

Изучение генетических факторов, определяющих признак «тетраостость» мягкой пшеницы

О.Б. Добровольская^{1, 2}✉, А.Е. Дресвянникова¹, Е.Д. Бадаева³, К.И. Попова⁴, М. Травничкова⁵, П. Мартинек⁶

¹ Федеральное исследовательское учреждение Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

² Российский университет дружбы народов (РУДН), Аграрно-технологический институт, Москва, Россия

³ Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва, Россия

⁴ Новосибирский государственный аграрный университет, Новосибирск, Россия

⁵ Научно-исследовательский институт растениеводства, Прага, Чешская Республика

⁶ Агротест Фито Лтд., Кромержиж, Чешская Республика

✉ e-mail: oxanad@bionet.nsc.ru

Аннотация. Ости – тонкие заостренные отростки, сформированные в дистальной части чешуй колоска соцветия некоторых видов злаков, включая такие экономически значимые культуры, как пшеница мягкая (*Triticum aestivum* L.) и твердая (*T. durum* Desf.), ячмень (*Hordeum vulgare* L.), рис (*Oryza sativa* L.), рожь (*Secale cereal* L.). Наличие длинных остей на колосковых чешуях характерно для одного вида пшеницы – *T. carthlicum* Nevski, киль колосковой чешуи которого переходит в длинный остевидный отросток или ость, равную по длине ости цветковой чешуи. Колос *T. carthlicum* имеет удвоенное число остей, а сам признак получил название «тетраостость» или персиоидность. Ости на месте килевого зубца колосковых чешуй могут формироваться у пшениц *T. aestivum* и *T. aethiopicum*, однако такие формы встречаются редко. Особенности развития признака тетраостости и его генетические детерминанты изучены мало. В настоящем исследовании рассмотрены особенности развития и наследования признака «тетраостость» линии CD 1167-8 мягкой пшеницы *T. aestivum* с применением классического генетического анализа, молекулярно-генетического картирования и сканирующей электронной микроскопии. Показано, что признак наследуется как рецессивный моногенный. Ген, контролирующий тетраостость линии CD 1167-8, картирован в длинном плече хромосомы 5A с использованием 15K-SNP-микрочипа, содержащего 15 000 ассоциированных с генами SNP пшеницы (Illumina Infinium 15K Wheat Array, TraitGenetics GmbH). Результаты теста на аллелизм продемонстрировали, что изучаемый ген аллелен *b1*, рецессивному аллелю гена-ингибитора остистости *B1* (5AL). Таким образом, ген, контролирующий формирование остей на колосковых чешуях мягкой пшеницы, является рецессивным аллелем гена ингибитора остистости *B1*. Новый аллель обозначен *b1.ag* (*b1. awned glume*). Анализ развивающегося соцветия линии CD 1167-8 с помощью сканирующей электронной микроскопии выявил, что зачатки остей колосковых чешуй формируются по мере развития и роста колосковых чешуй одновременно с развитием остей на цветковых чешуях, различий в развитии остей на цветковых и колосковых чешуях не обнаружено.

Ключевые слова: пшеница; *Triticum aestivum* L.; колос; остистость; тетраостость; молекулярно-генетическое картирование; SEM; ингибитор остистости *B1*.

Для цитирования: Добровольская О.Б., Дресвянникова А.Е., Бадаева Е.Д., Попова К.И., Травничкова М., Мартинек П. Изучение генетических факторов, определяющих признак «тетраостость» мягкой пшеницы. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2020;24(6):568-574. DOI 10.18699/VJ20.650

The study of genetic factors that determine the awned glume trait in bread wheat

O.B. Dobrovolskaya^{1, 2}✉, A.E. Dresvyannikova¹, E.D. Badaeva³, K.I. Popova⁴, M. Trávníčková⁵, P. Martinek⁶

¹ Institute of Cytology and Genetics of Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

² RUDN University, Agrarian and Technological Institute, Moscow, Russia

³ Vavilov Institute of General Genetics of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

⁴ Novosibirsk State Agricultural University, Novosibirsk, Russia

⁵ Crop Research Institute, Prague, Czech Republic

⁶ Agrotest Fyto, Ltd., Kroměříž, Czech Republic

✉ e-mail: oxanad@bionet.nsc.ru

Abstract. Awns are bristle-like structures, typically extending from the tip end of the lemmas in the florets of cereal species, including such economically important crops as wheat (*Triticum aestivum* L., *T. durum* Desf.), barley (*Hordeum vulgare* L.), rice (*Oryza sativa* L.), and rye (*Secale cereale* L.). The presence of long awns adhered at tip end of glumes is a characteristic feature of "Persian wheat" *T. carthlicum* Nevski spike. Glume outgrowth of *T. carthlicum* Nevski spike passes into a long awn, equal in length to the lemma awn. Awned glumes can be formed in *T. aestivum* and *T. aethiopicum* wheats, however, such forms are rare. Features of the awned glume development and the genetic determinants

