

УДК 577.2:577.112

DOI <https://doi.org/10.32782/2226-0099.2023.132.18>

УСПАДКУВАННЯ ПОКАЗНИКІВ ЯКОСТІ ЗЕРНА ПРИ СТВОРЕННІ ІНТРОГРЕСИВНОГО ВИХІДНОГО МАТЕРІАЛУ ПШЕНИЦІ М'ЯКОЇ ОЗИМОЇ

Моцний І.І. – к.б.н.,

провідний науковий співробітник відділу загальної та молекулярної генетики,

Селекційно-генетичний інститут –

Національний центр насіннезнавства та сортовивчення

Файт В.І. – д.б.н., с.н.с.,

член-кор. Національної академії аграрних наук України,

завідувач відділу загальної та молекулярної генетики,

Селекційно-генетичний інститут –

Національний центр насіннезнавства та сортовивчення

Вміст білка в зерні (*grain protein content* – GPC) пшениці виступає детермінантним критерієм хлібопекарської якості борошна. Так, генетично обумовлений потенціал якості надсильних сортів реалізується лише при достатньо високому вмісті білка в борошні. Оскільки, реалії сучасного зернового виробництва (перш за все, азотного живлення рослин) забезпечують радше приріст урожаю, а не його білковості, спокусливо здійснити це генетичними методами. Є безліч джерел які можна використовувати для поліпшення біохімічні показники, але на практиці «донорами» стають одиниці. Тому, для того, щоб створити такі донори, необхідно вільно маніпулювати GPC QTL-ми (локусами кількісних ознак – *quantitative trait loci*), які беруть участь у контролі вмісту білка в зерні незалежно від впливу на урожайність. **Методи і матеріали.** У даній публікації досліджено чотири показники якості, дві агрономічні ознаки та урожайність на популяціях озимої пшениці, що складалася загалом з 400 інтрогресивних ліній (IL) різних комбінацій і ступенів насичування, отриманих від міжвидових схрещувань. **Методи:** польові, лабораторні, математично-статистичні. **Результати і обговорення.** Наведені результати вивчення варіації та спадковості низки агрономічних показників при створенні шляхом віддаленої гібридизації нових донорів дефіцитних ознак якості для селекції пшениці м'якої озимої. Серед досліджених IL пшениці вміст білка варіював в межах 8,2–15,8% Результати аналізів, зібрані двома методами, були цілком співставними; статистична обробка даних підтвердила їх відповідність і чітку кореляцію. На множині 400 інтрогресивних ліній показано, що найбільш високі показники седиментації, вмісту клейковини і білка мали лінії з генетичним матеріалом від AD (*T. dicoccum* / *Ae. tauschii*). **Висновки.** Виділені донори передано в колекційний розсадник відділу селекції і насінництва пшениці для використання у селекційному процесі. Лінії можуть служити матеріалом для визначення QTL-ів кількісних ознак.

Ключові слова: *Triticum aestivum* L., інтрогресивні лінії, білковість зерна, седиментація, продуктивність, варіація, спадковість.

Motsnyi I.I., Fait V.I. Inheritance of grain quality indicators in the creation of introgressive starting material of soft winter wheat

The grain protein content (GPC) of wheat is a determinant criterion for the baking quality of flour. Thus, the genetically determined quality potential of superior varieties is realized only when the protein content in flour is sufficiently high. Since the realities of modern grain production (primarily nitrogen nutrition) provide for yield growth rather than protein content, it is tempting to do this by genetic methods. There are many sources that can be used to improve biochemical parameters, but in practice, only a few become “donors”. Therefore, in order to create such donors, it is necessary to freely manipulate GPC QTLs (quantitative trait loci), which are involved in the control of protein content in grain regardless of the effect on yield. **Methods and materials.** In this publication, four quality traits, two agronomic traits, and yield were studied in winter wheat populations consisting of a total of 400 introgressive lines (ILs) of different combinations and degrees of saturation obtained from interspecific crosses.

Methods: field, laboratory, mathematical and statistical. **Results and discussion.** The results of studying the variation and heritability of a number of agronomic traits in the creation of new donors of deficient quality traits for breeding winter bread wheat by remote hybridization are presented. Among the studied wheat ILs, the protein content varied within 8.2–15.8%. The results of the analyzes collected by the two methods were quite comparable; statistical processing of the data confirmed their correspondence and clear correlation. On the set of 400 introgressive lines, it was shown that the highest sedimentation, gluten and protein content were in lines with genetic material from AD (*T. dicoccum* / *Ae. tauschii*). **Conclusions.** The selected donors were transferred to the collection nursery of the Department of Wheat Breeding and Seed Production for use in the breeding process. The lines can serve as material for determination of QTLs for quantitative traits.

Key words: *Triticum aestivum* L., introgressive lines, grain protein content, sedimentation, productivity, variation, heritability.

Постанова проблеми. Відомо, що хлібопекарська якість пшениці м'якої озимої (*Triticum aestivum* L.) включає комплекс ознак, які зазвичай проявляють кількісну варіацію та суттєво модифікуються умовами середовища. Маса 1000 зерен (thousand kernel weight – TKW) вже давно використовується як показник якості зерна пшениці та основний елемент продуктивності. За останні 6 десятиліть наукової селекції TKW зросла з 31,5 г до 44,6 г, що становить 2,2 г приросту в кожному десятилітті і свідчить про високу ефективність добору за цим показником на ранніх етапах селекційного процесу [1]. Висока TKW покращує товарний вигляд зерна, позитивно корелює з розміром зернівки [2], опосередковано пов'язана з виходом борошна при помелі, його зольністю та іншими показниками якості [3]. Крім того, TKW може застосовуватися як міра об'ємної густини зернового запасу, стійкості до хвороб та посухи, а також загальної фізіологічної потужності рослини [4].

Вміст білка в зерні (grain protein content – GPC) пшениці виступає детермінантним критерієм хлібопекарської якості борошна. Так, генетично обумовлений потенціал якості надсильних сортів реалізується лише при достатньо високому вмісті білка в борошні (11–12%) [5]. Більш того, при вмісті білка нижче 9,5% їх борошно взагалі непридатне для випікання хліба через дуже низький індекс еластичності, надто пружну і слабо розтяжну клейковину [6]. В той же час, якість борошна інших сортів з підвищенням вмісту протеїну покращується слабо, а у сортів з транслокацією 1BL.1RS навіть погіршується [7]. Варто також зазначити, що клейковинні білки пшеничного борошна наразі використовуються далеко поза межами їх традиційного споживання, наприклад для поліпшення низькоякісного борошна, випікання мультисервированого хліба, виготовлення м'ясних виробів, морепродуктів, вегетаріанських заміників м'яса, супів, солодоців, приправ, продуктів дитячого харчування тощо [8].

