

Минеральный состав зерна диких сородичей и интрогрессивных форм в селекции пшеницы

Т.В. Савин¹, А.И. Аbugалиева^{1, 2}✉, И. Чакмак³, К. Кожакметов¹

¹ Казахский научно-исследовательский институт земледелия и растениеводства, Алматы, Казахстан

² Казахский национальный аграрный университет, Алматы, Казахстан

³ Университет Сабанчи, Стамбул, Турция

Изучен минеральный состав зерна интрогрессивных форм мягкой пшеницы в сравнении с дикими сородичами и сортами. Высокий уровень содержания макро- и микроэлементов (N, P, K, Mg, S, Ca, Mn, Fe, Zn, Cd, Cu) выявлен у диких видов *Aegilops ovata* и *Ae. triuncialis*, общий повышенный фон – у сородичей относительно современных сортов *Triticum aestivum* (стандарты). По содержанию макро- и микроэлементов интрогрессивные формы пшеницы занимали промежуточное положение между дикими сородичами и современными сортами. Выявлены переходные формы (Жетысу × *T. militinae*; Жетысу × *T. kiharae*; Безостая 1 × *Ae. cylindrica*) с уровнем минерального состава, характерным для диких форм. Все изученные генотипы дифференцированы на три кластера. Первый состоит преимущественно из интрогрессивных форм, *Ae. triaristata* и сорта Комсомольская 1, в происхождении которого участвовали дикие формы. Второй кластер включает в основном сорта (родительские формы), *T. timopheevii* и интрогрессивную форму Стекловидная 24 × *T. militinae*. В третий кластер входят виды *T. militinae*, *T. kiharae*, *Ae. cylindrica* и интрогрессивные формы с их участием: Жетысу × *T. militinae* и Безостая 1 × *Ae. cylindrica*. Такое деление позволяет классифицировать генотипы по уровню метаболизма: дикие сородичи (третий кластер), сорта (второй кластер) и промежуточный – интрогрессивные формы (первый кластер). В целом включение культурных форм (беккроссирование с районированными сортами) в скрещивания с интрогрессивными формами, как правило, сопровождается снижением общего метаболического уровня, но специфично относительно сортов и диких видов, характеризующихся полиморфизмом. Выявлены источники высокого содержания макро- и микроэлементов – дикие сородичи и интрогрессивные формы, часть из которых использовалась в качестве доноров при скрещивании с сортами. По результатам топкроссных скрещиваний со стандартами – коммерческими и наиболее распространенными сортами Стекловидная 24, Алматы, Жетысу – для двух константных линий (Безостая 1 × *Ae. cylindrica*) × *T. kiharae* и Жетысу × *T. kiharae* выявлена передача содержания K, P, Mg, S, Fe, Mn, Zn и P, Mg, N потомству этих генотипов в F₂–F₃ поколениях.

Ключевые слова: зерно; макро- и микроэлементы; пшеница; дикие сородичи; интрогрессивные формы; источники; доноры; топкроссы.

Mineral composition of wild relatives and introgressive forms in wheat selection

T.V. Savin¹, A.I. Abugaliyeva^{1, 2}✉, I. Cakmak³, K. Kozhakhmetov¹

¹ Kazakh Research Institute of Agriculture and Plants, Almaty, Kazakhstan

² Kazakh National Agrarian University, Almaty, Kazakhstan

³ Sabanci University, Istanbul, Turkey

The study of seed mineral composition of wheat and its wild relatives revealed higher content of all elements in *Aegilops ovata* and *Ae. triuncialis*, as well as an overall increased background in relatives compared to modern varieties of *Triticum aestivum* (standards). By content of macro- and microelements, synthetic forms of wheat occupy an intermediate position between wild relatives and modern varieties. Transitional forms with the level of mineral composition typical of wild forms (Zhetyssu × *T. militinae*; Zhetyssu × *T. kiharae*; Bezostaya 1 × *Ae. cylindrica*) have been identified. All genotypes have been differentiated into 3 clusters. The first consists predominantly of introgressive forms, *Ae. triaristata* and the Komsomolskaya 1 variety, which has wild forms in its origin. The second cluster includes mainly varieties (parental forms), *T. timopheevii* and the introgressive form (Steklovidnaya 24 × *T. militinae*). The third cluster consists largely of *T. militinae*, *T. kiharae*, *Ae. cylindrica* species and introgressive forms originated from them: Zhetyssu × *T. militinae* and Bezostaya 1 × *Ae. cylindrica*. Such division allows us to classify genotypes according to the level of metabolism: wild relatives (3rd cluster), varieties (2nd cluster) and an intermediate group – introgressive forms (1st cluster). In general, inclusion of cultural forms (backcrossing with varieties) to crosses with introgressive forms is usually accompanied by a decrease in the total metabolic level, but it varies in cultivars and wild species characterized by polymorphism. Sources of high content of elements have been revealed: wild relatives and introgressive forms, some of which are donors. According to the results of topcross breeding with testers – commercial common wheat varieties Steklovidnaya 24, Almaty, Zhetyssu – inheritance of this trait by progenies in F₂–F₃ generations has been revealed in two constant lines: (Bezostaya 1 × *Ae. cylindrica*) × *T. kiharae* and Zhetyssu × *T. kiharae*.

Key words: grain; macro and microelements; wheat; wild relatives; introgressive forms; resources; donors; topcrosses.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Савин Т.В., Аbugалиева А.И., Чакмак И., Кожакметов К. Минеральный состав зерна диких сородичей и интрогрессивных форм в селекции пшеницы. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2018;22(1):88-96. DOI 10.18699/VJ18.335

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Savin T.V., Abugaliyeva A.I., Cakmak I., Kozhakhmetov K. Mineral composition of wild relatives and introgressive forms in wheat selection. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektzii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2018;22(1):88-96. DOI 10.18699/VJ18.335 (in Russian)

В настоящее время, с внедрением новых технологий актуальным становится вопрос целенаправленного поиска и переноса аллелей генов конкретных признаков. Предварительно необходимо выявить источники и доноры, в том числе среди диких сородицей и созданных промежуточных пшенично-чужеродных гибридов (ПЧГ). Эти ценные формы могут использоваться как самостоятельный объект экологически устойчивых агросистем, так и в качестве эффективного селекционного (переходного) мостика для передачи полезных генов в геном пшеницы (Размахнин и др., 2012).

Запас генофонда мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. по лимитирующим признакам довольно ограничен и не всегда позволяет решать многие актуальные задачи современной селекции. Поэтому наряду с классическими методами селекции, отбора и гибридизации, внутривидового скрещивания пшеницы применяют также методы отдаленной гибридизации с использованием представителей близких родов и видов пшеницы: *Aegilops*, *Agropyron*, *Secale*, *T. timopheevii*, *T. dicoccum*, *T. kiharae* и других носителей признаков и свойств. Наиболее оптимальный материал для оценки и последующего переноса уникальных для пшеницы аллелей генов от ее дикорастущих сородицей – это ПЧГ. Поддерживать и сохранять выявленный аллель гена пшенично-чужеродных гибридов намного проще, чем отслеживать его в популяциях диких сородицей. При удачном решении проблем продуктивности и устойчивости к стрессам вопрос качества зерна является решающим в селекции на конечный тип его использования.

