

ИЗУЧЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ

Научная статья

УДК 633.111.1:631.524.5:631.524.8:575.222.7

DOI: 10.30901/2227-8834-2024-2-60-68



Некоторые анатомические, морфологические и физиологические особенности флагового листа интрогрессивных линий мягкой пшеницы с генетическим материалом *Aegilops columnaris* Zhuk.

Ю. В. Даштоян, А. В. Калинина

Федеральный аграрный научный центр Юго-Востока, Саратов, Россия

Автор, ответственный за переписку: Юлия Васильевна Даштоян, dashto@rambler.ru

Актуальность. Изучение морфологических, анатомических и физиологических параметров растений, полученных в результате интрогрессивной селекции, важно для оценки перспективности их дальнейшего использования.

Материалы и методы. Исследовали растения яровой мягкой пшеницы сорта 'Добрыня' и набор интрогрессивных линий, содержащих генетический материал *Aegilops columnaris* Zhuk. Определяли площадь флагового листа. Параметры мезофилла изучали с использованием препаратов мацерированной ткани. Спектрофотометрическим методом проведено определение состава пигментов фотосинтеза флагового листа.

Результаты и заключение. Установлено негативное влияние замещений хромосом 2A, 5D, 6A и 6D хромосомами U- и X-геномов на площадь флагового листа. Значимых различий по форме клеток и их размерам среди линий и в сравнении с сортом-реципиентом не обнаружено. Установлены изменения в содержании пигментов в пластинках флаговых листьев. Отмечено повышенное содержание хлорофилла *a*, *b* и каротиноидов у линий, содержащих замещения 6A(6U), 6D(6X) и 5D(5X)6A(6X). Замещение 2A(2U) привело к снижению уровня хлорофилла, отношений хлорофилла *a* к *b* и хлорофилла к каротиноидам, а замещение 6A(6U) – к снижению коэффициента отношения хлорофилла *a* к *b*.

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L., мезофилл, пигменты фотосинтеза, чужеродный генетический материал, замещение хромосом

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания по теме НИОКТР № 123011900010-4 «Расширение генетического разнообразия основных сельскохозяйственных культур с использованием современных методов селекции для улучшения хозяйственно-ценных признаков продуктивности и устойчивости к био- и абиострессорам».

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

Для цитирования: Даштоян Ю.В., Калинина А.В. Некоторые анатомические, морфологические и физиологические особенности флагового листа интрогрессивных линий мягкой пшеницы с генетическим материалом *Aegilops columnaris* Zhuk. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2024;185(2):60-68. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-2-60-68

STUDYING AND UTILIZATION OF PLANT GENETIC RESOURCES

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2024-2-60-68

Some anatomical, morphological and physiological features of the flag leaf in introgressive bread wheat lines with *Aegilops columnaris* Zhuk. genetic material

Iuliia V. Dashtoian, Alla V. Kalinina

Federal Center of Agriculture Research of the South-East Region, Saratov, Russia

Corresponding author: Iuliia V. Dashtoian, dashto@rambler.ru

Background. A study of morphological, anatomical and physiological parameters of plants obtained as a result of introgressive breeding is important for assessing the prospects of their further use.

Materials and methods. Spring bread wheat plants of cv. 'Dobrynya' and a set of introgressive wheat lines with *Aegilops columnaris* Zhuk. genetic material were studied. The area of flag leaves was measured. Preparations of macerated leaf tissue were used to analyze mesophyll parameters. Spectrophotometric techniques were applied to determine the composition of photosynthetic pigments in the flag leaf.

Results and conclusion. A negative effect of substitutions of chromosomes 2A, 5B, 6A and 6D for chromosomes of the U and X genomes on the size of the flag leaf area was disclosed. There were no significant differences in cell shape and size among the lines and in comparison with the recipient cultivar. Changes in the content of pigments in flag leaf laminae have been recorded. Increased content of all groups of pigments was observed in the lines containing substitutions 6A(6G), 6B(6X) and 5B(5X)6A(6X). Substitution 2A(2U) led to a decrease in the level of chlorophyll, the ratio of chlorophyll *a* to *b*, and the ratio of chlorophyll to carotenoids.

Keywords: *Triticum aestivum* L., mesophyll, photosynthetic pigments, alien genetic material, chromosome substitutions

Acknowledgements: the study was performed within the framework of the state task, Project No. 123011900010-4 "Expanding the genetic diversity of major crops using modern breeding methods to improve economically valuable signs of productivity and resistance to bio- and abiotic stressors".

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

For citation: Dashtoian I.V., Kalinina A.V. Some anatomical, morphological and physiological features of the flag leaf in introgressive bread wheat lines with *Aegilops columnaris* Zhuk. genetic material. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2024;185(2):60-68. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-2-60-68

Введение

Пшеница – одна из важнейших сельскохозяйственных культур. Для удовлетворения потребностей человека ее производство необходимо увеличить на 60% (Langridge, 2013). Повышение урожайности культуры является первоочередной задачей селекционеров, которая может быть решена путем улучшения агротехники возделывания и совершенствованием самого растения (Mokronosov, 1988; Vasilchuk, 2001; Baier, Dietz, 2005). Современные сорта пшеницы наряду с высокой продуктивностью должны обладать экологической пластичностью, быть устойчивыми к болезням и вредителям. Использование в селекционном процессе генетического материала диких и культурных сородичей пшеницы позволяет получать растения, обладающие устойчивостью к определенным факторам среды. При этом зачастую наряду с положительными признаками приобретаются и отрицательные, такие как удлинение вегетационного периода, ухудшение хлебопекарных качеств, снижение урожайности (Davoyan et al., 2015). Изучение анатомо-морфологических и физиологических параметров растений, полученных в результате межвидовой и межродовой гибридизации, позволяет оценить перспективность использования их в селекционном процессе. Одним из важных для селекции факторов, обеспечивающих необходимую урожайность пшеницы, является стабильность ее фотосинтетического аппарата.

