

ИЗУЧЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ

Научная статья
УДК 575.73:633.11
DOI: 10.30901/2227-8834-2023-1-42-52



Минеральный состав зерна линий мягкой пшеницы с интрогрессиями чужеродного генетического материала

О. А. Орловская, С. И. Вакула, Л. В. Хотылева, А. В. Кильчевский

Институт генетики и цитологии Национальной академии наук Беларуси, Минск, Беларусь

Автор, ответственный за переписку: Ольга Александровна Орловская, O.Orlovskaya@igc.by

Актуальность. Современные сорта мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.), селекция которых велась в основном на увеличение продуктивности, часто имеют невысокую концентрацию минеральных элементов в зерне. Дикие и примитивные пшеницы отличаются большим генетическим разнообразием, в том числе по содержанию минералов в зерне, и могут использоваться для улучшения генофонда возделываемой пшеницы по этому признаку. Цель работы – изучение особенностей минерального состава зерна линий мягкой пшеницы с интрогрессиями генетического материала видов рода *Triticum* L.

Материалы и методы. Исследовали родительские сорта яровой мягкой пшеницы, образцы тетраплоидных и гексаплоидных видов рода *Triticum*, а также 20 интрогрессивных линий, полученных с их участием в 2018 и 2020 г. Уровень накопления макро- (K, P, Ca, Mg) и микроэлементов (Zn, Fe, Cu, Mn) в зерне определяли методом атомно-эмиссионной спектроскопии с индуктивно связанной плазмой; общее содержание белка в зерне пшеницы – в соответствии с ГОСТ 10846-91. Статистическую обработку выполняли в программных пакетах Statistica 10.0 и MS Excel.

Результаты и заключение. Содержание минералов в зерне привлеченных в скрещивания образцов видов рода *Triticum* было выше, чем у сортов *T. aestivum* (в среднем за два года от 1,02 до 2,13 раза в зависимости от элемента). У большинства линий с чужеродным генетическим материалом уровень накопления Zn, Fe, Cu, Mn превосходил исходные сорта мягкой пшеницы, а концентрация N, P, Mg, K была ближе к значениям сорта. Установлена высокая статистическая значимость вклада генотипа, условий года и их взаимодействия в изменчивость содержания макро- и микроэлементов в зерне исследованных генотипов. Выделены линии со стабильно высокими показателями по минеральному составу зерна и продуктивности, которые представляют интерес для селекции пшеницы на качество зерна.

Ключевые слова: *Triticum aestivum*, сородичи пшеницы, интрогрессивные линии мягкой пшеницы, содержание макро- и микроэлементов в зерне

Благодарности: работа выполнена в рамках проекта 2.1.2 Государственной программы научных исследований «Биотехнологии-2» (Институт генетики и цитологии НАН Беларуси).

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Орловская О.А., Вакула С.И., Хотылева Л.В., Кильчевский А.В. Минеральный состав зерна линий мягкой пшеницы с интрогрессиями чужеродного генетического материала. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2023;184(1):42-52. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-1-42-52

STUDYING AND UTILIZATION OF PLANT GENETIC RESOURCES

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-1-42-52

Mineral composition of bread wheat lines with introgressions of alien genetic material

Olga A. Orlovskaya, Svetlana I. Vakula, Lubov V. Khotyleva, Alexander V. Kilchevsky

*Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Belarus***Corresponding author:** Olga A. Orlovskaya, O.Orlovskaya@igc.by

Background. Modern bread wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars developed mainly to increase productivity often contain low concentrations of minerals in their grain. Wild and primitive wheats demonstrate rich genetic diversity, including the content of minerals in the grain, and can be used to improve the wheat gene pool for this trait. The aim of this work was to study the mineral composition in the grain of bread wheat lines with introgressions of the genetic material from *Triticum* L. spp.

Materials and methods. We studied parental spring bread wheat cultivars, accessions of tetraploid and hexaploid *Triticum* spp., and 20 introgressive lines obtained on their basis in 2018 and 2020. Concentrations of macro- (K, P, Ca, and Mg) and micronutrients (Zn, Fe, Cu, and Mn) were measured using atomic emission spectrometry with inductively coupled plasma, and total protein content in wheat grain according to GOST 10846-91. The data were processed using the Statistica 10.0 and MS Excel software packages.

Results and conclusion. The content of minerals in the grain of *Triticum* spp. was higher than in *T. aestivum* cultivars (the two-year average difference was 1.02 to 2.13-fold, depending on the studied mineral). Most of the lines with alien genetic material exceeded their parent bread wheat cultivars in Zn, Fe, Cu and Mn content and came close to them in the levels of N, P, Mg and K. ANOVA established a statistically significant impact of the genotype, environment, and genotype × environment interaction on the variation of the grain macro- and micronutrient content. Lines with a consistently high concentration of grain minerals and high productivity were identified. These lines are of interest for wheat breeding for grain quality.

Keywords: *Triticum aestivum*, wheat relatives, introgressive bread wheat lines, concentrations of micro- and macronutrients in grain

Acknowledgements: the research was performed within the framework of Project 2.1.2 of the State Scientific Research Program "Biotechnology-2" (Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus).

The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Orlovskaya O.A., Vakula S.I., Khotyleva L.V., Kilchevsky A.V. Mineral composition of bread wheat lines with introgressions of alien genetic material. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2023;184(1):42-52. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-1-42-52

Введение

Минеральные элементы играют важную роль в биохимических и физиологических процессах всех живых организмов. У растений многие из них оказывают влияние на рост, развитие, фотосинтез и водный обмен, а в итоге и на продуктивность. Дефицит минералов в организме человека может приводить к ухудшению работы иммунной системы, ослаблению памяти, анемии и другим проблемам со здоровьем. Более 2 млрд людей в мире в той или иной степени испытывают недостаточное поступление с пищей микроэлементов, особенно в районах, где значительную часть рациона питания составляют злаки (Kumar et al., 2019). Одной из наиболее важных сельскохозяйственных культур, которая играет ключевую роль в обеспечении продовольствием населения во всем мире, является мягкая пшеница (*Triticum aestivum* L.). В настоящее время для данного вида отмечено обеднение генофонда по признакам качества зерна, что обусловлено широким распространением однотипных сортов, селекция которых велась в основном на урожайность (Gupta et al., 2021). Культивируемые сорта имеют невысокую концентрацию многих минеральных элементов в зерне, и кроме того, в злаках содержатся вещества, которые препятствуют их усвоению (оксалаты, фитин, волокна). Известно, что дикие и примитивные пшеницы характеризуются улучшенными биохимическими показателями, чем сорта и селекционные линии. Показан повышенный уровень накопления микроэлементов в зерне однозернянки (*T. monococcum* L.), культурной полбы (*T. dicoccum* Schrank ex Schuebl.), дикой полбы (*T. diccoides* (Körn. ex Asch. et Graebn.) Schweinf.), спельты (*T. spelta* L.) по сравнению с сортами *T. aestivum* (Zhao et al., 2009; Chatzav et al., 2010). В работе I. Cakmak с соавторами анализ содержания Zn и Fe в зерне 46 образцов *T. diccoides* и 68 сортов *T. aestivum* различного эколого-географического происхождения выявил, что большинство образцов дикой полбы значительно превосходят сорта мягкой пшеницы как по концентрации Zn и Fe, так и по уровню изменчивости этих показателей (Cakmak et al., 2000). Незначительная вариабельность содержания данных микроэлементов (для Zn в диапазоне 20–39 мг/кг, для Fe – 39–48 мг/кг) у современных сортов яровой мягкой пшеницы отмечена и в работе А. Моргунова с соавторами (Morgounov et al., 2007). Таким образом, сородичи пшеницы являются источниками более высокого содержания макро- и микроэлементов в зерне. С целью обогащения и улучшения генофонда мягкой пшеницы в скрещивания с сортами *T. aestivum* нами были привлечены образцы видов *T. diccoides*, *T. dicoccum*, *T. durum* Desf., *T. spelta*, *T. kiharae* Dorof. et Migusch. Проведенное ранее изучение генетического разнообразия коллекции интрогрессивных линий пшеницы с помощью методов С-бэндинга и SSR-анализа показало, что в геноме этих линий чужеродный генетический материал представлен как в виде небольших участков, так и в виде целых хромосом (Leonova et al., 2013; Orlovskaya et al., 2020). Цель данного исследования – изучение особенностей минерального состава зерна линий мягкой пшеницы с интрогрессиями генетического материала видов рода *Triticum* L.

