	* (SL/NKS)
<i>ipbb_ta_171</i>	* (HD/PL)	* (NKS)	-	-	* (VP/NPS)
<i>ipbb_ta_184</i>	* (PL)	-	-	* (NPS)	-
<i>ipbb_ta_185</i>	-	* (PL)	-	* (VP) *** (NKS)	-
<i>ipbb_ta_197</i>	** (TKW)	* (NPS/YM2)	-	-	* (VP/PL)
<i>ipbb_ta_199</i>	* (NPS)	-	** (SMD)	** (NPS)	-
Примечание					
1 Статистическая значимость при * – $P \leq 0.05$; ** – $P \leq 0.01$; *** – $P \leq 0.001$.					
2 HD, дни – время колошения; SMD, дни – период от колошения до созревания; VP, дни – вегетационный период; PH, см – высота растения; PL, см – длина верхнего междоузлия; SL, см – длина главного колоса; NPS, шт – количество продуктивных колосьев; NKS, шт – количество зерен с главного колоса; TKW, г – масса 1000 зерен; YM2, г/м ² – урожайность зерна с 1 м ²					

Для 6 KASP маркеров был рассчитан фенотипический эффект для каждой аллели в двух регионах исследования (таблица 38-39).

Таблица 38 – Оценка фенотипического эффекта KASP-маркеров для условий Алматинской области

<i>ipbb_ta_169</i>					
Признак	Аллель	N	Среднее значение	Стандартное отклонение	Фенотипический эффект
Высота растения (PH), см	A	2	29,00	2,838	-26,58 см
	G	91	55,58	6,054	+26,58 см
Длина верхнего междоузлия (PL), см	A	2	8,75	6,718	-12,10 см
	G	91	20,85	5,468	+12,10 см
Длина главного колоса (SL), см	A	2	6,25	1,061	-1,89 см
	G	91	8,14	0,830	+1,89 см
Кол-во зерен с главного колоса (NKS), шт	A	2	16,00	1,414	-18,64 шт.
	G	91	34,64	6,528	+18,64 шт.
<i>ipbb_ta_171</i>					
Признак	Аллель	N	Среднее значение	Стандартное отклонение	Фенотипический эффект
Время колошение (HD), дни	C	51	48,37	4,418	+2,27 дня
	T	31	46,10	3,320	-2,27 дня
Длина верхнего междоузлия (PL), см	C	51	19,43	5,616	-2,65 см
	T	31	22,08	5,293	+2,65 см
<i>ipbb_ta_184</i>					
Признак	Аллель	N	Среднее значение	Стандартное отклонение	Фенотипический эффект
Длина верхнего междоузлия (PL), см	T	15	18,04	5,208	-3,22 см
	C	76	21,26	5,628	+3,22 см
<i>ipbb_ta_197</i>					
Признак	Аллель	N	Среднее значение	Стандартное отклонение	Фенотипический эффект
Масса 1000 зерен (TKW), г	T	32	22,66	2,390	-2,42 г
	C	50	25,08	5,259	+2,42 г
<i>ipbb_ta_199</i>					
Признак	Аллель	N	Среднее значение	Стандартное отклонение	Фенотипический эффект
Кол-во продуктивных колосьев (NPS), шт.	T	65	2,75	0,837	+0,50 шт.
	C	21	2,25	0,745	-0,50 шт.

Таблица 39 – Оценка фенотипического эффекта KASP-маркеров для условий Акмолинской области

<i>ipbb_ta_169</i>					
Признак	Аллель	N	Среднее значение	Стандартное отклонение	Фенотипический эффект
1	2	3	4	5	6
Время колошение (HD), дни	A	2	44,00	0,000	-4,86 дня
	G	93	48,86	1,943	+4,86 дня
Период от колошения до созревания (SMD), дни	A	2	56,00	1,414	+1,80 дня
	G	93	54,20	0,904	-1,80 дня
Длина главного колоса (SL), см	A	2	8,95	0,354	+1,52 см
	G	93	7,43	1,025	-1,52 см

продолжение таблицы 39

1	2	3	4	5	6
Кол-во продуктивных колосьев (NPS), шт.	A	2	2,67	0,198	+0,96 шт.
	G	93	1,71	0,637	-0,96 шт.
Кол-во зерен с главного колоса (NKS), шт.	A	2	35,10	1,556	+2,11 шт.
	G	93	32,99	3,197	-2,11 шт.
<i>ipbb_ta_171</i>					
Признак	Аллель	N	Среднее значение	Стандартное отклонение	Фенотипический эффект
Вегетационный период, дни (VP), дни	C	53	94,15	2,429	+0,96 дня
	T	31	93,19	1,537	-0,96 дня
Кол-во продуктивных колосьев (NPS), шт.	C	53	2,09	0,719	-0,36 шт.
	T	31	2,45	0,910	+0,36 шт.
Кол-во зерен с главного колоса (NKS), шт.	C	53	37,70	5,558	-2,72 шт.
	T	31	40,42	5,026	+2,72 шт.
<i>ipbb_ta_184</i>					
Признак	Аллель	N	Среднее значение	Стандартное отклонение	Фенотипический эффект
Кол-во продуктивных колосьев (NPS), шт.	T	16	1,51	0,422	-0,27 шт.
	C	77	1,78	0,680	+0,27 шт.
<i>ipbb_ta_185</i>					
Признак	Аллель	N	Среднее значение	Стандартное отклонение	Фенотипический эффект
Вегетационный период (VP), дни	T	2	84,00	1,414	-4,24 дня
	C	34	88,24	2,388	+4,24 дня
Кол-во зерен с главного колоса, шт.	T	2	28,05	0,354	-4,24 шт.
	C	34	32,29	4,435	+4,24 шт.
<i>ipbb_ta_197</i>					
Признак	Аллель	N	Среднее значение	Стандартное отклонение	Фенотипический эффект
Вегетационный период (VP), дни	T	32	94,44	2,169	+1,06 дня
	C	52	93,38	1,773	-1,06 дня
Длина верхнего междоузлия (PL), см	T	32	27,11	3,875	+2,03 см
	C	52	25,08	4,490	-2,03 см
Кол-во продуктивных колосьев (NPS), шт.	T	32	1,17	0,231	-0,17 шт.
	C	52	1,34	0,421	+0,17 шт.
Урожайность на 1 м ² (YM2), г/м ²	T	32	287,97	122,495	-68,25 г
	C	52	356,22	179,337	+68,25 г
<i>ipbb_ta_199</i>					
Признак	Аллель	N	Среднее значение	Стандартное отклонение	Фенотипический эффект
Период от колошения до созревания (SMD), дни	T	67	54,33	0,960	+0,62 дня
	C	21	53,71	0,644	-0,62 дня
Кол-во продуктивных колосьев (NPS), шт.	T	67	1,81	0,689	+0,35 шт.
	C	21	1,46	0,372	-0,35 шт.

Таким образом, 95 образцов мягкой пшеницы генотипированы с

использованием KASP маркеров. Получен патент на полезную модель на основе набора из 6 эффективных KASP-маркеров, связанными с адаптивностью и компонентами урожайности яровой мягкой пшеницы, которые могут быть использованы в селекции высокопродуктивных сортов мягкой пшеницы. Идентифицированы благоприятные аллели для каждого KASP маркера и оценен их фенотипический вклад. Результаты данного исследования могут быть использованы в селекционных программах, направленных на повышение продуктивности мягкой пшеницы в основных зерносеющих регионах Казахстана.

3.5.2 Валидация значимости KASP-маркеров для повышения продуктивности отечественных образцов мягкой пшеницы

Для подтверждения эффективности идентифицированных QTL проведено на основе с использования *t*-критерия Стьюдента по распределению аллелей KASP-маркеров, разработанных на основе QTL-анализа двух картирующих популяций. Для *t*-тест использовались семь KASP-маркеров с положительным QTL эффектом (*ipbb_ta_171*, *ipbb_ta_179*, *ipbb_ta_180*, *ipbb_ta_184*, *ipbb_ta_190*, *ipbb_ta_197*, *ipbb_ta_199*) и количественным признаком урожайность (ц/га).

Образцы мягкой пшеницы были разделены на группы в соответствии с количеством позитивных аллелей семи KASP-маркеров: группа А – наибольшее количество (5-7 аллеля), группа В – среднее количество (3-4 аллеля), группа С – наименьшее количество (0-2 положительных аллелей) (таблица 40).

Анализ *t*-тест показал статистическую значимость средней степени ($P \leq 0.05$) между группами В/С в 2020 и средним показателям в Акмолинской области по показателям урожайности (таблица 40).

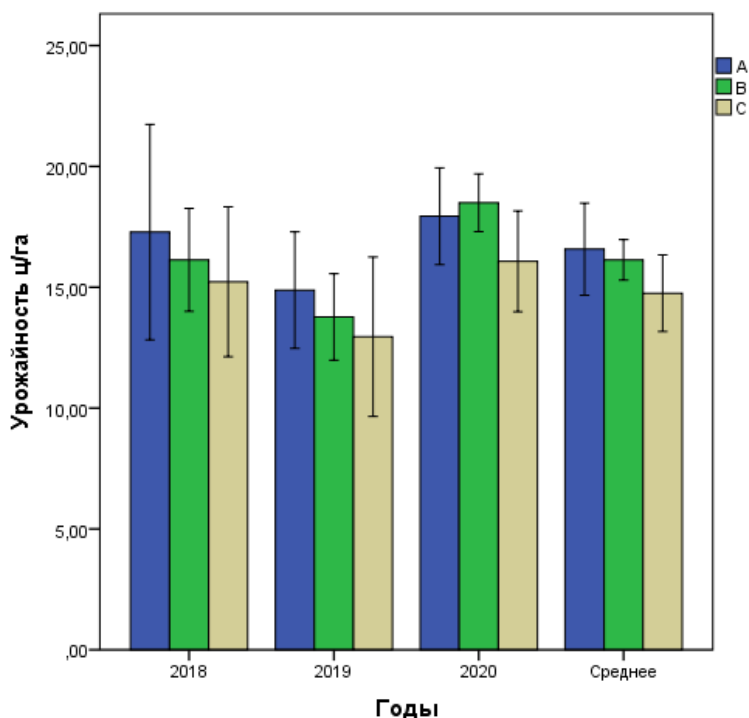
Таблица 40 – *P*-уровень статистически значимых различий между сочетаниями групп, имеющих различное количество позитивных аллелей в условиях Акмолинской области для признака урожайность (ц/га)

Значимость	<i>P</i> -value			
	2018	2019	2020	среднее
А/В	0,310	0,269	0,327	0,318
В/С	0,316	0,318	0,018*	0,048*
А/С	0,220	0,204	0,117	0,077
Примечание – Статистическая значимость при * – $P \leq 0.05$; ** – $P \leq 0.01$; *** – $P \leq 0.001$.				

По показателям урожайности, выявлено, что в группе А с наибольшим количеством положительных аллелей показатели были выше в сравнении с группами В и С в 2018, 2019 годах; а группа В характеризовалась высокими значениями урожайности, в сравнении с группой С в 2020 году (таблица 41, рисунок 40).

Таблица 41 – Средние значения урожайности в Акмолинской области в соответствии с содержанием позитивных аллелей в генотипах образцов

Признак	Урожайность (ц/га)				
	N	2018	2019	2020	среднее
А	16	17,28±2,23	14,88±1,20	17,94±1,00	16,57±0,95
В	53	16,13±1,06	13,77±0,89	18,49±0,60	16,13±0,42
С	26	15,22±1,55	12,95±1,65	16,07±1,04	14,75±0,79



Столбцы ошибок: +/- 2 Среднекв. ош.

синий цвет – группа А (5-7 аллеля); зеленый цвет – группа В (3-4 аллеля); коричневый цвет – группа С (0-2 положительных аллелей)

Рисунок 40 – Графики средних значений по признаку урожайность (ц/га) в соответствии с содержанием позитивных аллелей в генотипах 95 образцов мягкой пшеницы

Анализ результатов в таблице 41 свидетельствует о том, что образцы в группе А с наибольшим количеством положительных аллелей (5-7), превосходят группу С с наименьшим количеством положительных аллелей (0-2) на 1.82 ц/га. При цене за 1 центнер равной 12 100 тенге (цена на 1.09.2022 г.) [230], потенциальная выгода может составить 22 022 тенге для площади в один гектар. Следовательно, использование KASP-маркеров с положительным эффектом в маркер-вспомогательной селекции, позволяет не только ускорить селекционный прогресс, определить перспективные генотипы, но и получить значительную экономическую выгоду. Таким образом, активное внедрение результатов геномной селекции в практику может позволить значительно повысить урожайность яровой мягкой пшеницы, являющейся главной сельскохозяйственной культурой страны.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе охарактеризованы генетические карты двух двуродительских картирующих популяций мягкой пшеницы: 1) 94 рекомбинантно-инбредные линии (РИЛ) Памяти Азиева \times Paragon (РА \times Р), 2) 101 дигаллоидная линия (ДГЛ) Avalon \times Cadenza (А \times С). При сравнении генетических карт двух двуродительских картирующих популяций выявлено, что общая длина генетической карты А \times С (3246,9 сМ) больше, чем длина карты РА \times Р (2723,90 сМ). Две генетические карты (А \times С, 3647 ДНК-маркеров и РА \times Р, 4595 SNP-маркеров), которые имеют 222 общих SNP маркеров, были использованы для QTL-картирования признаков адаптивности, урожайности и качества зерна.

