

ISSN 1561-8323 (Print)
ISSN 2524-2431 (Online)

УДК 575.73:633.11
<https://doi.org/10.29235/1561-8323-2022-66-5-517-524>

Поступило в редакцию 19.04.2022
Received 19.04.2022

**О. А. Орловская, С. И. Вакула, К. К. Яцевич, академик Л. В. Хотылева,
академик А. В. Кильчевский**

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

ПОКАЗАТЕЛИ ПРОДУКТИВНОСТИ И ПИТАТЕЛЬНОЙ ЦЕННОСТИ ЗЕРНА У ГЕНОТИПОВ ПШЕНИЦЫ С РАЗЛИЧНЫМИ АЛЛЕЛЯМИ ГЕНА *NAM-B1*

Аннотация. Обнаружение у сородичей пшеницы функционального (дикого) аллеля гена *NAM-B1*, ассоциированного с высоким содержанием белка и ключевых микроэлементов в зерне, увеличило значимость отдаленной гибридизации для повышения питательной ценности зерна *T. aestivum* L. Изучен аллельный состав гена *NAM-B1* у 22 линий мягкой пшеницы с генетическим материалом *T. dicoccoides*, *T. dicoccum*, *T. spelta*, *T. kiharae* и их родительских форм и оценен эффект различных аллелей гена *NAM-B1* на содержание белка, основных микроэлементов в зерне и признаки продуктивности (вегетационные периоды 2017–2021 гг.). Среди родительских форм функциональный аллель гена *NAM-B1* обнаружен только у образцов видов-сородичей. Все родительские сорта и большая часть интрогрессивных линий (77,3 %) имели мутантный (нефункциональный) аллель. Анализ средних многолетних значений основных количественных признаков выявил, что генотипы с функциональным аллелем *NAM-B1* характеризовались большей высотой растения и продуктивной кустистостью, но более низкими показателями продуктивности колоса по сравнению с генотипами, несущими нефункциональный аллель. Установлено, что наличие аллеля дикого типа обеспечивает высокий уровень накопления белка и цинка в зерне независимо от погодных условий, и при этом не приводит к существенному снижению массы 1000 зерен. Показана эффективность интрогрессии функционального аллеля *NAM-B1* от видов-сородичей для повышения питательной ценности зерна мягкой пшеницы.

Ключевые слова: мягкая пшеница, сородичи пшеницы, интрогрессивные линии пшеницы, ген *NAM-B1*, содержание белка и микроэлементов в зерне, продуктивность

Для цитирования. Показатели продуктивности и питательной ценности зерна у генотипов пшеницы с различными аллелями гена *NAM-B1* / О. А. Орловская [и др.] // Докл. Нац. акад. наук Беларуси. – 2022. – Т. 66, № 5. – С. 517–524. <https://doi.org/10.29235/1561-8323-2022-66-5-517-524>

**Olga A. Orlovskaya, Svetlana I. Vakula, Kanstantsyia K. Yatsevich, Academician Lubov V. Khotyleva,
Academician Alexander V. Kilchevsky**

Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

PRODUCTIVITY AND GRAIN NUTRITIONAL VALUE TRAITS IN WHEAT GENOTYPES WITH DIFFERENT *NAM-B1* GENE ALLELIC VARIATIONS

Abstract. The identification of a functional *NAM-B1* allele associated with a high content of grain protein and essential microelements in wheat relatives increased the distant hybridization significance for bread wheat nutritional value. The allelic polymorphism of the *NAM-B1* gene in 22 wheat lines with a genetic material of *T. dicoccoides*, *T. dicoccum*, *T. spelta*, *T. kiharae* and their parental forms and the effects of *NAM-B1* gene allelic variations on the content of grain protein and essential microelements and productivity traits (vegetation period 2017–2021) were evaluated. The functional *NAM-B1* allele was identified only in the samples of wheat relatives among the parental forms. All parental varieties and most of introgressive lines (77.3 %) had a non-functional allele. The genotypes with the functional *NAM-B1* allele were characterized by a higher plant height and tillering, but by lower spike productivity compared to the non-functional allele genotypes. The presence of the functional *NAM-B1* allele provided a high level of grain protein and zinc content and never decreased significantly a thousand-kernel weight across all studied environments. The functional *NAM-B1* allele introgression could be a resource for improving the grain wheat nutritional value.