Принято считать, что флаговый лист пшеницы является наиболее значимым в развитии и накоплении массы зерновок. Ряд авторов отмечают положительную корреляцию между площадью флагового листа, параметрами его мезоструктуры и урожайностью (Kumakov, 1985; Slafer et al., 1994; Yusov et al., 2015; Noskova et al., 2019; Malokostova, Popova, 2020).

Цель исследования – изучение влияния чужеродных хромосом на анатомо-морфологические и физиологические параметры флагового листа интрогрессивных линий мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.), содержащих генетический материал эгилопса колончатого (*Aegilops columnaris* Zhuk.).

Материалы и методы

Исследования проводили в лаборатории генетики и цитологии Федерального аграрного научного центра Юго-Востока (ФАНЦ Юго-Востока) с 2022 по 2023 г. В качестве объектов исследования использовали растения яровой мягкой пшеницы сорта 'Добрыня' (<https://www.arisersar.ru/dobrynja.htm>) и интрогрессивных линий яровой мягкой пшеницы, созданных в лаборатории генетики и цитологии ФАНЦ Юго-Востока на основе сорта 'Доб-

рыня' и *Aegilops columnaris* (к-1193). Генетическая характеристика объектов исследования представлена в таблице 1. Цитогенетическую характеристику интрогрессивных линий определили в лаборатории генетических основ идентификации растений Института общей генетики им. Н.И. Вавилова (г. Москва) (Badaeva et al., 2018).

Растения, включая сорт-реципиент 'Добрыня', выращивали в 4-рядковых делянках площадью 4,0 м² в трех повторностях на полях ФАНЦ Юго-Востока в течение одного вегетационного периода. Посев производился сеялкой ССФК-8. Норма высева – 400 семян на 1 м². Предшественник – черный пар. Обработка полей полностью соответствовала агротехническим требованиям, предъявляемым в зоне возделывания яровой пшеницы.

Определение площади флагового листа проводили в фазу «колошение» на 30 растениях. Для расчета использовали формулу $S = 0,66 \times l \times d$, где l – длина листа, d – ширина листа (Anikiev, Kutuzov, 1961). Урожайность объектов исследования определяли методом расчета массы полученного с делянок зерна на единицу площади посева (кг/га).

Для изучения параметров мезофилла отбирали не менее 10 растений, имеющих хорошо развитые флаговые листья без видимых повреждений. Отбор проводили в фазу «налив зерна». Фиксацию листовых пластинок осуществляли по М. Н. Прозиной (Prozina, 1960) с использованием фиксатора Гаммалунда. Через сутки фиксированные образцы переносили на хранение в раствор, содержащий 96-процентный этанол и глицерин (1 : 1). Высечки из средних частей листьев подвергали мацерации путем кипячения в 10-процентной КОН в течение 2 минут. Измерение параметров клеток осуществляли с помощью микроскопа МБС-9 при увеличении $\times 280$, $n = 150$.

Экстракцию пигментов флаговых листьев проводили в 100-процентном ацетоне. Оптическую плотность экстракта измеряли на сканирующем спектрофотометре LEKI SS2109UV (Финляндия) при двух длинах волн, соответствующих максимумам поглощения хлорофиллов a и b в красной области спектра (662 нм и 644 нм) и при длине волны абсорбционного максимума каротиноидов (470 нм). Содержание пигментов рассчитывали по Хольму – Веттштейну (Gavrilenko, Zhigalova, 2003).

Результаты исследований подвергали статистической обработке в табличном процессоре EXCEL пакета MS Office 2010 с использованием надстройки AgCStat (Gonchar-Zaikin, Chertov, 2003), а также с использованием пакета программ статистического и биометрико-генетического анализа AGROS 2.10. Достоверность различий площади флаговых листьев, урожайности и содержания пигментов подтверждали методом однофакторного дисперсионного анализа полевого опыта по Б. А. Доспехову (Dospikhov, 1985).

Таблица 1. Генетическая характеристика изученных интрогрессивных линий яровой мягкой пшеницы

Table 1. Genetic characteristics of the studied introgressive spring bread wheat lines

Линии	Родословная
L1949	F ₁₃ Dobrynya/ <i>Ae. columnaris</i> (к-1193)*3//Dobrynya 2A(2U)
L2308/5	F ₁₄ Dobrynya/ <i>Ae. columnaris</i> (к-1193)*3//Dobrynya 6A(6U); nulli-1D and 4B; disomic T4BL-1D
L1808/1	F ₁₁ AD Dobrynya/ <i>Ae. columnaris</i> (к-1193)//Dobrynya/3/Dobrynya 6D(6X)
L2021/2	F ₁₂ AD Dobrynya/ <i>Ae. columnaris</i> (к-1193)//Dobrynya/3/Dobrynya 5D(5X)6A(6X)

Результаты и обсуждение

Размеры флагового листа контролируются генами, располагающимися в разных хромосомах. Y. Wang et al. (2022) показали присутствие 79 локусов количественных признаков (QTL), определяющих размеры флагового листа, во всех хромосомах, кроме 4D и 5A. Расчет площади флагового листа яровой мягкой пшеницы сорта 'Добрыня' и линий, содержащих интрогрессии в виде замещений хромосом 2A, 5D, 6A и 6D хромосомами U- и X-геномов, показал негативное влияние чужеродных хромосом на этот критерий (табл. 2).

