

## БИОЛОГИЯ

## BIOLOGY

УДК 633.11:575.222:577.21

<https://doi.org/10.29235/1561-8323-2021-65-1-52-58>

Поступило в редакцию 27.05.2020

Received 27.05.2020

Е. А. Сычёва<sup>1</sup>, Е. Б. Бондаревич<sup>1</sup>, Л. А. Соловей<sup>1</sup>, В. Е. Шимко<sup>1</sup>, С. И. Гордей<sup>2</sup>,  
И. В. Сацюк<sup>2</sup>, член-корреспондент Н. И. Дубовец<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт генетики и цитологии Национальной академии наук Беларуси,  
Минск, Республика Беларусь

<sup>2</sup>Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по земледелию,  
Жодино, Республика Беларусь

МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА  
ОБРАЗЦОВ ОЗИМОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ В СВЯЗИ С СЕЛЕКЦИЕЙ  
НА УСТОЙЧИВОСТЬ К ПОЛЕГАНИЮ

**Аннотация.** Цель – анализ геномной структуры и аллельного состава генов короткостебельности *Rht-B1*, *Rht-D1* и *Rht8* у 37 сортов и селекционных образцов озимой мягкой пшеницы в связи с селекцией на устойчивость к полеганию в Республике Беларусь. **Методы.** Молекулярно-цитогенетическое маркирование (С-бэндинг) и ДНК-типирование генотипов. **Результаты.** В ходе анализа хромосомного состава селекционного материала установлено, что 21 образец озимой пшеницы характеризуется стандартным кариотипом с геномной структурой AABBDD ( $2n = 42$ ). В кариотипах остальных образцов выявлено пять вариантов транслокаций, затрагивающих хромосомы 1В, 3В, 5В, 6В и 7В. Установлено, что хромосомы 2-й и 4-й гомеологичных групп, в которых локализованы основные гены короткостебельности *Rht-B1*, *Rht-D1* и *Rht8*, не подверглись структурным изменениям. В результате генотипирования показано, что 45,9 % образцов содержат в генотипе один из аллелей короткостебельности (*Rht-B1b*, *Rht-D1b*, *Rht8c*). Сочетание в генотипе двух коммерчески значимых аллелей короткостебельности *Rht-B1b* и *Rht8c* выявлено у одного образца озимой пшеницы. С наибольшей частотой (37,8 %) в проанализированном селекционном материале встречался генотип с комбинацией аллелей *Rht-B1a*, *Rht-D1a* и *Rht8b*. С частотой 16,2 % присутствовали генотипы *Rht-B1b*, *Rht-D1a*, *Rht8b*; *Rht-B1a*, *Rht-D1a*, *Rht8a*. Генотипы *Rht-B1a*, *Rht-D1a*, *Rht8c*; *Rht-B1a*, *Rht-D1b*, *Rht8b*; *Rht-B1a*, *Rht-D1b*, *Rht8j* выявлены у 5,4 % образцов, генотип *Rht-B1a*, *Rht-D1b*, *Rht8a* – у 8,1 % образцов. **Заключение.** Анализ высоты растения с учетом данных кариотипирования и генотипирования показал важность целенаправленного подбора наиболее эффективных для региона возделывания сочетаний аллелей генов короткостебельности. Проведенные исследования позволили предположить, что отбор по уровню перезимовки может способствовать закреплению в селекционном материале аллеля *Rht8b*, ассоциированного, по-видимому, с лучшей зимостойкостью в условиях Беларуси.

**Ключевые слова:** озимая мягкая пшеница *Triticum aestivum* L., кариотип, транслокации, гены короткостебельности, С-бэндинг, ДНК-маркеры

**Для цитирования.** Молекулярно-генетическая характеристика образцов озимой мягкой пшеницы в связи с селекцией на устойчивость к полеганию / Е. А. Сычёва [и др.] // Докл. Нац. акад. наук Беларуси. – 2021. – Т. 65, № 1. – С. 52–58. <https://doi.org/10.29235/1561-8323-2021-65-1-52-58>

Elena A. Sycheva<sup>1</sup>, Elena B. Bondarevich<sup>1</sup>, Lilia A. Solovey<sup>1</sup>, Victoria E. Shimko<sup>1</sup>, Stanislau I. Hardzei<sup>2</sup>,  
Igar V. Satsyuk<sup>2</sup>, Corresponding Member Nadezhda I. Dubovets<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

<sup>2</sup>Research and Practical Center of National Academy of Sciences of Belarus for Arable Farming, Zhodino, Republic of Belarus