Аналіз останніх досліджень. Оскільки, реалії сучасного зернового виробництва (перш за все, азотного живлення рослин) забезпечують радше приріст урожаю, а не його білковості, спокусливо здійснити це генетичними методами [9]. Зокрема, шляхом залучення нового (можливо, ще невивченого) генетичного матеріалу і використання точної інформації про спадкоємність та стабільність ознаки і вклад окремих компонентів в її загальну варіацію [10]. Наразі перспективними джерелами для підвищення GPC пшениці вважаються деякі егілопси і однозернянка, *T. dicoccum* [11], *T. dicoccoides* [12; 13], *T. militinae*, *T. timopheevii*, спельта, *T. sphaerococcum*, *T. polonicum*, *T. compactum*, штучно створені амфіплоїди, особливо за участю донора генома D – *Aegilops tauschii* Coss., а також високобілкові колекційні зразки [14]. За окремими винятками, більшість цих джерел не стала донорами ознаки для сортів культурної пшениці, оскільки поняття «джерело»

і «донор» високого вмісту білка в зерні є докорінно різними за своєю суттю, а саме, можливістю спадкової передачі цієї ознаки в сучасний високопродуктивний сорт без зниження його урожайності. Отже, для того, щоб створити такі донори, необхідно вільно маніпулювати GPC QTL-ми (локусами кількісних ознак – quantitative trait loci), які беруть участь у контролі вмісту білка в зерні незалежно від впливу на урожайність [15].

Вміст клейковини (gluten content – GC) та об'єм седиментації (sedimentation volume – SV) – показники, які широко використовуються для оцінки якості борошна в сортах пшениці. При чому перший визначає унікальну для пшениці хлібопекарську спроможність, а другий є непрямим експресним методом, що надає інформацію про якість зерна по малих за обсягом пробах вже на перших етапах селекційного процесу [9]. Обидва показники істотно залежать як від кількості, так і від якості білків борошна [16]. Ці білки в основному представлені високомолекулярними і низькомолекулярними субодинамицями глютенінів, відповідальними за пружність та еластичність тіста, і гліадинами, які відповідають за контроль в'язкості та розтяжності тіста [17]. В СГІ – НЦНС розроблено новий метод визначення седиментації (SDS30), особливістю якого є значно вища, ніж одержана іншими методами, кореляція з ключовими показниками якості – силою та індексом еластичності тіста і відсутність залежності від GPC [9].

В цілому, залежно від матеріалу та умов його вирощування існує велика розбіжність в судженнях щодо впливу генотипу і середовища на агрономічні ознаки і показники якості пшениці [3]. Вивчаючи вихідний матеріал протягом тривалого часу можна отримати певну інформацію про його пластичність в різних середовищах. Через мінливість погодних умов, їхні градації так чи інакше зміщені відносно одна одної та порівняно з ефектом досліду в цілому. Якщо за роками показники якості та інші ознаки змінюються неоднозначно, значить наявна взаємодія «генотип × середовище», яку можна проаналізувати статистичними методами [18]. При цьому, для визначення кількісних параметрів цієї взаємодії та їх біологічної інтерпретації традиційно обчислюється коефіцієнт кореляції рангів (за формулою Спірмена) між одними і тими ж генотипами в різних умовах вирощування (у різні роки). Варто зазначити, що застосування коефіцієнта Спірмена є більш доцільним для біологічних досліджень такого гатунку, коли збереження чи зміна рангів генотипів в інших умовах має більше значення, ніж їх регресійна залежність.

Успішна робота в цьому напрямку можлива також за умови використання ефективних експрес-методів непрямой оцінки великої кількості селекційного матеріалу. Адже об'єктивність і коректність оцінки показників якості завжди була темою наукових досліджень, основою розрахунків між виробником та споживачем. ДСТУ 4117:2007 регламентує сучасні експрес методики оцінки якісних показників зерна [19]. Зокрема, таким є метод ближньої інфрачервоної спектроскопії (NIR), який відрізняється високою швидкістю і продуктивністю, простотою здійснення та низькою вартістю вимірювань, відсутністю необхідності в реактивах і малими витратами трудових ресурсів.

У даній публікації досліджено чотири показники якості, дві агрономічні ознаки та урожайність на популяціях озимої пшениці, що склалися загалом з 400 інтрогресивних ліній (IL) різних комбінацій і ступенів насичування, отриманих від міжвидових схрещувань. Більшість ліній були відібрані серед похідних *Aegilops tauschii* і, таким чином, служили донорами алелів дикого виду для D геному пшениці. Мета дослідження – вивчити спадкоємність показників якості при створенні донорів високого вмісту білка в зерні, що несуть алелі від непристосованих до

мінливих умов зони ризикованого землеробства та агротехнологій зернового виробництва генетичних ресурсів, перевірити ці донори за стабільністю показників якості в умовах степу України, дослідити та кількісно виразити ефекти взаємодії генотип-середовище у відношенні окремих агрономічних та господарсько-цінних ознак і, крім того, оцінити потенціал екзотичних алелів для поліпшення якості сучасних елітних сортів пшениці.

Постанова завдання. шляхом міжвидової гібридизації створити лінії з генетичним матеріалом від *T. dicoccum* / *Ae. tauschii*, які мали б найбільш високі показники седиментації, вмісту клейковини і білка.

Матеріали та методи. В результаті віддаленої гібридизації низки первинних ІІ, синтетичних амфіплоїдів різного походження та гексаплоїдних колекційних зразків з сучасними сортами СГІ – НЦНС після численних багаторічних індивідуальних доборів за наявністю чужинних ознак одержано та перевірено в польових умовах сукупність 400 ІІ пшениці м'якої озимої різних комбінацій та ступенів селекційної проробки, які разом із 4 сортами-стандартами послужили матеріалом чинного дослідження. Польові досліди були закладені в 2007–2018 рр. на полях та дослідних ділянках СГІ – НЦНС як в широкорядному, так і в промисловому посіві згідно загальноприйнятої схеми селекційного процесу самозапильних культур. Внесення добрив здійснювали згідно технологічної карти інституту. Крім того, для визначення адаптивних властивостей відібраних ліній, в 2016 р. матеріал висівався додатково в посушливих умовах ДПДГ «Покровське», а в 2016, 2017 і 2018 рр. на полях ДП «Експериментальна база «Дачна» (Біляївський район Одеської області) з обліковими ділянками 10 м². Повторність у дослідах – трикратна. Детальна характеристика матеріалу та опис методики польових дослідів наведені у нашій попередній публікації [6]. Характеристика кращих ліній за основними ознаками в останні роки дослідження наведена в таблиці 1.