нием клеток в пластинке листа (Zvereva, 2009). Разветвленность клеток мезофилла и особенности их расположения в листе пшеницы являются условиями поддержания оптимального баланса отношения поверхности клетки к ее объему и позволяют растению, имеющему небольшие размеры листьев, поддерживать необходимый уровень фотосинтеза.

Для определения вероятности влияния чужеродных хромосом на размеры и форму клеток мезофилла флагового листа изучаемых линий измеряли длину и ширину клеток мезофилла, а также число ячеек в этих клетках. В результате исследования существенных разли-

Таблица 2. Площадь флагового листа яровой мягкой пшеницы сорта 'Добрыня' и интрогрессивных линий
Table 2. Flag leaf areas in cv. 'Dobrynya' and introgressive spring bread wheat lines

Линии	Площадь флагового листа, см ²	Урожайность, кг/га
'Добрыня'	16,65	2337,00
L1949	9,07*	872,00*
L2308/5	8,54*	1958,00*
L1808/1	9,63*	1924,00*
L2021/2	8,54*	1391,00*
F	190,97	219,49
HCP ₀₅ / LSD ₀₅	0,82	152,12

Примечание: F – критерий Фишера; HCP₀₅ – наименьшая существенная разность для 5-процентного уровня значимости;

* – различия между сортом 'Добрыня' и линией достоверны при $p \leq 0,05$

Note: F – Fisher's exact test; LSD₀₅ – the least statistical difference for the 5% significance level;

* – differences between cv. 'Dobrynya' and a line are significant at $p \leq 0.05$

Все исследованные линии развивали флаговые листья, существенно уступающие по площади сорту-реципиенту. При этом минимальные значения были установлены для линий L2308/5 и L2021/2, в которых хромосома 6A была замещена на хромосому 6U или 6X соответственно. Линия L1949 с замещением 2A(2U) и линия L1808/1 с замещением 6D(6X) незначительно превосходили L2308/5 и L2021/2 по значению площади флагового листа. Таким образом, можно предположить, что внесенный генетический материал не смог компенсировать потерю генов, ответственных за развитие флагового листа, располагающихся в замещенных хромосомах мягкой пшеницы, что привело в целом к снижению уровня урожайности зерна у линий относительно исходного сорта. Представляет интерес установленный факт, что минимальные размеры площади флагового листа не соответствовали минимальной урожайности. Конкретно линии L2308/5 и L2021/2, имеющие минимальную площадь флагового листа, показали урожайность 1958 и 1391 кг/га соответственно. Линия L1801/1, имеющая наибольшую среди исследованных образцов площадь флагового листа, показала урожайность, уступающую и сорту-реципиенту, и линии 2308/5, – 1924 кг/га. Вероятно, сохранение урожайности линии L2308/5 обеспечивалось иными механизмами.

Мезофилл мягкой пшеницы представлен более или менее разветвленными клетками, разделенными на звенья или ячейки, соединенными между собой мостиками (Berezina, Korchagin, 1987). Число таких ячеек в клетке может отличаться: от 2 до 10 и более. Форма, ориентация относительно тканей листа и степень выраженности ячеек также неодинаковы и часто связаны с расположе-

ний по форме клеток мезофилла среди представленных линий и в сравнении с сортом-реципиентом выявлено не было. Мезофилл всех образцов был представлен клетками сложной формы с хорошо выраженными ячейками (рис. 1).

Клетки мезофилла имели от 2 до 16 ячеек. При этом большую часть составляли клетки с 4–6 ячейками. В связи с этим для оценки параметров клеток мезофилла было решено определить три группы клеток (рис. 2): клетки, имеющие 2-3 ячейки (их доля в мезофилле изученных линий составляла от 7 до 24% от общего числа клеток), клетки с 4–6 ячейками (55,33–66%) и клетки, имеющие 7 и более ячеек (от 13,33 до 32%) (табл. 3).

При сравнении представленности клеток всех групп относительно сорта 'Добрыня' статистически значимые различия между линиями и сортом-реципиентом были установлены только для группы 2-3-ячеистых клеток линии L2308/5. Различие было минимальным, что в целом позволяет нам заключить, что внесенные в геном сорта-реципиента хромосомы *Ae. columnaris* не привели к изменениям формы и количества ячеек в клетках мезофилла флагового листа.

Размеры клеток мезофилла флагового листа изученных образцов различались в соответствии с числом ячеек, на которые разделена каждая клетка (табл. 4). Наименьшую длину имели клетки, содержащие 2-3 ячейки – от 43,70 мкм у сорта 'Добрыня' до 51,47 мкм у линии L1949; наибольшую длину – клетки с 7 и большим числом ячеек – от 97,43 мкм у линии L2021/2 до 108,10 мкм у линии L2308/5. Наименьшую ширину отмечали у клеток, имеющих большее число ячеек, а наибольшую – у клеток с 2-3 ячейками. Ширина 7- и более ячеистых