MOLECULAR GENETIC CHARACTERISTIC OF SOFT WINTER WHEAT SAMPLES IN CONNECTION  
WITH BREEDING FOR LODGING RESISTANCE

**Abstract.** The objective of the study was to analyze the genomic structure and allelic composition of the dwarfing *Rht-B1*, *Rht-D1* and *Rht8* genes in 37 varieties and breeding samples of soft winter wheat in connection with breeding for lodging resistance in the Republic of Belarus. The molecular cytogenetic marking (C-banding) and DNA typing of genotypes were used. As a result, the analysis of the chromosomal composition of the breeding material showed that 21 winter wheat samples are characterized by the standard karyotype with the genomic structure AABBDD ( $2n = 42$ ). Five variants of translocations af-

fecting the chromosomes 1B, 3B, 5B, 6B, and 7B were revealed in the karyotypes of the remaining samples. It was found that the chromosomes of the 2nd and 4th homologous groups, in which the main dwarfing genes (*Rht-B1*, *Rht-D1*, and *Rht8*) are localized, did not undergo structural changes. Genotyping showed that 45.9 % of the samples contain one of the dwarfing alleles (*Rht-B1b*, *Rht-D1b*, *Rht8c*) in their genotype. A combination of two commercially significant alleles (*Rht-B1b* and *Rht8c*) in the genotype were identified in one of the winter wheat samples. The genotype with a combination of the *Rht-B1a*, *Rht-D1a* and *Rht8b* alleles occurred with the highest frequency (37.8 %) in the analysed breeding material. The *Rht-B1b*, *Rht-D1a*, *Rht8b*; *Rht-B1a*, *Rht-D1a*, *Rht8a* genotypes showed the frequency of 16.2 %. The *Rht-B1a*, *Rht-D1a*, *Rht8c*; *Rht-B1a*, *Rht-D1b*, *Rht8b*; *Rht-B1a*, *Rht-D1b*, *Rht8j* genotypes were identified in 5.4 % of the samples; the *Rht-B1a*, *Rht-D1b*, *Rht8a* genotypes – in 8.1 % of the samples. The analysis of the plant height, taking into account the karyotyping and genotyping data showed that the targeted selection of the most efficient allelic combinations of dwarfing genes is important for the cultivation region. The studies carried out allow us to suggest that the selection by the overwintering level can contribute to the fixation of the *Rht8b* allele in the breeding material, which is apparently associated with better winter hardiness in the conditions of Belarus.

**Keywords:** soft winter wheat *Triticum aestivum* L., karyotype, translocations, dwarfing genes, C-banding, DNA markers

**For citation:** Sycheva E. A., Bondarevich E. B., Solovey L. A., Shimko V. E., Hardzei S. I., Satsyuk I. V., Dubovets N. I. Molecular genetic characteristic of soft winter wheat samples in connection with breeding for lodging resistance. *Doklady of the National Academy of Sciences of Belarus*, 2021, vol. 65, no. 1, pp. 52–58 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1561-8323-2021-65-1-52-58>

**Введение.** Озимая пшеница является важнейшей зерновой культурой для Республики Беларусь. В последние годы посевные площади под озимой пшеницей в стране установились на уровне 530–550 тыс. га, а под урожай 2019 г. были увеличены до 569 тыс. га. В соответствии с мировыми тенденциями в качестве приоритетов селекции озимой мягкой пшеницы в Беларуси определены такие направления, как повышение зимостойкости, устойчивости к болезням, к полеганию, стрессовым факторам среды, улучшение хлебопекарных и кормовых достоинств зерна. Известно, что низкая устойчивость сорта к полеганию может приводить к значительным потерям урожая [1]. Это обусловлено тем, что при полегании посевов наблюдается резкое снижение фотосинтетической деятельности растения и других биохимических процессов вследствие затенения, повышается поражаемость болезнями. Все это влечет за собой уменьшение количества завязавшихся зерен в колосе, снижение показателя «масса 1000 зерен», ухудшение технологических и семенных качеств.

На сегодняшний день в качестве основного пути решения проблемы полегания посевов мягкой пшеницы рассматривается создание короткостебельных сортов. У *Triticum aestivum* L. идентифицировано 24 гена, оказывающих влияние на формирование высоты растения [2], из них в селекции наиболее широко используются гены *Rht-B1*, *Rht-D1* и *Rht8*. Для этих локусов выявлены серии множественных аллелей, ассоциированных с разной степенью снижения высоты растения [3–7]. Наибольшее распространение среди современных сортов мягкой пшеницы получили аллели короткостебельности *Rht-B1b*, *Rht-D1b*, *Rht-B1e* и *Rht8c* благодаря благоприятному эффекту на хозяйственно ценные признаки. Показано, что более 70 % мировых сортов пшеницы несут один из генов «зеленой революции» (*Rht-B1b*, *Rht-D1b*), однако распространение их в разных регионах различно [8]. В странах Западной и Юго-Восточной Европы, а также на юге России преобладают сорта мягкой пшеницы с геном *Rht-B1b*, тогда как в Украине ген *Rht-B1b* содержат 16 %, а ген *Rht-D1b* – 34 % сортов этой культуры [9; 10]. Анализ распространенности аллельных вариантов гена *Rht8* среди сортов мягкой пшеницы показал, что аллель *Rht8c* более характерен для южноевропейских сортов, в то время как сорта Западной Европы преимущественно несут аллель *Rht8b* [11].

