

ВЛИЯНИЕ ВНЕСЕНИЯ РАЗЛИЧНЫХ ДОЗ ИЗВЕСТКОВОГО МЕЛИОРАНТА В ПОЧВУ НА КАРТИРОВАНИЕ QTL У ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ (*Triticum aestivum* L.)

© 2023 г. Ю. В. Чесноков¹ *, М. А. Фесенко¹, А. И. Иванов¹, Д. В. Русаков¹,
Н. В. Кочерина¹, У. Ловассер², А. Бёрнер²

¹Агрофизический научно-исследовательский институт, Санкт-Петербург, 195220 Россия

²Лейбниц-Институт генетики растений и исследования возделываемых культур, Гатерслебен, 06466 Германия

*e-mail: yuv_chesnokov@agrophys.ru

Поступила в редакцию 04.03.2022 г.

После доработки 01.04.2022 г.

Принята к публикации 12.04.2022 г.

В работе впервые проведено картирование локусов количественных признаков (QTL, quantitative trait loci) у яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) при внесении в почву различных доз известкового мелиоранта — сыромолотого доломита в полевых условиях с целью выявления и идентификации генетических детерминант, определяющих эколого-генетическое взаимодействие “генотип—среда” у рекомбинантных инбредных линий этой культуры. В результате проведенных исследований было оценено 29 хозяйственно ценных признаков и в общей сложности картировано 150 QTL. Достоверность взаимосвязи между идентифицированными QTL и полиморфизмом по каждому изученному признаку устанавливали на основе пороговых значений отношения правдоподобия логарифма шансов LOD-score (logarithm of odds). Установлено, что при внесении в почву половинной и полной доз мелиоранта QTL, определяющие проявление 14 изученных признаков меняли свое местоположение на группах сцепления в зависимости от внесенной дозы сыромолотого доломита, а QTL 15 признаков оставались стабильными и не меняли установленную в экспериментах локализацию на хромосомах. Проведенные корреляционный и однофакторный дисперсионный анализы позволили установить характер сопряженности связи между признаками и дозой внесенного известкового мелиоранта. При проведении математических расчетов применяли критерий максимального правдоподобия и статистические критерии оценки значимости результатов. Полученные результаты представляют интерес для последующего изучения эколого-генетических механизмов реализации изученных признаков и управления ростом, развитием и продуктивностью у яровой мягкой пшеницы, и установления триггерных механизмов действия мелиоранта на физиологическое состояние растений.

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L., различные дозы известкового мелиоранта, хозяйственно ценные признаки, картирование QTL, статистический анализ.

DOI: 10.31857/S0016675823010034, **EDN:** CLKKGN

Картирование локусов количественных признаков (QTL, quantitative trait loci) на сегодняшний день является одним из основных методов установления эколого-генетической активности генома растительных организмов в полевых условиях. Одними из первых в этом направлении были проведены работы американскими учеными, которые установили, что позиции QTL могут не оставаться стабильными, особенно в условиях эффекта воздействия окружающей среды. Так, с помощью картирующей популяции томата F_2 , которую выращивали в трех различных экологических точках было выявлено 29 QTL. Необходимо отметить, что 15 из идентифицированных QTL были специфичны лишь для какой-то одной из трех экологических точек и лишь пять оказались идентичными

для всех трех географических точек проведения экспериментов [1]. Аналогичный эффект взаимодействия “генотип—среда” был выявлен в опытах, проведенных на кукурузе, которую выращивали в шести различных экологических точках [2]. Выявленная пропорция картированных общих QTL в данном случае была несколько выше. Китайские ученые посредством 537 RFLP- и 54 SSR-маркеров смогли идентифицировать 150 генов, которые различались у двух сортов риса. В общей сложности ими было картировано 32 различных QTL. Однако всего лишь 12 локусов проявляли себя в оба года проведения экспериментов (1994–1995), а 20 локусов исследователи смогли выявить либо только в первый, либо только во второй год [3]. Несколько позже немецкие исследователи

провели серию экспериментов, направленных на выявление QTL в ростовых камерах, в теплицах и в различных эколого-географических регионах Германии в полевых условиях [4]. В результате было установлено, что один и тот же признак в различных условиях выращивания может детерминироваться различными локусами на разных хромосомах.

В наших экспериментах [5], проведенных в 2005 г. в двух различных эколого-географических точках Российской Федерации, с помощью рекомбинантных инбредных линий картирующей популяции яровой мягкой пшеницы было установлено, что в различных эколого-географических условиях выращивания меняется локализация QTL, определяющего проявление одного и того же количественного признака. Такое перераспределение QTL на группах сцепления показывает, что смена лим-фактора окружающей среды в различных условиях произрастания может влечь за собой смену спектра локусов хромосом, детерминирующих проявление генотипической изменчивости признака. Необходимо отметить, что полученные нами результаты хорошо согласовывались с данными, полученными немецкими коллегами, полученными ими в условиях Германии [4], а также с аналогичного рода экспериментальными данными американских исследователей [1, 2].

В последующем нами были проведены эксперименты по картированию QTL по идентификации и картированию QTL хозяйственно ценных признаков у яровой мягкой пшеницы (*T. aestivum*) в градиенте доз азотного питания в полевых [6] и строго контролируемых условиях агроэкобиополигона [7], а также у линий удвоенных гаплоидов картирующих популяций двудольных растений *Brassica rapa* L. в поле, в теплице [8] и в контролируемых условиях агроэкобиополигона [9]. Однако на сегодняшний день не было проведено ни одного эксперимента, в котором изучалось эколого-генетическое влияние известкования кислых дерново-подзолистых почв на рост и развитие растений и установление генетических детерминантов, определяющих проявление хозяйственно значимых признаков при внесении различных доз химических мелиорантов в условиях поля.

Цель настоящей модельной работы — определение возможности установления количества и выявления точной локализации локусов хромосом (QTL), вовлеченных в физиолого-генетический процесс реализации сложных агрономически значимых признаков у яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.), проявляющих себя в полевых условиях в отсутствие и при внесении различных доз сыромолотого доломита в качестве известкового мелиоранта.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объекты исследований. В качестве материала исследований использовали 114 рекомбинантных инбредных линий картирующей популяции ITMI яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) и их родительские формы. Подробности создания картирующей популяции ITMI описаны ранее [4, 6].

Анализ признаков. Во всех вариантах опыта высевали по 25 семян каждой линии в двух повторностях и анализировали 29 различных признаков на протяжении всего периода вегетации (табл. 1). Анализ признаков проводили по методикам [10] в трех повторностях. При проведении экспериментов рассматривали только те признаки, которые проявляли достаточную для проведения оценки экспрессивность.

Условия выращивания. Анализ признаков у линий картирующей популяции проводили на экспериментальных полях Меньковского филиала ФГБНУ “Агрофизический научно-исследовательский институт” (ФГБНУ АФИ) (д. Меньково, Гатчинский р-н, Ленинградская обл. 59.42° с.ш., 30.03° в.д.). Почва опыта дерново-слабоподзолистая легкосуглинистая (содержание физической глины 21.2%) на опесчаненном моренном суглинке, подстилаемом озерно-ледниковым песком.