of this trait have been little studied. In this paper, we described the features of the development and inheritance of the tetra-awnness (awned glume) trait of the bread wheat *T. aestivum* line CD 1167-8, using classical genetic analysis, molecular genetic mapping, and scanning electron microscopy. It was shown that the trait is inherited as a recessive monogenic. The gene for the awned glume trait of CD 1167-8 was mapped in the long arm of chromosome 5A, using the Illumina Infinium 15K Wheat Array (TraitGenetics GmbH), containing 15,000 SNPs associated with wheat genes. Results of allelism test and molecular-genetic mapping suggest that the gene for awned glumes in bread wheat is a recessive allele of the *B1* awn suppressor. This new allele was designated the *b1.ag* (*b1. awned glume*). Analysis of the CD 1167-8 inflorescence development, using scanning electron microscopy, showed that awns had grown from the top of the lemmas and glumes simultaneously, and no differences in patterns of their development were found.

Key words: wheat; *Triticum aestivum* L.; spike; awnedness; awned glume; molecular-genetic mapping; SEM; *B1* awn suppressor.

For citation: Dobrovolskaya O.B., Dresvyannikova A.E., Badaeva E.D., Popova K.I., Trávníčková M., Martinek P. The study of genetic factors that determine the awned glume trait in bread wheat. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2020;24(6):568-574. DOI 10.18699/VJ20.650 (in Russian)

Введение

Ости представляют собой тонкие заостренные отростки, сформированные в дистальной части чешуй соцветий некоторых видов злаков, в том числе экономически значимых сельскохозяйственных культур – пшеницы (*Triticum aestivum*, *T. durum*), ячменя (*Hordeum vulgare*), риса (*Oryza sativa*) и ржи (*Secale cereale*).

У дикорастущих злаков основная функция остей – распространение плодов (зерновок). Кроме того, они выполняют защитную роль и препятствуют поеданию плодов животными и птицами. В процессе доместикиции эти функции утратили свое значение. Доместикация сопровождалась редукцией органов, способствующих распространению семян – остей, волосков, щетинок (Fuller, Allaby, 2018). У многих культивируемых сортов пшеницы и ячменя ости сохранились, однако, по сравнению с дикорастущими предками, стали короче, тоньше и легче (Peleg et al., 2010; Haas et al., 2019). Ости пшеницы, ячменя и ржи содержат хлорофиллому и являются фотосинтезирующими органами. Показано, что доля вклада остей в фотосинтезе колоса ячменя составляет 70–90 %. При этом 30 % всех сухих веществ зерна, в том числе 50 % крахмала, создается остями (Ионова, 2005). Наличие остей может способствовать увеличению урожайности в определенных климатических условиях (засушливость, повышенные температуры). Остистые формы преобладают среди сортов пшениц Австралии, Южной и Центральной Америки, США (Rebetzke et al., 2016). В условиях Северной и Центральной Европы остистость не обеспечивает адаптивные преимущества и среди сортов пшеницы преобладают безостые формы (Börner et al., 2005; Rebetzke et al., 2016).

Наружная цветковая чешуя у мягкой пшеницы несет ость или острый зубец (изредка вершина тупая, без зубца), на колосковых чешуях этого вида могут встречаться острые длинные (до 5 см) килевые зубцы (Дорофеев и др., 1979). У тетраплоидной пшеницы *T. carthlicum* Nevski (классификация В.Ф. Дорофеева (1979), синоним «Персидская пшеница» *T. persicum* Vav. – наименование вида, данное Н.И. Вавиловым) киль колосковой чешуи переходит в длинный остевидный отросток или ость длиной до 12 см. Длина ости колосковой чешуи равна длине цветковой чешуи, и весь колос имеет удвоенное число остей. Наличие длинных остей на колосковых чешуях *T. carthlicum* – одна из основных характерных черт этого

вида. Ости вместо килевого зубца колосковых чешуй могут формироваться у некоторых рас *T. aestivum*, однако у других видов пшениц встречаются крайне редко (Вавилов, Якушкина, 1925). В.Ф. Дорофеев с коллегами (1979) отмечали наличие тетраостых колосков у *T. aethiopicum*.

У мягкой пшеницы безостость доминирует над остистостью (Гончаров, 2012). Известны три доминантных неаллельных гена, ингибирующих развитие остей пшеницы, *B1*, *B2* и *Hd*, локализованные в хромосомах 5AL, 6BL и 4BS соответственно (Watkins, Ellerton, 1940; Sears, 1954, 1966; Kato et al., 1998; Sourdille et al., 2002; Yoshioka et al., 2017; Huang et al., 2020). Наиболее распространен аллель *B1*, он ингибирует развитие остей у гексаплоидных и тетраплоидных пшениц (Гончаров, 2002; Le Couvieur et al., 2011; Mackay et al., 2014; Yoshioka et al., 2017). Для всех трех генов определена локализация в хромосомах с помощью молекулярно-генетического картирования (Yoshioka et al., 2017). Недавно D. Huang с коллегами (2020) показали, что ген *B1* кодирует транскрипционный фактор с мотивом «цинковые пальцы» C2H2-типа. Анализ гаплотипов *B1* показал, что доминантный аллель этого гена – наиболее распространенный ингибитор остей у пшеницы (Huang et al., 2020).