За погодними умовами роки були вкрай різноманітні, що враховувалось при обговоренні і аналізі експериментальних даних. Матеріал оцінювали за рядом властивостей: наявність морфологічних ознак інших видів, дата колосіння (date heading – DH), висота рослин (plant height – PH), урожайність (grain yield – GY). Показники якості визначали послідовно NIR- та лабораторними методами. Основний масив цих показників (вміст білка та клейковини, седиментація) одержано за допомогою інфрачервоного аналізатора NIRSystems 5000 (США). Обробку спектрів та розрахунки кореляцій і констант для калібрування приладу здійснювали з використанням програми WinISI II v.1.02 (“InfraSoft”, США) на основі попередніх досліджень [20]. При визначенні седиментації методом NIR, калібрування спектрометра проводили за методом Пумп’янського за величиною осаду в 2 %-ній оцтовій кислоті після відстоювання протягом 5 хв. Лабораторні визначення виконували в СГІ – НЦНС: якість зерна – методом седиментації SDS30, розробленим у відділі генетичних основ селекції [9]; вміст білка – в лабораторії біохімії у цілоз-меленому борошні за методом К’ельдаля на приладі Kjeltac-Auto 1030 (“FOSS”, Швеція) [21]; ТКВ за загальноприйнятою методикою [22].

Для оцінки варіювання досліджених ознак застосовували кореляційний аналіз. Ступінь зв’язку між даними, одержаними за однією і тією ж ознакою на одних і тих же лініях в різні роки їх вирощування, оцінювали шляхом обчислення коефіцієнта рангової кореляції Спірмена (R_{GY}). При визначенні рівня взаємодії генотип \times середовище в залежності від величини і знаку коефіцієнта рангової кореляції керувалися наступною шкалою [21]: $R_{GY}=1$ – взаємодія відсутня; $0,7 \leq R_{GY} < 1$ – взаємодія низька, симілярність (однонаправленість) реакцій генотипів на умови

висока; $0,5 \leq R_{GY} < 0,7$ – взаємодія середня, симілярність середня, хаотичність середня; $0 \leq R_{GY} < 0,5$ – взаємодія висока, симілярність низька, хаотичність висока; $-0,5 \leq R_{GY} < 0$ – взаємодія висока, симілярність відсутня, хаотичність висока, різнонаправленість низька; $-0,7 \leq R_{GY} < -0,5$ – взаємодія висока, симілярність відсутня, хаотичність середня, різнонаправленість середня; $-1 \leq R_{GY} < -0,75$ – взаємодія висока, симілярність відсутня, хаотичність низька, різнонаправленість висока. Отже, чим більше R_{GY} відхиляється від +1, тим сильніше проявлена взаємодія генотип \times середовище у дослідженому матеріалі.

Таблиця 1

Продуктивність та окремі ознаки якості зерна кращих інтрогресивних ліній

Лінія*	ВР**, см	Урожайність, ц/га			Маса 1000 зерен, г				Вміст білка, %		Седиментація, мл		
		2018	2019	x	2017	2018	2019	2020	2018	2019	2017	2018	2019
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Стандарти													
Альбагрос	66–104	62,6	73,0	67,8	30,1	30,0	32,7	30,9	14,3	13,1	89	53	54,6
Куюльнік	68–100	75,2	78,5	76,9			36,8	38,6	–	10,3	87		36,0
Вікторія	70–107	61,8	72,2	67,0							73		
Батьківські генотипи													
Од. 267	74–110	52,4	63,3	57,9	39,2	37,1	38,4	41,9	13,5	13,6	93	53	59,4
Селянка	68–104	65,8	72,2	69,0	35,2	35,5	40,3	36,4	14,0	12,4	84	43	46,2
E200/97-2	88–118	51,2	70,0	60,6	44,0	39,7		42,8	15,8	9,3	47		41,6
G242/97-1	89–96	48,0	66,0	57,0	45,4	32,2		36,9	15,2	8,9	62	50	48,1
ПЕАГ	107–141	–	–	–		27,6			–	15,1			47,8
Інтрогресивні лінії													
166/09	69–108	53,2	54,0	53,6	32,4		40,8		15,3	10,3		48	42,5
168/09 ⁺	64–93	51,0	58,2	54,6			34,4		15,0	8,5			44,8
170/09 ⁺	59–102	56,9	68,7	62,8	29,9	32,7	37,1		14,9	9,0		36	30,0
173/09 ⁺	70–103	39,6	65,1	52,4	29,1	30,8			15,8	12,4		49	51,7
174/09 ⁺	57–101	51,2	71,8	61,5	29,2	37,9	36,6	37,1	15,3	9,2	92	47	36,4
175/09 ⁻	68–96	51,4	71,3	61,4	29,3	20,9	36,5		15,3	9,2	92	47	36,4
178/09 ⁺	84–98					33,6			15,6	11,6			49,7
180/09 ⁻	62–96					18,1			15,3	10,3			46,6
188/09 ⁺	61–91	52,0	70,5	61,3	28,6	29,3	34,1		15,1	10,0	72	49	41,2
190/09 ⁻	63–92	32,8	62,5	47,7	30,5	26,6	39,6		14,7	12,3		46	48,8
192/09 ⁻	75–78	45,3	67,0	56,2	34,4	34,0	39,7	34,4	15,0	12,6		45	49,0
193/09 ⁺	81–102	45,0	67,6	56,3	32,5	28,6	39,5	37,8	15,1	14,5		45	47,4
194/09 ⁺	73–103	69,4	73,1	71,3	30,0	36,3	36,9		14,8	9,6	88	47	41,4
196/09 ⁺	55–104	38,8	56,7	47,8	33,5	25,7	39,7		14,4	10,9		42	38,8
200/09 ⁻	95–97	74,7	74,9	74,8	31,6	32,3	38,9		14,1	9,4	67	45	46,2
202/09 ⁺	35–75					22,1			15,0	13,4		42	43,9
204/09 ⁺	57–81					28,5			15,7	13,0		44	47,6
206/09 ⁺	55–84					31,2			15,8	12,1		47	49,5
208/09 ⁻	82–101							40,5	14,1	9,5		41	
211/09 ⁻	62–78								15,6	11,6		50	

Закінчення таблиці 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
212/09 ⁺	65–88	45,3	78,7	62,0	31,6	31,4	41,0		14,6	9,0	67	48	45,5
214/09 ⁻	76–95	70,2	74,9	72,6	39,3	43,3	39,6	45,7	14,1	9,5	90	46	45,9
234/09 ⁺	85–105	57,0	56,7	56,9	32,1	35,7	36,9	35,7	13,3	8,2	79	42	33,9
235/09 ⁺	80–93					35,4			13,7	9,3		46	36,0
238/09 ⁻	70–100	44,4	56,4	50,4	26,9	21,1	34,8	35,4	14,0	9,3		47	40,5
239/09 ⁺	64–109	69,4	72,3	70,9	38,8	36,5	40,5		14,1	8,9		44	44,5
241/09 ⁻	77–109	54,9	66,9	60,9	36,0	31,3	39,8		14,4	9,6		48	45,9

Примітка: * + лінія константна, – лінія гетерогенна; ** ВР – висота рослин в роки спостережень.