В результате фенологического и фенотипического анализа картирующей популяции РА \times Р, выращенной в трех областях Казахстана, выявлен короткий вегетационный период в условиях Северо-Казахстанской СХОС по сравнению с условиями КазНИИЗиР. Выделены 63 РИЛ, превышающие сорта-стандарты по урожайности на 1 м² (УМ₂), 38 РИЛ в НПЦЗХ им. А.И. Бараева, 6 РИЛ в условиях Северо-Казахстанской СХОС и 19 РИЛ в условиях КазНИИЗиР в Акмолинской, Северо-Казахстанской и Алматинской областях, соответственно. Две линии популяции РА \times Р (РА \times Р-01 и РА \times Р-05) показали высокие значения УМ₂ во всех трех областях. Вторая картирующая популяция А \times С, выращенная в четырех областях Казахстана, показала в среднем более короткий вегетационный период в условиях КазНИИ рисоводства им. Жахаева, по сравнению с условиями Карабалыкской СХОС, Карагандинской СХОС и КазНИИЗиР. Выделены наиболее урожайные 61 дигаллоидные линии: 9 в Костанайской обл., (Карабалыкской СХОС, север), 22 в Карагандинской обл., (Карагандинской СХОС им. А.Ф. Христенко, центр), 26 для Кызылординской обл., (КазНИИ рисоводства им. Жахаева, юг) и 4 для Алматинской обл., (КазНИИЗиР, юго-восток). Две линии А \times С-52 и А \times С-55, продемонстрировали наиболее высокую урожайность сразу в трех условиях (север, центр, юг), что свидетельствует о высоком генетико-селекционном потенциале данных генотипов.

Двуродительские картирующие популяции яровой мягкой пшеницы были охарактеризованы по показателям качества зерна (натура, содержание белка в зерне, содержание клейковины, стекловидность, твердозерность, седиментация в 2-х % растворе уксусной кислоты). В результате анализа картирующей популяции РА \times Р, выращенной в Северо-Казахстанской области, был отмечен широкий спектр распределений по классам по следующим признакам: натура зерна, содержание белка в зерне, содержание клейковины, твердозерность. При анализе показателей качества дигаллоидной популяции А \times С отмечен широкий диапазон распределения по классам по признаку натура зерна между четырьмя областями исследования. По показателям качества зерна выявлены 35 ценных и 12 сильных рекомбинантно-инбредных линий в популяции РА \times Р и 12 ценных и 3 сильных дигаллоидных линий в популяции А \times С. Таким образом, по результатам анализа признаков урожайности и качества зерна были

идентифицированы 40 рекомбинантно-инбредных линий (РА×Р) и 15 дигаллоидных линий (А×С) как наиболее ценные генотипы для повышения эффективности селекции яровой мягкой пшеницы в Казахстане.

По результатам QTL-анализа картирующей популяции РА×Р для 14 показателей, связанных с адаптивностью, урожайностью и качеством зерна, было идентифицировано 382 локусов, из них 229 главных и 68 стабильных QTL. Сравнительный анализ с ранее опубликованными работами по QTL-картированию мягкой пшеницы показал, что 38 QTL из выявленных 68 стабильных QTL являются предположительно новыми. В результате QTL-анализа дигаллоидной картирующей популяции А×С среди идентифицированных 482 локусов для 13 показателей, связанных с хозяйственно-ценными признаками было обнаружено 92 стабильных и 296 главных QTL. Среди 92 стабильных локусов 51 QTL являются предположительно новыми генетическими факторами для изученных ценных признаков мягкой пшеницы. При сравнении QTL, обнаруженных в двух картирующих популяциях (РА×Р и А×С), выявлено 6 общих QTL по признакам высота растения, длина главного колоса, количество продуктивных колосьев, масса 1000 зерен, локализованных на хромосомах 1А, 2D, 5А (3 QTL), 6А. Таким образом, в результате QTL-анализа двух картирующих популяций всего было идентифицировано 864 QTL, из которых 525 главные локусы, в том числе 160 стабильные, а 89 QTL являлись предположительно новыми и 71 ранее известные, обнаруженные в других исследованиях. Совпадение локализаций QTL по определенным признакам при сравнении с другими исследованиями подтверждает надежность полученных результатов в данном исследовании.

В результате QTL-анализа двух картирующих популяций был создан предварительный набор, состоящий из 17 SNP маркеров, которые были успешно трансформированы в KASP маркеры. Для подтверждения эффективности KASP маркеров проведено генотипирование 95 сортов яровой мягкой пшеницы с использованием 17 KASP маркеров. По результатам генотипирования только 12 из 17 KASP маркеров были полиморфными для данной коллекции (Приложение В). По результатам валидации 12 KASP-маркеров была выявлена статистически значимая разница между группами образцов в двух условиях с различными аллелями для 6 KASP-маркеров: *ipbb_ta_169* (урожайность с 1 м²), *ipbb_ta_171* (длина верхнего междоузлия, количество продуктивных колосьев, количество зерен с главного колоса, масса 1000 зерен), *ipbb_ta_184* (время колошения, вегетационный период), *ipbb_ta_185* (количество зерен с главного колоса, урожайность с 1 м²), *ipbb_ta_197* (время колошения, вегетационный период, длина верхнего междоузлия), *ipbb_ta_199* (количество зерен и длина с главного колоса). Получен патент на полезную модель на основе набора из 6 эффективных KASP-маркеров (Приложение Е).

Таким образом, результаты исследований по идентификации QTL в картирующих популяциях являются дополнительным вкладом в оценку генетического анализа таких сложных признаков, как урожайность и качество зерна. Полученные результаты могут служить необходимой информацией в селекционных программах по повышению урожайности и качества зерна мягкой пшеницы в Казахстане.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- 1 Curtis T., Halford N.G. Food security: the challenge of increasing wheat yield and the importance of not compromising food safety // *Annals of applied biology*. – 2014. – Vol. 164, № 3. – P.354-372. DOI 10.1111/aab.12108.
- 2 Mitikul A., Regassa T. Participatory evaluation of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties for its yield performance at Madda Wlabu district of Bale Zone, South Eastern Ethiopia // *Journal of Science and Sustainable Development*. – 2019. – Vol. 3, № 1. – P.84-89.
- 3 United States Department of Agriculture. <https://fas.usda.gov/> 30.01.2022
- 4 Alexandratos N., Bruinsma J. World agriculture towards 2030/2050: the 2012 revision. ESA working paper no. 12-03 – 2012 – 154 p.
- 5 Wang S., Basten C.J., Zeng Z.-B. Windows QTL Cartographer 2.5. <http://statgen.ncsu.edu/qtlcart/WQTLCart.htm> 25.03.2020
- 6 Voorrips R.E. MapChart: Software for the graphical presentation of linkage maps and QTLs // *Journal of Heredity*. – 2002. – Vol. 93, № 1. – P.77-78. DOI 10.1093/jhered/93.1.77.
- 7 VSN International 2019. Genstat for Windows 20th Edition. VSN International, Hemel Hempstead at <https://genstat19.kb.vsn.co.uk> 15.02.2020
- 8 GraphPad Prism version 8.0.0 for Windows, GraphPad Software, San Diego, California USA, www.graphpad.com 06.05.2021
- 9 IBM Corp. Released 2020. IBM SPSS Statistics for Windows, Version 27.0. Armonk, NY: IBM Corp. <https://www.ibm.com/products/spss-statistics>. 30.01.2021
- 10 RStudio: Integrated Development for R. RStudio, PBC, Boston, MA. <http://www.rstudio.com/> 11.02.2020.
- 11 Пшеница (зерно, мягкий сорт) калорийность и химический состав. <http://frs24.ru/himsostav/zerno-pshenica-myagkij-sort> 15.03.2022.
- 12 Hanson H., Borlaug N.E., Anderson R.G. Wheat in the third world. – Routledge, 2021. – 194 p.
- 13 United Nations. <https://sustainabledevelopment.un.org/post2015/summit> 20.05.2021.
- 14 Rosegrant M.W., Ringler C., Zhu T., Tokgoz S., Bhandary P. Water and Food in the Bioeconomy: Challenges and Opportunities for Development // *Agricultural Economics*. – 2013. – Vol.44. – P. 139-150. <http://dx.doi.org/10.1111/agec.12058>
- 15 van Slageren M.W. Wild Wheats: A Monograph of *Aegilops* L. and *Amblyopyrum* (Jaub. & Spach) Eig (Poaceae). – Wageningen: Agricultural University, 1994. – 512 p.
- 16 Дорофеев В.Ф., Филатенко А.А., Мигушова Э.Ф., Удачин Р.А., Якубцинер М.М. Культурная флора СССР. Том I. Пшеница – Ленинград: Колос, 1979. – 348 с.
- 17 Гандилян П.А. Определитель пшеницы, эгилопса, ржи и ячменя. – Ереван: Издательство АН Армян. ССР, 1980. – 283 с.
- 18 Love A. Conspectus of the Triticeae // *Fedd. Report*. – 1984. – Vol. 95. – P. 425-521.

- 19 Kimber G., Sears E.R. Evolution in the genus *Triticum* and the origin of cultivated wheat. / In: Heyne, E.G. (ed.) *Wheat and wheat improvement*, ed. 2. – Madison: 1987. – P. 154-164. DOI: 10.2134/agronmonogr13.2ed.c6
- 20 Kimber G., Feldman M. Wild wheat: an introduction Special Report. 353. – Coll. Agri. Univ. Mo. Columbia, 1987. – 142 p.
- 21 Mac Key J. The boundaries and subdivision of the genus *Triticum* // *Proceedings of the Twelfth International Botanical Congress*. – Leningrad: 1975. – P. 1-11
- 22 Гончаров Н.П., Кондратенко Е.Я. Происхождение, доместикация и эволюция пшениц // *Информационный вестник ВОГиС*. – 2008. – Т. 12, № 1/2. – С. 159-179.
- 23 Morgounov A., Ozdemir F., Keser M., Akin B., Payne T., Braun H. J. International Winter Wheat Improvement Program: history, activities, impact and future // *Frontiers of Agricultural Science and Engineering*. – 2019. – Vol. 6, № 3. – P.240-250.
- 24 Дорофеев В.Ф., Филатенко А.А., Мигушова Э.Ф. Определитель пшеницы: Методические указания. – Ленинград: ВИР, 1980. – 105 с.
- 25 Бриггл Л.У. Морфология растения пшеницы // *Пшеница и её улучшение: перевод с англ. Емельяновой Н.А., Резниченко Н.М.* – М.: Колос, 1970. – С.111-138.
- 26 Wheat Foods Council. 6 Classes of Wheat. <https://www.wheatfoods.org/resources/wheat-facts/6-classes-of-wheat/> 06.09.2021
- 27 Зуев Е.В., Амри А., Брыкова А.Н., Пюккенен В.П., Митрофанова О.П. Атлас разнообразия мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) по признакам колоса и зерновки. – Санкт-Петербург: ВИР, 2019. – 131 с.
- 28 Якубцинер М.М. Сортвые и видовые богатства пшениц мира и их использование // *Вопросы географии культурных растений и Вавилов Н.И.* – 1966. – С. 44-65.
- 29 Жуковский П.М. Культурные растения и их сородичи: систематика, география, цитогенетика, иммунитет, экология, происхождение, использование. – М.: Колос, 1971. – 752 с.
- 30 Comai L. The advantages and disadvantages of being polyploidy // *Nature reviews genetics*. – 2005. – Vol.6, №11. – P.836-846.
- 31 Мак Кей Дж. Род *Triticum* и его систематика // *Вавиловское наследие в современной биологии*. – М.: Наука, 1989. – С. 170-185.
- 32 Linnaeus C. *Species plantarum, exhibentes plantas rite cognitatas, ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas*. – Holmiae: Impensis Laurentii Salvii, 1753. – 560 p.
- 33 Bozzini A., Cantagalli P., Piazzini S.E., Sordi S. An immunochemical approach to species relationship in *Triticinae* // *Proceedings 4th International Wheat Genetic Symposium*. – Columbia, 1973. – P. 61-70.