Keywords: bread wheat, wheat relatives, wheat introgressive lines, *NAM-B1* gene, grain protein and microelements content, productivity

For citation. Orlovskaya O. A., Vakula S. I., Yatsevich K. K., Khotyleva L. V., Kilchevsky A. V. Productivity and grain nutritional value traits in wheat genotypes with different *NAM-B1* gene allelic variations. *Doklady Natsional'noi akademii nauk Belarusi* = *Doklady of the National Academy of Sciences of Belarus*, 2022, vol. 66, no. 5, pp. 517–524 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1561-8323-2022-66-5-517-524>

Введение. Пшеница – один из наиболее широко выращиваемых злаков в мире, который обеспечивает около 20 % суточной потребности человека в калориях, а в развивающихся странах данный показатель может достигать 60 % [1]. За последние 50 лет произошел существенный рост продуктивности пшеницы, но при этом снизилась питательная ценность зерна. В первую очередь это связывают с отрицательной корреляцией между данными признаками, хотя природа этой зависимости окончательно не ясна [2]. Общее содержание белка – главный признак, определяющий питательную и рыночную ценность зерна пшеницы, а минеральные элементы играют важную роль в биохимических и физиологических процессах всех живых организмов, в связи с чем данным параметрам уделяется пристальное внимание в селекционных программах. Новые возможности для повышения качества зерна появились с выявлением у *T. dicoccoides* функционального аллеля гена *NAM-B1* (аллель дикого типа), обеспечивающего высокое содержание белка в зерне [3]. Установлено, что этот аллель содержит 1542 п. н., включает три экзона и два интрона и встречается преимущественно у сородичей пшеницы. Сорты, как правило, имеют нефункциональный (мутантный) аллель из-за инсерции 1 п. н. в первом экзоне, приводящей к сдвигу рамки считывания [3]. Наличие в геноме растений пшеницы мутантного аллеля ассоциировано со снижением поступления азота, а также ионов железа и цинка в зерно [4]. В связи с этим в решении проблемы по повышению питательной ценности зерна пшеницы большие надежды возлагаются на интрогрессивную гибридизацию. С целью обогащения и улучшения генофонда мягкой пшеницы в скрещиваниях с сортами нами были привлечены дикорастущие и культурные сородичи *T. aestivum* (*T. dicoccoides*, *T. dicoccum*, *T. spelta*, *T. kiharae*).

Целью данной работы была оценка эффекта различных аллелей гена *NAM-B1* на содержание белка, основных микроэлементов в зерне и признаки продуктивности у линий мягкой пшеницы с интрогрессиями чужеродного генетического материала.

Материалы и методы исследования. В исследование включены сорта яровой мягкой пшеницы (Рассвет, Саратовская 29, Фестивальная, Белорусская 80, Pitic S62), образцы тетраплоидных *T. dicoccoides*, *T. dicoccum* ($2n = 28$) и гексаплоидных *T. spelta*, *T. kiharae* ($2n = 42$) видов рода *Triticum*, а также 22 интрогрессивные линии, полученные с их участием. Образцы чужеродных доноров получены из коллекции ВИР. Растения выращивали на экспериментальных полях Института генетики и цитологии НАН Беларуси в 2017–2021 гг. (Минск) на дерново-подзолистой супесчаной почве. Минеральные удобрения вносили в следующих дозах: азотные – 80 кг д. в/га, фосфорные – 70 кг д. в/га, калийные – 90 кг д. в/га. При уборке проводили учет признаков: высота растения, количество продуктивных побегов на растение, длина главного колоса, число колосков и зерен главного колоса, масса зерна с колоса и растения, масса 1000 зерен.

Нуклеотидные последовательности первого экзона гена *NAM-B1* определяли секвенированием по Сэнгеру. Для амплификации последовательностей использовали специфичные праймеры, разработанные Yang и соавт., 2018 [5]. Реакцию секвенирования проводили с использованием набора BigDye Terminator v3.1 Cycle Sequencing kit (Applied Biosystems), разделение продуктов секвенирующей реакции – на генетическом анализаторе ABI PRISM 3500 (Applied Biosystems). Выравнивание нуклеотидных последовательностей и анализ гомологии осуществляли при помощи анализатора BLAST Национального центра биотехнологической информации США (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/BLAST>).

Общее содержание белка в зерне пшеницы определяли в соответствии с ГОСТ 10846–91 в Центральной республиканской лаборатории ГУ «Государственная инспекция по испытанию и охране сортов растений»; уровень накопления микроэлементов (Zn, Fe, Cu, Mn) в зерне – в Центре аналитических и спектральных измерений Института физики им. Б. И. Степанова НАН Беларуси на атомно-эмиссионном спектрометре IRIS Intrepid II XDL DUO. Результаты эксперимента обобщены с использованием методов описательной статистики, дисперсионного анализа, *U*-критерия Манна–Уитни. Статистические процедуры реализованы в программных пакетах Statistica 10.0, MS Excel.