Признак «тетраостость» пшеницы изучен в меньшей степени. Н.И. Вавилов и О.В. Якушкина (1925) исследовали характер наследования ряда признаков, характерных для «Персидской пшеницы» *T. carthlicum*, среди которых был признак «длина остевидных придатков колосковых чешуй». Они провели масштабный гибридологический анализ, скрещивая *T. carthlicum* с различными видами ди-, тетра- и гексаплоидных пшениц, а также эгилопсами и рожью (всего 64 комбинации скрещиваний), и изучили закономерности наследования признаков. Была отмечена сложная генетическая природа признака, показано, что он контролируется несколькими генами. В других работах был обнаружен рецессивный характер наследования признака тетраостости у *T. carthlicum* (Мигушова, Жуковский, 1969). По данным П.А. Гандиляна (1973), наличие тетраостости (персикоидности) связано со специфическим геном *T. P.V.* Рожков с коллегами (2014) показали, что признак «тетраостость» *T. carthlicum* и *T. petropavlovskiy* при скрещивании с сортами твердой (*T. durum*) и мягкой (*T. aestivum*) пшениц соответственно, наследуется как рецессивный. При этом, если при скрещивании *T. petropavlovskiy* с мягкой пшеницей за формирование тетраостости

отвечает один ген, то в комбинациях с *T. persicum* влияние оказывают несколько генов.

Настоящее исследование посвящено изучению генетического контроля и особенностей формирования признака «тетраостость» мягкой пшеницы. С использованием молекулярно-генетического картирования была определена локализация главного гена, контролирующего тетраостый фенотип, в хромосоме 5AL мягкой пшеницы. Локализация гена и результаты теста на аллелизм предполагают, что этот ген является рецессивным аллелем ингибитора остистости *V1*.

Материалы и методы

Растительный материал. Исследовали линию мягкой пшеницы *T. aestivum* CD 1167-8 с тетраостым фенотипом, полученную д-ром П. Мартинекком (Агротест Фито Лтд., Кромержиж, Чешская Республика).

Изучение особенностей наследования признака «тетраостость» проводили на гибридах F_1 , F_2 и F_3 от скрещивания CD 1167-8 и безостой линии мягкой пшеницы сорта Новосибирская 67 (Н67) и последующих самоопылений. Линия CD 1167-8 использована в скрещиваниях и как материнское, и как отцовское растение.

Тест на аллелизм проведен при скрещивании CD 1167-8 с остистой линией мягкой пшеницы Rus 204, полученной д-ром П. Мартинекком. Эта линия была ранее детально охарактеризована с применением методов молекулярной генетики и цитогенетики (Добровольская, 2018). Все используемые в работе линии мягкой пшеницы имеют яровой тип развития.

Растения выращивали в полевых условиях на базе селекционно-генетического комплекса Института цитологии и генетики СО РАН (г. Новосибирск, 2015–2016 гг.), а также в полевых условиях в г. Кромержиж (Чешская Республика, 2016 г.). Оценку фенотипов колоса (наличие/отсутствие остей колосковых и цветковых чешуй) проводили после полного созревания растений. Соответствие фактического расщепления теоретически ожидаемому в популяциях гибридов оценивали по критерию χ^2 (Рокицкий, 1973).

Молекулярно-генетическое картирование. Образцы суммарной ДНК выделяли из листьев 90 индивидуальных растений популяции F_2 CD 1167-8 \times Н67 (далее – картирующей популяции) и родительских линий CD 1167-8 и Н67, согласно методу J. Plaschke с коллегами (1995).

Генотипирование растений картирующей популяции выполняли с использованием 15K-SNP-микрочипа, содержащего 15000 SNP, ассоциированных с генами пшеницы (Illumina Infinium 15K Wheat Array, TraitGenetics GmbH, Гатерслебен, Германия). Анализ полученных данных, построение молекулярно-генетической карты осуществляли при помощи программы MultiPoint версии UltraDense (Ronin et al., 2010, 2015), как описано ранее (Dresvyannikova et al., 2019). Графическое изображение молекулярно-генетической карты выполнено с помощью программы MapChart 2.2 (Voorrips, 2002).

Сканирующая электронная микроскопия. Развивающиеся соцветия линии CD 1167-8 вычленили из вторичных побегов растений с использованием бинокулярного микроскопа Альтами PC0745 («Альтами», Санкт-Пе-

тербург, Россия). Особенности строения соцветия изучали при помощи сканирующего электронного микроскопа Hitachi TM-1000 (Hitachi, Ltd., Япония) при постоянном ускоряющем напряжении 15 кВ и степени разрядки в камере для образца 30–50 Па. Растительный материал для сканирующей электронной микроскопии не подвергали предварительной обработке. Для получения и обработки изображений использовали программное обеспечение для Hitachi TM-1000.