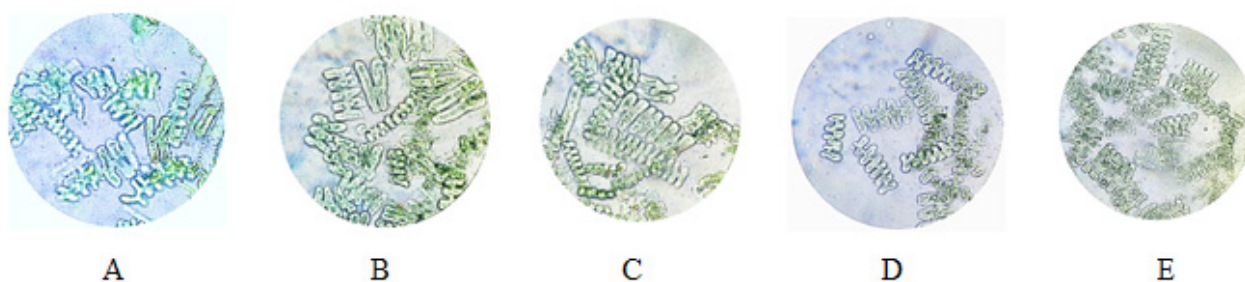


Рис. 1. Клетки мезофилла флагового листа яровой мягкой пшеницы:
А – 'Добрыня'; В – L1949; С – L2308/5; D – L1808/1; E – L2021/2

Fig. 1. Mesophyll cells in the flag leaf of spring bread wheat:
A – 'Dobrynya'; B – L1949; C – L2308/5; D – L1808/1; E – L2021/2

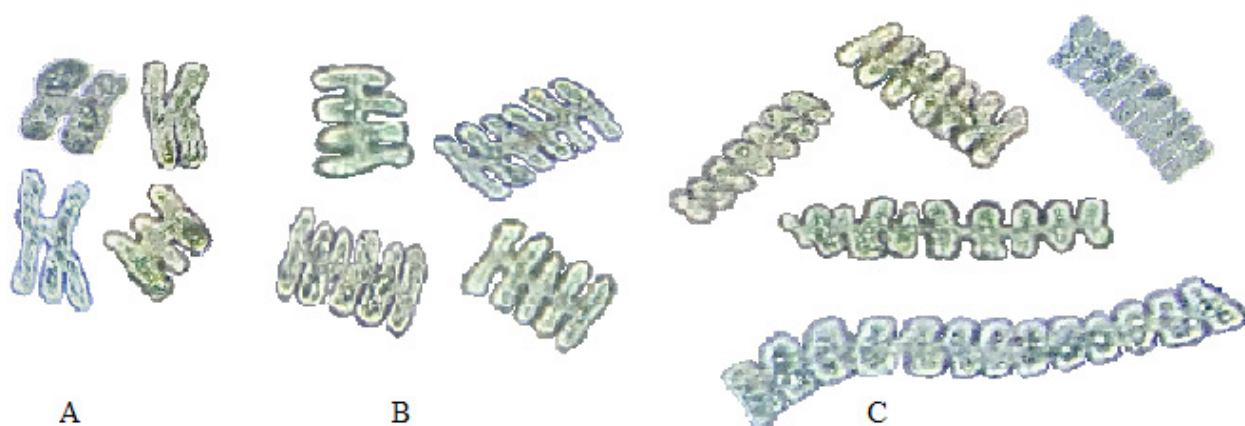


Рис. 2. Клетки мезофилла флагового листа яровой мягкой пшеницы:
А – 2-3-ячеистые клетки; В – 4-6-ячеистые клетки; С – 7- и более ячеистые клетки

Fig. 2. Mesophyll cells in the flag leaf of spring bread wheat:
A – with two-to-three-cell segments; B – with four-to-six-cell segments; C – with seven-or-more-cell segments

Таблица 3. Содержание клеток мезофилла в флаговом листе яровой мягкой пшеницы сорта 'Добрыня' и интрогрессивных линий, %

Table 3. The content of mesophyll cells in the flag leaf of cv. 'Dobrynya' and introgressive spring bread wheat lines, %

Линии	Число ячеек в клетке мезофилла		
	2-3	4-6	≥ 7
'Добрыня'	16,67	55,33	28,00
L1949	24,00	60,00	16,00
L2308/5	7,00*	61,00	32,00
L1808/1	18,00	56,67	25,33
L2021/2	20,67	66,00	13,33
F	4,73	0,94	1,72
HCP ₀₅ / LSD ₀₅	9,53	NS	NS

Примечание: F – критерий Фишера; HCP₀₅ – наименьшая существенная разность для 5-процентного уровня значимости;

* – различия между сортом 'Добрыня' и линией достоверны при $p \leq 0,05$

Note: F – Fisher's exact test; LSD₀₅ – the least statistical difference for the 5% significance level;

* – differences between cv. 'Dobrynya' and a line are significant at $p \leq 0.05$

Таблица 4. Размеры клеток мезофилла флагового листа яровой мягкой пшеницы сорта 'Добрыня' и интрогрессивных линий**Table 4. Sizes of mesophyll cells in the flag leaf of cv. 'Dobrynya' and introgressive spring bread wheat lines**

Линии	Длина клетки, мкм			Ширина клетки, мкм		
	2-3 ячейки	4-6 ячеек	≥ 7 ячеек	2-3 ячейки	4-6 ячеек	≥ 7 ячеек
'Добрыня'	43,70	67,47	104,17	47,47	40,40	32,50
L1949	51,47	75,30	107,90	53,13	46,53	36,43
L2308/5	46,33	74,17	108,10	45,17	39,03	30,57
L1808/1	48,60	71,77	100,53	47,43	37,97	30,93
L2021/2	48,57	68,00	97,43	48,97	42,37	32,27
F HCP ₀₅ / LSD ₀₅	1,06 NS	1,58 NS	0,97 NS	1,50 NS	2,51 NS	0,84 NS

Примечание: F – критерий Фишера; HCP₀₅ – наименьшая существенная разность для 5-процентного уровня значимости; * – различия между сортом 'Добрыня' и линией достоверны при $p \leq 0,05$

Note: F – Fisher's exact test; LSD₀₅ – the least statistical difference for the 5% significance level; * – differences between cv. 'Dobrynya' and a line are significant at $p \leq 0,05$

клеток составляла от 30,57 мкм у линии L2308/5 до 64,3 мкм у L1949. Ширина 2-3-ячеистых клеток – от 45,17 мкм у L2308/5 до 53,13 мкм у линии L1949. При этом в результате статистического анализа было установлено, что по размерам клеток мезофилла флагового листа изучаемых линий существенные отклонения отсутствовали. Во всех случаях – и по длине, и по ширине – все три группы клеток мезофилла линий соответствовали параметрам клеток мезофилла флагового листа исходного сорта.