Результаты и их обсуждение. Анализ секвенограмм по полиморфной позиции в первом экзоне гена *NAM-B1* выявил функциональный аллель у образцов *T. dicoccoides*, *T. dicoccoides* к-5199, *T. dicoccum* к-45926, *T. kiharae*, *T. spelta* к-1731 и у 5 из 22 интрогрессивных линий пшеницы

(13-3 и 15-7-1 комбинации *T. dicoccoides* × Фестивальная, 19 и 25-2 *T. kiharae* × Саратовская 29 и 7 комбинации *T. spelta* к-1731 × Саратовская 29). Все родительские сорта и большая часть линий пшеницы с чужеродным генетическим материалом (77,3 %) имели мутантный аллель, что согласуется с данными литературы. Например, у сортов мягкой пшеницы из Австралии дикий тип аллеля гена *NAM-B1* обнаружен только у 2 сортов из 51 [5]. Исследование коллекции сортов мягкой и твердой пшеницы и ее сородичей выявило у всех изученных сортов инсерцию 1 п. н., или делецию гена, при этом у проанализированных 42 образцов *T. dicoccoides* и у 17 из 19 образцов *T. dicoccut* (Schrank) Schuebl был обнаружен функциональный аллель [3].

Для оценки вклада различных аллельных вариантов гена *NAM-B1*, погодных условий (вегетационные периоды 2017–2021 гг.) и их взаимодействия в изменчивость количественных признаков была использована общая линейная модель двухфакторного дисперсионного анализа. Установлена высокая статистическая значимость вклада погодных условий года выращивания в изменчивость всех изученных признаков. Отсутствие генотип-средовых взаимодействий показано только для длины колоса и числа зерен с колоса (таблица). Высокая роль влияния факторов внешней среды на урожай и его компоненты доказана многими исследованиями [6; 7]. Однако в литературе встречаются сведения как о значимом влиянии взаимодействия «*NAM-B1* × среда» на признаки продуктивности [8], так и об его отсутствии [9]. Данные результаты подчеркивают, что для достижения наибольшего экономического эффекта необходимо отбирать генотипы с функциональным аллелем *NAM-B1*, наиболее адаптированные для выращивания в определенных условиях.

Двухфакторный дисперсионный анализ количественных признаков генотипов пшеницы с различными аллелями гена *NAM-B1* (вегетационные периоды 2017–2021 гг.)

Two-way analysis of variance for quantitative traits of wheat genotypes with different alleles of the *NAM-B1* gene (vegetation period 2017–2021)

Признак Feature	Параметры общей линейной модели General Linear Model Parameters						
	MS				F		
	df = 1	df = 4	df = 4	Ошибка Error	Аллель Allele	Погодные условия Weather	Аллель × погодные условия Allele × Weather
	Аллель Allele	Погодные условия Weather	Аллель × погодные условия Allele × Weather				
Высота растения	14011*	60678*	426*	75	187,3	811,1	5,7
Продуктивная кустистость	82,12*	28,35*	7,85*	0,62	132,07	45,60	12,62
Длина колоса	6,0	17,3*	1,9	2,3	2,62	7,51	0,84
Число колосков в колосе	373,0*	591,3*	19,2*	5,6	66,61	105,59	3,42
Число зерен с колоса	19651*	1743*	130	85	232,24	20,60	1,53
Масса зерен с колоса	33,141*	4,122*	1,550*	0,183	180,77	22,48	8,46
Масса зерен с растения	42,46*	61,80*	13,78*	1,17	36,44	53,04	11,82
Масса 1000 зерен	2	5007*	527*	48	0,05	105,13	11,07

П р и м е ч а н и е: MS – средние квадраты; F – критерий Фишера; df – число степеней свободы; * – достоверно при $p < 0,01$.

N o t e: MS – mean square; F – Fisher’s test; df – number of degrees of freedom; * – statistically significant at $p < 0,01$.

Различия средних многолетних значений признаков продуктивности и питательной ценности зерна в группах линий, несущих различные аллели гена *NAM-B1*, оценивали с использованием *U*-критерия Манна–Уитни. Установлено, что эффект аллельного состава *NAM-B1* статистически значим для признаков «высота растения», «продуктивная кустистость», «число и масса зерен в колосе», «содержание белка и цинка в зерне». Для детального анализа изученных признаков использовали диаграммы размаха значений признаков в группах генотипов с функциональным и мутантным аллелями гена *NAM-B1* (рис. 1).