Физико-химические и агрохимические свойства: $pH_{KCl} - 4.30 \pm 0.19$, Нг. — 5.61 ± 0.14 смоль(экв)/кг, $S_{обм} - 3.13 \pm 0.12$ смоль(экв)/кг, $CaO_{обм} - 2.37 \pm 0.11$ смоль(экв)/кг, $MgO_{обм} - 0.65 \pm 0.04$ смоль(экв)/кг, содержание $C_{орг} - 1.91 \pm 0.05\%$, $N_{лг} - 98 \pm 6$ мг/кг, $P_2O_{5подв} - 214 \pm 8$ мг/кг, $K_2O_{подв} - 72 \pm 5$ мг/кг. По комплексу физико- и агрохимических свойств почва слабокультуренная, деградированная, сильнокислая, ненасыщенная основаниями (степень насыщенности основаниями 36%), слабообеспеченная подвижным калием, высоко — легкогидролизуемым азотом и подвижным фосфором.

Модельный эксперимент включал в себя три варианта опытов, проводившихся одновременно на одном участке поля, и различавшихся друг от друга дозой внесения известкового мелиоранта. Первый вариант — контроль, представлял собой опыт без внесения мелиоранта. Второй вариант — опыт, при котором вносилось 0.5 Нг. мелиоранта. Третий вариант — опыт, при котором вносилось 1 Нг. мелиоранта. В качестве известкового мелиоранта использовался сыромолотый доломит производства ООО “Торговый дом “Доломит” (г. Гатчина, Ленинградская обл.). Он обладал влажностью 1.8%, содержанием действующего вещества 94%, нейтрализующей способностью 86%. Его доза в физическом весе в вариантах 0.5 и 1 Нг. составляла 5 и 10 т/га. При закладке опыта известковый мелиорант (по указанным вариантам опыта) вносился под вспашку (глубина 22 см). Дополнительно, для оптимизации питания расте-

Таблица 1. QTL, выявленные у картирующей популяции ITMI в условиях д. Меньково Ленинградской обл. при внесении различных доз мелиоранта (М)

Признак	Символ	Опыт**										Всего*
		0 M	LOD	R ²	1/2 M	LOD	R ²	1 M	LOD	R ²		
Продолжительность посев—всходы	PSS***	7D (151.9)	2.34	18.43	3B (171.9)	2.45	17.43	3B (171.9)	2.69	18.94	0 + 6 + 0	
		1A (38.0)	2.22	14.54	2B (216.9)	2.26	17.21	2B (216.9)	2.18	16.68		
Продолжительность всходы—кушение	VST***	1A (158.5)	1.95	12.72	6D (30.5)	2.82	11.55	6D (30.5)	2.38	9.83	0 + 2 + 1	
Продолжительность всходы—колошение	VSH***	3D (170.8)	2.28	13.96	7B (341.3)	2.99	18.59	5D (130.8)	2.40	9.32	0 + 7 + 0	
		7B (341.3)	2.19	13.98	3D (111.0)	2.68	16.36	7B (377.0)	2.29	14.36		
								3D (170.8)	2.28	13.92		
Форма куста	TS	1A (205.7)	2.14	17.29	1A (205.7)	2.14	17.29	1A (205.7)	2.14	17.29	0 + 9 + 0	
		3A (56.3)	2.14	17.29	3A (56.3)	2.14	17.29	3A (56.3)	2.14	17.29		
		5A (89.0)	2.13	8.45	5A (89.0)	2.13	8.45	5A (89.0)	2.13	8.45		
Высота растения	PH***	4A (63.2)	2.69	19.85	4A (90.5)	3.01	12.06	4A (63.2)	3.53	25.18	3 + 2 + 0	
		4A (120.7)	2.49	9.57	4A (120.7)	3.06	11.64	6A (101.9)	2.91	11.19		
Длина верхнего (колосоносного) междоузлия	StLuI***	5A (230.9)	2.34	14.49	6A (101.9)	3.57	13.52	2A (7.4)	2.16	26.00	1 + 5 + 0	
		2D (190.3)	2.23	9.75	3D (9.7)	2.40	15.03	3A (6.7)	2.22	8.94		
Стеблевой узел — размер	StNS***	7D (151.9)	2.23	17.62	3B (171.9)	2.69	18.93	7A (158.5)	2.26	14.80	0 + 6 + 0	
		3D (213.5)	2.09	16.92	6A (88.8)	2.00	15.17	7A (6.6)	2.19	9.43		

Таблица 1. Продолжение

Признак	Символ	Опыт**										Всего*
		0 M	LOD	R ²	1/2 M	LOD	R ²	1 M	LOD	R ²		
Положение флаго- вого листа в начале колошения	LFP	7A (84.7)	2.08	15.95	7A (84.7)	2.08	15.95	7A (84.7)	2.08	15.95	0 + 3 + 0	
Ширина флагового листа	LFI***	1D (128.7)	2.52	10.94	5D (130.8)	3.09	11.83	7D (95.1)	3.47	20.66	2 + 5 + 0	
		7D (283.1)	2.33	14.38	1B (202.1)	2.60	10.69	1B (229.3)	2.66	17.94		
Лист — окраска лигулы	LLC	7A (317.2)	3.33	19.66	7A (317.2)	3.33	19.66	7A (317.2)	3.33	19.66	6 + 0 + 0	
		7D (279.3)	3.18	20.74	7D (279.3)	3.18	20.74	7D (279.3)	3.18	20.74		
Характер цветения	ChF	6B (175.2)	2.74	16.71	6B (175.2)	2.74	16.71	6B (175.2)	2.74	16.71	0 + 3 + 0	
Устойчивость к мучнистой росе, баллы	PMRb	6A (32.3)	3.30	12.67	6A (32.3)	3.30	12.67	6A (32.3)	3.30	12.67	3 + 3 + 0	
		2B (197.5)	2.65	16.00	2B (197.5)	2.65	16.00	2B (197.5)	2.65	16.00		
Восковой налет на внутренней стороне листа	LWBi	7B (250.5)	3.02	21.67	7B (250.5)	3.02	21.67	7B (250.5)	3.02	21.67	3 + 0 + 0	
Восковой налет на внешней стороне листа	LWBo	2D (300.0)	2.53	10.04	2D (300.0)	2.53	10.04	2D (300.0)	2.53	10.04	0 + 3 + 0	
Восковой налет на стебле	StWB	2D (300.0)	16.01	48.85	2D (300.0)	16.01	48.85	2D (300.0)	16.01	48.85	3 + 0 + 0	