Изучение кариотипа. Кариотип тетраостой линии CD 1167-8 изучен с применением С-дифференциального окрашивания, проведенном по ранее опубликованной методике (Badaeva et al., 1994). Препараты анализировали при помощи микроскопа Leitz Wetzlar (Leica microsystems, Германия). Для получения изображений использовали цифровую камеру CCD Leica DFC 280 (Leica microsystems). Хромосомы классифицировали в соответствии со стандартной номенклатурой (Gill et al., 1991).

Результаты и обсуждение

Линия мягкой пшеницы CD 1167-8 характеризуется наличием остей как на цветковых, так и на колосковых чешуях (рис. 1, а, б). Ости колосковых чешуй этой линии (2.5 ± 0.1 см) короче и тоньше остей цветковых чешуй. Признак проявлялся при выращивании растений линии в полевых условиях г. Новосибирска (2015–2016 гг.) и г. Кромержижа Чешской Республики (2016 г.), а также в условиях тепличного комплекса ИЦиГ СО РАН (2009–2017 гг.). Признак стабильно наследовался при самоопылении линии. Таким образом, наличие тетраостости изучаемой линии стабильно наследуется и проявляется в различных условиях выращивания.

Изучение ранних этапов развития соцветия линии CD 1167-8 мягкой пшеницы с использованием сканирующей электронной микроскопии показало, что зачатки остей колосковых чешуй формируются по мере развития и роста колосковых чешуй одновременно с развитием остей на цветковых чешуях (рис. 2). Особенностей, отличающих развитие остей колосковых чешуй от развития остей цветковых чешуй, не обнаружено.

Для выявления генетических детерминант тетраостости мягкой пшеницы были получены популяции гибридов от скрещиваний CD 1167-8 и безостой линии пшеницы Новосибирская 67 (Н67), в которых растение тетраостой линии CD 1167-8 использовано и как материнское (CD1167-8 \times Н67), и как отцовское (Н67 \times CD1167-8). Гибриды F_1 были безостыми, а в поколении гибридов F_2 наблюдали расщепление на безостые и остистые (тетраостые) формы с преобладанием безостых. Все остистые растения F_2 были тетраостыми.

Из 117 растений гибридов F_2 от скрещивания Н67 \times CD 1167-8 34 были остистыми, а остальные 83 – безостыми, что соответствует моногенному рецессивному типу наследования признака «тетраостость» ($\chi^2 = 1.028$, $p = 0.05$). Аналогичные результаты получены и в скрещивании CD 1167-8 \times Н67 – соотношение остистых растений (41) к безостым (119) соответствует 1 : 3 ($\chi^2 = 0.033$, $p = 0.05$), что означает моногенное рецессивное наследование признака. Различий в реципрокных скрещиваниях не обнаружено.



Fig. 1. A four-awned glume spike of the bread wheat line CD 1167-8. Gray and black arrows designate awns of (l) lemma and (g) glume, respectively. G, grain; p, palea.

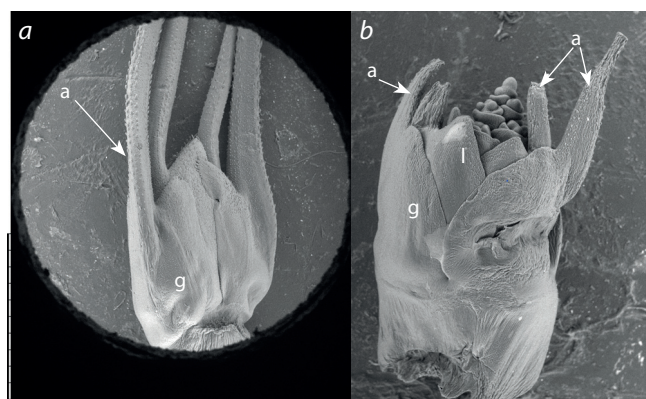


Fig. 2. SEM analysis of a spikelet of a developing bread wheat inflorescence in line CD 1167-8.

a – awns (a) on glumes (g) of a spikelet, scale bar 2 mm; b – the initial growth stage of glume and lemma (l) primordia, scale bar 1 mm.

При изучении наследования ряда характерных для «Персидской пшеницы» признаков Н.И. Вавилов и О.В. Якушкина (1925) отмечали, что развитие остевидных придатков на колосковых чешуях – хорошо наследуемый, мало зависящий от внешних условий признак. Обобщая результаты 62 комбинаций скрещиваний с различными видами пшениц, они сделали вывод о полимерном наследовании признака. Вместе с тем отмечено, что при скрещивании с безостыми формами безостость доминирует и в поколении гибридов F_2 выщепляются остистые формы, составляющие 1/4 часть от всех гибридных растений. Остистые формы остаются константными в F_3 (Вавилов, Якушкина, 1925). Рецессивный тип наследования подтвержден и другими учеными (Мигушова, Жуковский, 1969; Рожков и др., 2014). Кроме того, был обнаружен моногенный рецессивный тип наследования признака

при скрещивании гексаплоидных видов пшениц (Рожков и др., 2014).