Таким образом, изменений формы и размеров клеток мезофилла флагового листа изученных линий в сравнении с сортом-реципиентом обнаружено не было.

Содержание пигментов фотосинтеза зависит от таких факторов среды, как освещенность, минеральное питание, и регулируется генотипом (Zhang et al., 2009). В литературе упоминается о наличии ряда QTL, связанных

с содержанием хлорофилла, расположенных в хромосомах 2A, 2B, 3B, 3D, 4B, 5A, 6A и 7A (Yang et al., 2016; Bhusal et al., 2018; Wang N. et al., 2020; Ren et al., 2022). В таблице 5 представлены средние значения содержания фотосинтетических пигментов в флаговых листьях исследуемых объектов.

В результате исследования установлены отклонения в содержании пигментов в пластинках флаговых листьев линий относительно исходного сорта. У линии L1949 с замещением 2A(2U) наблюдается снижение уровня содержания всех трех групп пигментов, а у остальных – с замещениями 6A(6U), 6D(6X) и двойным замещением 5D(5X)6A(6X) – повышение. Таким образом, можно предположить отсутствие эффекта компенсации для признаков содержания пигментов фотосинтеза при замещении 2A-хромосомы мягкой пшеницы на 2U-хромосому *Ae. co-lumnaris*. В иных вариантах хромосомы пшеницы, заме-

Таблица 5. Содержание пигментов фотосинтеза в флаговом листе яровой мягкой пшеницы сорта 'Добрыня' и интрогрессивных линий**Table 5. The content of photosynthetic pigments in the flag leaf of cv. 'Dobrynya' and introgressive spring bread wheat lines**

Линия	Содержание пигментов фотосинтеза, мг/г		
	Хлорофилл <i>a</i>	Хлорофилл <i>b</i>	Каротиноиды
'Добрыня'	2,36	0,65	0,99
L1949	2,07*	0,62*	0,90*
L2308/5	2,82*	0,83*	1,19*
L1808/1	2,63*	0,74*	1,11*
L2021/2	2,61*	0,72*	1,10*
F HCP ₀₅ / LSD ₀₅	8920,09 0,01	351,75 0,01	4959,99 0,01

Примечание: F – критерий Фишера; HCP₀₅ – наименьшая существенная разность для 5-процентного уровня значимости; * – различия между сортом 'Добрыня' и линией достоверны при $p \leq 0,05$

Note: F – Fisher's exact test; LSD₀₅ – the least statistical difference for the 5% significance level; * – differences between cv. 'Dobrynya' and a line are significant at $p \leq 0,05$

ценные генетическим материалом *Ae. columnaris*, вероятно, были компенсированы.

Соотношение двух групп хлорофилла у двух линий из четырех – L1949 (2A(2U)) и L2308/5 (6A(6U)) – было ниже, чем у 'Добрыни', и минимальное его значение было установлено для линии L1949 – 3,37. У линий L2021/2 (5D(5X)6A(6X)) и L1808/1 (6D(6X)) этот коэффициент был на уровне исходного сорта (рис. 3).

Однако соотношение содержания хлорофилла *a* к *b* у всех линий было больше 3, что, в соответствии с литературными данными (Lichtenthaler, Babani, 2004; Sarijeva et al., 2007), может характеризовать исследованные образцы как достаточно приспособленные к действию солнечного света высокой интенсивности.

Отношение содержания суммы хлорофиллов *a* и *b* к каротиноидам, также демонстрирующее уровень устойчивости растений к негативному влиянию интенсивного солнечного света, у линий, кроме L1949, соответствовало его значению, установленному для сорта 'Добрыня' (рис. 4).

Соотношение суммы хлорофиллов *a* и *b* к каротиноидам в пластинках флагового листа L1949 было ниже, чем у исходного сорта, и составляло 2,97, тогда как у 'Добрыни' этот коэффициент равнялся 3,05. При учете снижения содержания хлорофиллов у растений этой линии можно предполагать наименьшую среди исследованных образцов адаптированность к действию интенсивного света или даже вероятность повреждения фотосинте-

тического аппарата и раннее старение листа. Это может являться причиной наименьшей установленной урожайности среди интрогрессивных линий при не самой маленькой площади флагового листа. В других случаях сохранение коэффициента соотношения суммы хлорофиллов *a* и *b* к каротиноидам, в совокупности с увеличением содержания пигментов и особенно каротиноидов, показывает хорошую адаптивную реакцию на действие солнечного света и способности этих растений сохранять активность фотосинтетического аппарата.

Заключение

Анализируя все полученные в ходе эксперимента данные, можно заключить, что среди изученных интрогрессивных линий мягкой пшеницы линия L1949, содержащая замещение 2A(2U), показывает наибольшее отклонение в параметрах флагового листа и содержании пигментов фотосинтеза, а также в соотношении пигментов от показателей сорта-реципиента. Снижение значений изученных характеристик демонстрирует негативный эффект от замещения 2A-хромосомы пшеницы на 2U-хромосому *Ae. columnaris*, приведшего к падению урожайности линии относительно сорта 'Добрыня'.