- 34 Kihara H., Tanaka M. Addendum to the classification of the genus *Aegilops* by means of genome-analysis // *Wheat Information Service*. – 1970. – Vol.30. – P.1-2.
- 35 Haider N. The origin of the B-genome of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Russian Journal of Genetics*. – Vol. 49, № 3. – P.263-274.
- 36 Luo M.C., Yang Z.L., You F.M., Kawahara T., Waines J.G., Dvorak J. The structure of wild and domesticated emmer wheat populations, gene flow between them, and the site of emmer domestication // *Theoretical and Applied Genetics*. – 2007. – Vol. 114, № 6. – P. 947-959.
- 37 Feldman M. 2001. *The world wheat book: a history of wheat breeding*. Edited by: Bonjean AP, Angus WJ: 3-53.
- 38 Shewry P. R. *Wheat* // *Journal of experimental botany*. – 2009. – Vol. 60, №6. – P. 1537-1553
- 39 Petersen G., Seberg O., Yde M., Berthelsen K. Phylogenetic relationships of *Triticum* and *Aegilops* and evidence for the origin of the A, B, and D genomes of common wheat (*Triticum aestivum*) // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2006. – Vol. 39, № 1. – P. 70-82.
- 40 Mastrangelo A.M., Cattivelli L. What Makes Bread and Durum Wheat Different? // *Trends in Plant Science*. – 2021. – Vol. 26, № 7. – P. 677-684
- 41 Ensembl Plants. http://plants.ensembl.org/Triticum_aestivum/Info/Index 06.10.2021.
- 42 Салина Е. А. Секвенирование генома пшеницы-новые возможности для селекции // *Материалы VII Съезд Вавиловского общества генетиков и селекционеров, посвященный 100-летию кафедры генетики СПбГУ, и ассоциированные симпозиумы*. – 2019. – С. 160.
- 43 Choulet F. Structural and Functional Partitioning of Bread Wheat Chromosome 3B. / F. Choulet, et al., // *Science*. – 2014. – Vol.345. – P.6194.
- 44 International Wheat Genome Sequencing Consortium. Shifting the limits in wheat research and breeding using a fully annotated reference genome // *Science*. – 2018. – Vol. 361, №6403. – P. 1-13.
- 45 Walkowiak S. Multiple wheat genomes reveal global variation in modern breeding / S. Walkowiak, L. Gao, C. Monat, G. Haberer, et al., // *Nature*. – 2020. – Vol. 588. – P. 277–283.
- 46 Food and Agriculture Organization of the United Nations Crop prospects and food Situation (2021). www.fao.org 21.02.2022
- 47 Karatayev M., Clarke M., Salnikov V., Bekseitova R., Nizamova M. Monitoring climate change, drought conditions and wheat production in Eurasia. The case study of Kazakhstan // *Heliyon* – Vol. 8(1), – P. e08660.
- 48 АПК-Информ <https://www.apk-inform.com/ru/news/1524966> 25.02.2022
- 49 Бюро национальной статистики. <https://stat.gov.kz/official/industry/14/statistic/5> 25.02.2022
- 50 Foulkes M.J., Sylvester-Bradley R., Weightman R., Snape J.W. Identifying physiological traits associated with improved drought resistance in winter wheat // *Field Crops Res*. – 2007. – Vol. 103. – P. 11–24. doi: 10.1016/j.fcr.2007.04.007

- 51 Beche E., Benin D., Da Silva C. L., Munaro L. B., Marchese J. A. Genetic gain in yield and changes associated with physiological traits in Brazilian wheat during the 20th century // *European Journal of Agronomy*. – 2014. – Vol. 61. – P. 49-59. doi: 10.1016/j.eja.2014.08.005
- 52 Chen X., Hao M. D. Low contribution of photosynthesis and water-use efficiency to improvement of grain yield in Chinese wheat // *Photosynthetica*. – 2015. – Vol. 53. – P. 519-526. doi: 10.1007/s11099-015-0147-9
- 53 Gao F., Ma D., Yin G., Rasheed A., Dong Y., Xiao Y., Xia X., Wu X., He Z. Genetic progress in grain yield and physiological traits in Chinese wheat cultivars of southern Yellow and Huai Valley since 1950 // *Crop Science*. – 2017. – Vol. 57. – P. 760-773. doi: 10.2135/cropsci2016.05.0362
- 54 Tshikunde N.M., Mashilo J., Shimelis H., Odindo A. Agronomic and physiological traits, and associated quantitative trait loci (QTL) affecting yield response in wheat (*Triticum aestivum* L.): a review // *Frontiers in plant science*. – 2019. – Vol. 10. – P. 1428.
- 55 Lopes M. S., Reynolds M. P. Stay-green in spring wheat can be determined by spectral reflectance measurements (normalized difference vegetation index) independently from phenology // *Journal of experimental botany*. – 2012. – Vol. 63. – P. 3789-3798. doi: 10.1093/jxb/ers071
- 56 Zhang Y., Xu W., Wang W., Dong H., Qi X., Zhao M., Fang Y., Gao C., Hu L. Progress in genetic improvement of grain yield and related physiological traits of Chinese wheat in Henan Province // *Field Crops Research*. – 2016. – Vol. 199. – P. 117-128. doi: 10.1016/j.fcr.2016.09.022
- 57 Уразалиев Р.А., Абсаттарова А.С. Селекционно-генетические исследования зерновых культур в Казахстане // *Информационный вестник ВОГиС*. – 2005. – Т. 9, №3. – С. 415-422.
- 58 Казахский научно-исследовательский институт земледелия и растениеводства <https://kazniizr.kz/sorta-pshenitsy-selektsii-kazniizr-adaptivnyye-k-razlichnym/> 20.02.2022
- 59 Баймагамбетова К.К., Аbugалиев С.Г., Цыганков В.И., Бердагулов М.А., Килинич В.А. Продуктивность и скороспелость сортообразцов яровой пшеницы в экологическом испытании яровой мягкой пшеницы в контрастных условиях Казахстана // *Вестник КазНУ. Серия экологическая*. – 2016. – Т. 41, №. 2. – С. 172-177.
- 60 Almagambetov N. The Impact of Land Reforms on Economic Development of Kazakhstan // *The Center for Policy Studies, Central European University – Budapest: Open Society Institute*, 2005. – 41 p.
- 61 Мусынов К. М., Бабкенов А. Т., Кипшакбаева А. А., Базилова Д. С. Урожайность сортов яровой мягкой пшеницы в условиях Северного Казахстана // *Вестник науки Казахского агротехнического университета имени С. Сейфуллина*. – 2016. – Т. 4, № 91. – С. 13-20.
- 62 Бабкенов А. Т. Селекция яровой мягкой пшеницы в НПЦЗХ им. А. И. Бараева // *Современные проблемы земледелия Зауралья и пути их научно обоснованного решения: матер. междунар. конф.* – 2014. – С. 209-213

63 Цыганков В. И. Создание адаптивных сортов яровой пшеницы для условий сухостепных зон Казахстана // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2011. – Т. 2, №30-1 – С. 46-50.

64 Цыганков В.И., Цыганкова М.Ю., Цыганков И.Г., Шанинов Т.С., Цыганкова Н.В., Калыбекова Ж.Т. Селекция сортов яровой пшеницы, адаптированных к условиям степных и сухостепных регионов Казахстана и России // Современное состояние, проблемы и перспективы развития аграрной наук. – 2018. – С. 210-211.

65 Бабкенов А.Т. Качество зерна-один из приоритетов селекции мягкой пшеницы в северном Казахстане // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. – 2010. – Т. 3. – С. 105-111.

66 Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию в Республике Казахстан. Официальное издание (с изменениями и дополнениями по состоянию на 03.04.2020 г.). – Астана, 2018. – С.13-15.

67 Аbugалиева А.И., Аbugалиева С.И., Чудинов В.А., Туруспекоев Е.К. Фенотипирование сортов яровой мягкой пшеницы Казахстана по показателям качества зерна // Вестник КазНУ. Серия биологическая. – 2016. – Т. 67, № 2 – С. 34-49.

68 Пасынкова Е.Н., Пасынков А.В., Андреев В.Л., Завалин А.А. Изменение показателей качества зерна яровой пшеницы при его фракционировании // Агрофизика. – 2012. – Т. 4. – С. 25-33.

69 U.S. Wheat Associates. Crop Quality Report. <https://www.uswheat.org/crop-quality/> 01.04.2022.

70 Государственный стандарт КНР GB1351–2008. http://www.urn-nnov.ru/data/objects/655/files/treb_kitay.pdf 17.03.2022.

71 Official Grain Grading Guide. <https://www.grainscanada.gc.ca/en/grain-quality/official-grain-grading-guide/04-wheat/classes-varieties.html> 18.03.2022.

72 Quality of French Wheat. <https://www.franceagrimer.fr/fam/content/download/54476/document/ENQ-CER-qualit%C3%A9BTanglais-A17.pdf?version=6#:~:text=In%20terms%20of%20quality%2C%20French,%22Premium%22%20milling%20quality%20categories.> 21.02.2022.

73 Guide to Cereals in the UK. <https://cereals.ahdb.org.uk/media/658213/hgca-cereal-a5-16pp-final.pdf>. 31.03.2022.

74 Жигунов Д.А. Особенности классификации и целевого использования зерна пшеницы в Украине и за рубежом // Зернові продукти і комбікорми. – 2011. – № 3(43). – С. 4-9.

75 ГОСТ СТ РК 1046-2008 «Пшеница. Технические условия». – Москва. – 2009. – С 1-3.

76 Gómez-Becerra H.F., Abugalievа А., Morgounov А., Abdullayev K., Bekenova L., Yessimbekova M., Sereda G., Shpigun S., Tsygankov V., Zelenskiy Yu, Peña R., Cakmak I. Phenotypic correlations, G× E interactions and broad sense heritability analysis of grain and flour quality characteristics in high latitude spring

bread wheats from Kazakhstan and Siberia // *Euphytica*. – 2010. – Vol.171 (1). – P.23-38.

77 Утебаев М. У., Шелаева Т. В., Боме Н. А., Чилимова И. В., Крадецкая О. О., Дашкевич С. М., Новохатин В.В., Вайсфельд Л. И. Качество зерна сортов яровой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) Западно-Сибирской селекции в условиях Северного Казахстана // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 2022. – Т.183(3). – С. 27-38.

78 Малицкая Н.В., Пучкова С.Ю., Сыздыкова Г.Т., Аленов Ж.Н., Айдарбекова Т.Ж., Рукавицина И.В., Галиуллин А.А. Урожайность и качество зерна различных сортов яровой мягкой пшеницы в условиях Акмолинской области Казахстана // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – 2020. – №1. – С. 33-48.

79 Жаркова, С. В. Качество зерна сортов яровой пшеницы в условиях Восточного Казахстана // Международный журнал гуманитарных и естественных наук. – 2021. – Т.8(1). – С. 85-87

80 Нурбеков С. И., Жангазиев А. С., Аманова К. С. Селекция озимой мягкой пшеницы в Казахстане // Евразийский Союз Ученых. – 2016. – № 23 – С. 70-72.

81 Исмагилов Р.Р., Хасанов Р.А. Качество и технология производства хлебопекарного зерна пшеницы. – Уфа: Гилем – 2005. – 200 с.

82 Герасименко М.Е., Глушко М.И. Классовое деление пшеницы. Применение зерна пшеницы в зависимости от классов // Материалы международной научно-практической конференции «Интеграция науки, общества, производства и промышленности: проблемы и перспективы» – Уфа: Кубанский государственный аграрный университет им. И.Т. Трубилина, 2022. – С. 62-65

83 Абугалиева А.И. Классификация сортов яровой мягкой пшеницы по генетическому потенциалу качества (твердозерности и ВМС-глютеина) // Доклады Российской академии сельскохозяйственных наук. – 2009. – № 2. – С. 6-9.

84 Nadeem M.A., Nawaz M.A., Shahid M.Q., Doğan Y., Comertpay G., Yıldız M., Hatipoğlu R., Ahmad F., Alsaleh A., Labhane N., Özkan H., Chung G., Baloch F. S. DNA molecular markers in plant breeding: current status and recent advancements in genomic selection and genome editing // *Biotechnology & Biotechnological Equipment*. – 2018. – Vol. 32, № 2 – P. 261-285.

85 Kebriyae D., Kordrostami M., Rezadoost M.H., Lahiji H.S. QTL analysis of agronomic traits in rice using SSR and AFLP markers // *Notulae Scientia Biologicae*. – 2012. – Vol. 4, № 2. – P. 116-123.

86 Jiang G.L. Plant breeding from laboratories to fields // *Molecular markers and marker-assisted breeding in plants*. – 2013. – P. 45-83.

87 Prince J. P., Tanksley S. D. Restriction fragment length polymorphisms in plant breeding and genetics // *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, Section B: Biological Sciences*. – 1992. – Vol. 99(3-4). – P.23-29.

88 Paun O., Schönswetter, P. Amplified fragment length polymorphism: an invaluable fingerprinting technique for genomic, transcriptomic, and epigenetic

studies. In Plant DNA Fingerprinting and Barcoding Humana Press. – 2012. – P. 75-87.

89 Gupta P., Balyan H.S., Edwards K. J., Isaac P., Korzun V., Röder M.S., Gautier P. Joudrier A. Schlatter J. Dubcovsky R. Pena De la, Khairallah M., Penner G., Hayden M., Sharp P., Keller B., Wang R., Hardouin J., Jack P., Leroy, P. Genetic mapping of 66 new microsatellite (SSR) loci in bread wheat // Theoretical and applied genetics. – 2002. – Vol.105 (2). – P. 413-422.

90 Marone D., Panio G., Ficco D., Russo M.A., De Vita P., Papa, R., Mastrangelo, A. M.Characterization of wheat DArT markers: genetic and functional features. Molecular genetics and genomics. – 2012. – Vol. 287(9). – P. 741-753.

91 Karaköy T., Baloch F.S., Toklu F., Özkan, H. Variation for selected morphological and quality-related traits among 178 faba bean landraces collected from Turkey // Plant Genetic Resources. – 2014. – Vol. 12, № 1. – P. 5-13.

92 Jiang G.L. Plant breeding from laboratories to fields // Molecular markers and marker assisted breeding in plants. – 2013. – P. 45-83.

93 Brown A.H.D., Weir B.S., Tanksley S.D., Orton T.J. Isozymes in Plant Genetics and Breeding. – 1983. – P. 219-239.

94 Mateu-Andres I., De Paco L. Allozymic differentiation of the *Antirrhinum majus* and *A. siculum* species groups // Annals of botany. – 2005. – Vol. 95, № 3. – P. 465-473.

95 Mondini L., Noorani A., Pagnotta M.A. Assessing plant genetic diversity by molecular tools // Diversity. – 2009. – Vol. 1, № 1. – P. 19-35.