У генотипов с функциональным аллелем высота растений находилась в пределах 73,33–99,61 см, продуктивная кустистость – 3,03–4,43 шт., что значимо выше, чем у генотипов с мутантным аллелем (рис. 1). Такие же результаты были получены в работах Tabbita и соавт. и Vishwakarma и соавт. при оценке эффектов аллелей *NAM-B1* на хозяйственно ценные признаки линий мягкой пшеницы

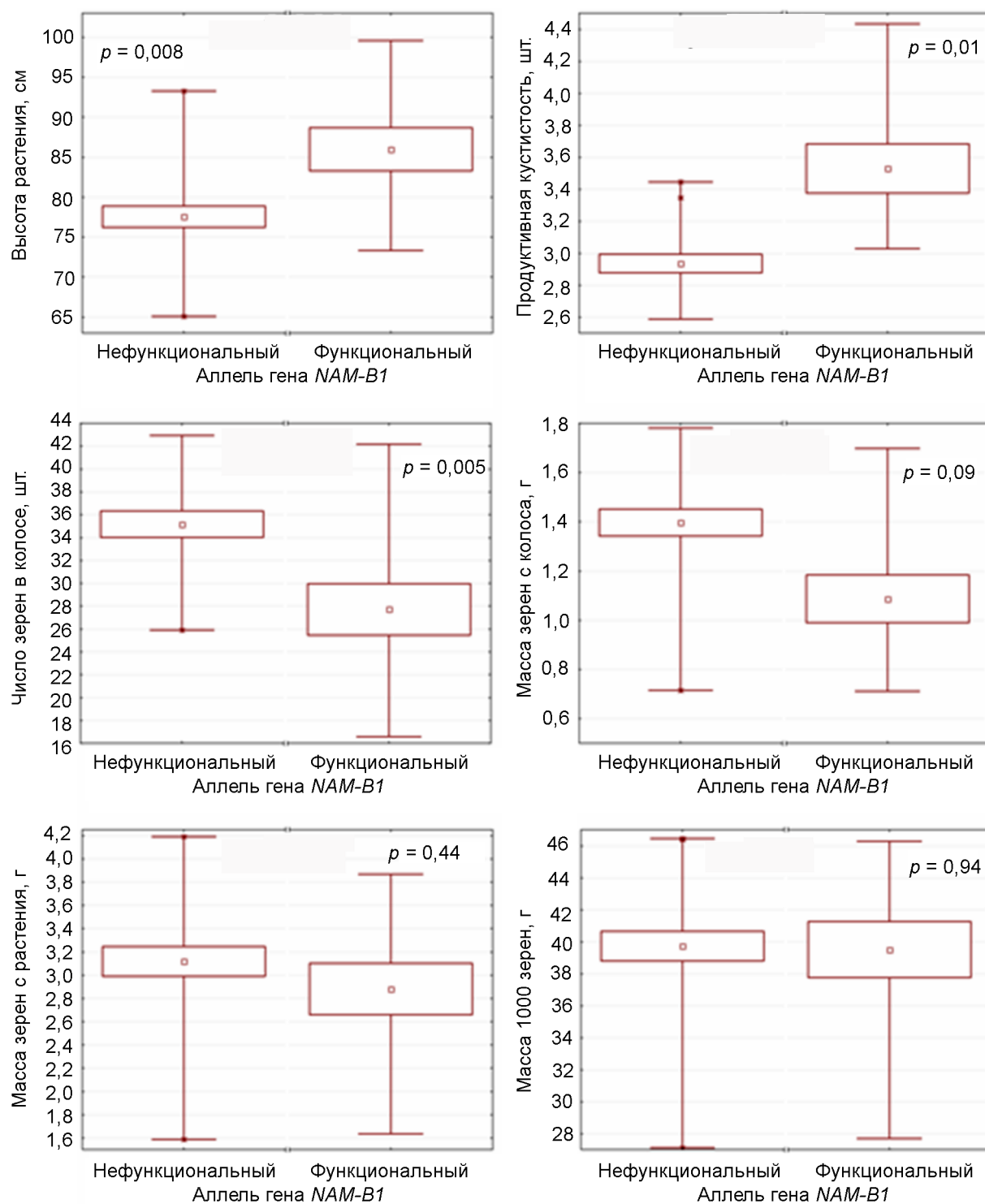


Рис. 1. Диаграммы размаха значений признаков «высота растения», «продуктивная кустистость», «число зерен в колосе», «масса зерен с колоса», «масса зерен с растения», «масса 1000 зерен» в группах генотипов пшеницы с различными аллелями гена *NAM-B1*: ◻ – среднее; □ – среднее ± ошибка, I – минимум–максимум, * – экстремумы, *p* – уровень значимости различий признака в группах

Fig. 1. Boxpot of traits «plant height», «tillering», «grains per spike», «grain weight per spike», «grain weight per plant», «thousand-kernel weight» variation in groups of wheat genotypes with different alleles of the *NAM-B1* gene: ◻ – mean, □ – mean ± SE, I – min–max, * – extremes, *p* – the significance level