Коефіцієнт спадкоємності в широкому сенсі (H^2) розраховували через коефіцієнт детермінації ($H^2 = d_{OP} = R_{GY}^2$) [23], де, R_{GY} – непараметричний коефіцієнт рангової кореляції Спірмена між даними, одержаними на одних і тих же лініях в різні роки їх вирощування. Якщо $0,60 < H^2 < 1$ – спадкоємність висока; $0,30 < H^2 < 0,60$ – середня; $0 < H^2 < 0,30$ – низька [28]. Вірогідність різниці між середніми значеннями визначали за допомогою найменшої істотної різниці (НІР) 5% рівня значущості. Для спрощення розуміння матеріалу в таблицях і тексті статті наводяться уніфіковані позначення ступеню достовірності визначених нами або взятих з літератури показників, критеріїв і коефіцієнтів: * – вірогідно при $p < 0,05$; ** – вірогідно при $p < 0,01$; *** – вірогідно при $p < 0,001$.

Результати досліджень та їх обговорення. За погодними умовами роки значно різнилися і переважно були в різній мірі посушливими, що є характерним для зони дослідження. Це дозволило отримати повну оцінку реакції матеріалу на чинники довкілля. У всіх восьми середовищах досліджувани ознаки виявляли безперервну сегрегацію в популяціях ІІ, а найвищі абсолютні значення асиметрії і ексцесу для них були < 1 , що свідчить про нормальний розподіл і полігенну детермінацію. Високі значення спадкоємності (H^2) більшості ознак показали, що генетичний фактор відіграв важливу роль у їх формуванні (табл. 2). Зауважимо, що наразі для визначення H^2 застосувався непараметричний коефіцієнт Спірмена між роками, оскільки в даному випадку важлива міра взаємозалежності варіації ознак шляхом ранжування даних різних років. За літературними даними, кореляції, обчислені на одних і тих же лініях між макроумовами ($r > 0,70$), свідчать про загалом високу послідовність генотипів в різних середовищах для всіх вивчених показників якості за винятком GPC [29]. Визначені в наших дослідженнях кореляції, в цілому, відповідають загальноновизначеним тенденціям, хоча обчислені коефіцієнти суттєво варіювали в залежності від умов року (табл. 2).

З поміж інших ознак ДН і РН характеризуються, відповідно, низьким та середнім рівнем взаємодії генотип \times середовище ($R_{GY} = 0,74\text{--}0,89$ *** та $0,24\text{--}0,66$ ***, відповідно) [18; 30] та загалом високою спадкоємністю ($H^2 = 0,34\text{--}0,99$) [3; 27; 31; 32–34]. Стосовно ДН, окрім загальноновизначених генів *Ppd* (photoperiod response), в хромосомах 2BS, 5DL та 6BL виявлено три QTL, характерні для більшості популяцій, і один основний QTL (хромосома 1DL) був стабільно ідентифікований у всіх середовищах [35]. Стосовно РН, крім широковідомих генів короткостебловості (reduced height genes – *Rht*) наразі ідентифіковано 18 QTL, розміщених в різних хромосомах, з них найбільш потужні в хромосомах 4BS, 4DS і 6BL [32], та два зчеплені в хромосомі 2DS QTL з плейотропним впливом на РН і довжину колоса [35].

Таблиця 2

Значення коефіцієнтів спадкоємності (H^2), визначені кореляційним методом

Ознака	Абревіатура	Розмах значень H^2	
		за літературними даними	за результатами даного дослідження
Дата колосіння	DH	0,34–0,99	0,17–1,00* ¹⁾
Висота рослин	PH	0,34–0,99	0,02–0,99*
Урожайність	СУ	0,16–0,84	0,01–0,86*
Маса 1000 зерен	TKW	0,53–0,97	0,09–1,00*
Вміст білка	GPC	0,32–0,78	0,03–0,79*
Вміст клейковини	GC	–	0,01–0,86*
Седиментація	SV	0,01–0,94	0,02–1,00***

Примітка: ¹⁾ – Рівень вірогідності коефіцієнтів спадкоємності позначено за відповідними коефіцієнтами кореляції

Серед інших показників якості та елементів продуктивності, TKW зазвичай має найвищу спадкоємність ($H^2 = 0,53–0,97$) [27; 31–39] і середній рівень взаємодії генотип \times середовище ($R_{GY} = 0,25–0,76^{***}$) [18; 30; 40]. Наразі відомо понад 100 QTL для TKW, розподілених по всіх 21 хромосомах пшениці [4; 34; 39], більшість яких не виявляються в інших умовах, пояснюють незначну частку загальної варіації або проявляють епістатичні взаємодії з генотипом або іншими QTL. Тому, в більшості випадків ознака спадкується за типом полімерії при наявності як мінімум 3-6 основних локусів в хромосомах 2B, 4AL, 5B і 6AS (основні QTL), 1A, 1BS, 2A, 2D, 3A, 4B, 5A і 5D (додаткові TKW QTL), що мають адитивні генетичні ефекти [1; 2; 4; 29; 31–42]. Проте, збільшення TKW (на 5,2–27,5 %) відповідно зменшувало озерненість колоса (на 3,1–32,9 %), що вказує на локус-специфічний компроміс між ознаками [39; 42]. В селекції, переважно, застосовуються QTL, ідентифіковані в хромосомах 2A і 6A пшениці, до яких підібрані діагностичні ДНК-маркери. Вони дають надбавку 2,4 і 3,0 г до TKW, відповідно. Також може бути використаний QTL, перенесений в 7DS хромосому м'якої пшениці від *Ae. tauschii* [43].

Пшениця забезпечує значну частину продовольчого рослинного білка, тому вивчення спадкоємності вмісту білка – важливе завдання для генетики. Вміст протеїну в товарному зерні пшениці, як відомо, варіює в межах 8–15 %. Серед досліджених ІЛ пшениці вміст білка варіював в межах 8,2–15,8 %. Результати аналізів, зібрані двома методами, були цілком співставними; статистична обробка даних підтвердила їх відповідність і чітку кореляцію [20]. Однак, при скануванні у NIR спостерігався дещо підвищений GPC, у порівнянні з методом К'ельдаля. В літературі є твердження про те, що зазначена методика – менш точна у порівнянні з методом К'ельдаля [13] і повинна використовуватися для попереднього експрес-аналізу великої кількості ліній. Оскільки, класичним та арбітражним методом визначення загального GPC вважається, все ж таки, метод К'ельдаля, дані, одержані NIR-методом, були приведені до К'ельдаля за допомогою рівняння регресії, виведеного нами в попередній публікації [20]: $y = 0,86 + 0,98x$. Де, y – GPC, визначений NIR-методом; x – GPC за методом К'ельдаля. Розраховане для x , дане рівняння дозволило нам одержати матрицю даних, вільних від впливу чинника – метод визначення вмісту білка.