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

97 Jantasuriyarat C., Vales M.I., Watson C.J.W., Riera-Lizarazu O. Identification and mapping of genetic loci affecting the free-threshing habit and spike compactness in wheat (*Triticum aestivum* L.) // Theoretical and Applied Genetics. – 2004. – Vol. 108, № 2. – P. 261-273. DOI 10.1007/s00122-003-1432-8

98 Lobell D.B., Ortiz-Monasterio J.I., Asner G.P., Matson P.A., Naylor R.L., Falcon W.P. Analysis of wheat yield and climatic trends in Mexico // Field crops research. – 2005. – Vol. 94, № 23. – P. 250-256. DOI 10.1016/j.fcr.2005.01.007.

99 Cuthbert J. L., Somers D. J., Brûlé-Babel A. L., Brown P. D., Crow G. H. Molecular mapping of quantitative trait loci for yield and yield components in spring wheat (*Triticum aestivum* L.) // Theoretical and Applied Genetics. – 2008. – Vol. 117, № 4. – P. 595-608. DOI 10.1007/s00122-008-0804-5.

100 Heidari B., Sayed-Tabatabaei B.E., Saeidi G., Kearsey M., Suenaga K. Mapping QTL for grain yield, yield components, and spike features in a doubled haploid population of bread wheat // Genome. – 2011. – Vol. 54, № 6. – P. 517-527. DOI 10.1139/g11-017.

101 Echeverry-Solarte M., Kumar A., Kianian S., Mantovani E.E., McClean P.E., Deckard E.L., Elias B.E., Simsek S., Alamri M.S., Hegstad J., Schatz B., Mergoum M. Genome-wide mapping of spike-related and agronomic traits in a common wheat population derived from a supernumerary spikelet parent and an elite parent // The

Plant Genome. – 2015. – Vol. 8, № 2. – P. 1-20. DOI 10.3835/plantgenome2014.12.0089.

102 Quarrie S.A., Steed A., Calestani C., Semikhodskii A., Lebreton C., Chinoy C., Steele N., Pljevljakusić D., Waterman E., Weyen J., Schondelmaier J., Habash D.Z., Farmer P., Saker L., Clarkson D.T., Abugalieva A., Yessimbekova M., Turuspekov Y., Abugalieva S., Tuberosa R., Sanguineti M-C., Hollington P.A., Aragués R., Royo A., Dodig D. A high-density genetic map of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) from the cross Chinese Spring× SQ1 and its use to compare QTLs for grain yield across a range of environments // Theoretical and Applied Genetics. – 2005. – Vol. 110, № 5. – P. 865-880. DOI 10.1007/s00122-004-1902-7.

103 Kuchel H., Ye G., Fox R., Jefferies S. Genetic and economic analysis of a targeted marker-assisted wheat breeding strategy // Molecular Breeding. – 2005. – Vol. 16, № 1. – P. 67-78. DOI 10.1007/s11032-005-4785-7.

104 Gupta P.K., Langridge P., Mir R.R. Marker-assisted wheat breeding: present status and future possibilities // Molecular Breeding. – 2010. – Vol. 26, № 2. – P.145-161. DOI 10.1007/s11032-009-9359-7.

105 Lopes M.S., Dreisigacker S., Peña R.J., Sukumaran S., Reynolds M.P. Genetic characterization of the wheat association mapping initiative (WAMI) panel for dissection of complex traits in spring wheat // Theoretical and Applied Genetics. – 2015. – Vol. 128, № 3. – P. 453-464. <https://doi.org/10.1007/s00122-014-2444-2>.

106 Jannink J.L., Lorenz A.J., Iwata H. Genomic selection in plant breeding: from theory to practice // Briefings in functional genomics. – 2010. – Vol. 9, № 2. – P. 166-177. DOI 10.1093/bfpg/elq001.

107 Heffner E.L., Jannink J.L., Sorrells M.E. Genomic selection accuracy using multifamily prediction models in a wheat breeding program // The Plant Genome. – 2011. – Vol. 4, № 1. – P. 65-75.

108 Poland J., Endelman J., Dawson J., Rutkoski J., Wu S., Manes Y., Dreisigacker S., Crossa J., Sánchez-Villeda H., Sorrells M., Jannink J. L. Genomic selection in wheat breeding using genotyping-by-sequencing // The Plant Genome. – 2012. – Vol. 5, № 3. – P. 103-113. DOI 10.3835/plantgenome2012.06.0006.

109 Onyemaobi I., Ayalew H., Liu H., Siddique K. H., Yan G. Identification and validation of a major chromosome region for high grain number per spike under meiotic stage water stress in wheat (*Triticum aestivum* L.) // PloS one. – 2018. – Vol. 13, № 3. – P. e0194075. DOI 10.1371/journal.pone.0194075.

110 Xu Y., Li P., Yang Z., Xu C. Genetic mapping of quantitative trait loci in crops // The Crop Journal. – 2017. – Vol. 5, № 2. – P. 175-184. DOI 10.1016/j.cj.2016.06.003

111 Roy S.J., Tucker E.J., Tester M. Genetic analysis of abiotic stress tolerance in crops // Current opinion in plant biology. – 2011. – Vol. 14, № 3. – P. 232-239. DOI 10.1016/j.pbi.2011.03.002

112 Sehgal D., Baliyan N., Kaur P. Progress Towards Identification and Validation of Candidate Genes for Abiotic Stress Tolerance in Wheat // Genomics Assisted Breeding of Crops for Abiotic Stress Tolerance. – 2019. – Vol. 2. – P. 31-48. DOI https://doi.org/10.1007/978-3-319-99573-1_3

- 113 Bansal K. C., Lenka S. K., Mondal T. K. Genomic resources for breeding crops with enhanced abiotic stress tolerance // *Plant breeding*. – 2014. – Vol. 133, № 1. – P. 1-11. DOI 10.1111/pbr.12117
- 114 Bennett D., Reynolds M., Mullan D., Izanloo A., Kuchel H., Langridge P., Schnurbusch T. Detection of two major grain yield QTL in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) under heat, drought and high yield potential environments // *Theoretical and Applied Genetics*. – 2012. – Vol. 125, № 7. – P. 1473-1485. DOI 10.1007/s00122-012-1927-2.
- 115 Smith N., Guttieri M., Souza E., Shoots J., Sorrells M., Sneller C. Identification and validation of QTL for grain quality traits in a cross of soft wheat cultivars Pioneer Brand 25R26 and Foster // *Crop science*. – 2011. – Vol. 51, № 4. – P. 1424-1436.
- 116 Goel S., Singh K., Singh B., Grewal S., Dwivedi N., Alqarawi A. A., Elsayeed F.A, Ahmad P., Singh N. K. Analysis of genetic control and QTL mapping of essential wheat grain quality traits in a recombinant inbred population // *PloS one*. – 2019. – Vol. 14, № 3. – P. e0200669. DOI 10.1371/journal.pone.0200669
- 117 Niu Z., Jiang A., Abu Hammad W., Oladzadabbasabadi A., Xu S. S., Mergoum M., Elias E. M. Review of doubled haploid production in durum and common wheat through wheat× maize hybridization // *Plant breeding*. – 2014. – Vol. 133, № 3. – P. 313-320.
- 118 Blake V.C., Woodhouse M.R., Lazo G.R., Odell S.G., Wight C.P., Tinker N.A., Wang Y., Gu Y.Q., Birkett C.L., Jannink J., Matthews D.E., Hane D.L., Michel S.L., Yao E., Taner Z Sen T.Z. GrainGenes: centralized small grain resources and digital platform for geneticists and breeders. // *Database*. – 2019. – №.baz065. DOI: 10.1093/database/baz065
- 119 Аbugалиева А.И., Аbugалиева С.И., Кворри С.А., Туруспеков Е.К., Чакмак И., Савин Т.В., Ганеев В.А. Содержание Fe, Zn и S в зерне популяции дигаплоидных линий мягкой пшеницы // *Вавиловский журнал генетики и селекции*. – 2012. – Т. 16, №4/2. – С. 894-901.
- 120 Аbugалиева С.И. QTL-анализ продуктивности и ее компонентов у мягкой пшеницы в условиях юго-востока Казахстана // *Исследования, результаты*. – 2007. – Т. 2. – С. 35-40.
- 121 Abugaliev S., Ledovskoy Y., Abugaliev A, Turuspekov Y. Mapping of quantitative traits loci for grain protein content in common wheat // *Asian and Australasian Journal of Plant Science and Biotechnology*. – 2010. – Vol. 4. – P. 21-26.
- 122 Wheat Genetic Improvement Network. <http://www.wgin.org.uk/> 06.04.2022.
- 123 Griffiths S., Simmonds J., Leverington M., Wang Y., Fish L., Sayers L., Alibert L., Orford S., Wingen L., Herry L., Faure S., Laurie D., Bilham L., Snape J. Meta-QTL analysis of the genetic control of ear emergence in elite European winter wheat germplasm // *Theoretical and Applied Genetics*. – 2009. – Vol. 119, № 3. – P. 383-395. DOI 10.1007/s00122-009-1046-x

- 124 Griffiths S., Simmonds J., Leverington M., Wang Y., Fish L., Sayers L., Alibert L., Orford S., Wingen L., Snape J. Meta-QTL analysis of the genetic control of crop height in elite European winter wheat germplasm // *Molecular Breeding*. – 2012. – Vol. 29, № 1. – P. 159-171. DOI 10.1007/s11032-010-9534-x
- 125 Ma J., Wingen L., Orford S., Fenwick P., Wang J., Griffiths S. Using the UK reference population Avalon× Cadenza as a platform to compare breeding strategies in elite Western European bread wheat // *Molecular breeding*. – 2015. – Vol. 35, № 2. – P. 70. DOI: 10.1007/s11032-015-0268-7.
- 126 Thirkell T.J., Pastok D., Field K.J. Carbon for nutrient exchange between arbuscular mycorrhizal fungi and wheat varies according to cultivar and changes in atmospheric carbon dioxide concentration // *Global Change Biology*. – 2020. – Vol. 26. – P. 1725-1738. DOI 10.1111/gcb.14851
- 127 Bai C., Liang Y., Hawkesford M. J. Identification of QTLs associated with seedling root traits and their correlation with plant height in wheat // *Journal of experimental botany*. – 2013. – Vol. 64, № 6. – P. 1745-1753. DOI 10.1093/jxb/ert041
- 128 Coulton A., Przewieslik-Allen A.M., Burrridge A.J., Shaw D.S., Edwards K. J., Barker G. L. A. Segregation distortion: Utilizing simulated genotyping data to evaluate statistical methods // *PLoS ONE*. – 2020. – Vol. 15, № 2. – P. e0228951. DOI 10.1371/journal.pone.0228951
- 129 Seymour D.K., Filaault D.L., Henry I.M., Monson-Miller J., Ravi M., Pang A., Maloof J.N. Rapid creation of Arabidopsis doubled haploid lines for quantitative trait locus mapping // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2012. – Vol. 109, № 11. – P. 4227-4232.
- 130 Wen W., He Z., Gao F., Liu J., Jin H., Zhai S., Xia X. et al. A high-density consensus map of common wheat integrating four mapping populations scanned by the 90K SNP array // *Frontiers in plant science*. – 2017. – Vol. 8. – P.1389.
- 131 Somers D.J., Isaac P., Edwards K. A high-density microsatellite consensus map for bread wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Theoretical and Applied Genetics*. – 2004. – Vol. 109. – P.1105–1114. doi: 10.1007/s00122-004-1740-7
- 132 Yu L.X., Barbier, H. A consensus map for Ug99 stem rust resistance loci in wheat // *Theoretical and Applied Genetics*. – 2014. – Vol. 127. – P. 1561–1581. doi: 10.1007/s00122-014-2326-7
- 133 Li C., Wang Z. A high-density SNP and SSR consensus map reveals segregation distortion regions in wheat // *BioMed Research International* 2015. – P.830618. doi: 10.1155/2015/830618
- 134 Börner A., Börner E., Schumann A. Furste et al. Mapping of quantitative trait loci determining agronomic important characters in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Theoretical and Applied Genetics*. – 2002. – Vol. 105. – P. 921-936.
- 135 Leonova I.I., Leonova E., Pestsova E., Salina T., Efremova M., Röder A. Mapping of the Vrn-B1 gene in *Triticum aestivum* using microsatellite markers // *Plant Breeding*. – 2003. – Vol. 122. – P. 209-212.