Выявлено негативное влияние на морфометрические параметры флагового листа замещения 6A-хромосомы генетическим материалом *Ae. columnaris*. Увеличение содержания пигментов фотосинтеза в флаговых листьях

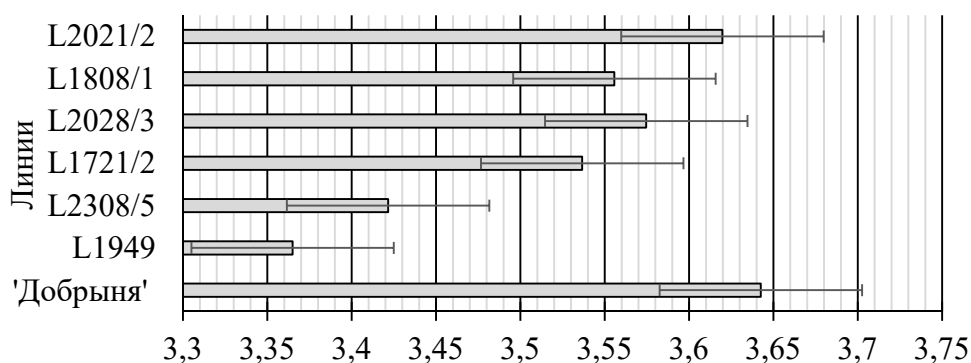


Рис. 3. Соотношение содержания хлорофилла *a* к *b* в пластинке флагового листа яровой мягкой пшеницы сорта 'Добрыня' и интрогрессивных линий, $HCP_{05} = 0,06$

Fig. 3. Ratios of chlorophyll *a* to *b* contents in the flag leaf laminae of cv. 'Dobrynya' and introgressive spring bread wheat lines, $LSD_{05} = 0.06$

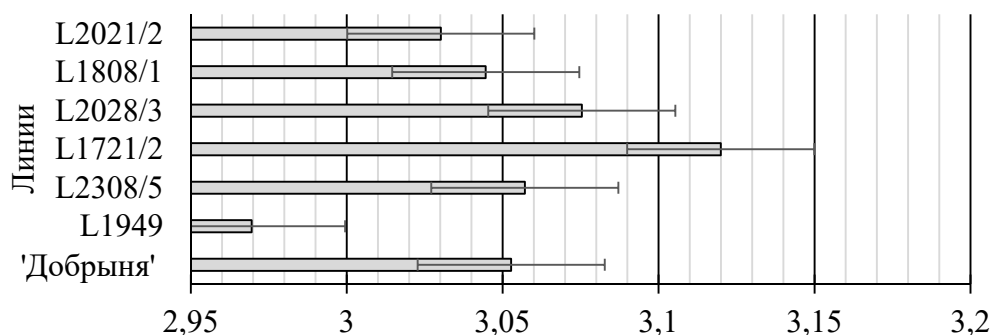


Рис. 4. Соотношение содержания суммы хлорофиллов *a* и *b* к каротиноидам в пластинке флагового листа яровой мягкой пшеницы сорта 'Добрыня' и интрогрессивных линий, $HCP_{05} = 0,03$

Fig. 4. Ratios of the total chlorophyll *a* and *b* content to carotenoid content in the flag leaf laminae of cv. 'Dobrynya' and introgressive spring bread wheat lines, $LSD_{05} = 0.03$

линий с этими замещениями по сравнению с исходным сортом позволяет сделать вывод о сохранении продуктивности фотосинтетического аппарата на необходимом уровне. В варианте с линией L2308/5 активность фотосинтетического аппарата обеспечила урожайность, соответствующую таковой у сорта-реципиента. Более низкая урожайность линии L2021/2 по сравнению с линией L2308/5 может быть связана с наличием в ее геноме, кроме замещения 6A-хромосомы, замещения хромосомы 5D.

Замещение 6D-хромосомы пшеницы на 6X-хромосому *Ae. columnaris* в линии L1808/1 привело к уменьшению значений морфометрических критериев флагового листа, увеличению содержания в этих листьях хлорофилла *a*, хлорофилла *b* и каротиноидов. Соотношение содержания хлорофилла *a* к хлорофиллу *b*, а также соотношение суммы хлорофиллов *a* и *b* к каротиноидам сохранились у данной линии на уровне, обеспечивающем устойчивость фотосинтетического аппарата, но обусловили незначительное снижение урожайности этой линии.