Таблица 1. Продолжение

Признак	Символ	Опыт**										Всего*
		0 M	LOD	R ²	1/2 M	LOD	R ²	1 M	LOD	R ²		
Текстура колоса	SpT***	5D (266.2)	3.51	26.70	5A (63.8)	3.70	21.60	3B (160.2)	2.43	14.80	2 + 5 + 0	
		4B (17.3)	2.98	27.85	4B (17.3)	2.09	20.51	5D (266.2)	2.14	17.23		
							5A (63.8)	2.12	13.01			
Восковой налет на колосе	SpWB	1D (238.4)	4.83	17.87	1D (238.4)	4.83	17.87	1D (238.4)	4.83	17.87	9 + 0 + 0	
		2D (300.0)	3.72	14.43	2D (300.0)	3.72	14.43	2D (300.0)	3.72	14.43		
		7D (151.9)	3.25	24.63	7D (151.9)	3.25	24.63	7D (151.9)	3.25	24.63		
Форма колоса	SpS***	2D (104.0)	2.12	15.99	2D (0.0)	2.33	14.24	2D (0.0)	2.33	14.24	0 + 4 + 2	
		4B (129.3)	1.64	6.57	2A (10.6)	2.12	14.39	7B (341.3)	1.56	10.04		
Ломкость колоса	SpBR	3D (111.0)	3.00	19.17	3D (106.0)	4.73	18.57	3D (145.6)	3.69	15.08	3 + 0 + 0	
Длина колоса	SpL	4A (120.7)	5.54	20.05	4A (87.5)	4.66	17.45	4A (124.4)	4.78	18.76	3 + 2 + 0	
					5D (209.5)	2.96	11.37	5D (209.5)	2.96	11.35		
Форма колосковой/цветковой чешуи	GS***	7D (267.3)	2.59	16.55	1A (176.6)	2.17	10.00	1A (192.8)	1.97	8.45	0 + 2 + 1	
Окончание зубца колосковой чешуи	GBS	3A (66.5)	1.58	8.61	3A (66.5)	1.67	9.05	3A (66.5)	1.55	8.52	0 + 0 + 3	
Окраска зерновки	KC	3D (88.2)	7.45	27.43	3D (88.2)	8.65	30.85	3D (84.9)	6.57	35.91	5 + 1 + 0	
		3B (52.2)	3.32	20.94	3B (52.2)	3.65	22.17	3B (52.2)	2.99	18.57		

Таблица 1. Окончание

Признак	Символ	Опыт**										Всего*
		0 M	LOD	R ²	1/2 M	LOD	R ²	1 M	LOD	R ²		
Число колосьев	<i>NSiS</i> ***	5A (74.4)	2.15	8.46	7D (273.0)	2.24	13.88	4A (206.5)	2.89	12.95	0 + 3 + 0	
Число колосков в колосе	<i>NSpr</i> ***	4A (120.7)	4.84	17.77	4A (90.5)	2.85	11.43	4A (120.7)	4.32	16.02	2 + 4 + 1	
		7A (69.5)	2.98	19.27	5A (37.4)	1.97	13.23	7D (75.7)	2.18	13.54		
								5A (28.8)	2.16	13.79		
Число зерен в колосе	<i>NSeSp</i> ***	3B (146.5) 5A (154.6)	2.30 2.06	9.41 8.72	3B (146.5) 5A (28.8)	2.69 2.77	10.94 17.34	3B (146.5) 2D (271.3)	2.52 2.09	10.29 25.30	0 + 6 + 0	
Масса 1000 зерен	<i>TGI</i> ***	6A (27.1) 5A (47.3)	2.43 1.92	17.27 7.74	6A (101.9) 2A (239.2)	3.88 2.41	14.64 18.58	6A (101.9) 2A (25.7)	2.63 2.62	10.17 16.06	1 + 4 + 1	
Стекловидность зерна	<i>GrT</i>	5D (319.6) 6A (32.3)	4.94 2.77	29.17 11.32	5D (319.6) 7B (270.8)	4.00 2.17	23.73 8.93	5D (319.6) 7B (270.8)	4.55 2.46	26.52 10.15	3 + 3 + 0	
		2D (250.3)	3.61	22.59	2D (255.1)	8.19	43.06	2D (255.1)	6.94	37.92	3 + 0 + 0	
Всего			16 + 28 + 4			20 + 27 + 2			16 + 34 + 3		52 + 89 + 9 = 150	

Примечание. * – полужирный шрифт – основные QTL (LOD ≥ 3), с подчеркиванием – сильные QTL (3 > LOD ≥ 2), нормальный шрифт – минорные QTL (2 > LOD ≥ 1); ** – в круглых скобках под номером хромосомы (приведены с соответствующим буквенным обозначением) указана дистанция на данной хромосоме (курсивом – QTL привнесены материнской формой Ората 85, обычным шрифтом – QTL привнесены отцовской формой Syntheic); R² – процент фенотипической изменчивости, определяемый данным QTL; референтные карты приведены в [13]; *** – признаки, не проявляющие стабильность в идентификации их локализации на группах сцепления.

ний пшеницы в начале вегетации, вносили полное фоновое минеральное удобрение в дозе $N_{66}P_{48}K_{48}$, которое под предпосевную обработку почвы вносили дисковым лушильником ЛДГ-3 (глубина 11 см). Для этого использовалось комплексное удобрение экофоска с содержанием NPK 14 : 12 : 12 производства ООО “ПГ “Фосфорит” (Кингисеппский р-н, Ленинградская обл.).

Статистический анализ. QTL-анализ выполняли с помощью компьютерной программы QGENE [11] как это было описано ранее [4, 6]. При локализации QTL были использованы только те маркеры, которые соответствовали функции картирования по D.D. Kosambi [12]. Полученные данные по фенотипическому анализу интегрировали в существующую базовую карту, созданную для популяции ITMI [11, 13]. Достоверность взаимосвязи между выявленными локусами и полиморфизмом по тому или иному признаку оценивали на основе порогового значения логарифма шансов LOD-score (logarithm of odds) [14–16]. Для каждого признака проводился отдельный QTL-анализ. Во внимание принимались только локусы с $LOD \geq 3.0$ ($p < 0.001$), $3.0 > LOD \geq 2.0$ ($p < 0.01$); и $2.0 > LOD \geq 1.0$ ($p < 0.05$) [17].

Для установления степени связи между каждым из количественных признаков растений и содержанием известкового мелиоранта в структуре почве, а также попарно между каждым из количественных признаков растений по каждому опыту высчитывали коэффициенты корреляции r , критерием проверки значимости которых являлось отношение r к своей ошибке с помощью t -критерия Стьюдента. При этом значения коэффициентов корреляции $r < 0.3$ считали слабыми, в промежутке от 0.3 до 0.69 – умеренными, а при $r \geq 0.7$ – сильными [18]. Для нахождения влияния регулируемого фактора – градации внесения мелиоранта в структуру почвы, на результативные количественные признаки растений проводили дисперсионный анализ – комплексную оценку сравниваемых средних значений признаков с расчетом показателей варьирования, в частности дисперсии, их отношения F , а также значимости результатов [19]. Достоверность результатов ($p < 0.05$) определялась допустимой границей статистической значимости, т. к. этот уровень включает в себя вероятность ошибки 5%. Все расчеты проводились с использованием программы STATISTICA v.12.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В результате проведенных экспериментов было установлено, что каждый из таких признаков как продолжительность периодов посев–всходы, всходы–кущение и всходы–колошение контролировали различные локусы хромосом в зависимости от того вносился или нет мелиорант (табл. 1).