Поскольку гены короткостебельности и их аллели различаются по силе воздействия на развитие растения и влиянию на формирование хозяйственно ценных признаков, целесообразно проведение узконаправленной селекции сортов пшеницы и подбор наиболее пригодных для конкретных условий культивирования *Rht*-генов и генотипов.

В сообщении представлены результаты кариотипирования сортов и селекционных образцов озимой мягкой пшеницы и ДНК-типирования у них генов короткостебельности в связи с селекцией на устойчивость к полеганию в Республике Беларусь.

**Материалы и методы исследования.** Материалом для исследования послужила коллекция из 18 сортов разного экологического происхождения (Капылянка, Влади, Ода, Канвеер, КВС Малибу, Балитус, Тобак, Проспер, Кубус, Фамулус, Балатон, Побак, Августина, Гирлянда, Этюд, Александр, Амелия, Элегия) и 19 селекционных образцов озимой мягкой пшеницы, отобранных в НПЦ НАН Беларуси по земледелию по результатам полевых оценок перезимовки, устойчивости к болезням и урожайности.

Для определения геномной структуры экспериментального материала был использован метод дифференциального окрашивания хромосом по Гимза (С-бэндинг) [12]. Анализ препаратов проводили на микроскопе Ампливал с объективом Апохромат 100×, апертура 1,32 МИ. Идентификация индивидуальных хромосом А-, В-, D- и R-геномов осуществлялась согласно обобщенной видовой идиограмме дифференциально окрашенных хромосом. Для получения изображения в цифровом формате использовали систему анализа изображений. Обработку полученного изображения метафазной пластинки проводили с помощью графического редактора Photoshop.

Выделение и очистку ДНК осуществляли с помощью готовых наборов реактивов «Genomic DNA Purification Kit» K0512 (Fermentas, Литва). Выявление аллельного состояния генов короткостебельности *Rht-B1*, *Rht-D1* и *Rht8* проводилось с использованием праймеров в модификации Zhang X. [13]. Продукты ПЦР фракционировали методом горизонтального электрофореза в 1 %-ном агарозном геле в 1×TAE буфере в течение 60–90 мин при напряжении 70 В. Результат документировался в системе гелей документации QUANTUM ST4-1100. Для точного определения размера амплифицированных фрагментов с SSR-маркерами был проведен фрагментный анализ продуктов ПЦР. Данные анализировались в программной среде, поставляемой с прибором Applied Biosystems 3500 Genetic Analyzer.

**Результаты и их обсуждение.** Принимая во внимание тот факт, что в селекции пшеницы широко используется отдаленная гибридизация, для эффективного планирования селекционной работы большое значение имеет точная информация о хромосомном составе образцов. Данные различных авторов показывают, что наиболее распространенным типом хромосомных aberrаций у пшеницы являются одиночные транслокации (single translocations), которые чаще всего затрагивают хромосомы В-генома [14]. Гораздо реже присутствуют такие хромосомные aberrации, как перичентрические и парацентрические инверсии, а также множественные перестройки хромосом. В кариотипах коммерческих сортов мягкой пшеницы встречаются и межгеномные интрогрессии, среди которых наиболее распространены пшенично-ржаные транслокации в хромосомах 1-й гомеологической группы.

В ходе анализа хромосомного состава включенного в исследование селекционного материала установлено, что большинство образцов (21 из 37 образцов) озимой пшеницы имеют стандартный кариотип с геномной структурой AABBDD ( $2n = 42$ ) без структурных перестроек и замещений хромосом (рис. 1). У остальных 16 образцов выявлены пять вариантов транслокаций, из которых одна пшенично-ржаная и четыре образовались в результате обменов хроматином между хромосомами В-генома из различных гомеологических групп.

Сорта озимой пшеницы Влади, Августина, Гирлянда и Этюд, а также селекционные образцы ПСИ 17-6 и ПСИ 18-35 содержат в кариотипе в дисомном состоянии пшенично-ржаную транслокацию T1RS.1BL (рис. 2).