Материалы и методы

В исследование включены четыре сорта яровой мягкой пшеницы ‘Рассвет’, ‘Саратовская 29’, ‘Фестивальная’, ‘Pitic S62’, образцы тетраплоидных *T. diccoides*, *T. dicoc-*

cum (2n = 28) и гексаплоидных *T. spelta*, *T. kiharae* (2n = 42) видов рода *Triticum*, а также полученные нами 20 интрогрессивных линий. Из них семь создано с участием *T. diccoides* – Л29 (Рассвет × *T. diccoides* к-5199); Л8 (Саратовская 29 × *T. diccoides*); Л11-1, Л13-3, Л15-7-1, Л15-7-2, Л16-5 (*T. diccoides* × Фестивальная); шесть – с участием *T. kiharae*: Л19, Л20-1, Л25-2 (*T. kiharae* × Саратовская 29), Л28, Л34-1, Л34-2 (*T. kiharae* × Фестивальная); пять – *T. dicocum*: Л1-3, Л2-7 (*T. dicocum* к-45926 × Фестивальная); Л206-2, Л208-3, Л213-1 (Pitic S62 × *T. dicocum* к-45926) и две – *T. spelta*: Л7 (*T. spelta* к-1731 × Саратовская 29), Л1-8 (*T. spelta* к-1731 × Рассвет). Образцы видов пшеницы получены из коллекции ВИР, однако в тех случаях, когда информация о родословных линий не сохранилась, номера по каталогу ВИР не указаны. Растения выращивали на экспериментальном поле Института генетики и цитологии НАН Беларуси в 2018 и 2020 г. (г. Минск, РБ) на дерново-подзолистой супесчаной почве. Минеральные удобрения вносили в следующих дозах: азотные – 80 кг/га д. в., фосфорные – 70 кг/га д. в., калийные – 90 кг/га д. в.

Уровень накопления макро- (N, K, P, Ca, Mg) и микроэлементов (Zn, Fe, Cu, Mn) в зерне определяли в Центре аналитических и спектральных измерений Государственного научного учреждения «Институт физики им. Б.И. Степанова НАН Беларуси». Концентрацию азота оценивали на CHNOS-анализаторе VARIO EL фирмы ELEMENTAR, содержание остальных элементов – на атомно-эмиссионном спектрометре IRIS Intrepid II XDL DUO. Для каждого образца анализ проводили в двукратной биологической повторности, измерения повторяли 10 раз для каждой пробы. Общее содержание белка в зерне пшеницы определяли в соответствии с ГОСТ 10846-91 (ГОСТ 10846-91..., 1993) в Центральной республиканской лаборатории ГУ «Государственная инспекция по испытанию и охране сортов растений» (г. Минск, РБ).

Результаты эксперимента обобщены с использованием методов описательной статистики, дисперсионного анализа, метода главных компонент (principal component analysis, PCA). Статистические процедуры реализованы в программных пакетах Statistica 10.0 и MS Excel. Долю влияния генетических и средовых факторов в общей изменчивости анализируемых признаков рассчитывали на основании результатов двухфакторного дисперсионного анализа по формуле, предложенной П. Ф. Рокицким (Rokitsky, 1973). Оценку различий в накоплении минеральных элементов в зерне между группами (сорта, образцы видов *Triticum*, интрогрессивные линии) проводили с помощью дисперсионного анализа и критерия Тьюки.

Результаты

Проведен анализ содержания макро- и микроэлементов в зерне родительских сортов мягкой пшеницы и видов рода *Triticum*, а также интрогрессивных линий, полученных с их участием (урожай 2018 и 2020 г.). Для оценки значимости и величины вклада генетического фактора и условий года выращивания в формирование минерального состава зерна был проведен двухфакторный дисперсионный анализ. Установлено достоверное влияние генотипа, условий года выращивания и их взаимодействия на формирование минерального состава зерна пшеницы ($P < 0,05$). Исключение составил только признак «содержание азота», для которого не выявлено статистически значимого генотип-средового взаимодействия. По данным дисперсионного анализа генетические

факторы вносят наибольший вклад в изменчивость накопления P, K, Mg и Fe, а условия года выращивания – N, Ca и Mn (рис. 1).

Концентрация Zn у образцов сородичей пшеницы находилась в пределах 30,27–36,70 мг/кг, Fe – 45,05–76,31 мг/кг, что значимо выше, чем у изученных сортов