Результаты генетического анализа показали, что признак тетраостости у мягкой пшеницы также стабильно наследуется и находится под моногенным рецессивным контролем. Обращающей на себя внимание особенностью стало совместное наследование остистости колосковых и цветковых чешуй.

Локализация гена, контролирующего признак «тетраостость» у мягкой пшеницы, была определена с применением молекулярно-генетического картирования на субпопуляции F_2 CD 1167-8 × H67, включающей 90 растений. Из 90 растений картирующей популяции F_2 28 были остистыми (тетраостыми), остальные – безостыми. При самоопылении гибридов F_2 получены 90 семей гибридов F_3 , анализ которых проводили в полевых условиях г. Новосибирска (1127 растений) и г. Кромержижа (954 растения). Анализ гибридов F_3 показал, что 28 семей от самоопыления тетраостых гибридов F_2 проявляли признак «тетраостость», а в семьях от безостых гибридов наблюдалось либо расщепление на остистые и безостые формы (43 семьи), либо потомки были безостыми (19 семей). Расщепление семей F_3 подтверждает моногенный рецессивный характер наследования признака 1:2:1 ($\chi^2 = 1.97$, $p < 0.05$). Признак «тетраостость» несколько варьировал в своем проявлении, но ни одного растения с парой остей, расположенных исключительно на цветковых или только на колосковых чешуях, не обнаружено.

Для молекулярно-генетического картирования использовали данные высокопроизводительного генотипирования. Всего проанализировано 5160 информативных SNP-локусов. Показано сцепление генетического локуса, контролирующего формирование тетраостого фенотипа, с маркерами хромосомы 5A (рис. 3, см. Приложение)¹. Изучаемый ген расположен дистально по отношению к SNP-маркеру BS00023138-51 (на расстоянии 3 сМ).

Известно, что хромосома пшеницы 5AL несет доминантный ген-ингибитор развития остей – *Bl*. Локализация гена, определяющего тетраостость, и гена *Bl* в дистальном районе хромосомы 5AL совпадает (Yoshioka et al., 2017). На основании этого можно предположить, что тетраостость определяется рецессивным аллелем гена *Bl*, который отличается от рецессивного аллеля, распространенного у сортов мягкой и твердой пшениц и приводящего к развитию пары остей на цветковых чешуях.

Далее был выполнен тест на аллелизм, линия CD 1167-8 с тетраостым колосом была скрещена с линией Rus 204 с типичным для *T. aestivum* остистым колосом (ости развиваются только на цветковых чешуях). Анализ фенотипа гибридов F_1 показал, что все они были остистыми и имели ости как на цветковых, так и на колосковых чешуях. Таким образом, наличие остей на колосковой чешуе доминировало над отсутствием, однако длина остей у гибридов (1.4 ± 0.1 см) была короче, чем у тетраостого родителя (2.5 ± 0.1). Среди гибридов поколения F_2 совершенно безостых растений не обнаружено, все растения (176) имели ости на цветковых чешуях; на колосковой чешуе остей длиной 1–4 см обнаружены у 93 растений, у 83 растений

¹ Приложение см. по адресу:
<http://www.bionet.nsc.ru/vogis/download/pict-2020-24/appx8.pdf>

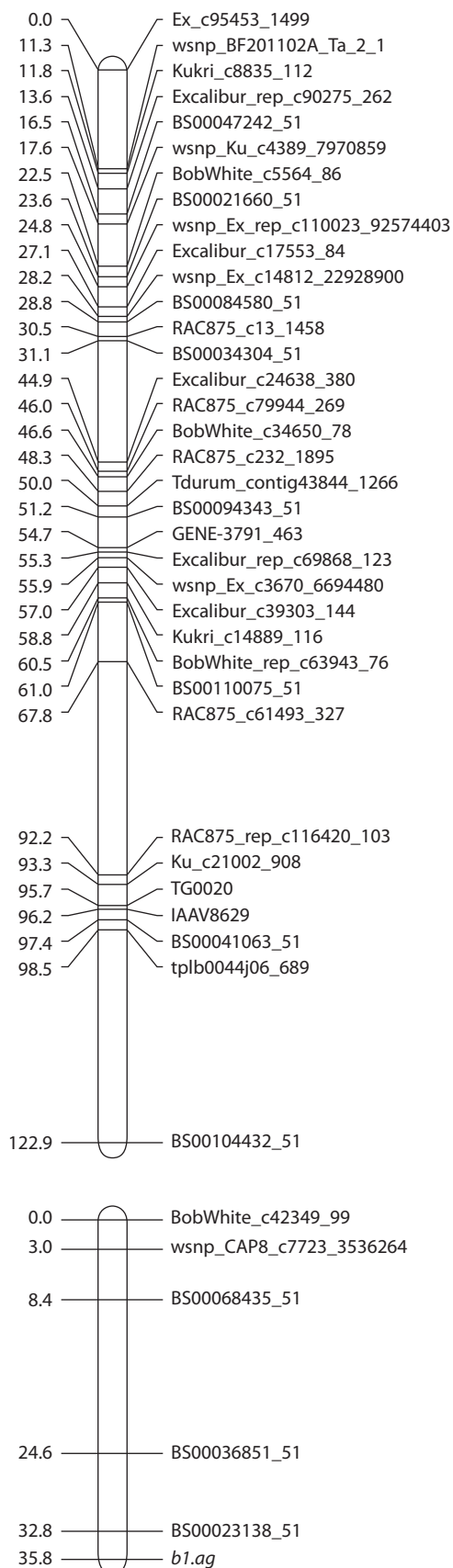


Fig. 3. A molecular map of chromosome 5A involving the *b1.ag* gene for the awned glume of bread wheat.