Сорта КВС Малибу, Проспер и Амелия, а также четыре сортообразца несут в дисомном состоянии транслокации T5BL.5BS-7BL и T7BS.7BL-5BS (рис. 3). Селекционный образец 084-40/4-11 является неоднородным по хромосомному составу и содержит растения как без хромосомных перестроек, так и с хромосомными aberrациями T5BL.5BS-7BL и T7BS.7BL-5BS в моносомном состоянии.

Еще два типа транслокаций выявлены у сорта Фамулус и затрагивают хромосомы 3-й и 6-й гомеологических групп В-генома – T3BL:6BL и T3BS:6BS (рис. 4).

Результаты кариогеномного анализа показали, что хромосомы 2-й и 4-й гомеологических групп, в которых локализованы основные гены короткостебельности *Rht-B1*, *Rht-D1* и *Rht8*, не затронуты хромосомными перестройками.

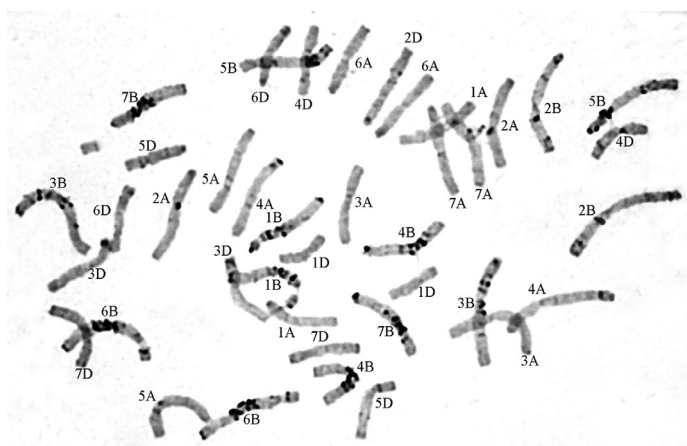


Рис. 1. Кариотип сорта Капылянка без структурных изменений хромосом

Fig. 1. Karyotype of variety Капылянка without translocations

В соответствии с поставленными задачами изучен аллельный состав генов короткостебельности у образцов рабочей коллекции. Как известно, гены «зеленой революции» *Rht-B1* и *Rht-D1* локализованы в коротких плечах хромосом 4В и 4D соответственно. Изначально, в данных локусах, за исключением аллелей дикого типа (*Rht-B1a* и *Rht-D1a*), были идентифицированы и изучены шесть аллелей *Rht-B1* (*Rht-B1b-g*) и три аллеля *Rht-D1* (*Rht-D1b-d*), образовавшихся в результате различных мутаций [4–6]. В последние годы, благодаря развитию технологии высокопроизводительного секвенирования, выявлены восемь новых аллельных вариаций гена *Rht-B1* (*Rht-B1h-o*) и шесть новых аллельных вариаций гена *Rht-D1* (*Rht-D1e-j*) [7]. Эти аллельные варианты содержат однонуклеотидные полиморфизмы (SNP) или небольшие вставки и делеции в кодирующих и некодирующих областях, включая две мутации со сдвигом рамки считывания. В ходе изучения эффектов аллельных вариантов установлено, что наибольший интерес для селекции представляют аллели *Rht-B1b*, *Rht-B1e* и *Rht-D1b*, приводящие к существенному снижению высоты растений.

Анализ коллекции по аллельному составу гена *Rht-B1* показал, что 6 образцов (Александр, Побак, Тобак, КВС Малибу, ПСИ 17-6, ТИТ-18) содержат в гомозиготном состоянии мутантный аллель *Rht-B1b*. Один образец характеризуется гетерозиготным генотипом *Rht-B1a/Rht-B1b*.

Остальные образцы являются гомозиготными по дикому аллелю *Rht-B1a*. У исследованных сортов и селекционных образцов озимой пшеницы выявлено 2 аллеля гена *Rht-D1* – *a* и *b*, при этом мутантный аллель короткостебельности *Rht-D1b* присутствовал в генотипе восьми проанализированных образцов (Ода, Канвеер, Проспеер, Кубус, ПСИ 17-26, ПСИ 18-32, ЭтW1, ПСИ 18-22).