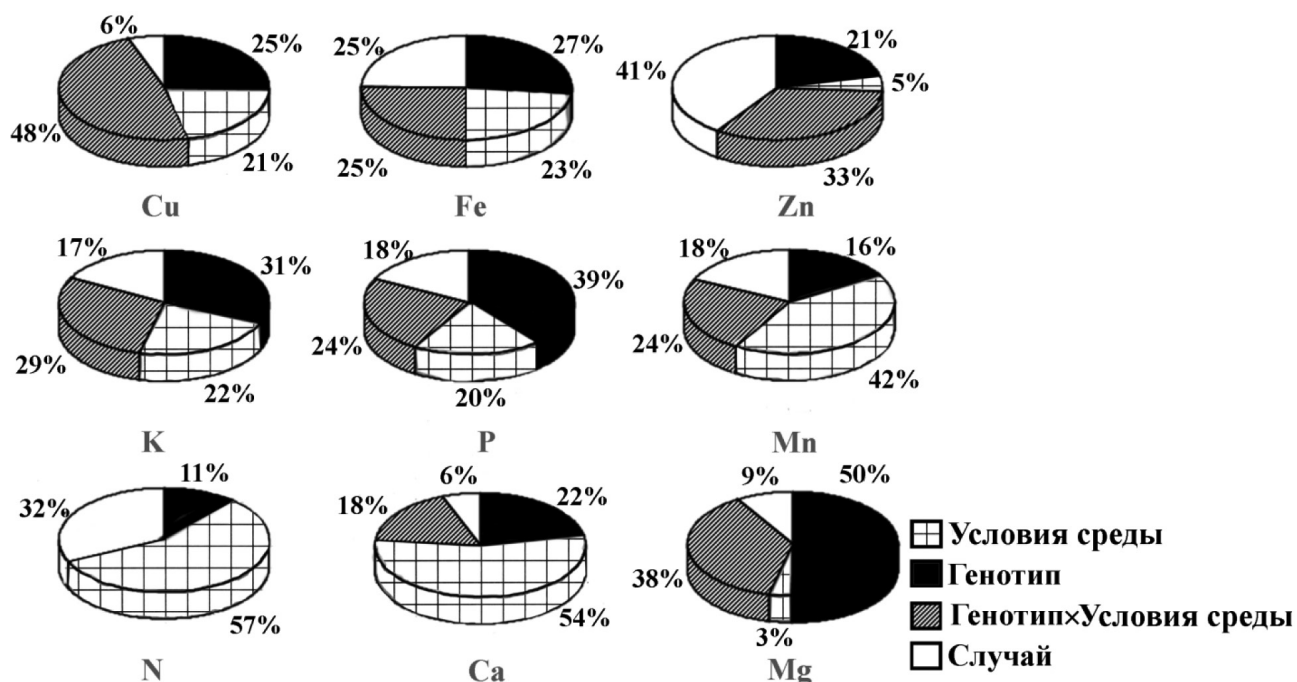


Рис. 1. Вклад факторов в изменчивость содержания минеральных элементов в зерне интрогрессивных линий пшеницы и их родительских форм

Fig. 1. Factors contributing to mineral content variation in the grain of wheat introgression lines and their parental forms

Генотип-средовые взаимодействия преобладают в вариации уровня Cu, Zn и минимальны для Ca. Остатки необъясненной дисперсии велики (> 30%) для содержания Zn и N; вероятно, повторение эксперимента в новых экологических условиях поможет отнести долю случайной вариации к одному из значимых факторов.

Оценку различий в уровне накопления минеральных элементов в зерне (среднее значение за два года) между группами (сорта, образцы видов *Triticum*, интрогрессивные линии) проводили на основании дисперсионного анализа и теста множественных сравнений Тьюки. Согласно критерию Тьюки сородичи пшеницы достоверно превосходили сорта мягкой пшеницы по накоплению всех изученных элементов, за исключением Ca и Mn (таблица). В нашем исследовании содержание азота у родственных видов пшеницы варьировало от 2,84 до 3,91%, а у сортов – от 2,14 до 2,88%. Уровень накопления P и Mg у видов рода *Triticum* в среднем составил 6341,78 и 1712,81 мг/кг соответственно, что в 1,28 раза выше, чем у исследованных сортов (рис. 2). Самое высокое содержание N, P, Mg, K обнаружено у образца № 1 *T. dicoccoides* (номер по каталогу ВИР неизвестен). Значительный уровень калия также отмечен для *T. spelta* к-1731 (6078,44 мг/кг), а магния – для *T. kiharae* (1842,91 мг/кг). По накоплению Ca выявлено статистически недостоверное превышение сородичей пшеницы (в среднем 362,52 мг/кг) над сортами (в среднем 354,12). Больше всего данного элемента содержится в зерне образца культурной полбы (*T. dicoccut* к-45926). Сорта в 2,3 раза уступают родственным видам в содержании меди в зерне и характеризуются очень узким диапазоном изменчивости этого признака.

(см. рис. 2). Не показано достоверных различий по уровню накопления Mn между сортами мягкой пшеницы (в среднем 23,99 мг/кг) и видами рода *Triticum* (в среднем 24,84 мг/кг).

Повышенный уровень накопления минералов в зерне у родственных видов мягкой пшеницы по сравнению с сортами установлен в оба года исследования, за исключением Ca и Mn в 2020 г. (см. рис. 2).

В среднем за два года значения содержания всех изученных микроэлементов в зерне интрогрессивных линий значимо превышали исходные сорта пшеницы, но уступали сородичам пшеницы (см. таблицу). Можно отметить, что такая тенденция наблюдалась для Zn и Cu в оба года исследования, однако в 2020 г. накопление Fe и Mn у линий было на уровне сортов (см. рис. 2). Подавляющее большинство интрогрессивных линий превосходили родительские сорта по уровню накопления микроэлементов. Например, из 20 линий концентрация цинка ниже исходного сорта была только у Л20-1 (*T. kiharae* × Саратовская 29), а меди – только у Л29 (Рассвет × *T. dicoccoides* к-5199). По содержанию марганца и железа уровни родительского сорта не достигали три и шесть линий соответственно.

Концентрация N, P, Mg, K у интрогрессивных линий была ближе к значениям сорта и значимо уступала показателям сородичей пшеницы в оба года исследования (см. таблицу, рис. 2). Для содержания Ca в зерне уровень внутригрупповой вариации превышал межгрупповую вариацию и достоверных различий между сортами, видами рода *Triticum* и интрогрессивными линиями по данному признаку не найдено (см. таблицу). Анализ внутригрупповой дисперсии и диаграммы размаха показывают,

Таблица. Значимость различий (критерий Тьюки) в накоплении минеральных элементов в зерне между группами (сорта, образцы видов *Triticum*, интрогрессивные линии)**Table. Difference testing (Tukey's test) of mineral concentrations in grain among the wheat groups (cultivars, accessions of *Triticum* spp., and introgression lines)**

Признак	Группы	t (критерий Тьюки)
N	Сорта <i>T. aestivum</i> – <i>Triticum</i> sp.	–3,43**
	ИЛ – сорта <i>T. aestivum</i>	1,23
	ИЛ – <i>Triticum</i> sp.	–3,34**
P	Сорта <i>T. aestivum</i> – <i>Triticum</i> sp.	–6,90***
	ИЛ – сорта <i>T. aestivum</i>	0,22
	ИЛ – <i>Triticum</i> sp.	–9,01***
Ca	Сорта <i>T. aestivum</i> – <i>Triticum</i> sp.	–0,30
	ИЛ – сорта <i>T. aestivum</i>	–0,56
	ИЛ – <i>Triticum</i> sp.	–1,01
Mg	Сорта <i>T. aestivum</i> – <i>Triticum</i> sp.	–6,47***
	ИЛ – сорта <i>T. aestivum</i>	1,70
	ИЛ – <i>Triticum</i> sp.	–6,82***
K	Сорта <i>T. aestivum</i> – <i>Triticum</i> sp.	–3,35**
	ИЛ – сорта <i>T. aestivum</i>	0,75
	ИЛ – <i>Triticum</i> sp.	–3,68***
Zn	Сорта <i>T. aestivum</i> – <i>Triticum</i> sp.	–4,04***
	ИЛ – сорта <i>T. aestivum</i>	4,36***
	ИЛ – <i>Triticum</i> sp.	–0,63
Fe	Сорта <i>T. aestivum</i> – <i>Triticum</i> sp.	–4,54***
	ИЛ – сорта <i>T. aestivum</i>	2,73*
	ИЛ – <i>Triticum</i> sp.	–3,11**
Mn	Сорта <i>T. aestivum</i> – <i>Triticum</i> sp.	–1,12
	ИЛ – сорта <i>T. aestivum</i>	2,45*
	ИЛ – <i>Triticum</i> sp.	1,21
Cu	Сорта <i>T. aestivum</i> – <i>Triticum</i> sp.	–3,95***
	ИЛ – сорта <i>T. aestivum</i>	2,91*
	ИЛ – <i>Triticum</i> sp.	–2,12