- 136 Bálint A.A., Balint M., Röder S., Hell R., Galiba G., Börner A. Mapping of QTLs affecting copper tolerance and the Cu, Fe, Mn and Zn concentrations in the shoots of wheat seedlings // *Biologia Plantarum*. – 2006. – Vol. 51. – P. 129-134
- 137 ADAPTAWHEAT 2012. 7th Framework programme of the European Union. <https://cordis.europa.eu/project/id/289842> 12.02.2021.
- 138 Yermekbayev K., Turuspekov Y., Ganal M., Plieske J., Griffiths S. Construction and utilization of the hexaploid map Pamyati Azieva x Paragon Plant Genetics, Genomics, Bioinformatics and Biotechnology // Proceedings of the 4th International conference «Plant Genetics, Genomics, Bioinformatics and Biotechnology». – Almaty, 2017 – P. 119.
- 139 Yermekbayev K., Griffiths S., Chhetry M., Leverington-Waite M., Orford S., Amalova A., Abugalieva S., Turuspekov Y. Construction of a Genetic Map of RILs Derived from Wheat (*T. aestivum* L.) Varieties Pamyati Azieva × Paragon Using High-Throughput SNP Genotyping Platform KASP - Kompetitive Allele Specific PCR // *Russian Journal of Genetics*. – 2020. – Vol. 56. – P. 1090-1098. DOI:10.1134/S102279542009015X
- 140 Genievskaya Y., Abugalieva S., Rsaliyev A., Yskakova G., Turuspekov Y. QTL Mapping for Seedling and Adult Plant Resistance to Leaf and Stem Rusts in Pamyati Azieva× Paragon Mapping Population of Bread Wheat // *Agronomy*. – 2020. – Vol. 10, № 9. – P. 1285.
- 141 Genievskaya Y., Amalova A., Sarbayev A., Griffiths S., Abugalieva S., Turuspekov Y. Resistance of common wheat (*Triticum aestivum* L.) mapping population Pamyati Azieva × Paragon to leaf and stem rusts in conditions of South-East Kazakhstan // *Eurasian Journal of Ecology*. – 2019. – Vol. 4, № 61. – P. 14-23.
- 142 Amalova A.Y., Yermekbayev K.A., Griffiths S., Abugalieva S.I., Turuspekov Y.K. Phenotypic variation of common wheat mapping population Pamyati Azieva x Paragon in south-east of Kazakhstan // *International Journal of Biology and Chemistry*. – 2019. – Vol. 12, № 1. – P.11-17
- 143 Kokhmetova A., Malysheva A., Kumarbayeva M., Bolatbekova A., & Asia K. Evaluation of the wheat recombinant inbred lines for resistance to leaf rust // *Научный журнал «Доклады НАН РК»*. – 2022. – Vol.2. – P. 48-60.
- 144 Malysheva A.A., Kokhmetova A.M., Kumarbayeva M.K., Zhanuzak D.K., Bolatbekova A.A., Keishilov Zh.S., Gulyaeva E.I., Tsygankov V., Dutbayev Y.B., and Dubekova S.B.. Identification of Carriers of *Puccinia Striiformis* Resistance Genes in the Population of Recombinant Inbred Wheat Lines. *International Journal of Biology and Chemistry*. – 2022. – Vol. 15.(1). – P.4-10. <https://doi.org/10.26577/ijbch.2022.v15.i1.01>.
- 145 Amalova A., Abugalieva S., Chudinov V., Sereda G, Tokhetova L., Abdikhalyk A., Turuspekov Y. QTL mapping of agronomic traits in common wheat using the UK Avalon × Cadenza reference mapping population grown in Kazakhstan // *PeerJ*. – 2021. – Vol. 9. – P. e10733.
- 146 Amalova A., Abugalieva S., Babkenov A., Babkenova S., Turuspekov Y. Genome-wide association study of yield components in spring wheat collection

harvested under two water regimes in Northern Kazakhstan // PeerJ. – 2021. – Vol. 9. – P. e11857.

147 Meng L., Li H., Zhang L., Wang J. QTL IciMapping: integrated software for genetic linkage map construction and quantitative trait locus mapping in biparental populations // The Crop Journal. – 2015. – Vol. 3, № 3 – С. 269-283.

148 Stam P. Construction of integrated genetic linkage maps by means of a new computer package: JoinMap // The Plant Journal. – 1993. – №3. – P. 739-744.

149 <https://gaow.github.io/genetic-analysis-software/m/madmapp> 25.05.2022

150 Manly K.F., Cudmore J.R.H., Meer J.M. Map Manager QTX, cross-platform software for genetic mapping // Mammalian Genome. – 2001. – Vol. 12, № 12. – P. 930-932.

151 MapQTL 6 software package <https://www.kyazma.nl/index.php/MapQTL/>. 10.02.2021.

152 MSTmap. <http://mstmap.org/download.html>. 20.05.2021.

153 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.

154 Joehanes R., Nelson J. C. QGene 4.0, an extensible Java QTL-analysis platform // Bioinformatics. – 2008. – Vol. 24. – P. 2788-2789.

155 Кочерина Н.В., Чесноков Ю.В. Программное обеспечение для генетического картирования и анализа ассоциаций маркер/признак // Овощи России. – 2016. – Т. 1 – С. 3-9.

156 Чесноков Ю.В., Артемьева, А.М. Ассоциативное картирование у растений (обзор) // Сельскохозяйственная биология. – 2011. – Т (5). – С. 3-16.

157 Sukumaran S., Dreisigacker S., Lopes M., Chavez P., Reynolds M.P. Genome-wide association study for grain yield and related traits in an elite spring wheat population grown in temperate irrigated environments // Theoretical and Applied Genetics. – 2015. – Vol. 128, № 2. – P. 353-363. DOI 10.1007/s00122-014-2435-3.

158 Zanke C.D., Ling J., Plieske J., Kollers S., Ebmeyer E., Korzun V., Argillier O., Stiewe G., Hinze M., Neumann F., Eichhorn A., Polley A., Jaenecke C., Ganal M.W, Röder M.S. Analysis of main effect QTL for thousand grain weight in European winter wheat (*Triticum aestivum* L.) by genome-wide association mapping // Frontiers in Plant Science. – 2015. – Vol. 6. – P. 644. DOI: 10.3389/fpls.2015.00644

159 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, № 1. – P. 190. DOI 10.1186/s12870-017-1131-2.

160 Anuarbek S., Abugalieva 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. – P. e0234863. DOI 10.1371/journal.pone.0234863.

161 Genievskaya Y, Turuspekov Y, Rsaliyev A, Abugalieva S. Genome-wide association mapping for resistance to leaf, stem, and yellow rusts of common wheat

under field conditions of South Kazakhstan // PeerJ. – 2020. – Vol. 8. – P. e9820. DOI 10.7717/peerj.9820

162 van Eeuwijk F.A., Bink M.C., Chenu K., Chapman S.C. Detection and use of QTL for complex traits in multiple environments // Current opinion in plant biology. – 2010. – Vol. 13, № 2. – P. 193-205. DOI 10.1016/j.pbi.2010.01.001.

163 Zhou Y., Conway B., Miller D., Marshall D., Cooper A., Murphy P., Chao S., Brown-Guedira G., Costa J. Quantitative trait loci mapping for spike characteristics in hexaploid wheat // The plant genome. – 2017. – Vol. 10, № 2. – P.1-15. DOI:10.3835/plantgenome2016.10.0101.

164 El-Feki W.M., Byrne P.F., Reid S.D., Haley S.D. Mapping quantitative trait loci for agronomic traits in winter wheat under different soil moisture levels // Agronomy. – 2018. – Vol. 8, № 8. – P. 133. DOI 10.3390/agronomy8080133.

165 Tura H., Edwards J., Gahlaut V., Garcia M., Sznajder B., Baumann U. Baumann, F. Shahinnia, Reynolds M., Langridge P., Balyan H.S., Gupta P.K., Schnurbusch T., Fleury D. QTL analysis and fine mapping of a QTL for yield-related traits in wheat grown in dry and hot environments // Theoretical and Applied Genetics. – 2020. – Vol. 133, № 1. – P. 239-257. DOI 10.1007/s00122-019-03454-6

166 Huang X., Coster Q., Ganai M. W., Roder M. S. Advanced backcross QTL analysis for the identification of quantitative trait loci alleles from wild relatives of wheat (*Triticum aestivum* L.) // Theoretical and Applied Genetics. – 2003. – Vol.106. – P. 1379-1389. doi: 10.1007/s00122-002-1179-7

167 Perez-Lara E., Semagn K., Chen H., Iqbal M., N'Diaye A., Kamran A., et al. QTLs associated with agronomic traits in the Cutler × AC Barrie spring wheat mapping population using Single Nucleotide Polymorphic Markers // PloS One – 2016. – Vol. 11. – P.1-19. doi: 10.1371/journal.pone.0160623

168 Chen W., Sun D., Yan X., Li R., Wang S., Shi Y., et al. QTL analysis of wheat kernel traits, and genetic effects of qKW-6A on kernel width // Euphytica. – 2019. – Vol. 215. – P.11. doi: 10.1007/s10681-018-2333-x

169 Xu Y., Li S., Li L. QTL mapping for yield and photosynthetic related traits under different water regimes in wheat // Molecular. Breeding. – 2017. – Vol. 37. – P. 34. doi: 10.1007/s11032-016-0583-7

170 Fan X., Cui F., Zhao C. H., Zhang W., Yang L., Zhao X., et al. QTL for flag leaf size and their influence on yield-related traits in wheat (*Triticum aestivum* L.) // Molecular Breeding. – 2015. – Vol. 35. – P. 1-16. doi: 10.1007/s11032-015-0205-9

171 Wu Q., Chen Y., Fu L. QTL mapping of flag leaf traits in common wheat using an integrated high-density SSR and SNP genetic linkage map // Euphytica. – 2016. – Vol.208. – P.337-351. doi: 10.1007/s10681-015-1603-0

172 Hai L., Guo H., Wagner C., Xiao S., Friedt, W. Genomic regions for yield and yield parameters in Chinese winter wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes tested under varying environments correspond to QTL in widely different wheat materials // Plant Science. – 2008. – Vol.175. – P. 226-232. doi: 10.1016/j.plantsci.2008.03.006

173 Yu M., Chen G.Y. Conditional QTL mapping for waterlogging tolerance in two RILs populations of wheat // SpringerPlus. – 2013. – Vol.2 (1). – P.245. doi: 10.1186/2193-1801-2-245.

- 174 Sourdille P., Perretant M.R., Charmet G., Leroy P., Gautier M.F., Joudrier P., Nelson J.C., Sorrells M.E., Bernard M. Linkage between RFLP markers and genes affecting kernel hardness in wheat // *Theoretical and Applied Genetics*. – 1996. – Vol. 93. – P.580-586. doi: 10.1007/BF00417951
- 175 Prasad M., Kumar N., Kulwal P.L., Röder M.S., Balyan H.S., Dhaliwal H.S., Gupta P.K. QTL analysis for grain protein content using SSR markers and validation studies using NILs in bread wheat // *Theoretical and Applied Genetics*. – 2003. – Vol.106. – P. 659-667 doi: 10.1007/s00122-002-1114-y.
- 176 Leonova I.N., Kiseleva A.A., Berezhnaya A.A., Stasyuk A.I., Likhenko I. E., Salina E.A. Identification of QTLs for Grain Protein Content in Russian Spring Wheat Varieties // *Plants*. – 2022. – Vol. 11(3). – P.437.
- 177 Varshney R.K., Korzun Vol., Börner A. Molecular maps in cereals: methodology and progress Publishers in: *Cereal Genomics* (Eds. Gupta PK and Varshney RK), Kluwer Academic, the Netherlands. – 2004. – P. 35-82.
- 178 Xu X.Y., Bai G.H., Carver B.F., Shaner, G.E. A QTL for early heading in wheat cultivar Suwon 92 // *Euphytica*. – 2005. – Vol.146. – P. 233-237. doi: 10.1007/s10681-005-9017-z
- 179 Duggan B.L., Domitruk D.R., Fowler D.B. Yield component variation in winter wheat grown under drought stress // *Canadian Journal of Plant Science*. – 2000. – Vol. 80(4). – P. 739-745. doi: <https://doi.org/10.4141/P00-006>
- 180 Du Y.L., Yue X., Cui T., Anten N.P., Weiner J., Li X., Turner N.C., Zhao Y.M., Li F.M. Yield components, reproductive allometry and the tradeoff between grain yield and yield stability in dryland spring wheat // *Field Crops Research*. – 2020. – Vol. 257. – P. 107930. doi: 10.1016/j.fcr.2020.107930
- 181 Singh A., Pandey M.P., Singh A.K., Knox R.E., Ammar K., Clarke J.M., Singh R.P., Pozniak C.J., DePauw R.M., McCallum B.D., Cuthbert R.D., Randhawa H.S., Fetch T.G. Identification and mapping of leaf, stem and stripe rust resistance quantitative trait loci and their interactions in durum wheat // *Molecular Breeding*. – 2013. – Vol. 31(2). – P. 405-418. doi:10.1007/s11032-012-9798-4
- 182 Saini D.K., Chahal A., Pal N., Srivastava P., Gupta P.K. Meta-analysis reveals consensus genomic regions associated with multiple disease resistance in wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Molecular Breeding*. – 2022. – Vol. 42. – P.11. doi: <https://doi.org/10.1007/s11032-022-01282-z>
- 183 Leonova I. N., Skolotneva E. S., & Salina E. A. Genome-wide association study of leaf rust resistance in Russian spring wheat varieties // *BMC Plant Biology*. – 2020. – Vol.20 (1). – P. 1-13.
- 184 Cavanagh C.R., Chao S., Wang S., Huang B.E., Stephen S., Kiani S., Forrest K., Sainenac C., Brown-Guedira G.L., Akhunova A., See D., Bai G., Pumphrey M., Tomar L., Wong D., Kong S., Reynolds M., Lopez da Silva M., Bockelman H., Talbert L., Anderson J. A., Dreisigacker S., Baenziger S., Carter A., Korzun V., Morrell P.L., Dubcovsky J., Morell M.K., Sorrells M.E., Hayden M.J., Akhunov E. Genome-wide comparative diversity uncovers multiple targets of selection for improvement in hexaploid wheat landraces and cultivars // *Proceedings of the*

National academy of sciences. – 2013. – Vol. 110, № 20. – P. 8057-8062. DOI 10.1073/pnas.1217133110 .

185 Wang S., Wong D., Forrest K., Allen A., Chao S., Huang B. E., Akhunov E. Characterization of polyploid wheat genomic diversity using a high-density 90 000 single nucleotide polymorphism array // Plant biotechnology journal. – 2014. – Vol.12, № 6. – P.787-796.

186 Boeven P. H., Longin C. F. H., Leiser W. L., S., Ebmeyer E., Würschum T. Genetic architecture of male floral traits required for hybrid wheat breeding // Theoretical and Applied Genetics. – 2016. – Vol. 129, № 12. – P. 2343-2357.