В предварительных исследованиях дикие и примитивные пшеницы, такие как *T. monococcum*, *T. dicoccum* и *T. dicoccoides*, проявили себя как более перспективные генетические источники содержания микроэлементов в сравнении с современными сортами пшеницы и селекционными линиями (Graham et al., 2001; Welch et al., 2005). Известно, что образцы *T. dicoccoides* характеризуются большей вариабельностью и более высокими концентрациями Zn и Fe в зерне. Этот вид является источником генетического разнообразия для агрономических свойств, аминокислотного состава и содержания протеина (Cakmak et al., 1999, 2004; Nevo, 2006; Gomez-Becerra et al., 2010). Аналогичные исследования развиваются по фосфору (Mousavi, 2011) и азоту, в том числе в сравнительном изучении усвоения питательных элементов (N, P, K) ди-, тетра- и гексаплоидными пшеницами (Huang et al., 2007). Увеличение плоидности пшеницы сопровождается увеличением эффективности использования N на прирост биомассы и урожая зерна. Влияние N и P на биомассу максимально эффективно у *T. boeoticum*, минимально – у *Ae. speltoides*. Влияние N, P и K на урожайность наиболее эффективно у *Ae. speltoides* и наименее – у *T. aestivum*. Эффективность может зависеть от генов генома D. Водный стресс повышал эффективность N по данным накопления биомассы, избыточное удобрение – снижало (Huang et al., 2007).

По содержанию минеральных элементов в зерне, в частности Fe и Zn, наиболее изучены образцы *T. dicoccoides*, предшественника *T. durum*, отличающегося повышенным содержанием Fe в зерне. Другие виды пшеницы не характеризовались детально по минеральному составу зерна (Cakmak et al., 2004), как и образцы эгилопсов (Tiwari

et al., 2010). Ряд работ посвящен поиску источников не просто высокого содержания микроэлементов, но и их биологической усвояемости (Lopez et al., 2003). Показано, что виды *Aegilops* могут быть использованы в качестве важного источника Zn, в частности *Ae. speltoides* var. *ligustica* (CC) и *Ae. triuncialis* (UCC).

При идентификации локусов (QTL), определяющих содержание цинка и фосфора в зерне пшеницы, установлено, что количество Zn и P контролируется полигенами; определено до семи QTL для содержания Zn в зерне и до шести QTL – для P. Два QTL, влияющих на содержание Zn, локализованы на хромосомах 4A и 4D и колокализованы с таковыми по содержанию P. Четыре QTL, определяющих количество Zn, локализованы на хромосомах 2D, 3A и 4A и совпадают с расположением QTL для P (Rajani et al., 2011).

В наших исследованиях использован материал, созданный на протяжении многих лет путем успешной гибридизации пшеницы *T. aestivum* и видов *T. timopheevii*, *T. militinae*, *T. kiharae*, *T. dicoccoides*, *Ae. cylindrica*, *Ae. triaristata* и получением переходных гибридных форм и продвинутых константных гибридов (Ержебаева, Нурпеисов, 2009; Савин и др., 2009). Ранее нами был изучен минеральный состав зерна видов пшениц (*T. timopheevii*, *T. dicoccoides*, *T. kiharae*, *T. militinae*, *Ae. cylindrica*, *Ae. triaristata*) в зависимости от условий выращивания и показано, что дикорастущие виды могут быть донорами таких полезных признаков, как высокое содержание Fe и Zn и низкое – Cd (Abugalieva et al., 2013).

Большое значение для селекции пшеницы имеет расширение генетических ресурсов за счет интрогрессивных форм, с характеристической уровня их метаболизма в конкретных регионах по минеральному составу зерна. Целью настоящей работы было изучение особенностей минерального состава зерна интрогрессивных форм в сравнении с дикими сородицами и сортами и выделение источников и доноров высокого содержания макро- и микроэлементов.

Материал и методы исследований

В работе использовались различные виды пшениц и эгилопсов (табл. 1), а именно: диплоидные виды (*T. monococcum*), тетраплоидные (*T. turgidum*, *T. dicoccum*, *T. polonicum*, *T. persicum*, *T. militinae*, *T. timopheevii*, *T. dicoccoides*, *T. aephiopicum*), гексаплоидные (*T. petropavlovskiyi*, *T. kiharae*, *T. compactum*, *Ae. triuncialis*, *Ae. triaristata*, *Ae. ovata*); константные переходные формы из межродовых и межвидовых скрещиваний F_6 – F_8 (Савин и др., 2009); образцы топкроссных скрещиваний между переходными формами и зарегистрированными сортами (Ержебаева, Нурпеисов, 2009). Общая схема получения интрогрессивных форм приведена на рис. 1.

Материал выращен в 2006–2009 и 2014–2016 гг. в условиях стационара зернофуражных культур КазНИИ земледелия и растениеводства, 42° с. ш., 77° в. д., 740 м над ур. моря. Образцы посеяны на делянках площадью 5 м² в двух полевых повторениях в соответствии с принятой агротехникой.

Содержание макро- и микроэлементов в зерне определяли методом индуктивно-плазменно-атомной эмиссион-

Table 1. Research material

<i>Triticum</i>	<i>Aegilops</i>	Standard <i>T. aestivum</i>	Introgression lines
<i>T. monococcum</i>	<i>Ae. triuncialis</i> UUCC	Bezostaya 1	(Bezostaya 1 × <i>Ae. triaristata</i>) × Karlygash
<i>T. turgidum</i>	<i>Ae. triaristata</i> C ^u C ^u MM	Almaly	Erythrospermum 350 × <i>T. militinae</i>
<i>T. dicoccum</i>	<i>Ae. cylindrica</i> CCDD	Steklovidnaya 24	Bezostaya 1 × <i>Ae. cylindrica</i>
<i>T. polonicum</i>	<i>Ae. ovata</i>	Erythrospermum 350	(Bezostaya 1 × <i>T. militinae</i>) × <i>T. militinae</i> -6
<i>T. persicum</i>	<i>Ae. squarrosa</i> DD	Zhetysu	(Bezostaya 1 × <i>T. militinae</i>) × <i>T. militinae</i> -9
<i>T. militinae</i>		Komsomolskaya 1	(Bezostaya 1 × <i>T. militinae</i>) × <i>T. militinae</i> -4
<i>T. aephiopicum</i>		Karahan	Steklovidnaya 24 × <i>T. timopheevii</i>
<i>T. timopheevii</i>			Zhetysu × <i>T. timopheevii</i>
<i>T. diccoides</i>			Steklovidnaya 24 × <i>Ae. cylindrica</i>
<i>T. spelta</i>			Erythrospermum 350 × <i>T. kiharae</i>
<i>T. petropavlovskyi</i>			Zhetysu × <i>T. kiharae</i>
<i>T. kiharae</i>			Zhetysu × <i>T. militinae</i>