Distances in cM are shown on the left, and SNP markers are shown on the right (only skeleton markers representing groups of cosegregating markers are shown).

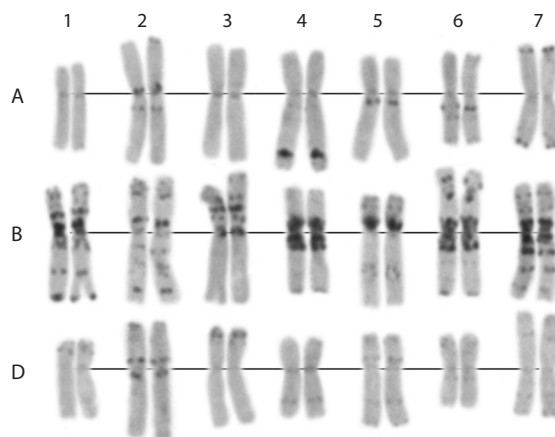


Fig. 4. Karyotype of the CD 1167-8 line (C-banding).

ости на колосковой чешуе не достигали длины 0.5 см, у 4 растений ости на колосковых чешуях полностью отсутствовали, как у линии Rus 204.

Полученные результаты указывают на то, что ген, контролирующий тетраостый фенотип мягкой пшеницы, аллель гену-ингибитору остистости *B1* и является его рецессивным аллелем. Этот аллель мягкой пшеницы описан нами впервые и обозначен как *b1.ag* (*b1. awned glume*).

Выявлено, что отсутствие остей под контролем гена-ингибитора остистости *B1* доминирует над их наличием (*b1* и *b1.ag*), при этом наличие остей на колосковой чешуе под контролем аллеля *b1.ag* доминирует над отсутствием под контролем аллеля *b1*. При этом характер расщепления признака «остистость колосковых чешуй», обнаруженный при скрещивании тетраостой CD 1167-8 и остистой Rus 204 линий пшеницы, более соответствует количественному наследованию признака, следовательно, в контроле изучаемого признака наряду с *b1.ag* принимают участие и другие гены.

Н.И. Вавилов и О.В. Якушкина (1925) показали, что на особенности наследования остистости колосковых чешуй в комбинациях скрещиваний «Персидской пшеницы» с другими видами пшениц могут оказывать влияние не только наличие или отсутствие коротких (до 2 мм) остей у второго родителя, но и форма, ширина и другие особенности колосковых чешуй, что предполагает участие и других генов в контроле изучаемого признака.

Тетраостость не распространена широко среди образцов мягких пшениц. Н.И. Вавилов и О.В. Якушкина (1925) отмечали, что тетраостый фенотип, сходный с фенотипом «Персидской пшеницы», встречается среди туркестанских, персидских и бухарских мягких пшениц. Вместе с тем характерным (систематическим) признаком «тетраостость» является только для одного вида пшеницы – *T. carthlicum*.

Кариотип линии CD 1167-8 изучен с использованием дифференциального С-окрашивания хромосом с целью выявления возможных сегментов интрогрессии от других видов пшеницы. Показано, что линия CD 1167 имеет кариотип, характерный для мягкой пшеницы (см. рис. 4). Вероятно, *b1.ag* – это редкий аллель гена *B1*, встречающийся у мягкой пшеницы.

Заключение

Тетраостость, или развитие остей на колосковых чешуях у мягкой пшеницы, наследуется как рецессивный моногенный признак и находится под контролем гена, локализованного в хромосоме 5AL. Обобщая результаты проведенного нами генетического анализа и молекулярно-генетического картирования, можно предположить, что ген тетраостости мягкой пшеницы является рецессивным аллелем ранее изученного гена-ингибитора остистости *B1*. Этот аллель описан нами впервые и обозначен как *b1.ag* (*b1.awned glume*). Показано, что отсутствие остей под контролем гена-ингибитора остистости *B1* доминирует над их наличием (*b1* и *b1.ag*), при этом наличие остей на колосковой чешуе под контролем аллеля гена *b1.ag* доминирует над отсутствием под контролем аллеля *b1*. Различий в развитии остей на колосковых и цветковых чешуях не обнаружено.