Так, например продолжительность периода посев–всходы в опыте без внесения мелиоранта контролировалась локусами на 7D- и 1A-группах сцепления, а при внесении половинной и полной дозы мелиоранта – локусами на хромосомах 3В и 2В. Следует заметить, что для вариантов и с половинной, и с полной дозой мелиоранта месторасположение локусов, определяющих проявление данного признака, оставалось стабильным. Процент фенотипической изменчивости проявления данного признака, определяемый выявленными локусами, варьировал от 14.54% в случае хромосомы 1А до 18.94% в случае хромосомы 3В. Такая же тенденция наблюдалась и в случае признаков продолжительности периодов всходы–кущение и всходы–колошение (табл. 1). Обращает на себя внимание тот факт, что для признака продолжительность периода всходы–колошение наблюдалось некоторое увеличение количества выявленных локусов хромосом, определяющих данный признак в случае внесения полной дозы мелиоранта. Добавлялся локус на группе сцепления 5D, месторасположение локуса на хромосоме 3D было таким же, как и в случае отсутствия внесения мелиоранта. Процент фенотипической изменчивости для признака продолжительность периода всходы–кущение варьировал от 9.93 до 12.72%, а для признака продолжительность периода всходы–колошение – от 9.32 до 18.99%.

Еще четыре признака, обуславливающие продуктивность зеленой массы, – высота растения, длина верхнего (колосоносного) междоузлия, размер стеблевого узла и ширина флагового листа – также проявили нестабильность локализации выявленных на группах сцепления QTL, определяющих проявление этих признаков. Так, например проявление признака высоты растения, хотя и определяется практически во всех вариантах опыта локусами 4А хромосомы, однако локализация на данной группе сцепления для него различается в зависимости от уровня известкования. И это несмотря на то, что гены, определяющие данный признак на 4А хромосоме, образуют кластер, а их пенетрантность зависит от уровня внесения мелиоранта. Процент фенотипической изменчивости проявления признака высоты растений варьировал от 9.57 до 25.18%, а значение LOD – от 2.49 до 3.53.

Проявление признака “ширина флагового листа” также зависела от внесения мелиоранта и определялась QTL, идентифицированных на 1D, 1В, 5D и 7D группах сцепления. Интересно то, что локализация выявленных QTL для данного признака без внесения и внесения полной дозы мелиоранта были практически одинаковыми, за исключением QTL на 1В хромосоме. Локус, выявленный на 1В хромосоме, был установлен для данного признака и в случае внесения половинной дозы мелиоранта, что на наш взгляд говорит

о некотором переходном варианте проявления признака “ширины флагового листа” при внесении различных доз мелиоранта. Значения LOD варьировали от 2.33 до 3.47, а процент фенотипической изменчивости — от 10.69 до 20.66%.

Признаки “длина верхнего (колосоносного) междоузлия” и “размер стеблевого узла” не проявляли подобного рода вариации. Во всех вариантах эксперимента они имели разную локализацию QTL, выявленных на различных группах сцепления. Показатели LOD-оценки и значения процентов фенотипической изменчивости как для длины верхнего (колосоносного) междоузлия, так и размера стеблевого узла также варьировали. Причем для признака длины верхнего (колосоносного) междоузлия максимуму LOD (3.57) соответствовало не самое высокое значение фенотипической изменчивости (13.52%). Такое же явление наблюдалось и для признака размера стеблевого узла, где минимальное значение процента фенотипической изменчивости (9.43%) соответствовало не самой низкой LOD-оценке (2.19).

Три признака, определяющих структурное состояние колоса, — текстура и форма колоса, а также форма колосковой/цветковой чешуи — также проявляли нестабильность локализации QTL, отвечающих за проявление этих признаков. Характер проявления текстуры колоса был схож с таковым у признаков: продолжительность периода всходы—колошение и ширина флагового листа. При этом самый высокий показатель LOD-оценки (3.70) QTL текстуры колоса коррелировал не с самым высоким значением фенотипического проявления данного признака (21.20%). И наоборот, самое низкое значение показателя LOD-оценки (2.09) соответствовало проценту фенотипического проявления данного признака равному 20.51%. Признаки форма колоса и форма колосковой/цветковой чешуи продемонстрировали более определенное проявление, которое выразилось в более стабильной смене расположения на группах сцепления локусов, определяющих проявление этих признаков как в вариантах с внесением, так и без внесения мелиоранта (табл. 1).

Группа признаков, отвечающих за структуру урожая, — число колосьев, число колосков в колосе, число зерен в колосе и масса 1000 зерен — также проявляли нестабильность месторасположения определяющих их QTL на группах сцепления во всех вариантах опыта. Так, например для признака число колосьев было выявлено три локуса на трех различных группах сцепления (5A, 7D и 4A), по одному для каждого варианта опыта. А для признака число колосков в колосе в дополнение к выявленным для числа колосьев локусам на трех различных группах сцепления (5A, 7D и 4A) в случае варианта опыта без внесения мелиоранта был выявлен еще один QTL на 7A группе сцепления.

При этом QTL на 7A группе сцепления соответствовало максимальное значение процента фенотипической изменчивости для данного признака (19.27%) при LOD-оценке равной 2.98. Максимальная LOD-оценка для QTL-признака число колосков в колосе также соответствовала варианту опыта без внесения мелиоранта и была равна 4.82, что соответствовало 17.77% процентам фенотипической изменчивости.

Для признака число зерен в колосе были идентифицированы QTL на 3B, а также 5A и 2D хромосомах. QTL на группе сцепления 3B проявлял себя во всех трех вариантах опыта и позиция его оставалась стабильной, в то время как локус на 5A хромосоме был идентифицирован только в вариантах опыта без внесения и с внесением половинной дозы мелиоранта, причем месторасположения на самой 5A хромосоме в случае варианта без внесения (154.6 cM) отличалась от варианта с внесением половинной дозы мелиоранта (28.8 cM). Кроме того, каждый из этих локусов был привнесен различными родительскими формами (см. табл. 1). В случае варианта опыта с внесением полной дозы мелиоранта проявление признака числа зерен в колосе контролировалось QTL, идентифицированным на 2D хромосоме, и данный локус, также как и в случае варианта без внесения мелиоранта, был привнесен отцовской формой. Фенотипическая изменчивость данного признака варьировала от 8.72 до 25.30%, а LOD-оценка — от 2.06 до 2.77.

Проявление признака масса 1000 зерен было идентичным по своему характеру проявления признака число зерен в колосе. Для этого признака также было выявлено три QTL для трех вариантов опыта. Но если локус на 6A хромосоме был идентифицирован для всех трех вариантов эксперимента, то локус на 5A хромосоме был определен только в случае варианта без внесения мелиоранта, а локус на 2A хромосоме — в случае внесения как половинной, так и полной дозы мелиоранта. Следует отметить, что QTL на группе сцепления 2A различались по своему месторасположению. Так, в случае внесения половинной дозы мелиоранта местоположение идентифицированного QTL было 239.2 cM, а в случае внесения полной дозы — 25.7 cM. Оба QTL привнесены материнской формой. Все остальные локусы, определявшие проявление признака масса 1000 зерен были привнесены отцовским родителем. Обращает на себя также внимание то, что местоположение QTL на 6A хромосоме в случае варианта опыта без внесения мелиоранта (27.1 cM) отличается от вариантов с внесением как половинной, так и полной дозы (101.9 cM). Максимальная LOD-оценка для данного признака была равна 3.88, а максимальное значение процента фенотипической изменчивости, определяемое выявленными QTL — 18.58%.