[9; 10]. На продуктивную кустистость оказывают влияние многие факторы окружающей среды, включая доступность азота. Возможно, функциональный аллель *NAM-B1* способствует формированию продуктивных стеблей благодаря тому, что влияет на улучшение метаболизма данного элемента питания. Продуктивность колоса (число и масса зерен с колоса) в группе образцов с диким аллелем, напротив, была значимо ниже (рис. 1). Можно отметить значительную вариацию признаков продуктивности колоса в обеих группах. Например, в группе с функциональным аллелем при среднем значении массы зерен с колоса 1,09 г диапазон изменчивости 0,71–1,7 г, а в группе с мутантным аллелем среднее значение признака – 1,40 г с размахом вариации от 0,71 до 1,78 г. Отдельные генотипы с функциональным аллелем характеризовались высокими показателями по признакам продуктивности колоса (линии 19 *T. kiharae* × Саратовская 29 и 15-7-1 *T. dicoccoides* × Фестивальная). Между группами с различными аллельными вариантами гена *NAM-B1* не показана достоверная статистическая разница по массе зерен с растения и массе 1000 зерен (рис. 1). Так, масса 1000 зерен в обеих группах была около 40 г. Во многих зарубежных исследованиях не установлено статистически значимого влияния полиморфизма *NAM-B1* на урожайность пшеницы [11]. Данный факт объясняют положительным влиянием функционального аллеля на формирование продуктивных стеблей, так как именно благодаря высокой продуктивной кустистости не происходит существенного снижения урожайности зерна, даже несмотря на низкую продуктивность колоса [9].

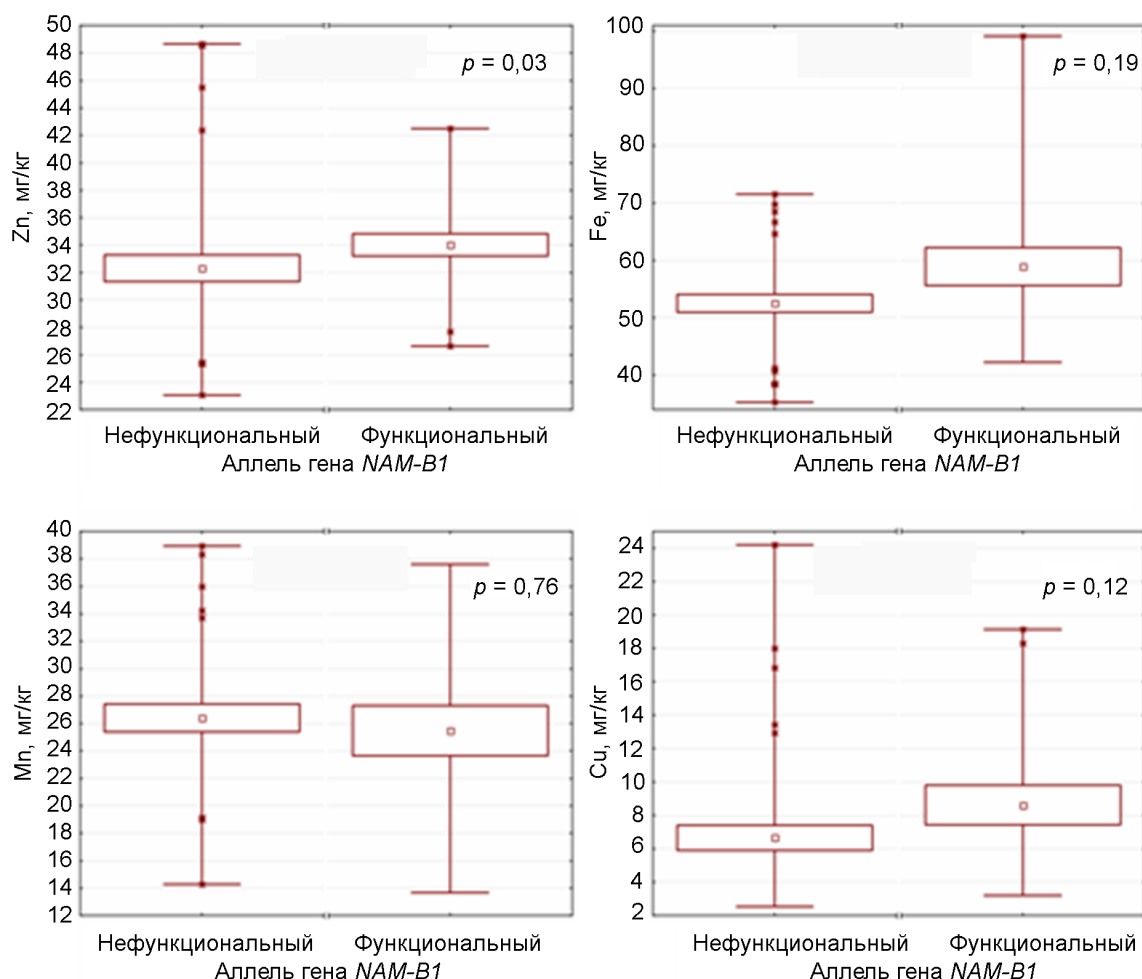


Рис. 2. Диаграммы размаха содержания микроэлементов в зерне в группах генотипов пшеницы с различными аллелями гена *NAM-B1*: ◻ – среднее, □ – среднее ± ошибка, I – минимум–максимум, * – экстремумы, *p* – уровень значимости различий признака в группах