187 Sun C., Dong Z., Zhao L., Ren Y., Zhang N., Chen F. The Wheat 660K SNP array demonstrates great potential for marker-assisted selection in polyploid wheat // Plant biotechnology journal. – 2020. – Vol. 18, № 6. – P. 1354-1360.

188 Allen A.M., Barker G.L., Berry S.T., Coghill J.A., Gwilliam R., Kirby S., Robinson P., Brenchley R.C., D'Amore R., McKenzie N., Waite D., Hall A., Bevan M., N.Hall, Edwards K.J. Transcript-specific, single-nucleotide polymorphism discovery and linkage analysis in hexaploid bread wheat (*Triticum aestivum* L.) // Plant biotechnology journal. – 2011. – Vol.9, № 9. – P. 1086-1099. DOI 10.1111/j.1467-7652.2011.00628.x.

189 Turuspekov Y., Plieske J., Ganal M., Akhunov E., Abugalieva S. Phylogenetic analysis of wheat cultivars in Kazakhstan based on the wheat 90 K single nucleotide polymorphism array // Plant Genetic Resources. – 2017. – Vol.15, №1. – P. 29-35.

190 http://wheat.pw.usda.gov/ggpages/map_summary.html 25.05.2022

191 Mcintosh R.A., Yamazaki Y., Devos K.M., Dubcovsky J., Rogers J., Appels R. Catalogue of Gene Symbols for Wheat. <http://www.grs.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/> 25.05.2022

192 Kowalski A.M., Gooding M., Ferrante A., Slafer G.A., Orford S., Gasperini D., Griffiths S. Agronomic assessment of the wheat semi-dwarfing gene Rht8 in contrasting nitrogen treatments and water regimes // Field crops research. – 2016. – Vol. 191. – P. 150-160.

193 Farré A., Sayers L., Leverington-Waite M., Goram R., Orford S., Wingen L., Mumford C., Griffiths S. Application of a library of near isogenic lines to understand context dependent expression of QTL for grain yield and adaptive traits in bread wheat // BMC Plant Biology. – 2016. – Vol. 16, № 1. – P. 1-13. DOI:10.1186/s12870-016-0849-6

194 Amalova A., Yermekbayev K., Griffiths S., Abugalieva S., Babkenov A., Fedorenko E., Abugalieva A., Turuspekov Y. Identification of quantitative trait loci of agronomic traits in bread wheat using a Pamyati Azieva × Paragon mapping population harvested in three regions of Kazakhstan // PeerJ – 2022. – Vol. 10. – P. e14324 <http://doi.org/10.7717/peerj.14324>

195 Доспехов Б. А. Методика полевого опыта. – Москва: Агропромиздат, – 1985. – 350 с.

- 196 Методические указания ВИР по изучению коллекций пшеницы. – М.: ВИР, 1985. – 60 с.
- 197 ГОСТ 10840-64. Зерно. Методы определения природы. – Москва. – 2009. – С 1-3.
- 198 ГОСТ 10987-76. Зерно. Методы определения стекловидности. – Москва. – 2009. – С 1-4.
- 199 ГОСТ 10846-91 Зерно и продукты его переработки. Метод определения белка. – Москва. – 2009. – С 1-3.
- 200 ГОСТ 13586.1-68 Зерно. Методы определения количества и качества клейковины в пшенице. – Москва. – 2009. – С 1-3.
- 201 Синицын С.С., Зелова Л.А. Массовое двукратное определение силы муки пшеницы навеска зерна от 0,5 до 0,15 г // Сибирский Вестник с/х науки. – 1978. – №3. – 39-44.
- 202 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.
- 203 LGC Group, www.lgcgroup.com/software 25.04.2021
- 204 Yan W., Rajcan I. Biplot analysis of test sites and trait relations of soybean in Ontario // Crop Science. – 2002. – Vol. 42, № 1. – P. 11-20.
- 205 Амалова А.Б., Туруспеков Е.К. Тестирование картирующей популяции мягкой пшеницы Памяти Азиева x Paragon в условиях Алматинской области // Материалы VI международной конференции студентов и молодых ученых «эль-Фараби Элемі». – Алматы, 2019 – С. 177-178.
- 206 Амалова А.Б., Туруспеков Е.К. Сравнение двух картирующих популяций мягкой пшеницы, выращенных в условиях Алматинской области // Материалы VII международной конференции студентов и молодых ученых «эль-Фараби Элемі». – Алматы, 2020. – С.224.
- 207 Turuspekov Y., Amalova A., Genievskaya Y., Abdikhalyk A., Babkenov A., Rsaliyev A., Abugaliev S. Marker-trait associations in spring wheat genetic panels studied in Kazakhstan // Материалы международного конгресса «VII Съезд Вавиловского общества генетиков и селекционеров, посвященный 100-летию кафедры генетики СПбГУ, и ассоциированные симпозиумы». – Санкт-Петербург, 2019. – С. 880.
- 208 Amalova A., Abugaliev S., Babkenov A., Babkenova S., Turuspekov Y. Association mapping of quantitative trait loci for agronomic traits in spring wheat collection tested under two water regimes in Northern Kazakhstan // Proceedings of the 6th International conference «Plant Genetics, Genomics, Bioinformatics and Biotechnology». – Novosibirsk, 2021. – P. 23.
- 209 Амалова А.Б., Абил Н.А. Изучение вариабельности популяции мягкой пшеницы для сгруппированного ассоциативного картирования // Материалы VIII международной конференции студентов и молодых ученых «эль-Фараби Элемі». – Алматы, 2022. – С. 279.
- 210 Bonnin I., Rousset M., Madur D., Sourdille P., Dupuits, C., Brunel, D., Goldringer, I. FT genome A and D polymorphisms are associated with the variation

of earliness components in hexaploid wheat // Theoretical and Applied Genetics. – 2008. – Vol. 116, № 3. – P. 383-394.

211 Hu J., Wang X., Zhang G., Jiang P., Chen W., Hao Y., Wang H. QTL mapping for yield-related traits in wheat based on four RIL populations // Theoretical and Applied Genetics. – 2020. – Vol. 133, № 3. – P. 917-933 doi:10.1007/s00122-019-03515-w

212 Chen Z., Cheng X., Chai L., Wang Z., Du D., Wang Z., Ni Z. Pleiotropic QTL influencing spikelet number and heading date in common wheat (*Triticum aestivum* L.) // Theoretical and Applied Genetics. – 2020. – Vol. 133, № 6. – P. 1825-1838.

213 Tahmasebi S., Heidari B., Pakniyat H., McIntyre C. L. Mapping QTLs associated with agronomic and physiological traits under terminal drought and heat stress conditions in wheat (*Triticum aestivum* L.) // Genome. – 2017. – Vol. 60, № 1. – P. 26-45. doi:10.1139/gen-2016-0017

214 Muhammad A., Li J., Hu W., Yu J., Khan S. U., Khan M. H. U., Wang L. Uncovering genomic regions controlling plant architectural traits in hexaploid wheat using different GWAS models // Scientific reports. – 2021. – Vol. 11, № 1. – P. 1-14.

215 Ren T., Fan T., Chen S., Li C., Chen Y., Ou X., Jiang Q., Ren Z., Tan F., Luo P., Chen C., Li Z. Utilization of a Wheat55K SNP array-derived high-density genetic map for high-resolution mapping of quantitative trait loci for important kernel-related traits in common wheat // Theoretical and Applied Genetics. – 2021. – Vol. 134, № 3. – P. 807-821. doi: 10.1007/s00122-020-03732-8.

216 Shi W., Hao C., Zhang Y., Cheng J., Zhang Z., Liu J., Guo J. A combined association mapping and linkage analysis of kernel number per spike in common wheat (*Triticum aestivum* L.) // Frontiers in plant science. – 2017. – Vol. 8. – P. 1412.

217 Gahlaut V., Jaiswal V., Balyan H. S., Joshi A. K., Gupta P. K. Multi-Locus GWAS for Grain Weight-Related Traits Under Rain-Fed Conditions in Common Wheat (*Triticum aestivum* L.) // Frontiers in plant science. – 2021. – Vol. 12. – P. 758631. doi: 10.3389/fpls.2021.758631

218 Wang S.X., Zhu Y.L., Zhang D.X., Shao H., Liu P., Hu J.B., Zhang H., Zhang H.P., Chang C., Lu J., Xia X.C., Sun G.L., Ma C.X. Genome-wide association study for grain yield and related traits in elite wheat varieties and advanced lines using SNP markers // PLoS One. – 2017. – Vol. 12(11). – P.e0188662. DOI 10.1371/journal.pone.0188662.

219 Fatiukha A., Filler N., Lupo I., Lidzbarsky G., Klymiuk V., Korol A.B., Pozniak C., Fahima T., Krugman T. Grain protein content and thousand kernel weight QTLs identified in a durum × wild emmer wheat mapping population tested in five environments // Theoretical and Applied Genetics. – 2020. – Vol. 133. – P. 119-131. doi: 10.1007/s00122-019-03444-8.

220 Kumar A., Mantovani E. E., Simsek S., Jain S., Elias E. M., Mergoum M. Genome wide genetic dissection of wheat quality and yield related traits and their relationship with grain shape and size traits in an elite× non-adapted bread wheat cross // PLoS One. – 2019. – Vol. 14, №9. – P.e0221826.

221 Guo Y., Zhang G., Guo B., Qu C., Zhang M., Kong F., Li, S. QTL mapping for quality traits using a high-density genetic map of wheat // PloS one. – 2020. – Vol. 15, № 3. – P. e0230601.

222 Barakat M., Al-Doss A., Moustafa K., Motawei M., Alamri M., Mergoum M., Al-Ashkar I. QTL analysis of farinograph and mixograph related traits in spring wheat under heat stress conditions // Molecular Biology Reports. – 2020. – Vol. 47, № 7. – P. 5477-5486.

223 Goel S., Singh K., Singh B., Grewal S., Dwivedi N., Alqarawi A. A., Singh, N. K. Analysis of genetic control and QTL mapping of essential wheat grain quality traits in a recombinant inbred population // PLoS One. – 2019. – Vol. 14, № 3. – P.e0200669.

224 Kulwal P., Kumar N., Kumar A., Gupta R. K., Balyan H. S., Gupta P. K. Gene networks in hexaploid wheat: interacting quantitative trait loci for grain protein content // Functional & Integrative Genomics. – 2005. – Vol. 5, № 4. – P. 254-259. doi:10.1007/s10142-005-0136-3

225 Maphosa L., Langridge P., Taylor H., Chalmers K. J., Bennett D., Kuchel H., Mather D. E. Genetic control of processing quality in a bread wheat mapping population grown in water-limited environments // Journal of Cereal Science. – 2013. – Vol. 57, № 3. – P. 304-311. doi:10.1016/j.jcs.2012.11.011

226 Echeverry-Solarte M., Kumar A., Kianian S., Simsek S., Alamri M. S., Mantovani E. E., Mergoum M. New QTL alleles for quality-related traits in spring wheat revealed by RIL population derived from supernumerary× non-supernumerary spikelet genotypes // Theoretical and Applied Genetics. – 2015. – Vol. 128, № 5. – P. 893-912.

227 Deng Z.Y., Zhao L., Liu B., Zhang K.P., Chen J.S., Qu H.L., Sun C., Zhang Y., Tian J.C. Conditional QTL mapping of sedimentation volume on seven quality traits in common wheat // Journal of Integrative Agriculture. – 2013. – Vol. 12, № 12. – P. 2125-2133.

228 Deng Z., Hu S., Chen F., Li W., Chen J., Sun C., Tian J. Genetic dissection of interaction between wheat protein and starch using three mapping populations // Molecular breeding. – 2015. – Vol. 35, № 1. – P. 1-9.