Загальновідомо, що вміст протеїну в зерні пшениці є кількісною ознакою з вираженою через ефект розрідження концентрації [44] оберненою залежністю

від рівня GY, яка контролюється комплексом генів з адитивними й епістатичними ефектами та нестабільним фенотиповим проявом і є складно досяжною для істотного поліпшення методами традиційної селекції [10; 17; 45; 46]. З іншого боку, є свідчення про відсутність плейотропного ефекту на GPC та GY і можливість поліпшення обох ознак одночасно [6; 41]. За відсутності чужинних включень рівень взаємодії генотип \times середовище за GPC був середній ($R_{GY} = 0,35-0,74^{***}$) [40], а спадкоємність становила $H^2 = 0,32-0,78$ [29; 38; 40; 47; 48], при наявності 7–10 GPC-локусів в хромосомах 1A, 2A, 3A, 4A, 4BS, 4D, 5AL, 5BL, 6AS, 6BS, 6DS, 7AS, 7BS і 7D, які проявлялись у більшості досліджених середовищ [41; 48; 49]. Лише окремі з них не мали негативних плейотропних ефектів на елементи продуктивності [43; 47]. Интрогресія відповідних екзотичних алелів QTL від дикого емера або *Ae. tauschii* сприяла підвищенню GPC [12]. При цьому відмічена слабка позитивна кореляція між кількістю чужинного генетичного матеріалу та вмістом білка ($r = 0,20-0,38$). Интрогресія QTL *Gpc-B1* (хромосома 6BS) від *T. dicoccoides* може суттєво підвищити GPC (до 14,8–17,9%) без погіршення продуктивності [50]. Цей локус також виявлено у деяких місцевих і старих сортів *T. dicoccum*, *T. durum*, *T. spelta* і *T. aestivum*, а подібні до нього гени – в G геномі *T. timopheevii*. Більш того, у м'якої пшениці були виявлені аналогічні гени *Gpc-A1*, *Gpc-D1* і *Gpc-2* в хромосомах 6A, 6D і другої гомеологічної групи, відповідно [14].

H^2 не лише описує ознаку, а й сильно залежить від популяції (набору ліній) та подібності умов середовища, характеристикою яких він також виступає. При схожості середовищ H^2 може бути завищений. Також величина коефіцієнта залежить від методу його визначення. Очевидно, показники спадкоємності, визначені в цитованих роботах [3; 27; 29–37; 39] дисперсійним аналізом, істотно завищені, в усякому разі, порівняно з аналогічними показниками, обчисленими іншими методами, зокрема через коефіцієнт детермінації, який виражає частку загальної дисперсії, обумовлену варіацією ліній в умовах попереднього року, тобто генотипом. (За ідентичності середовищ r між роками дорівнював би 1, $H^2 = d = r^2$ також дорівнював би 1). Підтвердженням цього можуть служити відповідні коефіцієнти, обчислені авторами для TKW і GPC: $H^2 = 0,95$ для TKW; r між середовищами $0,66^{**}-0,72^{**}$ [37], відповідно $r^2 = 0,44-0,52$. $H^2 = 0,72$ для GPC; r між середовищами $< 0,70$ [29]; отже $r^2 < 0,49$. Тобто, одержані таким чином коефіцієнти $H^2 = r^2$ майже вдвічі нижчі, ніж за формулами авторів, наприклад: $H^2 = \sigma_G^2 / [\sigma_G^2 + (\sigma_{GM}^2 + \sigma_E^2) / e]$ та $H^2 = \sigma_G^2 / (\sigma_G^2 + \sigma_E^2 / e)$, де σ_G^2 , σ_{GM}^2 , σ_E^2 – значення варіанс для генотипу, взаємодії генотип \times макросередовище і взаємодії генотип \times середовище всередині макросередовища, e – загальна кількість середовищ [29]; $H^2 = \sigma_G^2 / (\sigma_G^2 + \sigma_{GL}^2 / l + \sigma_E^2 / lr)$, де σ_G^2 , σ_{GL}^2 і σ_E^2 – значення варіанс для генотипу, взаємодії генотип \times локація та залишкової похибки, а l і r – число локацій і реплікацій, відповідно [27] або $H^2 = \sigma_G^2 / (\sigma_G^2 + \sigma_{GY}^2 / y + \sigma_E^2 / ry)$, де σ_G^2 , σ_{GY}^2 і σ_E^2 – значення середніх квадратів (mS) для генотипу, взаємодії генотип \times рік та залишкової похибки, а y і r – число років і реплікацій, відповідно [37]. Легко бачити, що в роботі [29] проігноровано варіансу макросередовища, в роботі [27] – варіансу локації, а в роботі [37] – фактору «Рік», вплив яких був значним. Крім того, не у всіх публікаціях дисперсії впливу означених чинників (σ^2) були правильно розраховані з їхніх середніх квадратів (mS).

Варіабельність SV залежала від генетичних чинників, ланки селекційного процесу та особливостей року дослідження. На етапі селекційного розсадника в широкорядному посіві SV у середньому складав 54–60 мл, а в контрольному 65–70 мл. і відрізнявся більшою стабільністю ($\sigma = 7$ мл). Очевидно, це пояснюється

нівелюванням ефекту широкорядного посіву та впливом добору ліній в процесі селекції. В суміжних ланках селекційного процесу $H^2 = 0,01-0,23$. За літературними даними спадкоємність SV становила $H^2 = 0,01-0,23$, при визначенні кореляційним аналізом [23] і $H^2 = 0,78-0,83$ при визначенні дисперсійним аналізом [38]. Означені розбіжності обумовлені обмеженістю методу SDS30, який добре диференціює матеріал за SV в роки формування достатньої кількості білка (>11 %). В роки з низьким GPC (в середньому 9–10%), при наявності надлишку вологи під час наливу зерна, при високій GY стандартів (>90 ц/га), при вирощуванні рослин на низьких або середніх агрофонах азотних добрив він не спрацьовує [7] і не показує кореляції з даними більш показових років. Так, у випадку вирощування популяції ліній, одержаних від схрещування контрастних за якістю батьківських форм, в схожих умовах високого агрофону H^2 сягав 0,94 [23]. Хромосоми 1A, 1B, 1D, в яких розташовані локуси *Gli-1/Glu-3*, найбільш важливі для SV; менший але адитивний вплив на об'єм осаду також мають QTL, розташовані в хромосомах 3AS, 3BL, 5AL, 5BS, 5D, 6AL, 6DS, 7AS і 7BS [16, 38, 51]. Привнесення в хромосому 6D пшениці QTL від *Ae. tauschii* призвело до збільшення SV на 21,7% [12].

Загалом для GY характерні середні значення коефіцієнтів кореляції між роками ($R_{GY} = 0,37-0,49^*$) [18; 30], що свідчить про середній рівень взаємодії «гено-тип × середовище», середній рівень симілярності і хаотичності реакцій. Це вказує на деяку нестабільність генетичних систем, які контролюють ознаку. Спадкоємність GY варіювала в досить широких межах, як правило, була низькою або середнього ступеня $H^2 = 0,16-0,51$ [3; 27; 33] але в дослідях з хорошими умовами та значними відмінностями між лініями сягала рівня високої $H^2 = 0,63-0,84$ [3; 27; 31]. На GY впливали як правило QTL, асоційовані раніше з ВР, стійкістю до іржі або раннім колосінням [3]. Відомо лише кілька важливих GY QTL в хромосомах 1B, 4D, 7D, не пов'язаних з висотою рослин, фенологією або стійкістю до іржі [44; 55]. Регіон хромосоми 3В асоціювався одночасно з ТКВ і GY [3]. Є свідчення [53], що інтрогресивний локус *Varc1183* від *Ae. tauschii* (хромосома 4DL) підвищив GY пшениці на 8,9%.