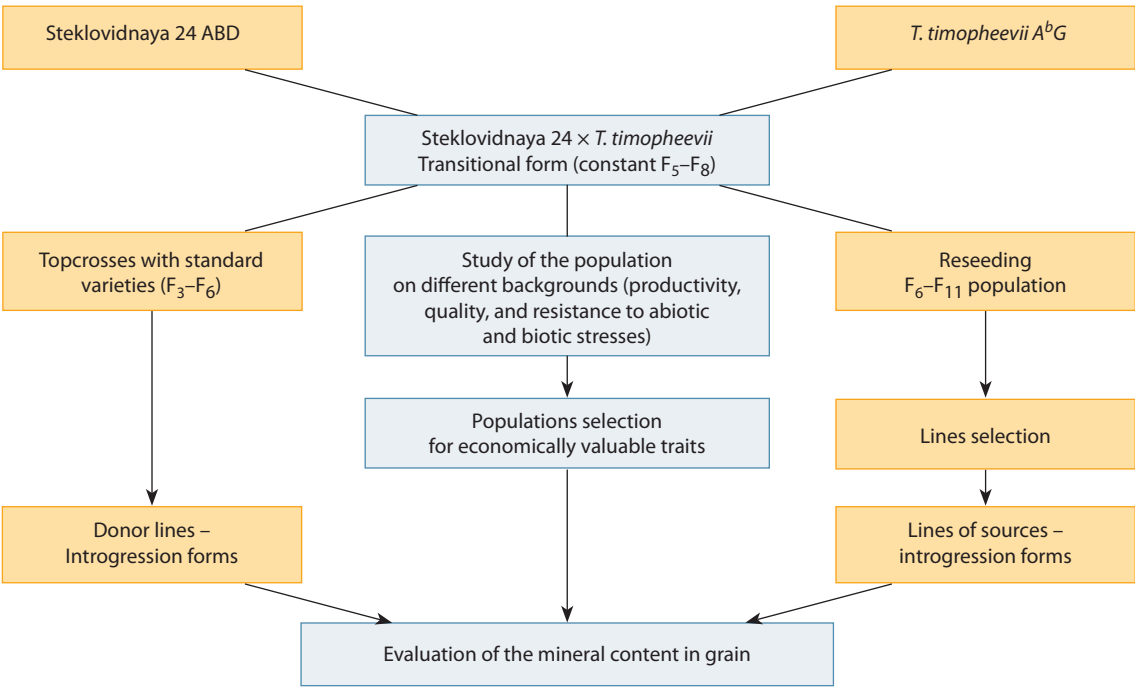


Fig. 1. Schematic presentation of the raise and study of transitional (introgression) forms.

ной спектрометрии (ICP-AES) (Сакмак et al., 2004). Содержание N определено методом Кьельдаля, с использованием $k = 5.7$ для пшеницы при расчете протеина. Кластерный анализ проведен по алгоритму С.П. Мартынова с использованием минимума произведения $D(1-R)^2$ между евклидовыми расстояниями (D) и коэффициентом корреляции (R), описанному ранее (Савин и др., 1998).

Результаты

Характеристика константных (переходных) пшенично-эгилопсных (ПЭГ) и пшенично-межвидовых гибридов по потенциалу метаболизма (содержание макро- и микроэлементов) осуществлена в двух репродукциях. Переходные формы озимой пшеницы проанализированы по

содержанию макро- и микроэлементов в зерне, и прежде всего по содержанию азота (табл. 2). Максимальное содержание протеина отмечено для форм с участием *T. kiharae*, *T. militinae* и *T. timopheevii* при общем повышенном фоне для интрогрессивных форм относительно современных коммерческих сортов (13.4–16.6 %). Как в засушливый (2015), так и в увлажненный (2016) год стабильным содержанием протеина характеризовались генотипы Эритроспермум 350 × *T. kiharae* и Жетысу × *T. militinae*.

Таким образом, для переходных интрогрессивных форм пшеницы характерно промежуточное содержание азота между дикими и культурными формами, которое сохраняется стабильно по нескольким репродукциям, в том числе на высоком уровне урожайности (более 80 ц/га).

Table 2. Year-to year variation in protein percentages in winter wheat introgression forms

Transitional forms	Min	Max	Seven-year mean (2006–2009, 2014–2016)	2014	2015	2016
(Bezostaya 1 × <i>Ae. triaristata</i>) × Karlygash	13.2	18.4	15.9 ± 0.2	14.5	18.5	15.6
<i>Erythrospermum</i> 350 × <i>T. militinae</i>	14.1	19.4	16.7 ± 0.3	14.7	18.5	15.7
(Bezostaya 1 × <i>T. militinae</i>) × <i>T. militinae</i> -6	12.5	18.6	15.8 ± 0.2	14.2	17.3	15.3
(Bezostaya 1 × <i>T. militinae</i>) × <i>T. militinae</i> -9	14.0	19.2	16.7 ± 0.3	16.3	18.2	15.9
(Bezostaya 1 × <i>T. militinae</i>) × <i>T. militinae</i> -4	13.3	18.8	15.7 ± 0.2	15.4	17.0	16.3
Zhetysu × <i>T. militinae</i>	15.0	17.8	16.8 ± 0.3	18.2	–	16.7
(Bezostaya 1 × <i>Ae. cylindrica</i>) × <i>T. kiharae</i>	13.7	20.2	18.2 ± 0.3	21.3	No sample	
Zhetysu × <i>T. kiharae</i>	17.0	18.2	17.7 ± 0.3	19.2	16.6	–
<i>Erythrospermum</i> 350 × <i>T. kiharae</i>	15.1	18.1	16.9 ± 0.2	18.4	16.4	16.3
Steklovidnaya 24 × <i>T. timopheevii</i>	15.3	17.2	16.5 ± 0.1	16.3	17.3	15.4
Zhetysu × <i>T. timopheevii</i>	14.0	18.0	16.2 ± 0.1	17.6	18.7	15.8
Bezostaya 1 × <i>Ae. cylindrica</i>	14.3	18.6	16.5 ± 0.2	17.6	16.5	15.9
Steklovidnaya 24 × <i>Ae. cylindrica</i>	14.3	18.4	16.6 ± 0.2	17.4	–	15.7
Variety Karahan	14.9	14.9	14.9 ± 0.1	17.1	–	–
Variety Almaly	12.3	15.0	13.7 ± 0.2	13.7	–	16.3
<i>T. timopheevii</i>	15.5	17.3	16.4 ± 0.3	16.0	17.8	20.9
<i>T. militinae</i>	21.8	22.2	22.0 ± 0.3	23.6	22.6	23.4
<i>T. kiharae</i>	21.3	23.3	22.3 ± 0.1	21.9	21.5	22.6
<i>Ae. triaristata</i>	21.5	22.1	21.8 ± 0.2	27.1	24.2	22.8
<i>Ae. cylindrica</i>	21.9	23.8	22.9 ± 0.3	23.9	21.0	21.6

Содержание азота в зерне диких сородичей (родительских форм) варьировало от 16.0 % у *T. timopheevii* до 23.9 % у *Ae. cylindrica*.

По содержанию калия стабильно максимальным средним значением выделяются образцы Жетысу × *T. kiharae*, Жетысу × *T. timopheevii*, Безостая 1 × *Ae. cylindrica*, (Безостая 1 × *T. militinae*) × *T. militinae*-9 (5089, 5162, 5025 и 4355 мг/кг соответственно). При этом современные сорта характеризовались максимальным значением 4308 мг/кг для сорта Комсомольская 1 и 4192 мг/кг для сорта Алма-лы. Интрогрессивные формы по содержанию К в зерне превышали родительские как современных сортов, так и диких сородичей (3512–4515 мг/кг), за исключением *Ae. cylindrica* (5014–5274 мг/кг) и *Ae. triaristata* (4282–5237 мг/кг).