Остальные 15 изученных нами признаков проявили стабильность локализации на хромосомах, идентифицированных для каждого из этих признаков локусов хромосом, определяющих пенетрантность данных признаков вне зависимости от внесения в почву мелиоранта. Стабильность для этих признаков отмечалась не только по количеству выявленных для каждого признака QTL, но и их распределения по группам сцепления. Исключение составляет только признак стекловидности зерна. Для этого признака помимо стабильного QTL на группе сцепления 5D были выявлены QTL на 6A хромосоме в случае варианта опыта без внесения мелиоранта, и на группе сцепления 7B в вариантах с внесением как половинной, так и полной дозы мелиоранта. Причем различия в месторасположении QTL, идентифицированного на группе сцепления 7B в вариантах опыта с внесением мелиоранта не наблюдалось.

Для определения статистической достоверности полученных результатов, а также для установления степени связи между каждым из количественных признаков растений и уровнем известкования проводили корреляционный анализ, который позволил установить признаки, проявление которых варьировало в зависимости от содержания известкового мелиоранта в почве (табл. 2). Однако все значимые корреляционные зависимости оказались в статистическом значении слабыми ($r < 0.3$). Как следует из данных в табл. 2, из 29 признаков всего три достоверно и положительно коррелировали с повышением дозы внесения мелиоранта в почву: признак высоты растения с коэффициентом корреляции $r = 0.21$, а также признаки ширины флагового листа и числа колосьев с $r = 0.11$. Такие признаки как продолжительность периода посев-всходы и масса 1000 зерен показали достоверную отрицательную связь с уровнем применения мелиоранта, характеризующуюся коэффициентом корреляции $r = -0.11$ и $r = -0.19$ соответственно.

Наши предположения достоверно подтверждаются и результатами однофакторного дисперсионного анализа о влиянии внесения в почву мелиоранта на проявление того или иного признака, кроме признака период продолжительности посев-всходы, который не показал достоверный результат в этом анализе (табл. 3). По итогам проведенных математических расчетов было выяснено, что из 29 признаков только четыре статистически значимо варьировали в зависимости от изменения физико-химического состояния почвы известковым мелиорантом. Как установлено ранее [19], значимость на уровне $p < 0.05$ указывает на то, что признаки с такими значениями p показывают изменчивость. Оставшиеся 25 изученных и рассмотренных нами признаков, у которых получившиеся уровни значимости (p) дисперсионного отношения (F) больше или равны 0.05, обла-

дали постоянством, что указывает на физиолого-генетическую независимость проявления этих признаков от уровня известкования кислой дерново-подзолистой почвы.

ОБСУЖДЕНИЕ

Основным результатом проведенного нами модельного эксперимента явился тот факт, что изменение условий влияния или воздействия факторов внешней среды на такие физиолого-генетические показатели как рост и развитие растений, неизбежно приводит к изменению локализации идентифицированных на группах сцепления ряда QTL, определяющих проявление изучаемых хозяйственно ценных признаков. По нашему мнению, это говорит о влиянии условий выращивания на физиологическое состояние, а также рост и развитие растений, определяемых пулом QTL, детерминирующих проявление изучаемых признаков во взаимодействии “генотип—среда”.

Наряду с механизацией и химизацией мелиорация является важным фактором интенсификации сельскохозяйственного производства, способствуя оптимизации водного, воздушного, теплового, окислительно-восстановительного, кислотно-основного и питательного режима почвы. Она снижает токсичность различных поллютантов, поступающих в почву, формирует благоприятный микроклимат и, в конечном итоге, повышает эффективность взаимодействия “генотип—среда” [20].

Одна из самых распространенных — химическая мелиорация, основанная на физико-химическом воздействии на почву химических мелиорантов с целью формирования заданных параметров эффективного плодородия почвы [21], включает окультуривающие приемы известкования, фосфоритования, мелиоративного применения органических удобрений, способствующие оптимизации агрофизического, физико-химического и агрохимического состояний почвы [22]. Однако длительный отказ от необходимой химической мелиорации и появление негативных агроклиматических трансформаций окружающей среды существенно обострили проблемы деградации сельскохозяйственных земель [23, 24]. В результате более половины почв мирового пахотного фонда, в том числе и в Нечерноземной зоне России, остро нуждается в известковании, особенно, при возделывании требовательных к реакции почвенной среды культур, таких, например, как яровая пшеница [24, 25]. Характер детерминации потенциала продуктивности яровой пшеницы при известковании почв указывает на наличие целой серии требующих детального изучения особенностей [26, 27] эколого-генетических механизмов реализации взаимодействия “генотип—среда”, например установления молекулярно-физиологических

Таблица 2. Результаты корреляционного анализа

Символ признака*	r — коэф. корреляции	t -критерий	p — значимость
<i>PSS**</i>	−0.11	−2.08	0.038
<i>VST</i>	0.04	0.73	0.468
<i>VSH</i>	0.03	0.52	0.604
<i>TS</i>	0.00	0.00	1.000
<i>PH**</i>	0.21	3.88	0.000
<i>StLuI</i>	0.09	1.63	0.105
<i>StNS</i>	0.04	0.70	0.486
<i>LFP</i>	0.00	0.00	1.000
<i>LFW**</i>	0.14	2.67	0.008
<i>LLC</i>	0.00	0.00	1.000
<i>ChF</i>	0.00	0.00	1.000
<i>PMRb</i>	0.00	0.00	1.000
<i>SpL</i>	0.08	1.42	0.157
<i>NS_{LS}**</i>	0.14	2.55	0.011
<i>NS_{pt}</i>	0.09	1.75	0.081
<i>NSeSp</i>	0.05	0.96	0.337
<i>TGW**</i>	−0.19	−3.52	0.000
<i>LWBi</i>	0.00	0.00	1.000
<i>LWBo</i>	0.00	0.00	1.000
<i>StWB</i>	0.00	0.00	1.000
<i>SpT</i>	−0.04	−0.67	0.500
<i>SpWB</i>	0.00	0.00	1.000
<i>SpS</i>	0.01	0.24	0.813
<i>SpBR</i>	0.07	1.22	0.222
<i>GS</i>	0.01	0.17	0.866
<i>GBS</i>	0.00	0.00	1.000
<i>KC</i>	−0.04	−0.65	0.518
<i>GrT</i>	−0.03	−0.45	0.650
<i>DifThC</i>	0.07	1.27	0.204

* — расшифровка обозначений признаков дана в табл. 1.