Fig. 2. Boxpot of microelements variation in groups of wheat genotypes with different alleles of the *NAM-B1* gene: ◻ – mean, □ – mean ± SE, I – min–max, * – extremes, *p* – the significance level

Содержание белка в зерне у генотипов пшеницы, несущих дикий аллель *NAM-B1*, достоверно выше этого показателя у генотипов с мутантным аллелем (соответственно 22,53 и 19,46 %, $p = 0,0004$). Такая тенденция сохраняется вне зависимости от погодных условий, что подтверждается отсутствием генотип-средового взаимодействия ($F = 3,63$; $p = 0,24$) для данного признака и указывает на эффективность интрогрессии функционального аллеля для улучшения качества зерна пшеницы в условиях Беларуси.

Анализ содержания микроэлементов в зерне пшеницы проведен в 2018 и 2020 гг. В среднем за два года накопление Zn, Fe, Cu в зерне генотипов с диким аллелем больше, чем у генотипов с нефункциональным аллелем (рис. 2). Концентрация Mn была на одном уровне в обеих группах: с функциональным аллелем – 25,49 мг/кг, с мутантным – 26,41 мг/кг. Согласно критерию Манна–Уитни образцы с диким аллелем гена *NAM-B1* достоверно превосходили образцы с нефункциональным аллелем только по накоплению Zn ($p = 0,03$). Для содержания остальных изученных микроэлементов уровень внутрigrупповой вариации превышал межгрупповую вариацию и значимых различий между изученными группами по данным признакам не найдено.

Высокий уровень накопления белка и микроэлементов в зерне у генотипов пшеницы с диким аллелем *NAM-B1*, выявленный нами, подтверждается другими учеными. Анализ данных 25 различных исследований влияния аллельных вариантов гена *NAM-B1* на хозяйственно важные признаки пшеницы показал, что 91 % линий с функциональным аллелем гена *NAM-B1* превосходили линии с мутантным аллелем по содержанию белка в зерне [11]. Кроме того, установлено, что интрогрессия функционального аллеля *NAM-B1* в геном культурных пшениц обеих уровней плоидности приводит к повышению концентрации ключевых минералов в зерне (в частности Zn и Fe) [8; 10]. Ассоциация между содержанием белка и Zn, Fe показана для образцов дикой полбы, культурной полбы, спельты и для сортов культурной пшеницы [12]. В одной из наших работ показано, что общее содержание белка в зерне пшеницы также статистически достоверно связано с уровнем накопления микроэлементов (Zn, Fe, Cu) [13]. Это указывает на наличие общих физиологических и (или) генетических факторов, контролирующих накопление нутриентов в зерне пшеницы. Например, известно, что *NAM-B1* регулирует не только ремобилизацию питательных веществ из листьев в зерно, оказывая существенное влияние на уровень накопления белка [3], но и экспрессию некоторых генов, отвечающих за транспорт Zn и Fe из цитоплазмы во флоэму и из флоэмы в зерно [14].

Закключение. В исследуемой выборке генотипов пшеницы функциональный аллель гена *NAM-B1* обнаружен только у образцов видов-сородичей и у 5 из 22 интрогрессивных линий пшеницы. Все родительские сорта и большая часть линий с чужеродным генетическим материалом (77,3 %) имели мутантный аллель. Анализ средних значений основных количественных признаков (вегетационные периоды 2017–2021 гг.) показал, что генотипы с функциональным аллелем *NAM-B1* характеризовались большей высотой растения и продуктивной кустистостью, но более низкими показателями продуктивности колоса по сравнению с генотипами, несущими нефункциональный аллель. Выявлено, что наличие функционального аллеля *NAM-B1* обеспечивает высокий уровень накопления белка и цинка в зерне независимо от погодных условий, и при этом не приводит к существенному снижению массы 1000 зерен. Полученные результаты свидетельствуют об эффективности интрогрессии функционального аллеля *NAM-B1* от видов-сородичей для повышения питательной ценности мягкой пшеницы.