Примечание: ИЛ – интрогрессивные линии; * – достоверно при $P < 0,05$; ** – достоверно при $P < 0,01$; *** – достоверно при $P < 0,001$

Note: ИЛ – introgressive lines; * – statistically significant at $P < 0.05$; ** – statistically significant at $P < 0.01$; *** – statistically significant at $P < 0.001$

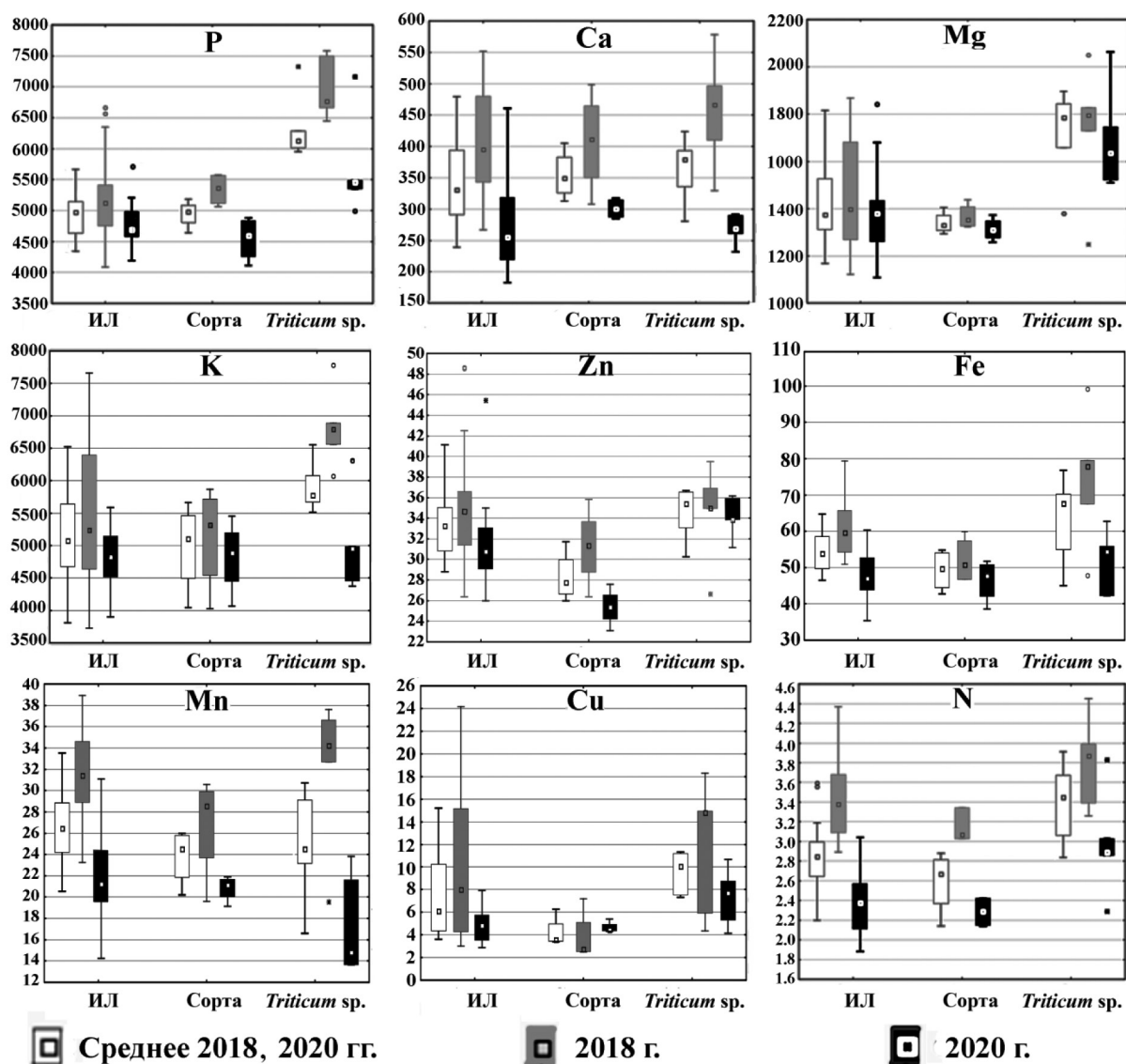


Рис. 2. Диаграммы размаха содержания макро- и микроэлементов в зерне трех групп генотипов пшеницы (сорта, образцы видов *Triticum* sp., интрогрессивные линии) в среднем за два года, в 2018 г. и 2020 г.:

ИЛ – интрогрессивные линии; ● – медиана; □ – 25–75%; I – размах; ○ – выбросы; ✱ – экстремумы

Fig. 2. Boxplot of macro- and micronutrient variation in the three groups of wheat genotypes (cultivars, accessions of *Triticum* spp., and introgression lines) averaged for two years (2018 and 2020):

ИЛ – introgression lines; ● – median; □ – 25–75%; I – range; ○ – outliers; ✱ – extremes

что среди интрогрессивных линий присутствуют генотипы, достигающие уровня лучшего родителя по отдельным признакам. Например, в среднем за два года по накоплению Mn превышали обоих родителей линии 11-1, 13-3, 16-5, 25-2; по Ca – 11-1 и 20-1; по Cu – 20-1 и 25-2. Следует отметить особенно высокое содержание калия у 208-3 и 206-2 (Pitic S62 × *T. dicoccum* к-45926) – 6522,8 и 6636,32 мг/кг соответственно, по уровню которого они превышали как родительские формы, так и остальные интрогрессивные линии. Линии 11-1 и 16-5 (*T. dicoccoides* × Фестивальная) по концентрации цинка (41,15 и 40,39 мг/кг соответственно) превосходили обоих родителей, что может указывать на наличие у исходных форм разных генов, детерминирующих накопление цинка в зерне. По данным Z. Peleg с соавторами (Peleg et al., 2009), с содержанием цинка в зерне гибридов от скрещивания твердой пшеницы сорта 'Langdon' и образца дикой полбы G18-16 ассоциировано шесть QTL, причем пять из

них – аллели дикой полбы на хромосомах 2A, 5A, 6B, 7A, 7B и один – аллель сорта на хромосоме 2A.