** — признаки, проявляющие статистически значимое варьирование, в зависимости от условий выращивания в эксперименте (в отсутствии и при внесении половинной либо полной дозы мелиоранта в почву).

механизмов алюмотолерантности [28–30], устойчивости к кислотности почв [31, 32] и к другим неблагоприятным факторам окружающей среды с целью управления ростом, развитием и продуктивностью этой культуры в полевых условиях различных эколого-географических зон и регионов.

Взаимодействие “генотип—среда” является ключевым фактором в реализации эколого-генетического потенциала сельскохозяйственных растений. Эдафические факторы — это одно из составляющих такого взаимодействия. В нашей работе впервые был проведен модельный эксперимент

Таблица 3. Результаты однофакторного дисперсионного анализа по градиенту внесения известкового мелиоранта в почву

Символ признака*	Число степени свободы <i>d.f.</i>	Средний квадрат отклонений (дисперсия) <i>MS</i>	<i>F</i> – дисперсионное отношение	<i>p</i> – значимость	Остаточная вариация (ошибка)	
					<i>d.f.</i>	<i>MS</i>
<i>PSS</i>	2	10.70	2.95	0.054	339	3.63
<i>VST</i>	2	7.39	0.62	0.540	339	11.98
<i>VSH</i>	2	13.02	0.33	0.717	339	39.06
<i>TS</i>	2	0	0	1.000	339	0.66
<i>PH**</i>	2	710.81	7.57	0.001	339	93.89
<i>StLuI</i>	2	46.50	1.86	0.158	339	25.07
<i>StNS</i>	2	0.00	0.32	0.724	339	0.00
<i>LFP</i>	2	0	0	1.000	339	1.94
<i>LFW**</i>	2	0.22	3.74	0.025	339	0.06
<i>LLC</i>	2	0	0	1.000	339	1.01
<i>ChF</i>	2	0	0	1.000	339	3.66
<i>PMRb</i>	2	0	0	1.000	339	1.77
<i>SpL</i>	2	1.61	1.01	0.366	339	1.59
<i>NSStS**</i>	2	7.83	3.57	0.029	339	2.19
<i>NSpt</i>	2	11.97	2.40	0.092	339	4.99
<i>NSeSp</i>	2	42.25	0.48	0.619	339	88.06
<i>TGW**</i>	2	388.41	6.42	0.002	339	60.49
<i>LWBi</i>	2	0	0	1.000	339	1.69
<i>LWBo</i>	2	0	0	1.000	339	1.48
<i>StWB</i>	2	0	0	1.000	339	8.04
<i>SpT</i>	2	0.54	0.30	0.739	337	1.80
<i>SpWB</i>	2	0	0	1.000	339	2.21
<i>SpS</i>	2	0.01	0.03	0.973	337	0.27
<i>SpBR</i>	2	4.26	0.77	0.463	319	5.51
<i>GS</i>	2	0.04	0.23	0.796	319	0.16
<i>GBS</i>	2	0.01	0.04	0.964	319	0.29
<i>KC</i>	2	0.09	0.43	0.648	320	0.20
<i>GrT</i>	2	0.13	0.23	0.796	319	0.57
<i>DifThC</i>	2	3.52	0.90	0.407	337	3.90

Примечание. * – расшифровка обозначений признаков дана в табл. 1; ** – признаки, проявляющие статистически значимое варьирование в зависимости от условий выращивания в эксперименте (в отсутствии и при внесении половинной либо полной дозы мелиоранта в почву).

по идентификации и установлению локализации на группах сцепления QTL, определяющих целый ряд хозяйственно ценных признаков, в условиях внесения половинной и полной дозы мелиоранта — сыромолотого доломита. Контролем служил опыт в котором в почву мелиорант не вносили. В результате проведенных анализов было установлено, что из 29 оцененных признаков только 14 выявленных и идентифицированных QTL меняли свое месторасположение и локализацию на группах сцепления при их выявлении. Остальные 15 оставались стабильными и не меняли свое месторасположение на группах сцепления вне зависимости от того вносилось или нет какое-либо количество мелиоранта в почву.

Ранее в наших экспериментах по установлению влияния факторов внешней среды на проявление хозяйственно ценных признаков у яровой мягкой пшеницы в контролируемых условиях агроэкосистемы было установлено, что изменение всего лишь одного или нескольких (но не всех) факторов физического воздействия экзогенного характера приводит к изменению месторасположения на группах сцепления некоторых изученных нами QTL в зависимости от изменения режима того или иного фактора экзогенного воздействия, что указывало на зависимость проявления изучаемых признаков и определяющих их проявление локусов хромосом от изменения данных режимов [7, 33]. Схожие результаты наблюдались и в других наших экспериментах [6, 8] или экспериментах зарубежных ученых [1, 2, 4], которые проводились в полевых условиях и/или условиях теплицы на одно- и двудольных растениях. Во всех этих экспериментах изменение условий внешней среды приводило к изменению месторасположения на группах сцепления QTL, определяющих проявление хозяйственно ценных признаков у различных сельскохозяйственных видов растений. В этой связи, как это вытекает из представленных в настоящем исследовании и литературных данных, спектр генов, определяющий среднюю величину и генетическую дисперсию того или иного хозяйственно ценного признака, как правило определяется лимитирующим фактором внешней среды. Смена определенного лимитирующего фактора неизбежно влечет за собой смену спектра локусов хромосом, обуславливающих проявление того или иного признака [5]. Следует заметить, что это правило не зависит от того, в каких условиях проявляет себя лимитирующий фактор — полевые, тепличные или строго контролируемые условия выращивания растений. Данный вывод позволяет подойти к установлению генетических механизмов управления ростом, развитием и продуктивностью растений, в том числе в практической селекции [34–36]. Картирование же QTL диффузного отражения листовой пластинки, определяющих содержание хлорофилла, отношение кароти-

ноидов к хлорофиллу, фотохимическую активность фотосинтетического аппарата, содержание антоцианов, меру рассеяния света листом, а также площади листовой ассимилирующей поверхности и показателей продуктивности сельскохозяйственных культур [37] позволяет перейти посредством цифровизации показателей физиолого-генетических свойств и признаков к показателям цифрового съема и обработки информации физиологического состояния растений и посевов в on-line или off-line режиме как в полевых, так и в лабораторных условиях [34–36].

Основным эколого-генетическим выводом из полученных результатов можно считать не только установление наличия эффекта взаимодействия “генотип—среда”, но и выявление в геноме яровой мягкой пшеницы блоков коадаптированных генов и, вероятно, коадаптированных блоков генов, их взаимозависимой экспрессии и пенетрантности в ответ на изменение таких эдафических факторов среды как кислотность почв, что следует из полученных нами данных по месторасположению на группах сцепления некоторых локусов хромосом, определяющих проявление ряда изученных признаков, экспрессия которых зависит от внесения в почву мелиоранта. К таким признакам относятся например: продолжительность периода всходы-колошение (контролируется физиологической активностью блочных кластеров на 3D и 7B хромосомах), высота растения (4A), ширина флагового листа (1B, 1D, 7D), число колосков в колосе (4A, 5A), масса 100 зерен (2A, 6A) и некоторые другие.