З іншого боку, крім спадкової компоненти на показники якості впливають і умови вирощування. Показано, що чим більше відстань між рядами і між рослинами в ряду, тим вище GPC [54]. Висока вологість ґрунту та надлишок CO_2 в атмосфері знижують GPC і SV, в той час як дефіцит ґрунтової вологи, особливо на заключних стадіях онтогенезу, як і додаткове внесення азотних добрив, ведуть до накопичення GPC. Різко посушливі умови сприяють формуванню більш міцної клейковини, зрошення ж в більшості випадків її послаблює [14; 54]. Проте, при високих коефіцієнтах H^2 вплив паратипової компоненти зменшується. Наприклад, якщо високий рівень вмісту білка і клейковини жорстко контролюється генотипом, то він зберігається і при варіюванні умов середовища [43].

Для успіху в цьому напрямку важливо також визначати рівень трансгресивної мінливості, яка взагалі притаманна дослідженим показникам якості [2; 4; 33; 36; 39; 40; 45; 46; 48; 51], оскільки відомо, що коефіцієнт спадкоємності та частота позитивних трансгресій корелюють з виходом константних крупнозерних, високобілкових форм пізніх поколінь.

Висновки. Таким чином, шляхом міжвидової гібридизації створені лінії з генетичним матеріалом від AD (*T. dicoccum* / *Ae. tauschii*), які мали найбільш високі показники седиментації, вмісту клейковини і білка мали лінії з генетичним матеріалом). Виділені донори передано в колекційний розсадник відділу селекції і насінництва пшениці для використання у селекційному процесі. Лінії можуть

служити матеріалом для визначення локусів кількісних ознак та використуватися в селекційному процесі при створенні високоякісних генотипів пшениці.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ:

1. Wang L., Ge H., Hao C., Dong Y., Zhang X., Identifying loci influencing 1,000-kernel weight in wheat by microsatellite screening for evidence of selection during breeding. *PLoS ONE*. 2012. Vol. 7. № 2. e29432. P. 1–10. DOI: doi.org/10.1371/journal.pone.0029432.
2. Brinton J., Simmonds J., Minter F., Leverington-Waite M., Snape J., Uauy C. Increased pericarp cell length underlies a major quantitative trait locus for grain weight in hexaploid wheat. *New Phytol.* 2017. Vol. 215. № 3. P. 1026–1038. DOI: doi.org/10.1111/nph.14624.
3. Моцний І.І., Литвиненко М.А., Молодченкова О.О., Соколов В.М., Файт В.І. Сечняк В.Ю. Створення вихідного матеріалу пшениці м'якої озимої із застосуванням міжвидових схрещувань для селекції на підвищений вміст білка. *Цитологія і генетика*. 2019. № 53 (2). С. 21–33. DOI: doi.org/10.3103/S0095452719020075
4. Kumari S., Jaiswal V., Mishra V.K., Paliwal R., Balyan H.S., Gupta P.K. QTL mapping for some grain traits in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Physiol. Mol. Biol. Pl.* 2018. Vol. 24. № 5. P. 909–920. DOI: doi.org/10.1007/s12298-018-0552-1
5. Литвиненко М. А., Голуб Є. А., Хоменко Т. М. Особливості створення та ідентифікації екстрасильних за хлібопекарськими властивостями сортів пшениці м'якої озимої (*Triticum aestivum* L.). *Plant Varieties Studying and Protection*. 2018. № 14 (1). P. 66–74. DOI: doi.org/10.21498/2518-1017.14.1.2018.126511
6. Рибалка О.І., Червоніс М.В., Топораш І.Г., Сурженко І.О., Боделан О.П., Щербина З.В. Наукове обґрунтування розробки нових методів оцінки хлібопекарської якості борошна пшениці. *Хранение и переработка зерна*. 2006. № 1 (79). С. 43–48.
7. Литвиненко М.А., Топал М.М. Ефекти пшенично – житніх транслокацій 1A1/1RS і 1BL/1RS на якість зерна у сортів пшениці м'якої озимої. *ScienceRise*. 2015. № 3/1 (8). С. 82–88.
8. Рибалка О.І. Чи справді пшениця є деструктивним харчовим продуктом? *Физиология растений и генетика*. 2017. Т. 49. № 3. С. 188–210.
9. Balyan, H.S., Gupta, P.K., Kumar, S., Dhariwal, R., Jaiswal, V., Tyagi, S., Agarwal, P., Gahlaut, V. and Kumari, S., Genetic improvement of grain protein content and other health-related constituents of wheat grain. *Plant Breeding*. 2013. Vol. 132. P. 446–457. DOI: doi.org/10.1111/pbr.12047
10. Laidig F., Piephom H.P., Rentel D., Drobek T., Meyer U., Huesken A. Breeding progress, environmental variation and correlation of winter wheat yield and quality traits in German official variety trials and on-farm during 1983–2014. *Theor. Appl. Genet.* 2017. Vol. 130. № 1. P. 223–245. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00122-016-2810-3>.
11. Lundström M., Leino M.W., Hagenblad J. Evolutionary history of the NAM B1 gene in wild and domesticated tetraploid wheat. *BMC Genetics*. 2017. Vol. 18. № 1 (118). P. 1–10. DOI: doi.org/10.1186/s12863-017-0566-7.
12. Kunert A., Naz A.A., Dedek O., Pillen K., Leon J. AB-QTL analysis in winter wheat: I. Synthetic hexaploid wheat (*T. turgidum* ssp. *dicoccoides* × *T. tauschii*) as a source of favourable alleles for milling and baking quality traits. *Theor. Appl. Genet.* 2007. Vol. 115. № 5. P. 683–695. DOI: doi.org/10.1007/s00122-007-0600-7.
13. Похилько С.Ю., Швартау В.В., Починок В.М., Михальська Л.М., Дуган О.М., Моргун Б.В. Комплексний аналіз вмісту загального білка в зерні м'якої пшениці, яка містить ген GPC-B1 від *Triticum turgidum* ssp. *Dicoccoides*. *Вісн. Укр. тов-ва генетиків і селекціонерів*. 2017. Т. 15. № 1. С. 52–57.