229 Амалова А.Ы., Абугалиева С.И., Туруспеков Е.К. Способ идентификации селекционно-ценных линий яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) с использованием KASP маркеров // Национальный Институт Интеллектуальной Собственности МЮ РК. Электронный бюллетень. – 2022 – № 7588. Номер заявки – 2022/0677.2

230 <https://kazakh-zerno.net/196934-ceny-na-zerno-ne-ostanavlivaajutsja-v-padenii/> 19.02.2022

ПРИЛОЖЕНИЕ А

Таблица А – Список 95 сортов мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L., допущенных к использованию на территории Республики Казахстан

ID	Название	Происхождение
1	2	3
WKZ_01	Авангард	Казахстан
WKZ_02	Акмола 2	Казахстан
WKZ_03	Актюбе 39	Казахстан
WKZ_04	Актюбинка	Казахстан
WKZ_05	Алмакен	Казахстан
WKZ_06	Алтай	Казахстан
WKZ_07	Алтайская 110	Россия
WKZ_08	Алтайская 325	Россия
WKZ_09	Алтайская 98	Казахстан
WKZ_10	Алтайская степная	Россия
WKZ_11	Альбидум 188	Россия
WKZ_12	Арай	Казахстан
WKZ_13	Астана	Казахстан
WKZ_14	Астана 2	Казахстан
WKZ_15	Байтерек	Казахстан
WKZ_16	Вера	Россия
WKZ_17	Волгоуральская	Россия
WKZ_18	Дарина	Казахстан
WKZ_19	Дауыл	Казахстан
WKZ_20	Ертыс 7	Казахстан
WKZ_21	Ертыс-97	Казахстан
WKZ_22	Женис	Казахстан
WKZ_23	Заульбинка	Казахстан
WKZ_24	Казахстанская 15	Казахстан
WKZ_25	Казахстанская 25	Казахстан
WKZ_26	Казахстанская 4	Казахстан
WKZ_27	Казахстанская раннеспелая	Казахстан
WKZ_28	Карабалыкская 2	Казахстан
WKZ_29	Карабалыкская 25	Казахстан
WKZ_30	Карабалыкская 3	Казахстан
WKZ_31	Карабалыкская 9	Казахстан
WKZ_32	Карабалыкская 90	Казахстан
WKZ_33	Карабалыкская 92	Казахстан
WKZ_34	Карагандинская 22	Казахстан
WKZ_35	Карагандинская 25	Казахстан
WKZ_36	Карагандинская 29	Казахстан
WKZ_37	Омская 28	Россия
WKZ_38	Карагандинская 70	Казахстан
WKZ_39	Кенжегали	Казахстан
WKZ_40	Орал	Казахстан

продолжение таблицы А

1	2	3
WKZ_41	Кутулукская	Россия
WKZ_42	Любава	Казахстан
WKZ_43	Лютесценс 32	Казахстан
WKZ_44	Лютесценс 5	Казахстан
WKZ_45	Лютесценс 521	Россия
WKZ_46	Лютесценс 90	Казахстан
WKZ_47	Ляззат	Казахстан
WKZ_48	Мирас	Казахстан
WKZ_49	Надежда	Казахстан
WKZ_50	Наргиз	Казахстан
WKZ_51	Нива 2	Россия
WKZ_52	Омская 18	Россия
WKZ_53	Омская 19	Россия
WKZ_54	Омская 20	Россия
WKZ_55	Омская 24	Россия
WKZ_56	Омская 28	Россия
WKZ_57	Омская 29	Россия
WKZ_58	Омская 30-1	Россия
WKZ_59	Омская 35	Россия
WKZ_60	Омская 36	Россия
WKZ_61	Оренбургская 10	Казахстан
WKZ_62	Павлодарская 93	Казахстан
WKZ_63	Карагандинская 30	Казахстан
WKZ_64	Памяти Азиева	Россия
WKZ_65	Омская 30-2	Россия
WKZ_66	Росинка 3	Россия
WKZ_67	Самад	Казахстан
WKZ_68	Самгау	Казахстан
WKZ_69	Саратовская29	Россия
WKZ_70	Саратовская42	Россия
WKZ_71	Саратовская55	Россия
WKZ_72	Саратовская56	Россия
WKZ_73	Саратовская58	Россия
WKZ_74	Саратовская60	Россия
WKZ_75	Саратовская66	Россия
WKZ_76	Саратовская Юго-Восточная	Россия
WKZ_77	Северянка	Казахстан
WKZ_78	Секе	Казахстан
WKZ_79	Наргиз-2	Казахстан
WKZ_80	Степная 1	Казахстан
WKZ_81	Ульбинка 25	Казахстан
WKZ_82	Целина 50	Казахстан
WKZ_83	Целинная 24	Казахстан
WKZ_84	Целинная 26	Казахстан

продолжение таблицы А

1	2	3
WKZ_86	Целинная юбилейная	Казахстан
WKZ_87	Шортандинская 2007	Казахстан
WKZ_88	Шортандинская 95 улучшенная	Казахстан
WKZ_89	Эритроспермум 35	Казахстан
WKZ_90	Юго-Восточная 2	Россия
WKZ_91	Юго-Восточная 3	Россия
WKZ_92	Казахстан 20	Казахстан
WKZ_93	Алтайская 50	Россия
WKZ_94	Алтайская 100	Россия
WKZ_95	Корнеевка	Казахстан
WKZ_96	Чернява 13	Россия

ПРИЛОЖЕНИЕ Б

Таблица Б – Расположение SNP, относительно генов мягкой пшеницы и белки, которые они кодируют

Признак	SNP	Хромосома	Позиция (сМ)	Ген	Белок
1	2	3	4	5	
NPS/YM2	BS00000002	2D	70	<i>TraesCS2D02G129500</i>	Protein EARLY RESPONSIVE TO DEHYDRATION 15-like (<i>Aegilops tauschii</i> (Tausch's goatgrass) (<i>Aegilops squarrosa</i>))
HT	BS00001414	1B	89	<i>TraesCS1B02G314800</i>	межгенный или некодирующий регион гена
NKS/PH	BS00003592	5B	212,3	<i>TraesCS5B02G420300</i>	Reticulon-like protein (<i>Triticum aestivum</i>)
YM2	BS00018120	4D	70,2	<i>TraesCS4D02G283900</i>	межгенный или некодирующий регион гена
PH	BS00023225_51	7A	103,6	<i>TraesCS7A02G117700</i>	VOC domain-containing protein (<i>Triticum aestivum</i>)
SL/PH/NKS	BS00083514_51	5B	40,3	<i>TraesCS5B02G337300</i>	Serine/threonine-protein kinase HT1 (<i>Aegilops tauschii</i> (Tausch's goatgrass) (<i>Aegilops squarrosa</i>))
HT/VP	BS00081132_51	7B	40,3	<i>TraesCS7B02G014800</i>	VOC domain-containing protein (<i>Triticum aestivum</i>)
NKS/YM2	D_contig14237_449	2D	76,5	<i>TraesCS2D02G522600</i>	4-hydroxy-7-methoxy-3-oxo-3,4-dihydro-2H-1,4-benzoxazin-2-yl glucosidebeta-D-glucosidase (<i>Aegilops tauschii</i> (Tausch's goatgrass) (<i>Aegilops squarrosa</i>))
PL	IAAV7916	7A	45,5	<i>TraesCS7A02G125600</i>	Glutamyl-tRNA reductase (<i>Triticum aestivum</i>)
SL	wsnp_Ex_c55245_57821568	4A	75,5	<i>TraesCS4A02G050200</i>	Protein RBL (<i>Triticum aestivum</i>)
HT/PL/VP	wsnp_Ex_rep_c69123_68034403	7A	82,9	<i>TraesCS7A02G088600</i>	Coatomer subunit beta' (<i>Triticum aestivum</i>)
TKW/PH	wsnp_JD_c6350_7516597	2B	74,8	<i>TraesCS2B02G202600</i>	межгенный или некодирующий регион гена
NKS/SL	wsnp_Ku_c27286_37236472	7D	119,6	<i>TraesCS7D02G162800</i>	Pentatricopeptide repeat-containing protein At3g18110, chloroplastic (<i>Triticum aestivum</i>)

ПРИЛОЖЕНИЕ В

Таблица В – Генетический паспорт 95 образцов мягкой пшеницы по полиморфным KASP-маркерам, ассоциированным с признаками адаптивности и урожайности пшеницы

Образцы мягкой пшеницы	KASP- маркеры											
	<i>ipbb_ta_169</i>	<i>ipbb_ta_171</i>	<i>ipbb_ta_178</i>	<i>ipbb_ta_179</i>	<i>ipbb_ta_180</i>	<i>ipbb_ta_183</i>	<i>ipbb_ta_184</i>	<i>ipbb_ta_185</i>	<i>ipbb_ta_190</i>	<i>ipbb_ta_197</i>	<i>ipbb_ta_198</i>	<i>ipbb_ta_199</i>
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
WKZ_01	G:G	G:G	C:C	A:A	G:G	G:G	C:C	C:T	A:A	C:C	T:T	T:T
WKZ_02	G:G	G:G	C:C	A:A	T:T	G:G	C:C	C:T	G:G	C:C	T:T	C:C
WKZ_03	G:G	G:G	C:C	A:A	G:G	G:G	C:C	C:T	A:A	C:C	T:T	C:T
WKZ_04	G:G	T:T	C:C	A:A	T:T	G:G	C:C	C:T	G:G	T:T	C:T	C:C
WKZ_05	G:G	G:G	C:C	A:A	G:G	G:G	C:C	C:T	A:A	C:C	T:T	T:T
WKZ_06	G:G	G:G	C:C	A:A	G:G	G:G	C:C	C:T	A:A	C:C	T:T	T:T
WKZ_07	G:G	G:G	C:C	A:A	T:T	A:A	C:C	C:C	A:A	C:C	T:T	T:T
WKZ_08	G:G	T:T	C:C	A:A	G:G	A:A	C:C	C:T	A:A	C:C	T:T	T:T
WKZ_09	G:G	G:G	C:C	A:A	T:T	G:G	C:C	C:C	G:G	C:C	T:T	T:T
WKZ_10	G:G	G:G	C:C	G:G	T:T	G:G	T:T	C:C	A:A	C:C	C:C	T:T
WKZ_11	G:G	G:T	C:C	G:G	G:G	G:G	T:T	C:T	A:A	T:T	T:T	C:T
WKZ_12	G:G	G:T	C:C	A:G	T:T	G:G	C:C	C:C	G:G	C:C	T:T	C:C
WKZ_13	G:G	G:G	C:C	G:G	G:T	G:G	T:T	C:C	A:A	C:C	C:C	T:T
WKZ_14	G:G	G:G	C:C	A:A	T:T	G:G	C:C	C:T	A:A	T:T	T:T	T:T
WKZ_15	G:G	G:G	C:C	A:A	T:T	G:G	C:C	C:C	G:G	C:C	T:T	T:T
WKZ_16	G:G	G:G	C:C	A:A	G:G	G:G	T:T	C:T	A:A	C:C	T:T	T:T
WKZ_17	G:G	T:T	C:C	A:A	G:G	G:G	C:C	C:T	A:A	C:C	T:T	T:T
WKZ_18	G:G	T:T	C:C	A:A	G:G	G:G	C:C	C:T	A:A	C:C	T:T	C:C
WKZ_19	G:G	G:G	T:T	G:G	T:T	G:G	C:C	C:T	A:A	C:C	T:T	C:T
WKZ_20	G:G	G:T	C:C	A:A	G:G	G:G	C:C	C:T	G:G	T:T	C:T	C:T
WKZ_21	G:G	T:T	C:C	A:A	T:T	G:G	C:C	C:T	G:G	T:T	T:T	T:T
WKZ_22	G:G	T:T	C:C	A:A	T:T	G:G	C:C	C:C	G:G	C:C	C:C	C:C
WKZ_23	G:G	G:G	C:C	A:A	G:G	G:G	C:C	C:T	A:A	C:C	T:T	T:T
WKZ_24	G:G	G:G	C:C	A:A	G:G	G:G	C:C	C:C	A:A	C:C	T:T	T:T
WKZ_25	G:G	T:T	C:C	A:A	G:G	G:G	C:C	C:T	A:A	C:T	T:T	T:T
WKZ_26	G:G	G:G	C:C	A:A	G:G	G:G	C:C	T:T	A:A	C:C	T:T	T:T
WKZ_27	G:G	T:T	C:C	A:A	T:T	G:G	C:C	T:T	G:G	T:T	T:T	C:C
WKZ_28	G:G	G:T	C:C	A:A	G:G	G:G	T:T	C:T	A:G	C:C	C:T	C:C
WKZ_29	G:G	G:T	C:C	A:A	T:T	G:G	C:T	C:T	A:A	C:T	T:T	T:T
WKZ_30	G:G	G:T	C:C	A:A	G:G	G:G	C:T	C:C	A:A	C:T	C:T	C:C
WKZ_31	G:G	G:T	C:C	A:A	T:T	G:G	C:C	C:T	G:G	C:T	C:T	T:T
WKZ_32	G:G	G:T	C:C	A:G	G:G	G:G	C:C	C:T	A:G	C:T	C:T	C:T
WKZ_33	G:G	G:T	C:C	A:G	G:G	G:G	C:C	C:T	A:G	C:T	C:T	T:T