Для поиска общих закономерностей между минеральным составом, содержанием белка и массой 1000 зерен мы использовали анализ главных компонент, основанный на корреляционной матрице 29 генотипов пшеницы. Для удобства оценки данных за два года об изученных признаках интрогрессивных линий пшеницы и их родительских форм график счетов трех первых компонент PCA представлен в виде Wafer-диаграммы, совмещенной с проекцией переменных на факторные оси (рис. 3). На основании собственных значений (Eigen value, EV > 1) были выделены три главные компоненты, объясняющие большую часть общей дисперсии (70,8%). Первая компонента (EV = 5,00; 45,2% изменчивости) разделяет генотипы пшеницы по содержанию белка, N, P, Mg, Zn, Fe и Cu в зерне, вторая (EV = 1,5; 13,2% изменчивости) – по массе 1000 зерен, уровню Mn и в меньшей степе-

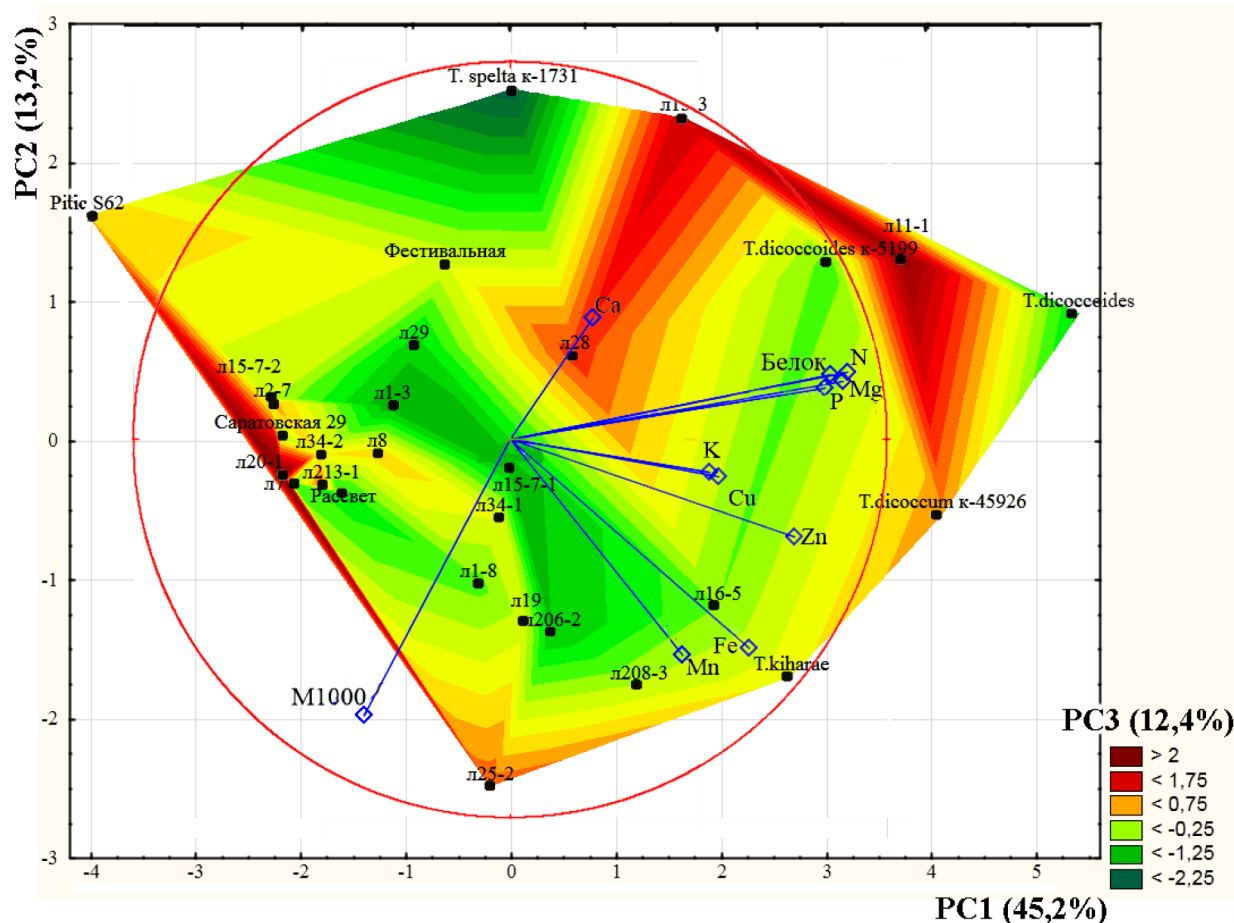


Рис. 3. Wafer-диаграмма счетов наблюдений 29 генотипов пшеницы в плоскости трех первых главных компонент

Fig. 3. Wafer diagram of principal component scores for 29 wheat genotypes (PC1, PC2 and PC3 plane)

ни, чем первый фактор – Fe, третья (EV = 1,4; 12,4% изменчивости) – по градиенту К – Са. Именно эти факторы наиболее сильно отражают вариацию состава зерна родительских форм и интрогрессивных линий пшеницы.

На графике счетов не наблюдается четкого разделения наблюдений на дискретные группы (см. рис. 3). Крайне обедненным минеральным составом и низким содержанием белка в зерне характеризуется сорт 'Pitic S62'. Исследование графика и таблиц исходных данных позволяет сделать вывод, что исходные сорта *T. aestivum* – 'Рассвет', 'Фестивальная' и 'Саратовская 29' – относятся к высокопродуктивным, но относительно бедным по содержанию нутриентов генотипам. Близкими к родительским сортам по составу зерна и продуктивности являются все линии (2-7, 1-3) комбинации *T. dicoccum* к-45926 × Фестивальная; три линии (7, 8, 20-1), полученные на основе сорта 'Саратовская 29'; а также линия 15-7-2 (*T. dicoccoides* × Фестивальная).

Положительные значения координат первой главной компоненты, определяющей высокое накопление белка, N, P, Mg, Zn, Fe и Cu, получены для всех пяти родственных видов пшеницы и восьми интрогрессивных линий четырех комбинаций скрещивания: 11-1, 13-3, 16-5, 15-7-1 (*T. dicoccoides* × Фестивальная), 206-2 и 208-3 (Pitic S62 × *T. dicoccum* к-45926), Л19 (*T. kiharae* × Саратовская 29), Л28 (*T. kiharae* × Фестивальная). При этом образец *T. kiharae* и линии 206-2, 208-3, 16-5, 15-7-1, 19 имеют отрицательные счета второй главной компоненты, ассоциированной с высокими показателями по массе зерна

и уровню Mn. Самая низкая координата второй главной компоненты соответствует интрогрессивной линии 25-2 (*T. kiharae* × Саратовская 29). Это крупносеменной гибрид с максимальным содержанием Mn в зерне среди всех образцов коллекции (см. рис. 3). Третья главная компонента прямо коррелирует с уровнем К в зерне и обратно зависима от накопления Са. В среднем за два года высокое содержание К (6078,44 мг/кг) при низком уровне Са (280,63 мг/кг) характерно для образца *T. spelta* к-1731. Обратное соотношение данных элементов – для линии 20-1 (*T. kiharae* × Саратовская 29). Ценным источником калия на фоне высокого содержания других элементов были образцы *T. dicoccoides* к-5199, № 1 *T. dicoccoides*, *T. spelta* к-1731 и линии 208-3, 206-2, 16-5, 15-7-1 (см. рис. 3).