Содержание фосфора в зерне интрогрессивных форм меняется в пределах содержаний для культурных и диких форм (максимальное значение 4789 мг/кг для ПЭГ Безостая 1 × *Ae. cylindrica*), не достигая уровня диких сородичей – 5640 мг/кг (*Ae. ovata*) и 5411 мг/кг (*Ae. cylindrica*). В переходных формах этот показатель варьировал от 2929 мг/кг для (Безостая 1 × *Ae. triaristata*) × Карлыгаш до 5236 мг/кг в зависимости от репродукции. В целом выделились по максимальному содержанию фосфора и во второй репродукции генотипы Жетысу × *T. militinae*, (Безостая 1 × *T. militinae*) × *T. militinae*-9 и Стекловидная 24 × *Ae. cylindrica*. Уровень фосфора в зерне для диких форм, особенно эгилопсов, был выше в 1.5–1.7 раза по многолетним данным и в двух последних репродукциях.

По содержанию Mg в зерне интрогрессивные формы также занимают промежуточное положение между эгилопсами и *T. aestivum*, с максимумом для генотипа Жетысу × *T. militinae* (1689 мг/кг). Выделяются те же интрогрессивные формы, что и по содержанию калия: Жетысу × *T. militinae*, Жетысу × *T. kiharae* и (Безостая 1 × *T. militinae*) × *T. militinae*-9.

Максимальной степенью выраженности по комплексу элементов отличаются образцы Жетысу × *T. kiharae* (K, P, Ca, Fe, Mn, Zn) и (Безостая 1 × *Ae. cylindrica*) × *T. kiharae* (N, S, Fe).

Содержание Fe в зерне переходных форм варьировало от 39 до 66 мг/кг (Жетысу × *T. militinae*) в современных репродукциях, содержание Zn находилось на уровне 48–52 мг/кг. Максимальные значения содержания Fe в зерне, сохранившиеся в обеих репродукциях, отмечены для генотипов с участием *T. kiharae*: (Безостая 1 × *Ae. cylindrica*) × *T. kiharae*, Жетысу × *T. kiharae*, Эритро-спермум 350 × *T. kiharae*. В сравнении с культурными формами-сортами превышение составляет порядка 25–35 % для интрогрессивных форм при большей приближенности к диким сородичам пшеницы – *T. kiharae*. Эгилопсы, как и в случае макроэлементов, отличаются значительным преобладанием уровня железа в зерне.

Известно, что питательный режим пшеницы серой (S) оказывает большое влияние на хлебопекарные свойства муки (Randall, Wrigley, 1986), что выражается через существенную роль дисульфидных связей в обеспечении функциональности клейковины. Значение S–S связей со-

Table 3. Sulfur contents, ppm, in transitional introgression forms of winter wheat

Winter wheat introgressive forms	F ₅	F ₆	F ₇	F ₈	Percentage of genotypes, %		
					S > 2000	N:S > 17:1	N:S > 19:1
(Bezostaya 1 × <i>Ae. triaristata</i>) × Karlygash	1674	1590	1840	1857	–	–	–
ErythrospERMum 350 × <i>T. militinae</i>	1889	1652	1696	1920	–	25	–
(Bezostaya 1 × <i>T. militinae</i>) × <i>T. militinae</i> -6	1798	1628	1630	1865	–	25	–
(Bezostaya 1 × <i>T. militinae</i>) × <i>T. militinae</i> -9	1738	1647	1712	1888	–	25	50
(Bezostaya 1 × <i>T. militinae</i>) × <i>T. militinae</i> -4	1769	1608	1604	1769	–	50	–
Steklovidnaya 24 × <i>T. militinae</i>	1730	1737	1606	1706	–	75	–
Zhetysu × <i>T. militinae</i>	2285	2017	1773	1899	50	50	–
(Bezostaya 1 × <i>Ae. cylindrica</i>) × <i>T. kiharae</i>	1992	1999	1757	1768	–	50	–
Zhetysu × <i>T. kiharae</i>	1795	1838	1830	1786	–	50	–
ErythrospERMum 350 × <i>T. kiharae</i>	1825	1646	1623	1820	–	50	–
Steklovidnaya 24 × <i>T. timopheevii</i>	1760	1761	1605	1749	–	33	–
Zhetysu × <i>T. timopheevii</i>	1694	1615	1801	1925	–	–	–
Bezostaya 1 × <i>Ae. cylindrica</i>	1942	1643	1820	1863	–	–	–
Steklovidnaya 24 × <i>Ae. cylindrica</i>	1866	1607	1500	1602	–	33	–
Bezostaya 1	1693	1836	1836	1693	–	25	–
Karlygash	1507	1610	1610	1597	–	25	–
Steklovidnaya 24	1452	1527	1527	1494	–	–	–
Zhetysu	1570	1477	1477	1501	–	–	–
Almaly	1590	1503	1503	1598	–	–	–
Sapaly	1500	1607	1607	1590	–	–	–
ErythrospERMum 350	1820	1725	1725	1745	–	–	–
<i>T. kiharae</i>	2204	2142	2142	2190	100	100	–
<i>T. militinae</i>	2194	2330	2330	2275	100	75	–
<i>T. timopheevii</i>	1901	1849	1849	1841	–	–	–
<i>Ae. triaristata</i>	2596	2431	2596	2565	100	50	–
<i>Ae. squarrosa</i>	2272	2404	2404	1548	75	–	–
<i>Ae. cylindrica</i>	2170	2099	2102	2164	100	–	–

пряжено со свойствами упругости/эластичности и соотношением формирования S-бедных белков (ω-глиадины, ВМС-глутенины) и S-богатых (α, γ-глиадины и НМС-глутенины).

В зерне переходных форм пшеницы содержание серы в основном не превышает уровня для сортов (табл. 3), характеризуясь максимальным значением, как и по содержанию Ca, Fe, Zn и Mn, для интрогрессивной формы Жетысу × *T. militinae*, что гораздо ниже, чем для *T. militinae* (2330 мг/кг), но выше, чем в сорте Жетысу (1477–1570 мг/кг). Для остальных интрогрессивных форм содержание S в зерне находится на уровне современных сортов.