продолжение таблицы В

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
WKZ_34	G:G	T:T	C:C	A:A	G:G	G:G	C:C	C:T	A:A	C:T	C:T	C:T
WKZ_35	G:G	G:T	C:C	G:G	G:G	G:G	C:C	C:C	A:G	T:T	C:T	T:T
WKZ_36	G:G	T:T	C:C	G:G	G:T	G:G	C:C	C:T	G:G	C:C	C:C	C:C
WKZ_37	G:G	G:G	C:C	A:A	G:G	G:G	T:T	C:T	G:G	C:C	T:T	C:C
WKZ_38	G:G	T:T	C:C	A:A	T:T	G:G	C:C	C:T	A:G	C:C	T:T	T:T
WKZ_39	G:G	T:T	T:T	A:A	G:G	G:G	C:C	C:T	G:G	C:C	T:T	T:T
WKZ_40	G:G	T:T	C:C	A:A	G:G	G:G	C:C	C:T	A:G	T:T	T:T	T:T
WKZ_41	G:G	T:T	C:C	A:G	T:T	G:G	C:C	C:C	A:G	C:C	C:C	C:C
WKZ_42	G:G	G:G	C:C	A:A	G:T	G:G	T:T	C:C	A:G	T:T	T:T	C:C
WKZ_43	G:G	T:T	C:C	G:G	G:G	G:G	T:T	C:T	A:G	C:C	T:T	C:C
WKZ_44	G:G	T:T	C:T	A:A	G:G	G:G	C:C	C:C	A:A	T:T	T:T	T:T
WKZ_45	G:G	G:G	C:T	A:A	G:G	G:G	C:C	C:T	G:G	T:T	T:T	C:C
WKZ_46	G:G	T:T	C:T	A:A	G:G	G:G	C:C	C:T	A:A	C:C	C:T	T:T
WKZ_47	G:G	T:T	C:T	A:A	G:G	G:G	C:C	C:C	A:A	T:T	T:T	T:T
WKZ_48	G:G	T:T	C:T	A:A	G:G	G:G	C:C	C:C	A:A	T:T	T:T	T:T
WKZ_49	G:G	T:T	C:C	G:G	G:G	G:G	T:T	C:T	A:A	C:C	T:T	C:C
WKZ_50	G:G	T:T	C:C	G:G	T:T	G:G	T:T	C:C	G:G	C:T	T:T	T:T
WKZ_51	G:G	T:T	C:T	G:G	G:G	G:G	C:C	C:T	A:A	C:C	T:T	T:T
WKZ_52	G:G	T:T	C:T	A:A	G:G	G:G	C:C	C:C	A:A	T:T	T:T	T:T
WKZ_53	G:G	T:T	C:C	A:A	T:T	G:G	C:C	C:C	G:G	C:C	T:T	T:T
WKZ_54	G:G	T:T	C:C	A:A	T:T	G:G	C:C	C:T	G:G	T:T	T:T	T:T
WKZ_55	G:G	T:T	C:C	A:A	T:T	G:G	C:C	C:T	G:G	T:T	T:T	T:T
WKZ_56	G:G	G:G	C:T	A:A	G:G	G:G	C:C	C:C	A:A	C:C	T:T	T:T
WKZ_57	G:G	T:T	C:C	A:A	G:G	G:G	T:T	C:T	A:A	C:C	T:T	C:C
WKZ_58	G:G	T:T	C:T	A:A	G:G	G:G	C:C	C:T	A:A	C:T	T:T	T:T
WKZ_59	G:G	G:G	C:T	A:A	G:G	G:G	C:C	C:T	A:A	C:C	T:T	T:T
WKZ_60	G:G	G:G	C:T	A:A	G:G	G:G	C:C	C:T	A:A	C:C	T:T	T:T
WKZ_61	G:G	T:T	C:T	A:A	G:G	G:G	C:C	C:T	A:A	C:C	T:T	T:T
WKZ_62	G:G	T:T	C:T	A:A	G:G	G:G	C:C	C:T	A:A	C:C	T:T	T:T
WKZ_63	G:G	G:G	C:T	A:A	G:G	G:G	C:C	C:C	A:A	C:C	T:T	T:T
WKZ_64	G:G	T:T	C:C	A:A	G:G	G:G	C:C	C:C	A:A	T:T	T:T	T:T
WKZ_65	G:G	G:G	C:C	A:A	G:G	G:G	C:C	C:T	A:A	T:T	T:T	T:T
WKZ_66	G:G	T:T	C:C	A:A	G:G	G:G	C:C	C:C	A:A	C:T	T:T	T:T
WKZ_67	G:G	G:G	C:T	A:A	T:T	G:G	C:C	C:C	G:G	T:T	T:T	T:T
WKZ_68	G:G	G:G	C:T	A:A	G:G	G:G	C:C	C:T	A:A	C:C	T:T	T:T
WKZ_69	G:G	T:T	C:T	A:A	G:G	G:G	C:C	C:C	A:A	C:C	T:T	T:T
WKZ_70	G:G	G:G	C:T	A:A	T:T	G:G	C:C	C:C	G:G	T:T	T:T	T:T
WKZ_71	G:G	G:G	C:T	A:A	T:T	G:G	C:C	C:T	G:G	T:T	T:T	T:T
WKZ_72	G:G	T:T	C:C	A:A	T:T	G:G	C:C	C:T	G:G	T:T	T:T	T:T
WKZ_73	G:G	T:T	C:C	A:A	G:G	G:G	C:C	C:C	G:G	T:T	T:T	T:T

продолжение таблицы В

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
WKZ_74	G:G	T:T	C:T	A:A	G:G	G:G	C:C	C:T	A:A	C:C	T:T	T:T
WKZ_75	A:A	T:T	C:C	A:A	G:G	G:G	C:C	C:T	G:G	C:C	T:T	T:T
WKZ_76	A:A	T:T	C:C	A:A	G:G	G:G	C:C	C:T	G:G	T:T	T:T	T:T
WKZ_77	G:G	T:T	C:T	A:A	T:T	G:G	C:C	C:C	A:A	T:T	T:T	T:T
WKZ_78	G:G	T:T	C:C	A:A	T:T	G:G	C:C	C:C	G:G	C:C	C:T	C:C
WKZ_79	G:G	T:T	C:C	A:A	G:G	G:G	T:T	C:T	A:A	C:C	T:T	T:T
WKZ_80	G:G	T:T	C:T	A:A	G:G	G:G	C:C	C:T	A:A	C:C	T:T	C:T
WKZ_81	G:G	T:T	C:T	G:G	T:T	G:G	T:T	C:T	A:A	C:C	T:T	T:T
WKZ_82	G:G	G:G	C:C	A:A	G:G	G:G	T:T	C:T	A:A	C:C	T:T	T:T
WKZ_83	G:G	T:T	C:T	A:A	T:T	G:G	C:C	C:C	A:A	T:T	T:T	T:T
WKZ_84	G:G	T:T	C:C	A:A	T:T	G:G	C:C	C:T	G:G	T:T	T:T	T:T
WKZ_86	G:G	G:G	C:T	A:G	G:G	G:G	T:T	C:T	G:G	T:T	C:T	C:C
WKZ_87	G:G	T:T	C:C	G:G	G:G	G:G	T:T	C:T	A:A	C:C	T:T	T:T
WKZ_88	G:G	T:T	C:T	G:G	G:G	G:G	C:C	C:C	A:A	T:T	T:T	T:T
WKZ_89	G:G	T:T	C:T	A:G	G:G	G:G	C:C	C:C	G:G	T:T	T:T	C:C
WKZ_90	G:G	T:T	C:T	G:G	T:T	G:G	C:C	C:C	G:G	C:T	C:T	T:T
WKZ_91	G:G	T:T	C:T	A:A	G:G	G:G	C:C	C:T	A:A	C:C	T:T	T:T
WKZ_92	G:G	T:T	C:C	G:G	G:G	A:A	C:C	C:C	G:G	T:T	T:T	T:T
WKZ_93	G:G	G:T	C:T	A:G	T:T	A:G	C:C	C:T	A:A	C:C	C:T	T:T
WKZ_94	G:G	G:G	C:C	A:A	T:T	G:G	C:C	C:T	A:A	C:C	T:T	C:C
WKZ_95	G:G	T:T	C:T	A:A	G:G	G:G	C:C	C:C	G:G	T:T	T:T	C:C
WKZ_96	G:G	T:T	C:C	A:A	G:G	G:G	C:C	C:T	A:A	C:C	T:T	T:T

ПРИЛОЖЕНИЕ Г

Қазақстан Республикасы Ауыл шаруашылығы Министрлігі
«С.СЕЙФУЛЛИН АТЫНДАҒЫ ҚАЗАҚ АГРОТЕХНИКАЛЫҚ УНИВЕРСИТЕТІ»
КОМЕРЦИЯЛЫҚ ЕМЕС АКЦИОНЕРЛІК ҚОҒАМЫ
«А.И. БАРАЕВ АТЫНДАҒЫ АСТЫҚ ШАРУАШЫЛЫҒЫ ҒЫЛЫМИ-ӨНДІРІСТІК ОРТАЛЫҒЫ»
жауапкершілігі шектеулі серіктестігі



Министерство сельского хозяйства
Республики Казахстан
НЕКОМЕРЧЕСКОЕ АКЦИОНЕРНОЕ ОБЩЕСТВО
«КАЗАХСКИЙ АГРОТЕХНИЧЕСКИЙ
УНИВЕРСИТЕТ ИМ. С.СЕЙФУЛЛИНА»
Товарищество с ограниченной
ответственностью
« НАУЧНО-ПРОИЗВОДСТВЕННЫЙ
ЦЕНТР ЗЕРНОВОГО ХОЗЯЙСТВА
ИМ. А. И. БАРАЕВА»

021601 Қазақстан Республикасы,
Ақмола облысы, Шортанды ауданы,
Шортанды-1 кенті, тел. 8(716-31) 2-30-29
«Қазақстан халық банкі» АҚ
ЖББКЗ 536010321000040353 USD
ЖБК КZ456010321000038363KZ
БНК HSBKZKX, РНН 031300211800
БСН 071040006472

021601 Республики Казахстан,
Ақмолинская область, Шортандинский р-н,
п/о Шортанды-1, т. 8(716-31) 2-30-29
АО «Народный Банк Казахстана»
ИИК KZ 536010321000040353 USD
ИИК KZ456010321000038363 KZ
БИК HSBKZKX, РНН 031300211800
БИН 071040006472

16.08.2021 № 649
На № _____ от _____

РГП на ПХВ «Институт биологии
и биотехнологии растений» КН МОН РК

АКТ

внедрения селекционного материала

В результате проведения полевых испытаний картирующей популяции яровой мягкой пшеницы Памяти Азиева x Paragon (РАхР), состоящей из 98 рекомбинатно-инбредных линий, полученных из Института биологии и биотехнологии растений (лаборатория молекулярной генетики), в условиях Ақмолинской области в период 2018-2020 годов выделился ряд перспективных для селекции мягкой пшеницы линий по признакам, связанным с компонентами урожайности (количество зерен на колос, масса зерна с колоса, масса зерна растения, масса 1000 зерен и урожайность на 1 м²).

Всего была выделена 31 линия, в том числе РАхР-11, РАхР-17, РАхР-40, РАхР-29, РАхР-45, РАхР-46, РАхР-48, РАхР-49, РАхР-85, РАхР-95, РАхР-97, РАхР-88 и др., превышающие сорта-стандарты (Астана, Ақмола 2 и Целинная юбилейная) по урожайности зерна в засушливых условиях. Данные линии внедрены в селекционный процесс и могут быть использованы в селекционных программах, направленных на повышение продуктивности и устойчивости к абиотическим стрессам мягкой пшеницы в северных регионах страны.

Председатель Правления  Серекпаев Н.А.

Исп: Заведующий отделом
селекции пшеницы,
Бабкенов А.Т.
тел: 8747 445 3134

00000636

ПРИЛОЖЕНИЕ Д

“Қарабалық ауыл шаруашылығы
тәжірибе станциясы”
ЖАУАПҚЕРШІЛІГІ ШЕКТЕУЛІ
СЕРІКТЕСТІГІ

ТОВАРИЩЕСТВО С ОГРАНИЧЕННОЙ
ОТВЕТСТВЕННОСТЬЮ
“Қарабалықская сельскохозяйственная
опытная станция”

110900, Қазақстан Республикасы,
Қостанай облысы, Қарабалық ауданы,
Научный селосы, тел. 2-39-29, факс 2-35-39

110900, Республика Казахстан,
Костанайская область, Карабалыкский район,
село Научное, тел. 2-39-29, факс 2-35-39

№ 341
На № _____

«10» октября 2017 г.

10 октября 2017 г.

АКТ внедрения селекционного материала

В результате проведенных исследований популяций яровой мягкой пшеницы (Paragon x Azieva), полученных из Института Биологии и Биотехнологии растений (ИББР) в условиях ТОО «Қарабалықская СХОС» Костанайской области. По комплексу хозяйственно-ценных признаков из 100 линий популяции выделено 15 линий показавшие достаточно высокую зерновую продуктивность на фоне эпифитотийного развития стеблевой ржавчины пшеницы. Данные образцы включены в селекционный процесс по созданию новых сортов яровой пшеницы для севера Казахстана.

Врио зам. Директора по научной работе
ТОО «Қарабалықская СХОС»



В. Чудинов

ПРИЛОЖЕНИЕ Е

ҚАЗАҚСТАН РЕСПУБЛИКАСЫ **РЕСПУБЛИКА КАЗАХСТАН**

REPUBLIC OF KAZAKHSTAN

ПАТЕНТ
PATENT

№ **7588**

ПАЙДАЛЫ МОДЕЛЬГЕ / НА ПОЛЕЗНУЮ МОДЕЛЬ / FOR UTILITY MODEL



(21) 2022/0677.2

(22) 03.08.2022

(45) 04.08.2023

(54) КАСР маркерлерін пайдалану арқылы жаздық жұмсақ бидайдың (*Triticum aestivum* L.) селекциялық бағалы линияларын анықтау тәсілі
Способ идентификации селекционно-ценных линий яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) с использованием KASP маркеров
Method for identification of highly productive breeding-valuable lines of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) using KASP markers

(73) Қазақстан Республикасы Білім және ғылым министрлігі Ғылым комитетінің «Өсімдіктердің биологиясы және биотехнологиясы институты» шаруашылық жүргізу құқығындағы республикалық мемлекеттік кәсіпорны (KZ)
Республиканское государственное предприятие на праве хозяйственного ведения «Институт биологии и биотехнологии растений» Комитета науки Министерства образования и науки Республики Казахстан (KZ)
«Institute of Plant Biology and Biotechnology» Republican State Enterprise on the Right of Economic Management of Science Committee of the Ministry of Education and Science of the Republic of Kazakhstan (KZ)

(72) Амалова Акерке Ықласқызы (KZ) Абугалиева Сауле Изтелеуовна (KZ) Туруспеков Ерлан Кенесбекович (KZ)	Amalova Akerke Ykylaskyzy (KZ) Abugaliyeva Saule Izteleuovna (KZ) Turuspekov Yerlan Kenesbekovich (KZ)
---	--



ЭЦҚ қол қойылды
Подписано ЭЦП
Signed with EDS

Е. Оспанов
Е. Оспанов
Y. Ospanov

«Ұлттық зияткерлік меншік институты» РМК директоры
Директор РГП «Национальный институт интеллектуальной собственности»
Director of the «National Institute of Intellectual Property» RSE