Список использованных источников

1. Biofortification and bioavailability of Zn, Fe and Se in wheat: present status and future prospects / P. K. Gupta [et al.] // Theor. Appl. Genet. – 2021. – Vol. 134, N 1. – P. 1–35. <https://doi.org/10.1007/s00122-020-03709-7>
2. Brevis, J. C. Effects of the chromosome region including the *Gpc-B1* locus on wheat grain and protein yield / J. C. Brevis, J. Dubcovsky // Crop Sci. – 2010. – Vol. 50, N 1. – P. 93–104. <https://doi.org/10.2135/cropsci2009.02.0057>
3. A NAC gene regulating senescence improves grain protein, zink, and iron content in wheat / C. Uauy [et al.] // Science. – 2006. – Vol. 314, N 5803. – P. 1298–1301. <https://doi.org/10.1126/science.1133649>
4. Wheat (*Triticum aestivum*) NAM proteins regulate the translocation of iron, zinc, and nitrogen compounds from vegetative tissues to grain / B. M. Waters [et al.] // J. Exp. Bot. – 2009. – Vol. 60, N 15. – P. 4263–4274. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp257>

5. Molecular characterization of the *NAM-1* genes in bread wheat in Australia / R. Yang [et al.] // *Crop and Pasture Science*. – 2018. – Vol. 69, N 12. – P. 1173–1181. <https://doi.org/10.1071/cp18273>
6. Genome-wide association mapping through 90K SNP array for quality and yield attributes in bread wheat against water-deficit conditions / H. G. M. Ahmed [et al.] // *Agriculture*. – 2020. – Vol. 10, N 9. – P. 392. <https://doi.org/10.3390/agriculture10090392>
7. Temperature response of wheat affects final height and the timing of stem elongation under field conditions / L. Kronenberg [et al.] // *J. Exp. Bot.* – 2021. – Vol. 72, N 2. – P. 700–717. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa471>
8. Assessment of the effects of the *Gpc-B1* allele on senescence rate, grain protein concentration and mineral content in hard red spring wheat (*Triticum aestivum* L.) from the Pacific Northwest Region of the USA / A. H. Carter [et al.] // *Plant Breeding*. – 2012. – Vol. 131, N 1. – P. 62–68. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2011.01900.x>
9. Effects of the *Gpc-B1* locus on high grain protein content introgressed into Argentinean wheat germplasm / F. Tabbita [et al.] // *Plant Breeding*. – 2013. – Vol. 132, N 1. – P. 48–52. <https://doi.org/10.1111/pbr.12011>
10. Marker-assisted improvement of grain protein content and grain weight in Indian bread wheat / M. K. Vishwakarma [et al.] // *Euphytica*. – 2016. – Vol. 208, N 2. – P. 313–321. <https://doi.org/10.1007/s10681-015-1598-6>
11. Breeding for increased grain protein and micronutrient content in wheat: ten years of the *GPC-B1* gene / F. Tabbita [et al.] // *J. Cereal Sci.* – 2017. – Vol. 73. – P. 183–191. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2017.01.003>
12. Variation in mineral micronutrient concentrations in grain of wheat lines of diverse origin / F. J. Zhao [et al.] // *J. Cereal Sci.* – 2009. – Vol. 49, N 2. – P. 290–295. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2008.11.007>
13. Корреляции и структура вариации признаков качества зерна и продуктивности линий пшеницы с чужеродным генетическим материалом / О. А. Орловская [и др.] // *Молекулярная и прикладная генетика*. – 2021. – Т. 31. – С. 42–52. <https://doi.org/10.47612/1999-9127-2021-31>
14. Regulation of Zn and Fe transporters by the GPC1 gene during early wheat monocarpic senescence / S. Pearce [et al.] // *BMC Plant Biol.* – 2014. – Vol. 14, N 1. – P. 368. <https://doi.org/10.1186/s12870-014-0368-2>