Потребность пшеницы в сере не так велика: ~20 кг/га для среднего урожая 8 т/га (Zhao et al., 1999). В ряде работ показана роль S (содержание S и соотношение N:S) как важного фактора, влияющего на хлебопекарные качества муки. Некоторые исследователи (Wooding et al., 2000) считают, что для хлебопекарных свойств соотношение N:S = 12.5:1 является оптимумом, а при соотношении

более 13:1 требуются дополнительные затраты на перемешивание теста. Структурно одна часть S требует 15 частей N. Если S в дефиците вследствие применения азотных удобрений, то аккумуляция непротеиновых компонентов, таких как амиды, приводит к превышению соотношения 15:1. Сравнение суммарного N и S позволяет получить полезную информацию о питательном балансе между N и S в растениях и использовать в диагностике статуса S. Отмечена тенденция уменьшения со временем содержания S (1981–1982 гг. – 1.72 мг/г, 1992–1993 – 1.35 мг/г) и возрастания отношения N:S с 12:1 до 16:1. Содержание S в дефиците на втором месте после N (например, на севере Германии). Критически дефицитным считается содержание серы 1.2 мг/г и соотношение N:S, равное 17:1. Дефицит серы, в том числе по соотношению N:S, подтверждается в ранние репродукции почти для всех интрогрессивных форм, постепенно снижаясь в поколениях до 14.8–16.2, за исключением генотипов Эритроспермум 350 × *T. militinae* и Жетысу × *T. militinae* (см. табл. 3).

Классификация диких, культурных и интрогрессивных форм озимой пшеницы по содержанию макро- и микроэлементов проведена методом многомерного кластерного анализа (рис. 2). Все генотипы дифференцированы на три кластера. Первый состоит преимущественно из синтетических форм, *Ae. triaristata* и сорта Комсомольская 1, имеющего в родословной дикие формы. Второй кластер включает в основном сорта (родительские формы), *T. timopheevii* и интрогрессивную форму Стекловидная 24 × *T. militinae*. В третий кластер входят виды *T. militinae*, *T. kiharae*, *Ae. cylindrica* и формы с их участием: Жетысу × *T. militinae* и Безостая 1 × *Ae. cylindrica*. Такое деление позволяет классифицировать генотипы по уровню метаболизма: дикие сородичи (третий кластер), сорта (второй кластер) и промежуточный – интрогрессивные формы (первый кластер).

По содержанию макро- и микроэлементов интрогрессивные формы пшеницы занимали промежуточное положение между дикими сородичами и современными сортами (рис. 3). Выявлены переходные формы с минеральным составом, характерным для диких форм (Жетысу × *T. militinae*; Жетысу × *T. kiharae*; Безостая 1 × *Ae. cylindrica*).

Таким образом, выделены источники по отдельным элементам (макро- и микро-) и их комплексу, что позволяет говорить о генотипах с повышенным уровнем минерального состава среди интрогрессивных форм, наиболее приближенных к диким сородичам пшеницы. Среди выделенных форм генотипы с участием *T. kiharae* и *T. militinae*, которые характеризовались как источники максимального содержания N, Mg, Mn, Fe, Zn и N, P, S соответственно. Насколько эти источники эффективны и перспективны как доноры, можно выяснить по степени передачи признака потомству в специальных (топкроссных) скрещиваниях.

Наследование высокого содержания макро- и микроэлементов в зерне изучено по результатам топкроссных скрещиваний (см. рис. 1), проведенных в (Ержебаева, Нурпеисов, 2009). Выявлен ряд константных интрогрессивных линий с селективно значимым содержанием Fe в зерне: (Безостая 1 × *Ae. cylindrica*) × Эритроспермум 350 – до 43–56 мг/кг; ПЭГ 304 × *T. timopheevii* – до 50–52 мг/кг; (Безостая 1 × *Ae. cylindrica*) × *T. kiharae* – до 50–59 мг/кг; Эритроспермум 350 × *T. kiharae* – до 47–53 мг/кг; Жетысу × *T. militinae* – до 51–66 мг/кг; Жетысу × *T. kiharae* – до 51–55 мг/кг, которые могут служить источниками зерна с высоким содержанием Fe. По результатам топкроссных скрещиваний (Ержебаева, Нурпеисов, 2009) с тестерами – коммерческими и наиболее распространенными сортами Стекловидная 24, Алмалы, Жетысу – выявлена передача данного признака потомству в F₂–F₃ поколениях для двух константных линий (Безостая 1 × *Ae. cylindrica*) × *T. kiharae* и Жетысу × *T. kiharae*.

По комплексу элементов с максимальной степенью выраженности выделены формы: 64 % по всем элементам – генотип Жетысу × *T. kiharae*; 59 % – Жетысу × *T. militinae*; 41 % – генотип (Безостая 1 × *Ae. cylindrica*) × *T. kiharae*, 23 % – генотип Эритроспермум 350 × *T. kiharae*. Однако в системе топкроссных скрещиваний установлено, что не все формы передают потомству повышенный уровень метаболизма (содержания макро- и микроэлементов). Так, генотип Жетысу × *T. militinae* ни по одному элементу не

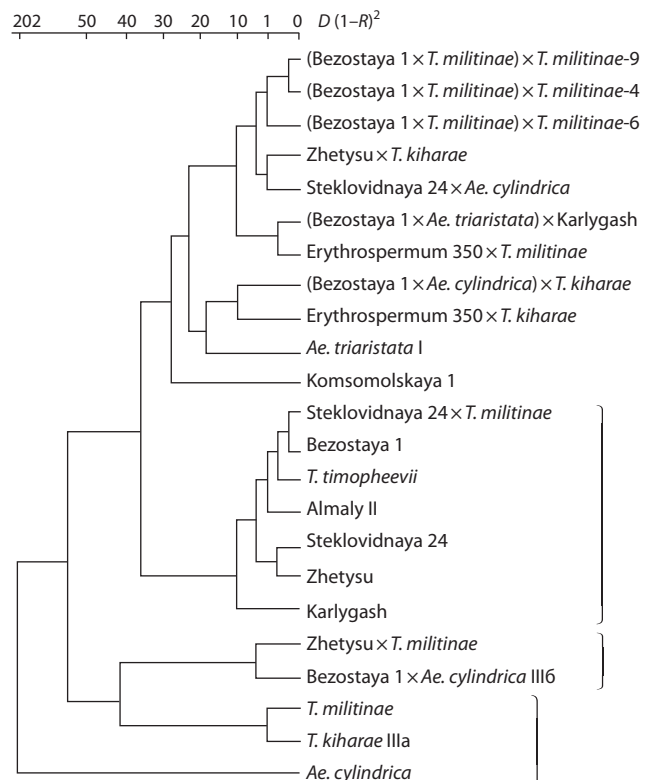


Fig. 2. Clustering of wild, cultivated, and synthetic winter wheat forms with regard to grain mineral composition for ten elements: N, P, K, Mg, Ca, S, Mn, Fe, Zn and Cd.

D, Euclidean distance, *R*, correlation coefficient; *D* (1–*R*²).

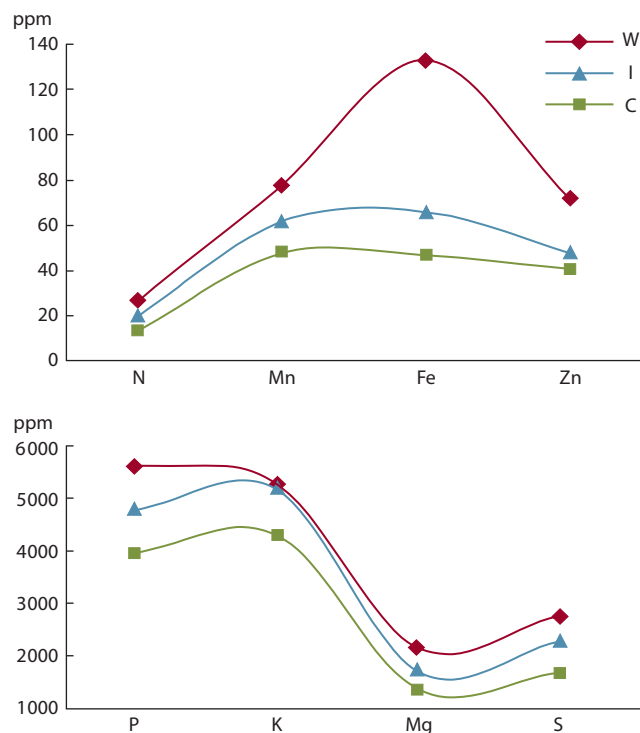


Fig. 3. Variability ranges of the contents of macro- and microelements (ppm) in (W) wild relatives, (C) modern varieties, and (I) synthetic forms.