14. Distelfeld A., Cakmak I., Peleg Z., Ozturk L., Yazici A.M., Budak H., Saranga Y., Fahima T. Multiple QTL-effects of wheat Gpc-B1 locus on grain protein and micronutrient concentrations. *Physiol. Plantarum*. 2007. № 129. P. 635–643.
15. Kuchel H., Langridgy P., Mosionek L., Williams K., Jefferies, S.P. The genetic control of milling yield, dough rheology and baking quality of wheat. *Theor. Appl. Genet.* 2006. Vol. 112. № 8. P. 1487–1495. DOI: doi.org/10.1007/s00122-006-0252-z
16. Blanco A., Bellomo M.P., Lotti C., Maniglio T., Pasqualone A., Simeone R., Troccoli A., Di Fonzo N. Genetic mapping of sedimentation volume across environments using recombinant inbred lines of durum wheat. *Plant Breed.* 1998. Vol. 117. № 5. P. 413–417. DOI: doi.org/10.1111/j.1439-0523.1998.tb01965.x
17. Jolánkai M., Kassai K.M., Tarnawa A., Pósa B., Birkás M. Impact of precipitation and temperature on the grain and protein yield of wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties. *Quarterly J. Hung. Meteorol. Serv.* 2018. Vol. 122. № 1. P. 31–40. DOI: doi.org/10.28974/idojaras.2018.1.3.
18. Герасименко В.П. Оцінка взаємодії генетичних факторів з екологічними умовами дев'яти сортів тритикале з використанням дисперсійного та кореляційного методів аналізу. *Аграрний вісник Причорномор'я*. 2004. Вип. 26. № 2. С. 161–166.
19. ДСТУ 4117:2007 Зерно та продукти його переробки. Визначення показників якості методом інфрачервоної спектроскопії. *Держспоживстандарт України*. 2007. С. 8.
20. Zahra, Noreen, et al. Impact of climate change on wheat grain composition and quality. *Journal of the Science of Food and Agriculture*. 2023. № 103 (6). P. 2745–2751.
21. Kjeldahl, J., Neue Methode zur Bestimmung des Stickstoffs in organischen Körpern (New method for the determination of nitrogen in organic substances). *Zeitschrift für analytische Chemie*. 1983. Vol. 22. № 1. P. 366–383.
22. ДСТУ 4138-2002 Насіння сільськогосподарських культур. Методи визначення якості / М.О. Кіндрук та ін. *Держспоживстандарт України*. Київ, 2003. С. 17–18.
23. Литвиненко М.А., Голуб Є.А. Ефективність методу седиментації SDS-30 в селекції пшениці м'якої озимої (*Triticum aestivum* L.) за хлібопекарськими властивостями. *Збірник наукових праць СГІ-НЦНС*. Одеса, 2017. Вип. 29 (69). С. 6–17.
24. Piepho H.-P., Mohring J. Computing heritability and selection response from unbalanced plant breeding trials. *Genetics*. 2007. Vol. 177. № 3. P. 1881–1888. DOI: doi.org/10.1534/genetics.107.074229
25. Mitchell B.L., Thorp J.G., Evans D.M., Nyholt D.R., Martin N.G., Lupton M.K. Exploring the genetic relationship between hearing impairment and Alzheimer's disease. *Alzheimer's & Dementia: Diagnosis, Assessment & Disease Monitoring*. 2020 № 12 (1), e12108.
26. Gen M. Mitsuo, Lin Lin. Genetic algorithms and their applications. *Springer handbook of engineering statistics*. London : Springer London, 2023. P 635–674.
27. Dabi A., Mekbib F., Desalegn T. Genetic variability studies on bread wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes. *Int. J. Livestock Production*. 2019. Vol. 11. № 2. P. 41–54. DOI: doi.org/10.5897/JPBCS2016.0600.
28. Robinson H.F., Comstock R.E., Harvey P.H. Genotypic and phenotypic correlations in corn and their implications in selection. *Agron. J.* 1951. Vol. 43. № 6. P. 282–287.
29. Simons K., Anderson J.A., Mergoum M., Faris J.D., Klindworth D.L., Xu S.S., Sneller C., Ohm J.-B., Hareland G.A., Edwards M.C., Chao. Sh. Genetic mapping analysis of bread-making quality traits in spring wheat. *Crop Sci.* 2012. Vol. 52. № 5. P. 2182–2197. DOI: doi.org/10.2135/cropsci2012.03.0175.
30. Моцний І.І., Леонов О.Ю. Взаємодія генотип x середовище у інтрогресивних гібридів озимої пшениці, похідних Ae. Tauschi. *Збірник наукових праць СГІ-НЦНС*. Одеса, 2009. Вип. 14 (54). С. 89–98.