Проведенные нами корреляционный и дисперсионный анализы позволили установить характер генетической изменчивости проявления признаков по вариантам опыта (табл. 2 и 3), т. е. влияние эффекта внесения известкового мелиоранта в почву, что подтверждает наши выводы о воздействии этого фактора изменчивости, включая его лимитирующий характер, на выраженность анализируемых нами признаков, проявивших склонность к смене своего месторасположения на группах сцепления при картировании QTL того или иного признака в зависимости от дозы внесения мелиоранта в почву.

Обращает на себя внимание и статистически относительно низкая для некоторых выявленных QTL LOD-оценка. Этот вопрос уже рассматривался нами в ряде наших работ [6, 16], и мы здесь останавливаться на нем не будем. Укажем только, что с биологической точки зрения наличие или отсутствие того или иного локуса/гена на хромосоме, в физическом смысле слова, является величиной постоянной, если только это не подвижный мобильный элемент или не произошла в процессе проведения эксперимента рекомбинация. Это означает, что с физико-биологической

точки зрения ген/локус хромосомы никуда деться не может, и как показывают полученные нами и другими исследователями данные [1, 2, 4–6, 8], как основные, так и минорные QTL располагались и располагаются в тех же позициях, в которых они находились и находятся вне зависимости какого-либо влияния на них каких-то экзогенных факторов воздействия. Относительно невысокая статистическая оценка любого рода может определяться либо недостаточностью полученных исходных данных для получения высокой статистической оценки первичных данных, либо иной статистической погрешностью, что никак не влияло и не влияет на физическое месторасположение изучаемых генов/локусов на группах сцепления, а только на статистическое математическое действие их выявления [6, 16].

Таким образом, нами впервые в рамках модельного эксперимента установлено и продемонстрировано влияние различных доз известкового мелиоранта на проявление целого ряда хозяйственно ценных признаков у яровой мягкой пшеницы. Проявление идентифицированных QTL может зависеть или не зависеть от того вносился или нет мелиорант в почву. Однако все изученные нами признаки взаимодействовали и с определенной статистической достоверностью коррелировали друг с другом. Отмечено, что картированные QTL могут на группах сцепления образовывать ко-адаптированные блоки, в которых могут находиться несколько локусов хромосом, определяющих проявление некоторых из изученных нами признаков. Полученные в настоящем исследовании результаты могут быть использованы для установления физиолого-генетических механизмов реализации изучаемых признаков с целью управления ростом, развитием и продуктивностью растений, в том числе сельскохозяйственной. Последующие полномасштабные эксперименты, как мы полагаем, позволят не только более полно установить этапы эколого-генетических механизмов взаимодействия “генотип–эдафические факторы среды”, но и триггерных механизмов действия мелиоранта на физиологическое состояние растений.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием в качестве объекта животных.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием в качестве объекта людей.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Paterson A.H., Damon S., Hewitt J.D. et al. Mendelian factors underlying quantitative traits in tomato: comparison across species, generations, and environments // *Genetics*. 1991. V. 127. P. 181–197. <https://doi.org/10.1093/genetics/127.1.181>
2. Stuber C.W., Lincoln S.E., Wolff D.W. et al. Identification of genetic factors contributing to heterosis in hybrid from two elite maize inbred using molecular marker // *Genetics*. 1992. V. 132. P. 823–839. <https://doi.org/10.1093/genetics/132.3.823>
3. Allard R.W. History of plant population genetics // *Ann. Rev. Genet.* 1999. V. 33. P. 1–27.
4. Börner A., Schumann E., Furste A. et al. Mapping of quantitative trait loci determining agronomic important characters in hexaploid wheat // *Theor. Appl. Genet.* 2002. V. 105. P. 921–936. <https://doi.org/10.1007/s00122-002-0994-1>
5. Чесноков Ю.В., Почення Н.В., Бёрнер А. и др. Эколого-генетическая организация количественных признаков растений и картирование локусов, определяющих агрономически важные признаки у мягкой пшеницы // Доклады Академии наук. 2008. Т. 418. № 5. С. 693–696.
6. Чесноков Ю.В., Гончарова Э.А., Почення Н.В. и др. Идентификация и картирование QTL физиолого-агрономических признаков яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) в градиенте доз азотного питания // Сельскохозяйственная биология. 2012. № 3. С. 47–60.
7. Чесноков Ю.В., Мирская Г.В., Канаши Е.В. и др. Идентификация и картирование QTL у яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) в контролируемых условиях агроэкобиополигона в отсутствии и при внесении азотного удобрения // Физиология растений. 2018. Т. 65. № 1. С. 52–65. <https://doi.org/10.7868/S0015330318010062>
8. Артемьева А.М., Соловьева А.Е., Кочерина Н.В. и др. ДНК-маркированные линии двойных гаплоидов *Brassica rapa* L. и идентифицированные QTL, контролирующие хозяйственно ценные признаки для использования в селекции листовых капустных культур // Каталог мировой коллекции ВИР. Вып. 810. СПб: ВИР, 2012. 174 с.
9. Egorova K.V., Sinyavina N.G., Artemyeva A.M. et al. QTL analysis of the content of some bioactive compounds in *Brassica rapa* L. grown under light culture conditions // *Horticulturae*. 2021. V. 7(12). P. 583. <https://doi.org/10.3390/horticulturae7120583>
10. Филатенко А.А., Шитова И.П. Широкий унифицированный классификатор СЭВ рода *Triticum* L. Л.: ВИР, 1989. 44 с.
11. Nelson J.C. QGENE: Software for mapping-based genomic analysis and breeding // *Mol. Bred.* 1997. V. 3. P. 239–245. <https://doi.org/10.1023/A:1009604312050>
12. Kosambi D.D. The estimation of map distances from recombination values // *Ann. Eugen.* 1944. V. 12. P. 172–175. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1809.1943>