Table 4. Contents of macro- and microelements (ppm) in topcrosses (F₃)

Topcrosses	K	P	Mg	S	Ca	Fe	Mn	Zn
Zhetysu × <i>T. kiharae</i>	4584	3894	1322	1838	550	55	61	44
(Zhetysu × <i>T. kiharae</i>) × Steklovidnaya 24	3961	4133	1430	1788	504	49	62	41
(Zhetysu × <i>T. kiharae</i>) × Almaly	3836	3727	1249	1706	516	42	56	37
Zhetysu × <i>T. militinae</i>	4858	3860	1351	2017	665	51	59	38
(Zhetysu × <i>T. militinae</i>) × Almaly	3753	3014	1104	1587	508	37	45	32
(Zhetysu × <i>T. militinae</i>) × Zhetysu	3594	3013	1094	1606	527	39	46	36
(Bezostaya 1 × <i>Ae. cylindrica</i>) × <i>T. kiharae</i>	3918	3755	1323	1999	473	59	63	48
((Bezostaya 1 × <i>Ae. cylindrica</i>) × <i>T. kiharae</i>) × Steklovidnaya 24	3896	4869	1654	2341	433	78	79	76
((Bezostaya 1 × <i>Ae. cylindrica</i>) × <i>T. kiharae</i>) × Almaly	3632	4255	1481	2052	637	69	70	53

передавал потомству повышенного фона его содержания в синтетической форме. Генотип (Безостая 1 × *Ae. cylindrica*) × *T. kiharae* характеризуется донорными свойствами по всем элементам, кроме калия, а генотип Жетысу × *T. kiharae* проявлял донорные свойства только по содержанию фосфора, магния и марганца (табл. 4).

В целом включение культурных форм (беккроссирование с сортами) в скрещивания с интрогрессивными, как правило, сопровождается снижением общего метаболического уровня, но специфично относительно сортов и видов, характеризующихся полиморфизмом (см. табл. 4).

Выявлены источники высокого содержания элементов – дикие сородичи и интрогрессивные формы, часть из которых можно привлекать в качестве доноров при селекции на высокое содержание микро- и макроэлементов.

Обсуждение

Классификация диких видов пшеницы по содержанию макро- и микроэлементов (N, P, K, S, Mg, Ca, Mn, Fe, Zn, Al, Cd, Cu) позволила определить диапазон изменчивости и выделить виды с максимальным значением. Все эгилопсы, изученные ранее (Савин и др., 2009; Abugaliyeva et al., 2013) и в настоящей работе, характеризуются повышенным содержанием железа и цинка, за исключением *Ae. triaristata*. Высокому уровню железа и цинка в зерне эгилопсов соответствовало и максимальное содержание других элементов (мг/кг): калия – до 5484, фосфора – до 5749, магния – до 2102, серы – до 2775, кальция – до 1009, марганца – до 78. Содержание кадмия в зерне разных видов пшениц и диких сородичей выявлено: от <20 до 21 мг/кг для зерна *T. persicum*; до 22 мг/кг для *T. petropavlovskyi*; 23 мг/кг – *T. polonicum*; 24 мг/кг – *T. spelta*; 25 мг/кг – *T. kiharae*; 26 мг/кг – *T. militinae*; 35 мг/кг – *T. dicoccum*; а для *Ae. cylindrica* и *Ae. squarrosa* – 30 и 54 мг/кг соответственно.

Сравнение различных видов пшеницы, выполненное ранее по результатам кластерного анализа по содержанию макро- и микроэлементов (Abugaliyeva et al., 2013), показывает, что эгилопсы (*Ae. ovata* и *Ae. triuncialis*) по минеральному составу группируются в отдельные кластеры. Тетраплоидные виды пшениц с геномом *BAⁿ* объединились в основном в один кластер. Виды пшениц с геномом *GAⁿ* (*T. timopheevii* и *T. militinae*) близки по минеральному

составу к гексаплоидам. В целом подтверждается высокий потенциал диких сородичей не только по микро-, но и по макроэлементам.

В питательном аспекте важно не просто содержание макро- и микроэлементов, но и их баланс, например Ca:P, Ca:Mg, N:S. Оптимальное соотношение кальция и фосфора в пище взрослого человека составляет 1:(1.5–2.0) при суточной потребности в кальции 800 мг и фосфоре 1200–1600 мг. Согласно некоторым сообщениям, при избыточном поступлении фосфора в организм может развиваться остеопороз и кальциноз отдельных тканей, особенно аорты у людей с пониженным содержанием кобальта. В изученных пшеницах Казахстана соотношение Ca:P меняется от 1:6.89 до 1:6.97, т. е. ниже показателей 1:8.1 и 1:7.5, представленных в работе (Дарканбаев, Жарков, 1976).

В наших исследованиях показано, что наиболее благоприятное соотношение кальция к фосфору характерно для видов *Ae. triuncialis* (1:5.7), *Ae. cylindrica* (1:6.0), *T. turgidum* (1:6.0), *T. persicum* (1:5.7), при максимуме 1:19 (*T. compactum*) и 1:16 (*T. spelta*). По соотношению кальция к магнию наиболее сбалансированы эгилопсы: *Ae. squarrosa* (1:0.8), *Ae. triuncialis* и *Ae. cylindrica* (1:2.1), среди тетраплоидов – *T. turgidum* и *T. persicum* (1:2.1), среди гексаплоидов – *T. petropavlovskyi* (1:2.7) и *T. sphaerococcum* (1:2.8).

Изучение минерального состава зерна пшеницы и ее диких сородичей выявило более высокий уровень содержания всех элементов для *Ae. ovata* и *Ae. triuncialis*. Отмечен высокий относительно сортов-стандартов (*T. aestivum*) уровень минерального состава зерна и у других видов пшеницы (рис. 4).

Таким образом, источниками высокого содержания исследованных элементов являются эгилопсы в следующем порядке: *Ae. triuncialis* > *Ae. ovata* (K, P, Mg, Fe, Zn) > *Ae. cylindrica* (Fe, Mn) > *Ae. triaristata* (S) > *Ae. squarrosa* (Ca).

В качестве источников высокого содержания N, Mg, Mn и Fe, Zn может быть рассмотрена *T. kiharae*; N, P, S – *T. militinae*; Mn, Fe, Zn – *T. petropavlovskyi*; как источник K и Zn перспективна *T. compactum* (см. рис. 2).