Для изучения аллельного состояния гена *Rht8*, локализованного на хромосоме 2DS, был использован сцепленный с ним микросателлитный локус *Xgwm261*. В ходе фрагментного анализа



Рис. 2. Кариотип сортообразца ПСИ 17-6 с транслокацией T1RS.1BL

Fig. 2. Karyotype of breeding lines ПСИ 17-6 with translocation T1RS.1BL

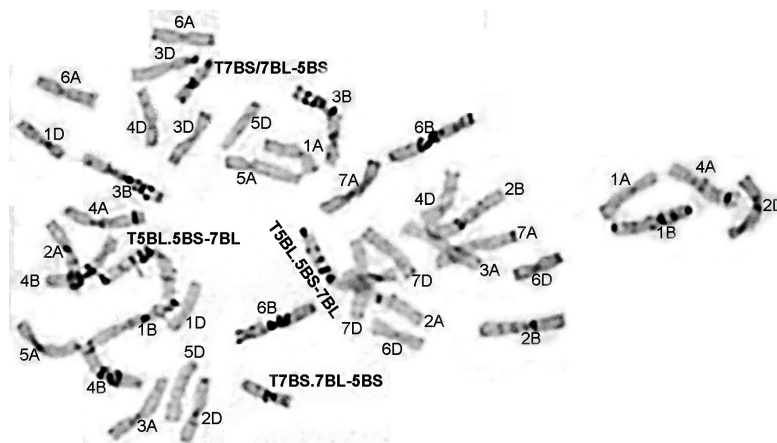


Рис. 3. Кариотип сорта КВС Малибу с транслокациями T5BL.5BS-7BL и T7BS.7BL-5BS

Fig. 3. Karyotype of variety Malibu with translocations T5BL.5BS-7BL and T7BS.7BL-5BS



Рис. 4. Кариотип сорта Фамулус с транслокациями T3BL:6BL и T3BS:6BS

Fig. 4. Karyotype of variety Famulus with translocations T3BL:6BL and T3BS:6BS

*Rht8b*; *Rht-B1a*, *Rht-D1a*, *Rht8a*. Генотипы *Rht-B1a*, *Rht-D1a*, *Rht8c*; *Rht-B1a*, *Rht-D1b*, *Rht8b*; *Rht-B1a*, *Rht-D1b*, *Rht8j* выявлены у 5,4 % образцов, генотип *Rht-B1a*, *Rht-D1b*, *Rht8a* у 8,1 % образцов.

Для оценки эффектов генов короткостебельности на формирование целевого признака проведено изучение экспериментального материала по высоте растений и устойчивости к полеганию. В ходе анализа установлено, что 28 из 37 образцов характеризовались устойчивостью к полеганию  $\geq 8$  баллов. Высота растений у данных селекционных форм варьировала в диапазоне 80–95 см, в среднем составила 86,1 см. Селекционные образцы с преобладающим в данной коллекции генотипом *Rht-B1a*, *Rht-D1a* и *Rht8b* характеризовались высотой растений в диапазоне 80–105 см при среднем показателе  $87,08 \pm 2,26$  см и устойчивостью к полеганию в 6–9 баллов. По сравнению с ними растения с генотипом *Rht-B1a*, *Rht-D1a*, *Rht8a*, как и следовало ожидать, характеризовались большей высотой (в среднем  $90,00 \pm 5,77$  см). В условиях 2019 г. селекционные образцы с генотипом *Rht-B1b*, *Rht-D1a*, *Rht8b* не продемонстрировали достоверных отличий по высоте растений от образцов с генотипом *Rht-B1a*, *Rht-D1a* и *Rht8b* ( $88,33 \pm 1,67$  и  $87,08 \pm 2,26$  см соответственно). В то же время присутствие в селекционном материале аллеля короткостебельности *Rht-D1b* в сочетании с аллелями *Rht-B1a* и *Rht8b* приводило к снижению высоты растения в среднем на 4,6 см.

Анализ высоты растения с учетом не только данных генотипирования, но и информации о хромосомном составе экспериментальных образцов, показал, что наличие в кариотипе одиночной пшенично-ржаной транслокации T1RS.1BL, также как и парных транслокаций T5BL.5BS-7BL и T7BS.7BL-5BS, T3BL:6BL и T3BS:6BS, не приводит к существенному изменению величины целевого признака по сравнению с формами без хромосомных aberrаций. Так при одинаковом генотипе *Rht-B1a*, *Rht-D1a*, *Rht8b* высота растений у образцов с транслокацией T1RS.1BL составила  $87,0 \pm 4,9$  см, а у образцов без хромосомных aberrаций  $88,33 \pm 2,10$  см. В группе сравнения с генотипом *Rht-B1b*, *Rht-D1a*, *Rht8b* сорт КВС Малибу с хромосомными перестройками T5BL.5BS-7BL и T7BS.7BL-5BS характеризовался высотой растения 85,00 см, тогда как средняя высота растений у образцов без хромосомных перестроек (Тит 18, Тобак, Побак и Александр) составила  $88,75 \pm 2,39$  см. Вместе с тем в целом в группе образцов с транслокацией T1RS.1BL отмечена более низкая урожайность ( $-4,82$  ц/га) по сравнению с группой образцов без хромосомных пере-