Список литературы / References

Вавилов Н.И., Якушкина О.В. К филогенезу пшениц. Гибридологический анализ вида *T. persicum* Vav. и межвидовая гибридизация у пшениц. *Тр. по прикл. бот., ген. и селекции*. 1925;15(1): 3-159.
[Vavilov N.I., Yakushina O.V. On the phylogenesis of wheat. Test cross analysis of *T. persicum* Vav. and interspecific hybridization of wheat. *Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Seleksii = Proceedings on Applied Botany, Genetics, and Breeding*. 1925;15(1): 3-159. (in Russian)]

Гандилян П.А. Колосовые культуры и их дикие сородичи Армянской ССР: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ереван, 1973.
[Gandilyan P.A. Spike crops and their wild relatives of the Armenian SSR: Doctor Sci. (Biol.) Dissertation. Yerevan, 1973. (in Russian)]

Гончаров Н.П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей. Новосибирск: Сиб. унив. изд-во, 2002.
[Goncharov N.P. Comparative Genetics of Wheats and their Related Species. Novosibirsk: Siberian University Press, 2002. (in Russian)]

Гончаров Н.П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей. Изд. 2-е испр. и доп. Новосибирск: Акад. изд-во «Гео», 2012.
[Goncharov N.P. Comparative Genetics of Wheats and their Related Species. Novosibirsk: Geo Publ., 2012. (in Russian)]

Добровольская О.Б. Молекулярно-генетические основы морфогенеза соцветия пшеницы: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 2018.
[Dobrovolskaya O.B. Molecular basis of wheat inflorescence morphogenesis: Doctor Sci. (Biol.) Dissertation. Novosibirsk, 2018. (in Russian)]

Дорофеев В.Ф., Филатенко А.А., Мигушова Э.Ф., Удачин Р.А., Якубцинер М.М. Культурная флора СССР. Т. 1. Пшеница. Л.: Колос, 1979.
[Dorofeev V.F., Filatenko A.A., Migushova E.F., Udachin R.A., Yakubitsiner M.M. The Cultural Flora of the USSR. Vol. 1. Wheat. Leningrad: Kolos Publ., 1979. (in Russian)]

Ионова Н.Э. Роль отдельных органов в продукционном процессе растений яровой пшеницы разного эколого-географического происхождения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Спб., 2005.
[Ionova N.E. The role of individual organs in the production of spring wheat plants of different ecological and geographical origins: Cand. Sci. (Biol.) Dissertation. St. Petersburg, 2005. (in Russian)]

Мигушова Э.Ф., Жуковский П.М. К познанию пшеницы *T. ispananicum* Heslot. *Тр. по прикл. бот., ген. и селекции*. 1969;39(3): 71-90.
[Migushova E.F., Zhukovsky P.M. Towards the knowledge of wheat *T. ispananicum* Heslot. *Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i*

Seleksii = Proceedings on Applied Botany, Genetics, and Breeding. 1969;39(3):71-90. (in Russian)]

Рожков Р.В., Криворученко Р.В., Коваленко И.В. Генетический контроль тетраостости у пшеницы. *Вестн. Харьковського національного аграрного університету*. 2014;2(32):70-76.
[Rozhkov R.V., Krivoruchenko R.V., Kovalenko I.V. Genetic control of tetrabeardedness in wheat. *Vestnik Khar'kovskogo Natsional'nogo Agrarnogo Universiteta = Bulletin of the Kharkiv National Agrarian University*. 2014;2(32):70-76. (in Ukrainian)]

Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика. Минск: Вышейш. шк., 1973;77-79.
[Rokitskii P.F. Biological Statistics. Minsk: Vysheishaya Shkola Publ., 1973;77-79. (in Russian)]

Badaeva E.D., Badaev N.S., Gill B.S., Filatenko A.A. Intraspecific karyotype divergence in *Triticum araraticum* (Poaceae). *Plant Syst. Evol.* 1994;192(1-2):117-145. DOI 10.1007/BF00985912.

Börner A., Schäfer M., Schmidt A., Grau M., Vorwald J. Associations between geographical origin and morphological characters in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Genet. Resour.* 2005;3(3):360-372. DOI 10.1079/PGR200589.

Dresvyannikova A.E., Watanabe N., Muterko A.F., Krasnikov A.A., Goncharov N.P., Dobrovolskaya O.B. Characterization of a dominant mutation for the liguleless trait: *Aegilops tauschii* liguleless (*Lg^f*). *BMC Plant Biol.* 2019;19(1):55. DOI 10.1186/s12870-019-1635-z.

Fuller D.Q., Allaby R. Seed dispersal and crop domestication: shattering, germination and seasonality in evolution under cultivation. *Annu. Plant Rev. Online*. 2018;238-295. DOI 10.1002/9781119312994.apr0414.

Gill B.S., Friebe B., Endo T.R. Standard karyotype and nomenclature system for description of chromosome bands and structural aberrations in wheat (*Triticum aestivum*). *Genome*. 1991;34(5):830-839. DOI 10.1139/g91-128.

Haas M., Schreiber M., Mascher M. Domestication and crop evolution of wheat and barley: Genes, genomics, and future directions. *J. Integr. Plant Biol.* 2019;61(3):204-225. DOI 10.1111/jipb.12737.