Содержание Cd в зерне в первой репродукции для диких сородичей (16 видов *Triticum*) и пяти эгилопсов варьировало от <20 до 25 мг/кг (*T. persicum* и *T. kiharae*),

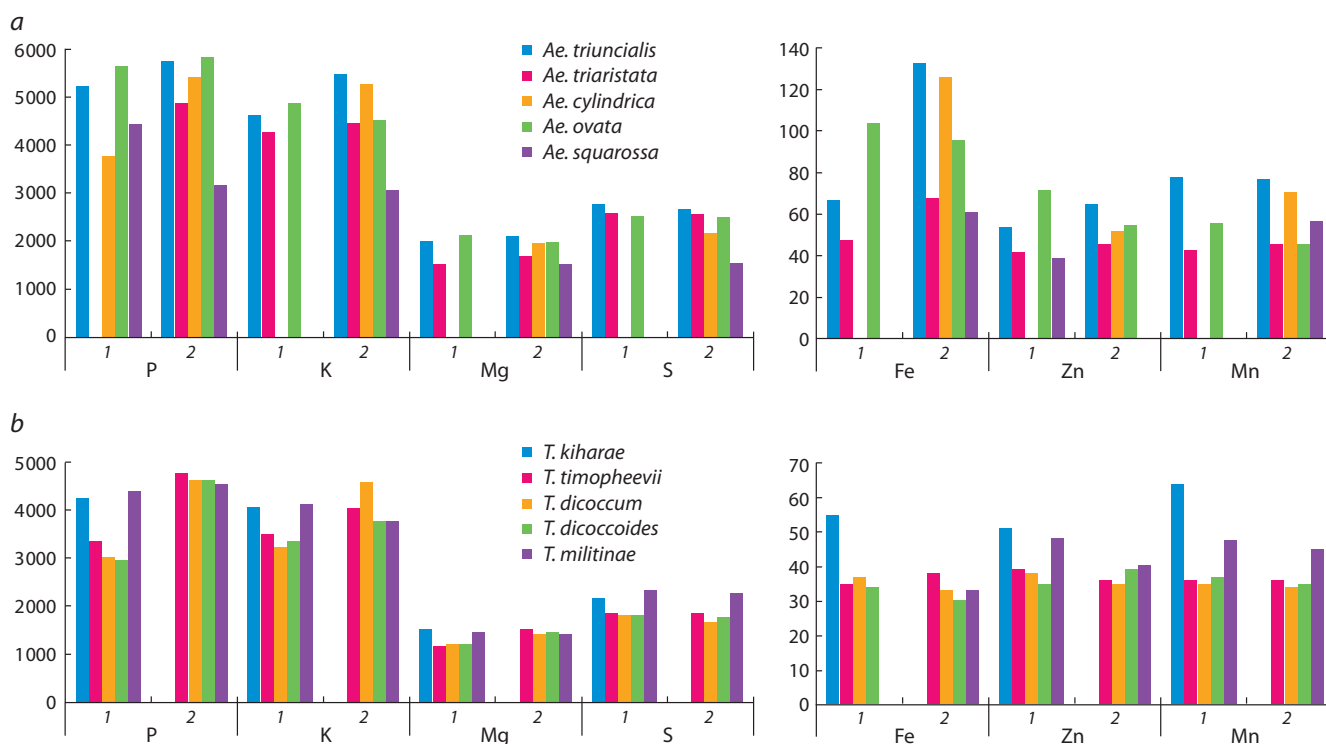


Fig. 4. Macro- and microelements content in the grain: (a) *Aegilops* and (b) wheat species, depending on reproduction (Abugaliev et al., 2013).

во второй репродукции – от <20 до 24–26 мг/кг (*T. spelta*, *T. polonicum*, *T. militinae*), с максимальным значением среди *Triticum* (до 35 мг/кг) для *T. dicoccum*. Среди пяти образцов рода *Aegilops* высокими значениями этого показателя отличались только *Ae. cylindrica* и *Ae. squarrosa*. Требования по ограничению содержания Cd в зерне (не более 20 мг/кг) обусловлены высокой токсичностью этого элемента. Поэтому необходимо обратить внимание на наследование этого признака в гибридах с участием видов, в зерне которых обнаружено высокое содержание Cd.

Содержание азота (N×5.7) в зерне диких сородичей пшеницы варьировало от 13.9 % (*T. spelta*) до 27.2 % (*Ae. trinccialis* и *Ae. triaristata*). Эгилосы в целом отличались повышенным уровнем азота в зерне – 25.9–27.2 %. Наиболее высокое содержание азота для изученных представителей рода *Triticum* отмечено у *T. militinae* (23.6 %), *T. kiharae* (21.9 %) и *T. persicum* (20.0 %). Стабильными источниками высокого содержания азота являются *T. militinae* (21.8–23.6 %), *Ae. cylindrica* (21.9–23.9 %) и *T. kiharae* (21.9–22.0 %). Относительно низкое стабильное содержание (в сравнении с другими видами пшеницы) характерно для *T. timopheevii* – 15.5–17.3 %.

Изучение минерального состава зерна пшеницы и ее диких сородичей выявило более высокий уровень содержания всех элементов для *Ae. ovata* и *Ae. triuncialis* и общий повышенный фон для сородичей относительно современных сортов *T. aestivum* (стандарты). По содержанию макро- и микроэлементов интрогрессивные формы пшеницы занимают промежуточное положение между дикими сородичами и современными сортами.

Выделение источников высокого содержания отдельных элементов, как и само их значение, зависит от условий

выращивания. Практически все озимые переходные формы пшеницы характеризовались высоким содержанием азота (см. табл. 1). Выявлены образцы с минимальными значениями азота: (Безостая 1×*T. militinae*)×*T. militinae*-6 и (Безостая 1×*T. militinae*)×*T. militinae*-9.

По содержанию фосфора стабильно максимальным значением отличается генотип Жетысу×*T. militinae* (в шести из восьми репродукций), так же как и по содержанию калия. Среди генотипов со стабильно высоким NPK также формы Жетысу×*T. kiharae* и (Безостая 1×*Ae. cylindrica*)×*T. kiharae*.

Генотипы Жетысу×*T. militinae*, (Безостая 1×*Ae. cylindrica*)×*T. kiharae* и Жетысу×*T. timopheevii* отличались максимальным накоплением содержания Ca. По содержанию Fe максимальные значения характерны для генотипов Жетысу×*T. militinae*, Безостая 1×*Ae. cylindrica* (49–66 мг/кг) в трех из шести репродукций и Жетысу×*T. kiharae* (56–66 мг/кг). Аналогичная картина по содержанию марганца: максимум 45–63 мг/кг стабильно наблюдается у генотипов Жетысу×*T. militinae* и Жетысу×*T. kiharae* в половине репродукций. По содержанию Mg выделяется генотип Жетысу×*T. militinae* в пяти из семи репродукций и Жетысу×*T. kiharae*. Особый интерес представляют формы, перспективные по технологическим соотношениям, например N:S, и по питательным (медицинским) соотношениям, например Ca:P.