полученных продуктов ПЦР было установлено, что в исследованном селекционном материале присутствуют пять типов аллелей локуса *Xgwm261* – 164, 174, 190, 192, 196 п. н. Данные аллели соответствуют наиболее часто встречающимся в европейских сортах. Аллель *Rht8a* (фрагмент 164 п. н.), способствующий увеличению высоты растений на 3–4 см, обнаружен у девяти селекционных образцов. Аллель *Rht8b* (174 п. н.), не оказывающий влияния на целевой показатель, выявлен у большинства исследованных образцов (у 23 из 37 образцов), тогда как коммерчески значимый аллель *Rht8c* (192 п. н.) присутствовал у трех образцов. В генотипе двух образцов рабочей коллекции выявлен аллель *Rht8j* (196 п. н.), у одного образца – аллель 190 п. н.

В целом в результате генотипирования показано, что 45,9 % образцов содержат в генотипе один из коммерчески значимых аллелей короткостебельности (*Rht-B1b*, *Rht-D1b*, *Rht8c*). Сочетание в генотипе двух таких аллелей (*Rht-B1b* и *Rht8c*) выявлено у одного образца озимой пшеницы. С наибольшей частотой (37,8 %) в проанализированном селекционном материале встречался генотип с комбинацией аллелей *Rht-B1a*, *Rht-D1a* и *Rht8b*. С частотой 16,2 % присутствовали генотипы *Rht-B1b*, *Rht-D1a*,

строек. Сделанные выводы требуют подтверждения, поскольку данные получены на небольшой выборке экспериментального материала.

Следует отметить, что преобладание в селекционном материале образцов с аллелями *Rht8b* и *Rht8a* может быть связано с влиянием аллельного состава гена *Rht8* не только на высоту растений, но и на их морозо- и зимостойкость [15]. Поскольку основным критерием при формировании рабочей коллекции сортов и селекционных образцов озимой пшеницы являлась хорошая перезимовка, а специфика погодных условий года способствовала проведению «жесткого» отбора образцов, то растения с аллелем *Rht8c*, характеризующиеся наименьшей устойчивостью к негативным факторам перезимовки, могли не пройти отбор.

**Заключение.** В ходе молекулярно-цитогенетического анализа получена точная информация о хромосомном составе включенных в исследование 37 сортов и селекционных образцов озимой мягкой пшеницы, которую необходимо учитывать при анализе эффектов генов короткостебельности на устойчивость к полеганию, а также при разработке схемы гибридизации. В результате генотипирования установлено, что 51,4 % образцов содержат в генотипе один или несколько аллелей короткостебельности (*Rht-B1b*, *Rht-D1b*, *Rht8c*), приводящих к снижению высоты растения. Вместе с тем среди остальных образцов озимой мягкой пшеницы также встречались формы с высотой растения в диапазоне 80–90 см, что может быть обусловлено присутствием других генов, влияющих на формирование целевого признака, эффекты которых не анализировались в данном исследовании. Полученные результаты позволяют предположить, что отбор по уровню перезимовки может способствовать закреплению в селекционном материале аллеля *Rht8b*, ассоциированного, по-видимому, с лучшей зимостойкостью в условиях Беларуси. Это подтверждает важность целенаправленного подбора наиболее эффективных для региона возделывания сочетаний аллелей короткостебельности.