13. *Ganal M.D., Röder M.S.* Microsatellite and SNP markers in wheat breeding // *Genomics Assisted Crop Improvement: Genomics Applications in Crops* / Eds Varshney R.K., Tuberosa R. Dordrecht, Germany: Springer, 2007. V. 2. P. 1–24.
14. *Morton N.E.* Sequential test for the detection of linkage // *Am. J. Hum. Genet.* 1955. V. 7. P. 277–318.
15. *Liu B.H.* Statistical Genomics: Linkage, Mapping, and QTL Analysis. London, New York, Washington: CRC Press, 1998. 611 p.
16. *Кочерина Н.В., Артемьева А.М., Чесноков Ю.В.* Использование лод-оценки в картировании локусов количественных признаков у растений // Докл. РАХН. 2011. № 3. С. 14–17.
17. *Lander E.S., Botstein D.* Mapping Mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps // *Genetics*. 1989. V. 129. P. 185–199.
<https://doi.org/10.1093/genetics/121.1.185>
18. *Лакин Г.Ф.* Биометрия. М.: “Высшая школа”, 1990. 352 с.
19. *Фишер Р.Э.* Статистические методы для исследователей. М.: Госстатиздат, 1958. 267 с.
20. *Дубенок Н.Н.* Состояние и перспективы развития мелиорации земель в Российской Федерации // Мелиорация и водное хозяйство. 2017. № 2. P. 27–31.
21. *Сычев В.Г., Аканова Н.И.* Современные проблемы и перспективы химической мелиорации кислых почв // Плодородие. 2019. № 1(106). P. 3–7.
<https://doi.org/10.25680/S19948603.2019.106.01>
22. *Иванов И.А., Иванов А.И., Цыганова Н.А.* Изменение свойств подзолистых и дерново-подзолистых почв на песчаных породах при окультуривании // Почвоведение. 2004. № 4. С. 489–499.
23. *Иванов А.И., Иванова Ж.А., Воробьев В.А., Цыганова Н.А.* Агроэкологические последствия длительного применения дефицитных систем удобрения на хорошо окультуренных дерново-подзолистых почвах // Агрохимия. 2016. № 4. С. 10–17.
24. *Иванов А.И., Янко Ю.Г.* Мелиорация как необходимое средство развития сельского хозяйства нечерноземной зоны России // Агрофизика. 2019. № 1. С. 67–78.
<https://doi.org/10.25695/AGRP.2019.01.09>
25. *Сычев В.Г., Шафран С.А., Виноградова С.Б.* Плодородие почв России и пути его регулирования // Агрохимия. 2020. № 6. С. 3–13.
<https://doi.org/10.31857/S0002188120060125>
26. *Литвинович А.В., Ковлева А.О., Хомяков Ю.В. и др.* Сортная реакция яровой пшеницы на известкование при различных уровнях азотного питания // Агрохимия. 2017. № 5. С. 78–85.
27. *Litvinovich A., Pavlova O., Lavrishchev A. et al.* Dynamics of soil pH after utilization of by-products of industrial rock processing as a calcareous material in acid soils // *Com. Soil Sci. Plant Anal.* 2021. V. 52. P. 93–101.
<https://doi.org/10.1080/00103624.2020.1849267>
28. *Abate E., Hussien S., Laing M., Mengistu F.* Aluminium toxicity tolerance in cereals: Mechanisms, genetic control and breeding methods // *African J. Agric. Res.* 2013. V. 8(9). P. 711–722.
<https://doi.org/10.5897/AJARx12.003>
29. *Gupta N., Gaurav S.S., Kumar A.* Molecular basis of aluminium toxicity in plants: a review // *Am. J. Plant Sci.* 2013. V. 4. P. 21–37.
<https://doi.org/10.4236/ajps.2013.412A3004>
30. *Ryan P.R.* Assessing the role of genetics for improving the yield of Australia’s major grain crops on acid soils // *Crop Past. Sci.* 2018. V. 69. P. 242–264.
<https://doi.org/10.1071/cp17310>
31. *Kochian L.V., Piñeros M.A., Liu J., Magalhaes J.V.* Plant adaptation to acid soils: The molecular basis for crop aluminum resistance // *Ann. Rev. Plant Biol.* 2015. V. 66. P. 571–598.
<https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-043014-114822>
32. *Li Q., Li A., Yu X., Dai T. et al.* Soil acidification of the soil profile across Chengdu Plain of China from the 1980s to 2010s // *Sci. Total Env.* 2020. V. 698. 134320.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.134320>
33. *Чесноков Ю.В., Мирская Г.В., Канаиш Е.В. и др.* Картирование QTL у яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) в контролируемых условиях агроэкобиополигона // Физиология растений. 2017. Т. 64. № 1. С. 55–68.
<https://doi.org/10.7868/S0015330316060026>
34. *Усков И.Б., Якушев В.П., Чесноков Ю.В.* Управление агробиологическими системами — физико-агрономические и генетико-селекционные аспекты (к 85-летию Агрофизического научно-исследовательского института) // Сельскохозяйственная биология. 2017. Т. 52. № 3. С. 429–436.
<https://doi.org/10.15389/agrobiol.2017.3.429rus>
35. *Чесноков Ю.В.* Управление продукционным процессом посредством агрофизических, физиологических и молекулярно-генетических методов в системе точного земледелия // Матер. II Междунар. науч. конф. “Тенденции развития агрофизики: от актуальных проблем земледелия и растениеводства к технологиям будущего”, посвященной памяти академика Е.И. Ермакова. СПб, 2–4 октября 2019. СПб: ФГБНУ АФИ. 2019. С. 8–19.
36. *Чесноков Ю.В.* QTL-анализ и управление продуктивностью растений в системе точного земледелия // Овощи России. 2020. № 4. С. 12–19.
<https://doi.org/10.18619/2072-9146-2020-4-12-19>
37. *Чесноков Ю.В., Канаиш Е.В., Мирская Г.В. и др.* Картирование QTL-индексов диффузного отражения листьев яровой гексаплоидной пшеницы (*Triticum aestivum* L.) // Физиология растений. 2019. Т. 66. № 1. С. 46–57
<https://doi.org/10.1134/S0015330319010044>

Influence of Application of Various Doses of Lime Immeliiorant into the Soil on QTL Mapping in Spring Bread Wheat (*Triticum aestivum* L.)

Yu. V. Chesnokov^{a, *}, M. A. Fesenko^a, A. I. Ivanov^a, D. V. Rusakov^a,
N. V. Kocherina^a, U. Lohwasser^b, and A. Börner^b

^aAgrophysical Research Institute, Saint-Petersburg, 195220 Russia

^bLeibniz-Institute of Plant Genetics and Crop Plant Research, Seeland, OT Gatersleben, 06466 Germany

*e-mail: yuv_chesnokov@agrophys.ru

In this work, quantitative trait loci (QTL) were mapped for the first time in spring bread wheat (*Triticum aestivum* L.) when various doses of a lime ameliorant, raw-milled dolomite, were introduced into the soil in order to reveal and identify genetic determinants that determine the ecological genetic interaction “genotype—environment” in recombinant inbred lines of this crop. As a result of the research, 29 economically valuable traits were evaluated and a total of 150 QTLs were mapped. The significance of the relationship between the identified QTLs and polymorphism for each studied trait was established based on the threshold values of the likelihood ratio of the logarithm of odds (LOD-score). It was found that when half and full doses of the ameliorant were applied to the soil, the QTLs that determine the manifestation of 14 studied traits changed their location on the linkage groups depending on the applied dose of raw ground dolomite, and the QTL of 15 traits remained stable and did not change the localization on the chromosomes established in the experiments. Conducted correlation and one-way analysis of variance made it possible to establish the nature of the conjugation of the relationship between the traits and the dose of the introduced lime ameliorant. When performing mathematical calculations, the maximum likelihood criterion and statistical criteria for assessing the significance of the results were used. The results obtained are of interest for the subsequent study of the ecological and genetic mechanisms of the realization of the studied traits and the control of growth, development and productivity in spring soft wheat, and the establishment of trigger mechanisms for the action of the ameliorant on the physiological state of plants.

Keywords: *Triticum aestivum* L., various doses of lime ameliorant, economically valuable traits, QTL mapping, statistical analysis.