Таким образом, выявлены источники высокого содержания элементов – дикие сородичи и синтетические формы. Для N, Mg, Mn это *T. kiharae* → Жетысу×*T. kiharae*; для Fe, Zn – *T. kiharae* → Жетысу×*T. kiharae*, (Безостая 1×*Ae. cylindrica*)×*T. kiharae*; для P – *T. militinae* → Жетысу×*T. militinae*, (Безостая 1×*T. militinae*)×*T. militinae*-9;

для N и S – *T. militinae* → Жетысу × *T. militinae*, Эритро-
спермум 350 × *T. militinae*; для Mg – *T. timopheevii* →
Стекловидная 24 × *T. timopheevii*.

Полученные результаты указывают на то, что в селек-
ции на высокий уровень метаболизма перспективно ис-
пользование переходных пшенично-чужеродных форм.

Acknowledgments

This study was supported in part by the Russian Federation
Ministry of Education and Science, project GF4/2766
«Synthetic forms as a base for the conservation and use of the
gene pool of wild wheat relatives with regard to grain nutritive
and technological quality».

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

References

- Abugaliyeva A.I., Savin T.V., Kozhakhmetov K.K., Cakmak I. Variation
in iron concentrations among wild wheat relatives and their hybrids
with commercial winter varieties. XVII Int. Plant Nutrition Collo-
quium & Boron Satellite Meeting. Turkey, 2013;1028-1029.
- Cakmak I., Tolay I., Ozdemir A., Ozkan H., Kling C.I. Differences in
zinc efficiency among and within diploid, tetraploid and hexaploid
wheats. *Ann. Bot.* 1999;84:163-171.
- Cakmak I., Torun A., Millet E., Feldman M., Fahima T., Korol A.,
Nevo E., Braun H.J., Özkan H. *Triticum dicoccoides*: An impor-
tant genetic resource for increasing zinc and iron concentration in
modern cultivated wheat. *Soil. Sci. Plant Nutr.* 2004;50(7):1047-
1054.
- Darkanbaev T.B., Zharkov V.P. Mineral'nyy sostav pshenits Kazakh-
stana [Mineral composition of Kazakhstan wheats]. Alma-Ata,
1976;244. (in Russian)
- Erzhebaeva R.S., Nurpeisov I.A. Inheritance of characters in P₁ and P₂
hybrids obtained by crossing wheat to remote constant forms. *Vest-
nik Kazakhskogo Natsionalnogo Universiteta im. Al'-Farabi. Seriya
biologicheskaya* = Herald of Al Farabi Kazakh National University,
biol. ser. 2009;41(2):72-75. (in Russian)
- Gomez-Becerra H.F., Yazici A., Ozturk L., Budak H., Peleg Z., Mor-
gounov A., Fahima T., Saranga Y., Cakmak I. Genetic variation and
environmental stability of grain mineral nutrient concentrations in
Triticum dicoccoides under five environments. *Euphytica*. 2010;
171(1):39-52. DOI 10.1007/s10681-009-9987-3.
- Graham R.D., Welch R.M., Bouis H.E. Addressing micronutrient mal-
nutrition through enhancing the nutritional quality of staple foods:
principles, perspectives and knowledge gaps. *Adv. Agron.* 2001;70:
77-142.
- Huang M.L., Deng X.P., Zhou S.L., Zhao Y.Z., Shinobu I. Nutrient up-
take and use efficiency of diploid, tetraploid, and hexaploid wheats
under different water and nutrition conditions. *Acta Agron. Sin.*
2007;33(5):708-716.
- Lopez H.W., Krespine V., Lemaire A., Coundray C., Feillet-Cou-
dray C., Messenger A., Demigné C., Rémésy C. Wheat variety has a
major influence on mineral bioavailability; Studies in rats. *J. Cereal
Sci.* 2003;37:257-266.
- Mousavi S.R. Zinc in crop production and interaction with phosphorus.
Aust. J. Basic Appl. Sci. 2011;5(9):1503-1509.
- Nevo E. Genome evolution of wild cereal diversity and prospects for
crop improvement. *Plant Genet. Resour.* 2006;4(1):36-46.
- Rajani S., Kumari N., Nidhi R., Vijay T.V., Singh H.D., Partha R. Bio-
availability of iron from wheat *Aegilops* derivatives selected for high
grain iron and protein contents. *J. Agric. Food Chem.* 2011;59(13):
7465-7473.
- Randall P.J., Wrigley C.W. Effects of sulfur supply on the yield, com-
position, and quality of grain from cereals, oilseeds, and legumes.
In: Pomeranz Y. (Ed.). *Advances in Cereal Science and Technology*.
St. Paul, Min.: Am. Assoc. of Cereal Chemists, 1986;8:171-206.
- Razmakhnin E.P., Razmakhnina T.M., Kozlov V.E., Goncharov N.P.,
Veprev S.G. Methods of application of biotechnology and remote
hybridization for improving wheat. *Doklady i soobshcheniya XI
Mezhdunarodnoy genetiko-selektsionnoy shkoly-seminara "Sovre-
mennoe sostoyanie i prioritetnye napravleniya razvitiya genetiki,
epigenetiki, seleksii i semenovodstva sel'skokhozyaystvennykh
kul'tur"* [Proceedings of the 11th International Workshop "Cur-
rent state and topical development trends in genetics, epigenetics,
breeding, and seed farming of agricultural crops"]. Novosibirsk,
2012;213-220. (in Russian)
- Savin V.N., Abugaliyev I.A., Abugaliyeva A.I. Analytical research in
plant farming. *Doklady Rossiyskoy Akademii Selskokhozyaystven-
nykh Nauk* = Proceedings of the Russian Academy of Agricultural
Sciences. 1998;2:13-15. (in Russian)
- Savin V.N., Abugaliyeva A.I., Kozhakhmetov K.K. Study of the contents
of Fe and Zn in wild wheat relatives in comparison to cultivated
forms and their hybrids. *Materialy Mezhdunarodnoy konferentsii
«Rol' Vavilovskoy kolleksii geneticheskikh resursov rasteniy v me-
nyayushchemsya mire»* [Proceedings of the International Conferen-
ce "Role of the Vavilov collection of plant genetic resources in the
fast-paced world"]. Sankt-Petersburg: VIR Publ., 2009;220-224.
- Tiwari V.K., Rawat N., Neelam K., Kumar S., Randhawa G.S., Dhali-
wal H.S. Substitutions of 2S and 7U chromosomes of *Aegilops
kotschy* in wheat enhance grain iron and zinc concentration. *Theor.
Appl. Genet.* 2010;121(2):259-269.
- Welch R.M., William A., Ortiz-Monasterio I., Cheng Z. Potential
for improving bioavailable zinc in wheat grain (*Triticum* species)
through plant breeding. *J. Agric. Food Chem.* 2005;53:2176-2180.
- Wooding A.R., Kavale S., Wilson A.J., Stoddard F.L. Effects of nitro-
gen and sulfur fertilization on commercial-scale wheat quality and
mixing requirements. *Cereal Chem.* 2000;77(6):791-797.
- Zhao F.J., Salmont S.E., Withers P.J.A., Monaghan J.M., Evans E.J.,
Shewry P.R., McGrath S.P. Variation in the breadmaking quality and
rheological properties of wheat in relation to sulphur nutrition under
field conditions. *J. Cereal Sci.* 1999;30:19-31.