References / Литература

- Anikiev V.V., Kutuzov F.F. A new method for measuring leaf surface area in cereals (Novy sposob opredeleniya ploshchadi listovoy poverkhnosti u zlakov). *Russian Journal of Plant Physiology*. 1961;8(3):375-377. [in Russian] (Аникиев В.В., Курузов Ф.Ф. Новый способ определения площади листовой поверхности у злаков. *Физиология растений*. 1961;8(3):375-377).
- Badaeva E.D., Ruban A.S., Shishkina A.A., Sibikeev S.N., Druzhin A.E., Surzhikov S.A. et al. Genetic classification of *Aegilops columnaris* Zhuk. ($2n=4x=28$, U^UX^XX^c) chromosomes based on FISH analysis and substitution patterns in common wheat × *Ae. columnaris* introgressive lines. *Genome*. 2018;61(2):131-143. DOI: 10.1139/gen-2017-0186
- Baier M., Dietz K.J. Chloroplasts as source and target of cellular redox regulation: a discussion on chloroplast redox signals in the context of plant physiology. *Journal of Experimental Botany*. 2005;56(416):1449-1462. DOI: 10.1093/jxb/erl161
- Berezina O.V., Korchagin Yu.Yu. On a method of leaf mesostructure valuation in species of the genus *Triticum* (*Poaceae*) in connection with the structural features of its chlorophyll bearing cells. *Botanicheskii zhurnal = Botanical Journal*. 1987;72(4):535-541. [in Russian] (Березина О.В., Корчагин Ю.Ю. К методике оценки мезоструктуры листа видов рода *Triticum* (*Poaceae*) в связи с особенностями строения его хлорофиллоносных клеток. *Ботанический журнал*. 1987;72(4):535-541).
- Bhusal N., Sharma P., Sareen S., Sarial A.K. Mapping QTLs for chlorophyll content and chlorophyll fluorescence in wheat under heat stress. *Biologia Plantarum*. 2018;62:721-731. DOI: 10.1007/s10535-018-0811-6
- Davoyan R.O., Bebyakina I.V., Davoyan E.R., Zinchenco A.N., Zubanova Y.S., Mikov D.S. Introgression of common wheat lines with genetic material of *Agropyron glaucum*. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2015;19(1):83-90. [in Russian] (Давоян Р.О., Бебякина И.В., Давоян Э.Р., Зинченко А.С., Зубанова Ю.С., Миков Д.С. Интрогрессивные линии мягкой пшеницы с генетическим материалом *Agropyron glaucum*. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2015;19(1):83-90). DOI: 10.18699/vj15.010
- Dospikhov B.A. Methodology of field trial (Metodika polevogo opyta). Moscow: Agropromizdat; 1985. [in Russian] (Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. Москва: Агропромиздат; 1985).
- Federal State Budgetary Scientific Organization "Federal Center of Agriculture Research of the South-East Region". Dobrynya spring bread wheat (Yarovaya myagkaya pshenitsa Dobrynya): [website]. [in Russian] (Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный аграрный научный центр Юго-Востока». Яровая мягкая пшеница Добрыня: [сайт]). URL: <https://www.arisarsar.ru/dobrinja.htm> [дата обращения: 06.11.2023].
- Gavrilenko V.F., Zhigalova T.V. Large workshop on photosynthesis (Bolshoy praktikum po fotosintezu). Moscow: Akademiya; 2003. [in Russian] (Гавриленко В.Ф., Жигалова Т.В. Большой практикум по фотосинтезу. Москва: Академия; 2003).
- Gonchar-Zaikin P.P., Chertov V.G. Add-in to EXCEL for statistical assessment and analysis of the results of field and laboratory experiments (Nadstroyka k EXCEL dlya statisticheskoy otsenki i analiza rezultatov polevykh i laboratornykh opytov). In: *Sustainable Environment Management and Agricultural Production in the Southern Regions of the Russian Federation (Ratsionalnoye prirodopolzovaniye i selskokhozyaystvennoye proizvodstvo v yuzhnykh regionakh Rossiyskoy Federatsii)*. Moscow: Sovremennyye Tetradi; 2003. p.559-565. [in Russian] (Гончар-Зайкин П.П., Чертов В.Г. Надстройка к EXCEL для статистической оценки и анализа результатов полевых и лабораторных опытов. В кн.: *Рациональное природопользование и сельскохозяйственное производство в южных регионах Российской Федерации*. Москва: Современные тетради; 2003. С.559-565).
- Kumakov V.A. Physiological substantiation for models of wheat cultivars (Fiziologicheskoye obosnovaniye modeley sortov pshenitsy). Moscow: Kolos; 1985. [in Russian] (Кумаков В.А. Физиологическое обоснование моделей сортов пшеницы. Москва: Колос; 1985).
- Langridge P. Wheat genomics and the ambitious targets for future wheat production. *Genome*. 2013;56(10):545-547. DOI: 10.1139/gen-2013-0149
- Lichtenthaler H.K., Babani F. Light adaptation and senescence of the photosynthetic apparatus. Changes in pigment composition, chlorophyll fluorescence parameters and photosynthetic activity. In: G.C. Papageorgiou, G. Govindjee (eds). *Chlorophyll a Fluorescence. Advances in Photosynthesis and Respiration*. Vol. 19. Dordrecht: Springer; 2004. p.713-736. DOI: 10.1007/978-1-4020-3218-9_28
- Malokostova E.I., Popova A.V. The area of the flag leaf of spring wheat and its relationship with plant height and productivity of the main spike. In: *Development and Introduction of Modern High-Tech Technologies for Modernization of the Agro-Industrial Complex. Collection of papers from the proceedings of the international scientific and practical conference dedicated to the 125th anniversary of Terentiy S. Maltsev's birthday (Razvitiye i vnedreniye sovremennykh naukoymkikh tekhnologiy dlya modernizatsii agropromyshlennogo kompleksa. Sbornik statey po materialam mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii, posvyashchennoy 125-letiyu Terentiya Semyonovicha Maltseva)*. Kurgan; 2020. p.220-225. [in Russian] (Малокостова Е.И., Попова А.В. Площадь флагового листа яровой пшеницы и ее связь с высотой растения и продуктивностью главного колоса. В кн.: *Развитие и внедрение современных наукоемких технологий для модернизации агропромышленного комплекса. Сборник статей по материалам международной научно-практической конференции, посвященной 125-летию Терентия Семёновича Мальцева*. Курган; 2020. С.220-225).