Huang D., Zheng Q., Melchikart T., Bekkaoui Y., Konkin D.J.F., Kagle S., Martucci M., You F.M., Clarke M., Adamski N.M., Chino C., Steed A., McCartney C.A., Cutler A.J., Nicholson P., Feurtado J.A. Dominant inhibition of awn development by a putative zinc-finger transcriptional repressor expressed at the *B1* locus in wheat. *New Phytol.* 2020;225:340-355. DOI 10.1111/nph.16154.

Kato K., Miura H., Akiyama M., Kuroshima M., Sawada S. RFLP mapping of the three major genes, *Vrn1*, *Q* and *B1*, on the long arm of chromosome 5A of wheat. *Euphytica*. 1998;101(1):91-95. DOI 10.1023/A:1018372231063.

Le Couvieur F., Faure S., Poupard B., Flodrops Y., Dubreuil P., Praud S. Analysis of genetic structure in a panel of elite wheat varieties and relevance for association mapping. *Theor. Appl. Genet.* 2011; 123(5):715-727. DOI 10.1007/s00122-011-1621-9.

Mackay I.J., Bansept-Basler P., Barber T., Bentley A.R., Cockram J., Gosman N., Greenland A.J., Horsnell R., Howells R., O'Sullivan D.M., Rose G.A., Howell P.J. An eight-parent multiparent advanced generation inter-cross population for winter-sown wheat: creation, properties, and validation. *G3 (Bethesda)*. 2014;4(9):1603-1610. DOI 10.1534/g3.114.012963.

Peleg Z., Saranga Y., Fahima T., Aharoni A., Elbaum R. Genetic control over silica deposition in wheat awns. *Physiol. Plant.* 2010;140(1): 10-20. DOI 10.1111/j.1399-3054.2010.01376.x.

Plaschke J., Ganai M.W., Röder M.S. Detection of genetic diversity in closely related bread wheat using microsatellite markers. *Theor. Appl. Genet.* 1995;91(6-7):1001-1007. DOI 10.1007/BF00223912.

Rebetzke G.J., Jimenez-Berni J.A., Bovill W.D., Deery D.M., James R.A. High-throughput phenotyping technologies allow accurate selection of stay-green. *J. Exp. Bot.* 2016;67(17):4919-4924. DOI 10.1093/jxb/erw301.

- Ronin Y., Mester D., Minkov D., Korol A. Building reliable genetic maps: different mapping strategies may result in different maps. *Nat. Sci.* 2010;2(6):576-589. DOI 10.4236/ns.2010.26073.
- Ronin Y., Minkov D., Mester D., Akhunov E., Korol A. Building ultra-dense genetic maps in the presence of genotyping errors and missing data. In: *Advances in Wheat Genetics: from Genome to Field: Proc. of the 12th Int. Wheat Genetics Symposium*. Springer Nature, 2015; 127-133. DOI 10.1007/978-4-431-55675-6.
- Sears E.R. The aneuploids of common wheat. *Missouri Agr. Expt. Stn. Res. Bull.* 1954;572:1-59.
- Sears E.R. Nullisomic-tetrasomic combinations in hexaploid wheat. In: Riley R., Lewis K.R. (Eds.). *Chromosome Manipulations and Plant Genetics*. Springer, Boston, MA. 1966;29-45. DOI 10.1007/978-1-4899-6561-5_4.
- Sourdille P., Cadalen T., Gay G., Gill B., Bernard M. Molecular and physical mapping of genes affecting awning in wheat. *Plant Breed.* 2002;121(4):320-324. DOI 10.1046/j.1439-0523.2002.728336.x.
- Voorrips R.E. MapChart: software for the graphical presentation of linkage maps and QTLs. *J. Hered.* 2002;93(1):77-78. DOI 10.1093/jhered/93.1.77.
- Watkins A.E., Ellerton S. Variation and genetics of the awn in *Triticum*. *J. Genet.* 1940;40(1-2):243-270.
- Yoshioka M., Iehisa J.C.M., Ohno R., Kimura T., Enoki H., Nishimura S., Nasuda S., Takumi S. Three dominant awnless genes in common wheat: Fine mapping, interaction and contribution to diversity in awn shape and length. *PLoS One.* 2017;12(4):e0176148. DOI 10.1371/journal.pone.0176148.

Acknowledgements. This work was supported by State Budgeted Project AAAA-A16-116061750188-4 and the Russian Foundation for Basic Research, project 18-04-00483-a. The analysis of the developing inflorescence was assisted by a project of the Peoples' Friendship University of Russia for O.B. Dobrovolskaya.

M.T. and P.M. acknowledge the support of the Ministry of Agriculture of the Czech Republic, project QK1910343. The authors are grateful to O.A. Roshchina (ICG, Novosibirsk) for technical assistance.

Conflict of interest. The authors declare no conflict of interest.

Received December 31, 2019. Revised July 05, 2020. Accepted July 14, 2020.