Для линий с генетическим материалом *T. dicoccoides* выявлено максимально высокое накопление N, P, Ca, Mg и Zn (в среднем 3,12%; 5135,15 мг/кг; 352,66 мг/кг; 1476,04 мг/кг; 34,88 мг/кг соответственно) среди всех изученных интрогрессивных линий. По комплексу признаков выделялись линии 11-1 и 16-5 комбинации (*T. dicoccoides* × Фестивальная), которые превосходили исходный сорт по всем изученным макро- и микроэлементам, за исключением Fe и Са соответственно. Кроме того, линия 11-1 имела максимальное содержание Ca, Mg, Zn и Mn среди линий с чужеродным генетическим материалом.

Максимальный уровень К и Fe среди интрогрессивных линий характерен для генотипов на основе *T. dicoccum* к-45926 (в среднем 5646,28 и 55,21 мг/кг соответ-

ственно). Следует отметить особенно высокое накопление данных элементов у линий 208-3 и 206-2 (Pitic S62 × *T. dicoccum* к-45926). Все линии этой комбинации превышали исходный сорт по содержанию изученных элементов, за исключением Ca (линии 208-3 и 206-2) и Mg (линия 213-1).

Содержание N, P, K, Mg, Zn, Fe, Mn, Cu у *T. kiharae* было выше, чем у сортов, при этом у линий (*T. kiharae* × *T. aestivum*) накопление N, P, K, Mg, Fe было ближе к значениям сорта, а Zn, Mn, Cu – к *T. kiharae*. Линии 19 и 25-2 (*T. kiharae* × Фестивальная) по содержанию микроэлементов значительно превосходили родительский сорт.

Обсуждение

Азот – один из самых важных элементов питания растений, который входит в состав аминокислот и белков, а также является компонентом хлорофилла и различных коферментов. Калий и фосфор принимают участие в дыхании, фотосинтезе, образовании сложных органических соединений (в частности в синтезе белка). Магний – важный компонент в молекуле хлорофилла, поэтому его роль в процессе фотосинтеза особенно велика. Кальций относительно неподвижен, трудно перераспределяется в растительных тканях и является структурной составляющей клеточной стенки и мембран (Marschner, 2012). Недостаточное количество данных нутриентов приводит к ослаблению фотосинтетической активности, нарушению нормального роста и деления клеток, падению интенсивности синтеза протеина, что может привести к значительному снижению урожая пшеницы. Анализ сортов и сородичей пшеницы показал повышенный уровень содержания макроэлементов у видов рода *Triticum*. В работах зарубежных ученых также отмечается превышение концентрации минералов в зерне родственных видов и ландрас над культивируемыми селекционными сортами пшеницы. Установлено значительно более высокое накопление основных макро- и микроэлементов в зерне образцов дикой полбы по сравнению с сортами *T. aestivum* (Chatzav et al., 2010). В отдельных исследованиях приводятся данные о перспективности использования видов *Aegilops* в качестве источников высокого содержания минералов в зерне (Kumar et al., 2019; Tiwari et al., 2010).

Недостаток микроэлементов сказывается на многих метаболических процессах растений, включая первичный и вторичный обмен веществ, клеточный иммунитет, регуляцию активности генов, работу рецепторов гормонов и сигнальных молекул. Чрезвычайно важная роль в клеточном метаболизме выявлена для цинка. Этот микроэлемент входит в состав или является активатором более 300 ферментов, относящихся ко всем шести классам: оксидоредуктазам, трансферазам, гидролазам, лиазам, изомеразам, лигазам (Hänsch, Mendel, 2009). Учитывая столь многоплановую роль цинка, неудивительно, что его дефицит оказывает сильное негативное воздействие на растения: у них замедляется рост, снижается накопление биомассы, а у злаков резко уменьшается (иногда до 80%) семенная продуктивность. Среди всех изученных нами родительских форм наибольшее содержание цинка в зерне выявлено у *T. dicoccoides* к-5199 (средняя за два года 36,70 мг/кг). Известно, что образцы дикой полбы характеризуются большой вариабельностью и высокой концентрацией данного микроэлемента в зерне (накопление Zn может достигать 159 мг/кг) (Сакмак et al., 2010). По нашим данным, сородичи мягкой пшени-

цы достоверно превышали сорта по накоплению цинка. Такая тенденция показана и в исследованиях зарубежных ученых. В работе М. Chatzav с соавторами при оценке коллекции, включающей образцы *T. dicoccoides* и сорта твердой и мягкой пшеницы, максимальные значения концентрации Zn в зерне дикой полбы в два раза превышали значения этого показателя у образцов культурных видов (Chatzav et al., 2010). Значительное превосходство сородичей пшеницы над *T. aestivum* по данному показателю установлено и другими авторами (Zhao et al., 2009; Liu et al., 2021).

Железо и медь влияют не только на углеводный и белковый обмен растений, но и повышают интенсивность дыхания и фотосинтеза (Hänsch, Mendel, 2009). Одна из важнейших функций Fe – участие в синтезе хлорофилла, а Cu – участие в окислительно-восстановительных реакциях. Самая высокая концентрация Fe (средняя за два года 76,81 мг/кг) нами выявлена у образца *T. dicoccum* к-45926, что согласуется с данными литературы. Например, в работе А. F. Balint с соавторами при сравнении содержания микроэлементов в зерне дикорастущих и культурных пшениц наибольший уровень железа также установлен для *T. dicoccum* (Balint et al., 2001). В нашем исследовании значительное превышение (в 2,13 раза) по накоплению Cu отмечено у родственных видов пшеницы по сравнению с сортами *T. aestivum*. Высокий уровень Cu характерен для образцов *T. dicoccum* к-45926 (11,35 мг/кг) и № 1 *T. dicoccoides* (11,22 мг/кг). Зарубежные коллеги также отмечают высокую концентрацию меди в зерне дикой полбы (в среднем 8,0 мг/кг), в то время как у современных сортов пшеницы этот показатель составил 4,1 мг/кг (Balint et al., 2001; Murphy et al., 2008).

Таким образом, средние значения содержания макро- и микронутриентов в зерне видов рода *Triticum* были выше, чем у сортов *T. aestivum* (в среднем за два года от 1,02 до 2,13 раза в зависимости от элемента), что указывает на возможность использования видов для улучшения мягкой пшеницы по минеральному составу зерна. Для дикой полбы были выявлены максимальные значения по содержанию N, P, K, Mg и Zn, для культурной полбы – Ca, Fe и Cu, для *T. kiharae* – Mn. Отмечен также близкий к максимальному уровень накопления Cu у № 1 *T. dicoccoides*, Zn – у *T. dicoccum* к-45926, Mg и Fe – у *T. kiharae* и K – у *T. spelta* к-1731.