#### Список использованных источников

1. Avoiding lodging in irrigated spring wheat. I. Stem and root structural requirements / F. J. Pinera-Chavez [et al.] // *Field Crops Research*. – 2016. – Vol. 196. – P. 325–336. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.06.009>
2. Catalogue of gene symbols for wheat: 2017 supplement / R. McIntosh [et al.] [Electronic resource]. – Mode of access: <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2017.pdf>. – Date of access: 18.05.2020.
3. ‘Green Revolution’ Genes Encode Mutant Gibberellin Response Modulators / J. R. Peng [et al.] // *Nature*. – 1999. – Vol. 400, N 6741. – P. 256–261. <https://doi.org/10.1038/22307>
4. Identity of the Rht-11 and Rht-B1e Reduced Plant Height Genes / M. G. Divashuk [et al.] // *Russ. J. Genet.* – 2012. – Vol. 48, N 7. – P. 761–763. <https://doi.org/10.1134/s1022795412050055>
5. Molecular Characterization of Rht1 Dwarfing Genes in Hexaploid Wheat / S. Pearce [et al.] // *Plant Physiology*. – 2011. – Vol. 157, N 4. – P. 1820–1831. <https://doi.org/10.1104/pp.111.183657>
6. Genetic analysis of the dwarfing gene Rht8 in wheat. Part I. Molecular mapping of Rht8 on the short arm of chromosome 2D of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) / V. Korzun [et al.] // *Theor. Appl. Genet.* – 1998. – Vol. 96, N 8. – P. 1104–1109. <https://doi.org/10.1007/s001220050845>
7. Novel natural allelic variations at the Rht-1 loci in wheat / A. Li [et al.] // *J. Integr. Plant Biol.* – 2013. – Vol. 55, N 11. – P. 1026–1037. <https://doi.org/10.1111/jipb.12103>
8. Evans, L. T. Feeding the ten billion: plants and population growth / L. T. Evans. – Cambridge, 1998. – P. 133–150.
9. Occurrence of Three Dwarfing Rht Genes in German Winter Wheat Varieties / C. Knopf [et al.] // *Cereal Res. Commun.* – 2008. – Vol. 36, N 4. – P. 553–560. <https://doi.org/10.1556/crc.36.2008.4.4>
10. Чеботарь, С. В. Аллельная характеристика генов короткостебельности в генетическом пуле сортов озимой мягкой пшеницы Украины / С. В. Чеботарь // *Генетичні ресурси рослин*. – 2008. – № 6. – С. 96–103.
11. Worland, A. J. Allelic variation at the dwarfing gene Rht8 locus and its significance in international breeding programmes / A. J. Worland, E. J. Sayers, V. Korzun // *Euphytica*. – 2001. – Vol. 119, N 1–2. – P. 157–161. <https://doi.org/10.1023/a:1017582122775>
12. Intraspecific karyotype divergence in *Triticum araraticum* (Poaceae) / E. D. Badaeva [et al.] // *Plant. Syst. Evol.* – 1994. – Vol. 192, N 1–2. – P. 117–145. <https://doi.org/10.1007/bf00985912>
13. Distribution of the Rht-B1b, Rht-D1 and Rht8 reduced height genes in autumn-sown Chinese wheats detected by molecular markers / X. Zhang [et al.] // *Euphytica*. – 2006. – Vol. 152, N 1. – P. 109–116. <https://doi.org/10.1007/s10681-006-9184-6>
14. Chromosomal rearrangements in wheat: their types and distribution / E. D. Badaeva [et al.] // *Genome*. – 2007. – Vol. 50, N 10. – P. 907–926. <https://doi.org/10.1139/g07-072>
15. Эффекты аллелей гена Rht8 по агрономическим признакам у озимой мягкой пшеницы в условиях степи юга Украины / В. И. Файт [и др.] // *Цитология и генетика*. – 2007. – Т. 41, № 2. – С. 30–36.

#### References

1. Pinera-Chavez F. J., Berry P. M., Foulkes M. J., Jesson M. A., Reynolds M. P. Avoiding lodging in irrigated spring wheat. I. Stem and root structural requirements. *Field Crops Research*, 2016. vol. 196, pp. 325–336. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.06.009>