References

1. 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, vol. 134, no. 1, pp. 1–35. <https://doi.org/10.1007/s00122-020-03709-7>
2. Brevis J. C., Dubcovsky J. Effects of the chromosome region including the *Gpc-B1* locus on wheat grain and protein yield. *Crop Science*, 2010, vol. 50, no. 1, pp. 93–104. <https://doi.org/10.2135/cropsci2009.02.0057>
3. Uauy C., Distelfeld A., Fahima T., Blechl A., Dubcovsky J. A NAC gene regulating senescence improves grain protein, zinc, and iron content in wheat. *Science*, 2006, vol. 314, no. 5803, pp. 1298–1301. <https://doi.org/10.1126/science.1133649>
4. Waters B. M., Uauy C., Dubcovsky J., Grusak M. A. Wheat (*Triticum aestivum*) NAM proteins regulate the translocation of iron, zinc, and nitrogen compounds from vegetative tissues to grain. *Journal of Experimental Botany*, 2009, vol. 60, no. 15, pp. 4263–4274. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp257>
5. Yang R., Juhasz A., Zhang Y., Chen X., Zhang Y., She M., Zhang J., Maddern R., Edwards I., Diepeveen D., Islam S., Ma W. Molecular characterisation of the *NAM-1* genes in bread wheat in Australia. *Crop and Pasture Science*, 2018, vol. 69, no. 12, pp. 1173–1181. <https://doi.org/10.1071/cp18273>
6. Ahmed H. G. M., Sajjad M., Zeng Y., Iqbal M., Khan S. H., Ullah A., Akhtar M. N. Genome-wide association mapping through 90K SNP array for quality and yield attributes in bread wheat against water-deficit conditions. *Agriculture*, 2020, vol. 10, no. 9, pp. 392. <https://doi.org/10.3390/agriculture10090392>
7. Kronenberg L., Yates S., Boer M. P., Kirchgessner N., Walter A., Hund A. Temperature response of wheat affects final height and the timing of stem elongation under field conditions. *Journal of Experimental Botany*, 2021, vol. 72, no. 2, pp. 700–717. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa471>
8. Carter A. H., Santra D. K., Kidwell K. K. Assessment of the effects of the *Gpc-B1* allele on senescence rate, grain protein concentration and mineral content in hard red spring wheat (*Triticum aestivum* L.) from the Pacific Northwest Region of the USA. *Plant Breeding*, 2012, vol. 131, no. 1, pp. 62–68. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2011.01900.x>
9. Tabbita F., Lewis S., Vouilloz J. P., Ortega M. A., Kade M., Abbate P. E., Barneix A. J. Effects of the *Gpc-B1* locus on high grain protein content introgressed into Argentinean wheat germplasm. *Plant Breeding*, 2013, vol. 132, no. 1, pp. 48–52. <https://doi.org/10.1111/pbr.12011>
10. Vishwakarma M. K., Arun B., Mishra V. K., Yadav P. S., Kumar H., Joshi A. K. Marker-assisted improvement of grain protein content and grain weight in Indian bread wheat. *Euphytica*, 2016, vol. 208, no. 2, pp. 313–321. <https://doi.org/10.1007/s10681-015-1598-6>
11. Tabbita F., Pearce S., Barneix A. J. Breeding for increased grain protein and micronutrient content in wheat: ten years of the *GPC-B1* gene. *Journal of Cereal Science*, 2017, vol. 73, pp. 183–191. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2017.01.003>
12. Zhao F. J., Su Y. H., Dunham S. J., Rakszegi M., Bedo Z., McGrath S. P., Shewry P. R. Variation in mineral micronutrient concentrations in grain of wheat lines of diverse origin. *Journal of Cereal Science*, 2009, vol. 49, no. 2, pp. 290–295. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2008.11.007>
13. Орловская О. А., Вакла С. И., Хотылева Л. В., Килчевский А. В. Correlations and variation structure of grain quality traits and yield of wheat lines with foreign genetic material. *Молекулярная и прикладная генетика = Molecular and Applied Genetics*, 2021, vol. 31, pp. 42–52 (in Russian). <https://doi.org/10.47612/1999-9127-2021-31>
14. Pearce S., Tabbita F., Cantu D., Buffalo V., Avni R., Vazquez-Gross H., Zhao R., Conley C. J., Distelfeld A., Dubcovsky J. Regulation of Zn and Fe transporters by the GPC1 gene during early wheat monocarpic senescence. *BMC Plant Biol*, 2014, vol. 14, no. 1, p. 368. <https://doi.org/10.1186/s12870-014-0368-2>

Информация об авторах

Орловская Ольга Александровна – канд. биол. наук, доцент, заместитель заведующего лабораторией. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: O.Orlovskaya@igc.by. ORCID: 0000-0002-1187-1317.

Вакула Светлана Ивановна – канд. биол. наук, ст. науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: svettera@yandex.ru. ORCID: 0000-0002-2242-7107.

Яцевич Констанция Константиновна – науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: K.Yatsevich@igc.by.

Хотылева Любовь Владимировна – академик, д-р биол. наук, профессор, гл. науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: lvkhotyleva@gmail.com. ORCID: 0000-0003-0295-5022.

Кильчевский Александр Владимирович – академик, д-р биол. наук, профессор, заместитель Председателя Президиума НАН Беларуси (пр-т Независимости, 66, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: kilchev@presidium.bas-net.by. ORCID: 0000-0002-0175-9786.

Information about authors

Orlovskaya Olga A. – Ph. D. (Biology), Associate Professor, Deputy Head of the Laboratory. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: O.Orlovskaya@igc.by. ORCID: 0000-0002-1187-1317.

Vakula Svetlana I. – Ph. D. (Biology), Senior Researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: svettera@yandex.ru. ORCID: 0000-0002-2242-7107.

Yatsevich Kanstantsya K. – Researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: K.Yatsevich@igc.by.

Khotyleva Lubov V. – Academician, D. Sc. (Biology), Professor, Chief Researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: lvkhotyleva@gmail.com. ORCID: 0000-0003-0295-5022.

Kilchevsky Alexander V. – Academician, D. Sc. (Biology), Professor, Deputy Chairman of the Presidium of the National Academy of Sciences of Belarus (66, Nezavisimosti Ave., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: Kilchev@presidium.bas-net.by. ORCID: 0000-0002-0175-9786.