- URL: https://www.kurganniish.ru/sites/default/files/elena/razvitie_i_vnedrenie_sovremennyh_naukoemkih_tehnologiy_dlya_modernizatsii_apk_5_noyabrya_2020_g_compressed.pdf [дата обращения: 06.11.2023].
- Mokronosov A.T. Relationship between photosynthesis and growth functions (Vzaimosvyaz fotosinteza i funktsiy rosta). In: *Photosynthesis and Production Process (Fotosintez i produktsionny protsess)*. Moscow: Nauka; 1988. p.109-121. [in Russian] [Мокроносов А.Т. Взаимосвязь фотосинтеза и функций роста. В кн.: *Фотосинтез и продукционный процесс*. Москва: Наука; 1988. С.109-121].
- Noskova Ye.N., Zaytseva I.Yu., Lisitsyn Ye.M. The possibility of using leaf pigment content parameters for spring barley breeding. *Bulletin of Altai State Agricultural University*. 2019;6(176):22-26. [in Russian] (Носкова Е.Н., Зайцева И.Ю., Лисицын Е.М. Пригодность параметров содержания пигментов в листьях для селекции ярового ячменя. *Вестник Алтайского государственного аграрного университета*. 2019;6(176):22-26).
- Prozina M.N. Botanical microtechnology (Botanicheskaya mikrotekhnika). Moscow: Vysshaya Shkola; 1960. [in Russian] (Прокина М.Н. Ботаническая микротехника. Москва: Высшая школа; 1960).
- Ren T., Fan T., Chen S., Chen Y., Ou X., Jiang Q. et al. Identification and validation of quantitative trait loci for the functional stay green trait in common wheat (*Triticum aestivum* L.) via high-density SNP-based genotyping. *Theoretical and Applied Genetics*. 2022;135(4):1429-1441. DOI: 10.1007/s00122-022-04044-9
- Sarijeva G., Knapp M., Lichtenthaler H.K. Differences in photosynthetic activity, chlorophyll and carotenoid levels, and in chlorophyll fluorescence parameters in green sun and shade leaves of *Ginkgo* and *Fagus*. *Journal of Plant Physiology*. 2007;164(7):950-955. DOI: 10.1016/j.jplph.2006.09.002
- Slafer G.A., Satorre E.H., Andrade F.H. Increases in grain yield in bread wheat from breeding and associated physiological changes. In: G.A. Slafer (ed.). *Genetic Improvement of Field Crops*. Boca Raton, FL: CRC Press; 1993. p.1-68. DOI: 10.1201/9781003210238-1
- Vasilchuk N.S. Spring durum wheat breeding (Seleksiya yarovoy tverdoj pshenitsy). Saratov: Novaya Gazeta; 2001. [in Russian] (Васильчук Н.С. Селекция яровой твердой пшеницы. Саратов: Новая газета; 2001).
- Wang N., Xie Y., Li Y., Wu S., Li S., Guo Y. et al. High-resolution mapping of the novel early leaf senescence gene *Els2* in common wheat. *Plants*. 2020;9(6):698. DOI: 10.3390/plants9060698
- Wang Y., Qiao L., Yang C., Li X., Zhao J., Wu B. et al. Identification of genetic loci for flag-leaf-related traits in wheat (*Triticum aestivum* L.) and their effects on grain yield. *Frontiers in Plant Science*. 2022;13:990287. DOI: 10.3389/fpls.2022.990287
- Yang B., Yan X., Wang H., Li X., Ma H., Wang S. et al. Dynamic QTL analysis of chlorophyll content during grain filling stage in winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *Romanian Agricultural Research*. 2016;33:77-85.
- Yusov V.S., Yusova O.A., Evdokimov M.G., Frizen Yu.V. Flag leaf as a factor for increasing the productivity of spring durum wheat (Flagovy list kak faktor povysheniya produktivnosti yarovoy tverdoj pshenitsy). *Eurasian Union of Scientists*. 2015;2-4(11):76-79. [in Russian] (Юсов В.С., Юсова О.А., Евдокимов М.Г., Фризен Ю.В. Флаговый лист как фактор повышения продуктивности яровой твердой пшеницы. *Евразийский Союз Ученых*. 2015;2-4(11):76-79).
- Zhang K., Fang Z., Liang Y., Tian J. Genetic dissection of chlorophyll content at different growth stages in common wheat. *Journal of Genetics*. 2009;88(2):183-189. DOI: 10.1007/s12041-009-0026-x
- Zvereva G.K. Spatial organization of the leaf blade mesophyll in festucoid grasses (*Poaceae*) and its ecological significance. *Botanicheskii zhurnal = Botanical Journal*. 2009;94(8):1204-1215. [in Russian] (Зверева Г.К. Пространственная организация мезофилла листовых пластинок фестукоидных злаков (*Poaceae*) и ее экологическое значение. *Ботанический журнал*. 2009;94(8):1204-1215).

Информация об авторах

Юлия Васильевна Даштоян, кандидат биологических наук, научный сотрудник, Федеральный аграрный научный центр Юго-Востока, 410010 Россия, Саратов, ул. Тулайкова, 7, dashto@rambler.ru, <https://orcid.org/0000-0003-4481-2417>

Алла Владимировна Калинина, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный аграрный научный центр Юго-Востока, 410010 Россия, Саратов, ул. Тулайкова, 7, kalininaal@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-6608-708X>

Information about the authors

Iuliia V. Dashtoyan, Cand. Sci. (Biology), Researcher, Federal Center of Agriculture Research of the South-East Region, 7 Tulaykova St., Saratov 410010, Russia, dashto@rambler.ru, <https://orcid.org/0000-0003-4481-2417>

Alla V. Kalinina, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, Federal Center of Agriculture Research of the South-East Region, 7 Tulaykova St., Saratov 410010, Russia, kalininaal@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-6608-708X>

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 01.12.2023; одобрена после рецензирования 11.03.2024; принята к публикации 05.06.2024. The article was submitted on 01.12.2023; approved after reviewing on 11.03.2024; accepted for publication on 05.06.2024.