2. McIntosh R., Rogers J., Dubcovsky J., Morris C., Xia X. C. *Catalogue of gene symbols for wheat: 2017 supplement*, 2017. Available at: <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2017.pdf> (accessed 18 May 2020).
3. Peng J. R., Richards D. E., Hartley N. M., Murphy G. P., Devos K. M., Flintham J. E., Beales J., Fish L. J., Worland A. J., Pelica F., Sudhakar D., Christou P., Snape J. W., Gale M. D., Harberd N. P. “Green Revolution” Genes Encode Mutant Gibberellin Response Modulators. *Nature*, 1999, vol. 400, no. 6741, pp. 256–261. <https://doi.org/10.1038/22307>
4. Divashuk M. G., Vasilyev A. V., Bepalova L. A., Karlov G. I. Identity of the Rht-11 and Rht-B1e Reduced Plant Height Genes. *Russian Journal of Genetics*, 2012, vol. 48, no. 7, pp. 761–763. <https://doi.org/10.1134/s1022795412050055>
5. Pearce S., Saville R., Vaughan S. P., Chandler P. M., Wilhelm E. P., Sparks C. A., Al-Kaff N., Korolev A., Boulton M. I., Phillips A. L., Hedden P., Nicholson P., Thomas S. G. Molecular Characterization of Rht1 Dwarfing Genes in Hexaploid Wheat. *Plant Physiology*, 2011, vol. 157, no. 4, pp. 1820–1831. <https://doi.org/10.1104/pp.111.183657>
6. Korzun V., Roder M. S., Ganai M. W., Worland A. J., Law C. N. Genetic analysis of the dwarfing gene Rht8 in wheat. Part I. Molecular mapping of Rht8 on the short arm of chromosome 2D of bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 1998, vol. 96, no. 8, pp. 1104–1109. <https://doi.org/10.1007/s001220050845>
7. Li A., Yang W., Lou X., Liu D., Sun J., Guo X., Wang J., Li Y., Zhan K., Ling H.-Q., Zhang A. Novel natural allelic variations at the Rht-1 loci in wheat. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2013, vol. 55, no. 11, pp. 1026–1037. <https://doi.org/10.1111/jipb.12103>
8. Evans L. T. *Feeding the ten billion: plants and population growth*. Cambridge, 1998. 274 p.
9. Knopf C., Becker H., Ebmeyer E., Korzun V. Occurrence of Three Dwarfing Rht Genes in German Winter Wheat Varieties. *Cereal Research Communications*, 2008, vol. 36, no. 4, pp. 553–560. <https://doi.org/10.1556/crc.36.2008.4.4>
10. Chebotar S. V. Allelic characterization of short-stem genes in the genetic pool of varieties of winter common wheat of Ukraine. *Henetychni resursy roslyn = Genetic resources of plants*, 2008, no. 6, pp. 96–103 (in Russian).
11. Worland A. J., Sayers E. J., Korzun V. Allelic variation at the dwarfing gene Rht8 locus and its significance in international breeding programmes. *Euphytica*, 2001, vol. 119, no. 1–2, pp. 157–161. <https://doi.org/10.1023/a:1017582122775>
12. Badaeva E. D., Badaev N. S., Gill D. S., Filatenko A. A. Intraspecific karyotype divergence in *Triticum araraticum* (Poaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 1994, vol. 192, no. 1–2, pp. 117–145. <https://doi.org/10.1007/bf00985912>
13. Zhang X., Yang S., Zhou Y., He Z., Xia X. Distribution of the Rht-B1b, Rht-D1 and Rht8 reduced height genes in autumn-sown Chinese wheats detected by molecular markers. *Euphytica*, 2006, vol. 152, no. 1, pp. 109–116. <https://doi.org/10.1007/s10681-006-9184-6>
14. Badaeva E. D., Dedkova O. S., Gay G., Pukhalskiy V. A., Zelenin A. V., Bernard S., Bernard M. Chromosomal rearrangements in wheat: their types and distribution. *Genome*, 2007, vol. 50, no. 10, pp. 907–926. <https://doi.org/10.1139/g07-072>
15. Fayt V. I., Chebotar S. V., Mokuhan N. V., Pilipenko M. V. The effects of gene Rht8 alleles at agronomic traits of winter bread wheat in the conditions of South Steppe of the Ukraine. *Tsitologiya i genetika = Cytology and Genetics*, 2007, vol. 41, no. 2, pp. 30–36 (in Russian).

### Информация об авторах

Сычёва Елена Анатольевна – канд. биол. наук, доцент, заместитель директора. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: E.Sycheva@igc.by.

Бондаревич Елена Борисовна – науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: e.bondarevich@igc.by.

Соловей Лилия Алексеевна – науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: e.bondarevich@igc.by.

Шимко Виктория Евгеньевна – науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: v.shimko@igc.by.

Гордей Станислав Иванович – канд. биол. наук, заведующий отделом. Научно-практический центр НАН Беларуси по земледелию (ул. Тимирязева, 1, 222160, Жодино, Республика Беларусь). E-mail: hardzeisi@tut.by.

Сацюк Игорь Васильевич – канд. с.-х. наук, вед. науч. сотрудник. НИЦ НАН Беларуси по земледелию (ул. Тимирязева, 1, 222160, Жодино, Республика Беларусь). E-mail: pshenitsanpts@yandex.by.

Дубовец Надежда Ивановна – член-корреспондент, д-р биол. наук, доцент, заместитель заведующего лабораторией. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: N.I.Dubovets@igc.by.

### Information about the authors

Sycheva Elena A. – Ph. D. (Biology), Associate professor, Deputy Director. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: E.Sycheva@igc.by.

Bondarevich Elena B. – Researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: e.bondarevich@igc.by.

Solovey Lilia A. – Researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: e.bondarevich@igc.by.

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

Hardzei Stanislau I. – Ph. D. (Biology), Head of the Department. Research and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Arable Farming (1, Timiryazev Str., 222160, Zhodino, Republic of Belarus). E-mail: hardzeisi@tut.by.

Satsyuk Igar V. – Ph. D. (Agrarian), Leading researcher. Research and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Arable Farming (1, Timiryazev Str., 222160, Zhodino, Republic of Belarus). E-mail: pshenitsanpts@yandex.by.

Dubovets Nadezhda I. – Corresponding Member, D. Sc. (Biology), Associate professor, Deputy Head of the Laboratory. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: N.I.Dubovets@igc.by.