Помимо описания общей дисперсии переменных, анализ главных компонент извлекает максимум изменчивости в новый набор данных – главные компоненты (факторы). Каждая главная компонента представляет собой линейную комбинацию исходных переменных, и может быть описана исходя из их вклада в изменчивость. PCA установил различный уровень сходства по признакам минерального состава, уровня накопления белка и массы 1000 зерен между интрогрессивными линиями и видом рода *Triticum*, на основе которого они были созданы. Близкие к исходным сортам значения массы 1000 зерен и питательного состава имеют линии, полученные на основе *T. spelta*. Обе линии (7 и 1-8) практически по всем признакам существенно отклоняются от спельты. При этом для линий с генетическим материалом *T. dicoccoides*, *T. dicoccum* и *T. kiharae* характерна широкая дисперсия значений признаков накопления нутриентов в зерне. Например, группа линий на основе дикой полбы включает как низкопродуктивные высокобелковые формы с высокой концентрацией микроэлементов, N, P и Mg (линии 11-1, 13-3), так и варианты с более низкой питательной ценностью и высокой массой

1000 зерен (линии 8, 15-7-2). Наибольшую ценность представляют линии 16-5 и 15-7-1 (*T. dicoccoides* × Фестивальная), имеющие высокие показатели по биохимическому составу зерна и продуктивности.

Двухфакторный дисперсионный анализ показал высокую статистическую значимость вклада генотипа, условий года и их взаимодействия в формирование минерального состава зерна изученных нами генотипов. Зарубежными учеными при исследовании концентрации основных минералов в зерне 19 образцов дикой полбы в различных условиях среды также показано достоверное влияние всех факторов на накопление макро- и микроэлементов (Gomez-Becerra et al., 2010). Максимальный эффект остатков нами установлен для содержания цинка в зерне (41%). Можно отметить, что для этого признака характерен также высокий вклад взаимодействия «генотип × среда» (33%) и низкая доля влияния условий среды (5%). Аналогичные результаты получены учеными, изучавшими изменчивость концентрации Zn в зерне пшеницы, выращиваемой в шести различных регионах Индии на протяжении двух сезонов. В данной работе остатки необъясненной дисперсии для концентрации Zn были велики – 64%, в то время как доля влияния генотипа, среды и их взаимодействия составила 10%, 6% и 20% соответственно (Khokhar et al., 2018). Высокое генотип-средовое взаимодействие выявлено для содержания минералов в зерне культивируемых пшениц (Morgounov et al., 2007) и других зерновых культур (Peleg et al., 2008; Oikeh et al., 2003). В нашем исследовании доля изменчивости, обусловленная взаимодействием «генотип × среда», для большинства изученных признаков также была на высоком уровне (см. рис. 1). Данный факт необходимо учитывать в процессе селекции и отбирать генотипы, характеризующиеся стабильно высоким уровнем накопления минеральных элементов в зерне в различных условиях. Выделены интрогрессивные линии, превосходящие родительские сорта по содержанию комплексов элементов в оба года:

– N, P, K, Zn, Fe, Mn, Cu – линии 208-3 и 206-2 (Pitic S62 × *T. dicoccum* к-45926);

– N, Mg, Zn, Mn, Cu – линия 11-1; N, P, K, Mg, Zn, Fe, Cu – 16-5; N, Mg, Zn, Cu – 15-7-1. Все линии отобраны из комбинации скрещивания *T. dicoccoides* × Фестивальная;

– N, Mg, Fe, Mn – линия 19 и N, Mg, Fe, Mn, Cu – линия 25-2. Обе линии отобраны из гибрида *T. kiharae* × Саратовская 29;

– Mg, Zn, Fe, Mn, Cu – линия 34-1 (*T. kiharae* × Фестивальная).

Все перечисленные выше линии также имели высокие значения по массе 1000 зерен, за исключением 11-1, что повышает их ценность для селекции.

Заключение

Изучение макро- и микронутриентов в зерне показало, что их содержание было выше у дикой полбы и редких, малокультурных видов рода *Triticum*, чем у сортов *T. aestivum* (в среднем за два года от 1,02 до 2,13 раза в зависимости от элемента), что указывает на возможность использования видов для улучшения мягкой пшеницы по минеральному составу зерна. Для дикой полбы выявлены максимальные значения по содержанию N, P, K, Mg и Zn, для культурной полбы – Ca, Fe и Cu, для *T. kiharae* – Mn. Линии с генетическим материалом *T. dicoccoides*, *T. dicoccum* и *T. kiharae* характеризовались широкой дисперсией значений признаков накопления нутриен-

тов в зерне. Интрогрессивные линии, как правило, превосходили родительские сорта мягкой пшеницы, но уступали видам рода *Triticum* по накоплению Zn, Fe, Cu, Mn. Концентрация N, P, Mg, K у большинства интрогрессивных линий была ближе к значениям сорта и уступала показателям сородичей пшеницы. Установлена высокая статистическая значимость вклада генотипа, условий года и их взаимодействия в изменчивость содержания макро- и микроэлементов в зерне исследованных генотипов. Выделены интрогрессивные линии, имеющие стабильно высокие показатели как по минеральному составу зерна, так и продуктивности: 208-3 и 206-2 (Pitic S62 × *T. dicoccum* к-45926), 15-7-1 и 16-5 (*T. dicoccoides* × Фестивальная), 19 и 25-2 (*T. kiharae* × Саратовская 29), 34-1 (*T. kiharae* × Фестивальная). Данные линии представляют интерес для селекции пшеницы на качество зерна.

References / Литература

- Balint A.F., Kovacs G., Erdei L., Sutka J. Comparison of the Cu, Zn, Fe, Ca and Mg contents of the grains of wild, ancient and cultivated wheat species. *Cereal Research Communications*. 2001;29(3-4):375-382. DOI: 10.1007/BF03543684
- Cakmak I., Ozkan H., Braun H.J., Welch R.M., Romheld V. Zinc and iron concentrations in seeds of wild, primitive and modern wheats. *Food and Nutrition Bulletin*. 2000;21(4):401-403. DOI: 10.1177/156482650002100411
- Cakmak I., Pfeiffer W.H., McClafferty B. Biofortification of durum wheat with zinc and iron. *Cereal Chemistry*. 2010;87(1):10-20. DOI: 10.1094/CCHEM-87-1-0010
- Cakmak I., Torun A., Millet E., Feldman M., Fahima T., Korol A. et al. *Triticum dicoccoides*: An important genetic resource for increasing zinc and iron concentration in modern cultivated wheat. *Soil Science and Plant Nutrition*. 2004;50(7):1047-1054. DOI: 10.1080/00380768.2004.10408573
- Chatzav M., Peleg Z., Ozturk L., Yazici A., Fahima T., Cakmak I. et al. Genetic diversity for grain nutrients in wild emmer wheat: potential for wheat improvement. *Annals of Botany*. 2010;105(7):1211-1220. DOI: 10.1093/aob/mcq024
- Gomez-Becerra H.F., Yazici A., Ozturk L., Budak H., Peleg Z., Morgounov A. et al. Genetic variation and environmental stability of grain mineral nutrient concentrations in *Triticum dicoccoides* under five environments. *Euphytica*. 2010;171(1):39-52. DOI: 10.1007/s10681-009-9987-3
- GOST 10846-91. Interstate standard. Grain and products of its processing. Method for determination of protein. Moscow: Standartinform; 2009. [in Russian] (ГОСТ 10846-91. Межгосударственный стандарт. Зерно и продукты его переработки. Метод определения белка. Москва: Стандартинформ; 2009). URL: <https://docs.cntd.ru/document/1200023864> [дата обращения: 10.08.2022].
- Gupta P.K., Balyan H.S., Sharma S., Kumar R. Biofortification and bioavailability of Zn, Fe and Se in wheat: present status and future prospects. *Theoretical and Applied Genetics*. 2021;134(1):1-35. DOI: 10.1007/s00122-020-03709-7
- Hänsch R., Mendel R.R. Physiological functions of mineral micronutrients (Cu, Zn, Mn, Fe, Ni, Mo, B, Cl). *Current Opinion in Plant Biology*. 2009;12(3):259-266. DOI: 10.1016/j.pbi.2009.05.006
- Khokhar J.S., Sareen S., Tyagi B.S., Singh G., Wilson L., King I.P. et al. Variation in grain Zn concentration, and the grain ionome, in field-grown Indian wheat. *PLoS One*. 2018;13(1):e0192026. DOI: 10.1371/journal.pone.0192026
- Kumar A., Kapoor P., Chunduri V., Sharma S., Garg M. Potential of *Aegilops* sp. for improvement of grain processing and

- nutritional quality in wheat (*Triticum aestivum*). *Frontiers in Plant Science*. 2019;10:308. DOI: 10.3389/fpls.2019.00308
- Leonova I.N., Salina E.A., Shumny V.K., Badaeva E.D., Orlovskaya O.A., Khotyleva L.V. et al. Comparative characteristic of *Triticum aestivum*/*Triticum durum* and *Triticum aestivum*/*Triticum dicoccum* hybrid lines by genomic composition and resistance to fungal diseases under different environmental conditions. *Russian Journal of Genetics*. 2013;49(11):1276-1283. DOI: 10.1134/S1022795413110136
- Liu J., Huang L., Li T., Liu Y., Yan Z., Tang G. et al. Genome-wide association study for grain micronutrient concentrations in wheat advanced lines derived from wild emmer. *Frontiers in Plant Science*. 2021;12:651283. DOI: 10.3389/fpls.2021.651283
- Marschner P. (ed.). Marschner's mineral nutrition of higher plants. 3rd ed. London: Academic Press; 2011. DOI: 10.1016/C2009-0-63043-9
- Morgounov A., Gomez-Becerra H.F., Abugalieva A., Dzhunusova M., Yessimbekova M., Muminjanov H. et al. Iron and zinc grain density in common wheat grown in Central Asia. *Euphytica*. 2007;155(1-2):193-203. DOI: 10.1007/s10681-006-9321-2
- Murphy K.M., Reeves P.G., Jones S.S. Relationship between yield and mineral nutrient concentrations in historical and modern spring wheat cultivars. *Euphytica*. 2008;163(3):381-390. DOI: 10.1007/s10681-008-9681-x
- Oikeh S.O., Menkir A., Maziya-Dixon B., Welch R., Glahn R.P., Gauch Jr. G. Environmental stability of iron and zinc concentrations in grain of elite early-maturing tropical maize genotypes grown under field conditions. *The Journal of Agricultural Science*. 2004;142(5):543-551. DOI: 10.1017/S0021859604004733
- Orlovskaya O., Dubovets N., Solovey L., Leonova I. Molecular cytological analysis of alien introgressions in common wheat lines derived from the cross of *Triticum aestivum* with *T. kiharae*. *BMC Plant Biology*. 2020;20 (Suppl. 1):201. DOI: 10.1186/s12870-020-02407-2
- Peleg Z., Cakmak I., Ozturk L., Yazici A., Jun Y., Budak H. et al. Quantitative trait loci conferring grain mineral nutrient concentrations in durum wheat × wild emmer wheat RIL population. *Theoretical and Applied Genetics*. 2009;119(2):353-369. DOI: 10.1007/s00122-009-1044-z
- Peleg Z., Saranga Y., Yazici A., Fahima T., Ozturk L., Cakmak I. Grain zinc, iron and protein concentrations and zinc-efficiency in wild emmer wheat under contrasting irrigation regimes. *Plant Soil*. 2008;306:57-67. DOI: 10.1007/s11104-007-9417-z
- Rokitsky P.F. Biological statistics (Biologicheskaya statistika). 3rd ed. Minsk; 1973. [in Russian] (Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика. 3-е изд. Минск; 1973).
- Tiwari V.K., Rawat N., Neelam K., Kumar S., Randhawa G.S., Dhaliwal H.S. Substitutions of 2S and 7U chromosomes of *Aegilops kotschy* in wheat enhance grain iron and zinc concentration. *Theoretical and Applied Genetics*. 2010;121(2):259-269. DOI: 10.1007/s00122-010-1307-8
- Zhao F.J., Su Y.H., Dunham S.J., Rakszegi M., Bedo Z., McGrath S.P. et al. Variation in mineral micronutrient concentrations in grain of wheat lines of diverse origin. *Journal of Cereal Science*. 2009;49(2):290-295. DOI: 10.1016/j.jcs.2008.11.007

Информация об авторах

Ольга Александровна Орловская, кандидат биологических наук, заместитель заведующего лабораторией, Институт генетики и цитологии Национальной академии наук Беларуси, 220072 Беларусь, Минск, ул. Академическая, 27, O.Orlovskaya@igc.by, <https://orcid.org/0000-0002-1187-1317>

Светлана Ивановна Вакула, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Институт генетики и цитологии Национальной академии наук Беларуси, 220072 Беларусь, Минск, ул. Академическая, 27, svettera@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2242-7107>

Любовь Владимировна Хотылева, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, Институт генетики и цитологии Национальной академии наук Беларуси, 220072 Беларусь, Минск, ул. Академическая, 27, lvkhotyleva@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0003-0295-5022>

Александр Владимирович Кильчевский, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, Институт генетики и цитологии Национальной академии наук Беларуси, 220072 Беларусь, Минск, ул. Академическая, 27, Kilchev@presidium.bas-net.by, <https://orcid.org/0000-0002-0175-9786>

Information about the authors

Olga A. Orlovskaya, Cand. Sci. (Biology), Deputy Head of a Laboratory, Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus, 27 Akademicheskaya St., Minsk 220072, Belarus, O.Orlovskaya@igc.by, <https://orcid.org/0000-0002-1187-1317>

Svetlana I. Vakula, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus, 27 Akademicheskaya St., Minsk 220072, Belarus, svettera@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2242-7107>

Lubov V. Khotyleva, Dr. Sci. (Biology), Chief Researcher, Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus, 27 Akademicheskaya St., Minsk 220072, Belarus, lvkhotyleva@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0003-0295-5022>

Alexander V. Kilchevsky, Dr. Sci. (Biology), Chief Researcher, Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus, 27 Akademicheskaya St., Minsk 220072, Belarus, Kilchev@presidium.bas-net.by, <https://orcid.org/0000-0002-0175-9786>

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 22.06.2022; одобрена после рецензирования 01.08.2022; принята к публикации 02.03.2023.

The article was submitted on 22.06.2022; approved after reviewing on 01.08.2022; accepted for publication on 02.03.2023.