31. Bennett D., Izanloo A., Reynolds M., Kuchel H., Langridge P., Schnurbusch T. Genetic dissection of grain yield and physical grain quality in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) under water-limited environments. *Theor. Appl. Genet.* 2012. Vol. 125. № 2. P. 255–271. DOI: doi.org/10.1007/s00122-012-1831-9.
32. Li F., Wen W., He Z., Liu J., Jin H., Cao S., Geng H., Yan J., Zhang P., Wan Y., Xia X. Genome-wide linkage mapping of yield-related traits in three Chinese bread wheat populations using high-density SNP markers. *Theor. Appl. Genet.* 2018. Vol. 131. № 9. P. 1903–1924. DOI: doi.org/10.1007/s00122-018-3122-6.
33. Din I., Munsif F., Shah I.A., Khan H., Khan F.U., Ibrarullah Uddin S., Islam T. Genetic variability and heritability for yield and yield associated traits of wheat genotypes in Nowshera valley. *Pakistan J. Agr. Res.*, 2018. Vol. 31. № 3. P. 216–222. DOI: doi.org/10.17582/journal.pjar/2018/31.3.216.222.
34. Guan P., Lu L., Jia L., Kabir M.R., Zhang J., Lan T., Zhao Y., Xin M., Hu Z., Yao Y., Ni Z., Sun Q., Peng H. Global QTL Analysis identifies genomic regions on chromosomes 4A and 4B harboring stable loci for yield-related traits across different environments in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Front. Plant Sci.* 2018. Vol. 9. Art. 529. P. 1–18. DOI: doi.org/10.3389/fpls.2018.00529.
35. Chai L., Chen Z., Bian R., Zhai H., Cheng X., Peng H., Yao Y., Hu Z., Xin M., Guo W., Sun Q., Zhao A., Ni Z. Dissection of two quantitative trait loci with pleiotropic effects on plant height and spike length linked in coupling phase on the short arm of chromosome 2D of common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor. Appl. Genet.* 2018. Vol. 131. № 12. P. 2621–2637. DOI: doi.org/10.1007/s00122-018-3177-4.
36. Su Q., Zhang X., Zhang W., Zhang N., Song L., Liu L., Xue X., Liu G., Liu J., Meng D., Zhi L., Ji J., Zhao X., Yang C., Tong Y., Liu Z., Li J. QTL detection for kernel size and weight in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) using a high-density SNP and SSR-based linkage map. *Front. Plant Sci.* 2018. Vol. 9. Art. 1484. P. 1–13. DOI: doi.org/10.3389/fpls.2018.01484.
37. Li T., Liu H., Mai Ch., Yu G., Li H., Meng L., Jian D., Yang L., Zhou Y., Zhang H., Li H. Variation in allelic frequencies at loci associated with kernel weight and their effects on kernel weight-related traits in winter wheat. *Crop J.* 2018. № 8. P. 1–8. DOI: doi.org/10.1016/j.cj.2018.08.002.
38. Kristensen P.S., Jahoor A., Andersen J.R., Cericola F., Orabi J., Janss L., Jensen J. Genome-wide association studies and comparison of models and cross-validation strategies for genomic prediction of quality traits in advanced winter wheat breeding lines. *Front. Plant Sci.* 2018. Vol. 9. Art. 69. P. 1–15. DOI: doi.org/10.3389/FPLS.2018.00069.
39. Zhai H., Feng Z., Du X., Song Y., Liu X., Qi Z., Song L., Li J., Li L., Peng H., Hu Z., Yao Y., Xin M., Xiao S., Sun Q., Ni Z. A novel allele of Ta GW2-A1 is located in a finely mapped QTL that increases grain weight but decreases grain number in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor. Appl. Genet.* 2018. Vol. 131. № 3. P. 539–553. DOI: doi.org/10.1007/s00122-017-3017-y.
40. Blanco A., Mangini G., Giancaspro A., Giove S., Colasuonno P., Simeone R., Signorile A., De Vita P. Mastrangelo A.M., Cattivelli L. Gadaleta A. Relationships between grain protein content and grain yield components through quantitative trait locus analyses in a recombinant inbred line population derived from two elite durum wheat cultivars. *Mol. Breed.* 2012. Vol. 30. № 1. P. 79–92. DOI: doi.org/10.1007/s11032-011-9600-z.
41. Groos C., Robert N., Bervas, E., Charmet G. Genetic analysis of grain protein content, grain yield and thousand-kernel weight in bread wheat. *Theor. Appl. Genet.* 2003. Vol. 106. № 6. P. 1032–1040. DOI: doi.org/10.1007/s00122-002-1111-1.
42. Guan P., Di N., Mu Q., Shen X., Wang Y., Wang X., Yu K., Song W., Chen Y., Xin M., Hu Z., Guo W., Yao Y., Ni Z., Sun Q., Peng H. Use of nearisogenic lines to precisely map and validate a major QTL for grain weight on chromosome 4AL in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor. Appl. Genet.* 2019. P. 1–13. DOI: doi.org/10.1007/s00122-019-03359-4.

43. Волкова Н.Е. Сучасний стан геноміки та біохімії сільськогосподарських рослин. *Геноміка та біохімія сільськогосподарських рослин* : матеріали Міжнародної наукової конференції (12 вересня 2017 р., м. Одеса, Україна). *Вісник Українського товариства генетиків і селекціонерів*. 2017. № 15 (2). С. 229–232.
44. Cox T.S., Sears R.G., Bequette R.K., Martin, T.J. Germplasm enhancement in winter wheat. *Triticum tauschii* backcross populations. *Crop Sci.* 1995. Vol. 35. № 3. P. 913–919. DOI: doi.org/10.2135/cropsci1995.0011183X0035000300 47x
45. Terasawa Y., Ito M., Tabiki T., Nagasawa K., Hatta K., Nishio Z. Mapping of major QTL associated with protein content on chromosome 2B in hard red winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *Breed. Sci.* 2016. Vol. 66. № 4. P. 471–480. DOI: doi.org/10.1270/jsbbs.16026.
46. Sun X., Wu K., Zhao Y., Qian Z., Kong F., Guo Y., Wang Y., Li S. Molecular genetic analysis of grain protein content and flour whiteness degree using RILs in common wheat. *J. Genet.* 2016. Vol. 95. № 2. P. 317–324.
47. Bilgin O., Korkut K.Z., Baser I., Daglioglu O., Ozturk I., Kahraman T., Balkan A. Variation and heritability for some semolina characteristics and grain yield and their relations in durum wheat (*Triticum durum* Desf.). *World J. Agricult. Sci.* 2010. Vol. 6. № 3. P. 301–308.
48. Blanco A., Pasqualone A., Troccoli A., Di Fonzo N., Simeone R. Detection of grain protein content QTLs across environments in tetraploid wheats. *Plant Mol. Biol.* 2002. Vol. 48. № 5–6. P. 615–623.
49. Nelson J.C., Andreescu C., Breseghello F., Finney P.L., Gualberto D.G., Bergman C.J., Pena R.J., Perretant M.R., Leroy P., Qualset C.O., Sorrells M.E. Quantitative trait locus analysis of wheat quality traits. *Euphytica.* 2006. Vol. 149. № 1. P. 145–159. DOI: doi.org/10.1007/s10681-005-9062-7.
50. Kumar J., Jaiswal V., Kumar A., Mirand R.R., Kumar S., Dhariwal R., Balyan H.S., Gupta P. Introgression of a major gene for high grain protein content in some Indian bread wheat cultivars. *Field Crops Research.* 2011. Vol. 123. № 3. P. 226–233. DOI: doi.org/10.1016/j.fcr.2011.05.013.
51. Kerfal S., Giraldo P., Rodríguez-Quijano M., Vázquez J.F., Adams K., Lukow O.M., Roder M.S., Somers D.J., Carrillo J.M. Mapping quantitative trait loci (QTLs) associated with dough quality in a soft × hard bread wheat progeny. *J. Cereal Sci.* 2010. Vol. 52. № 1. P. 46–52. DOI: doi.org/10.1016/j.jcs.2010.03.001.
52. Kuchel H., Williams K.J., Langridge P., Eagles H.A., Jefferies S.P. Genetic dissection of grain yield in bread wheat: I. QTL analysis. *Theor. Appl. Genet.* 2007. Vol. 115. № 8. P. 1029–1041. DOI: doi.org/10.1007/s00122-007-0629-7.
53. Li J., Wei H.T., Hu X.R., Li Ch.S., Tang Y.L., Liu D., Yang W.Y. Identification of a high-yield introgression locus in Chuanmai 42 inherited from synthetic hexaploid wheat. *Acta Agronomica Sinica.* 2011. Vol. 37. № 2. P. 255–261.
54. Tausz M., Norton R.M., Tausz-Posch S., Low M., Seneweera S., O’Leary G., Armstrong R., Fitzgerald G.J. Can additional N fertiliser ameliorate the elevated CO₂-induced depression in grain and tissue N concentrations of wheat on a high soil N background. *J. Agro. Crop Sci.* 2017. Vol. 203. № 6. P. 574–583. DOI: doi.org/10.1111/jac.12209.
55. Elbasyoni I.S., Morsy S.M., Ramamurthy R.K., Nassar A.M. Identification of genomic regions contributing to protein accumulation in wheat under wellwatered and water deficit growth conditions plants. *Plants.* 2018. Vol. 7. № 56. P. 1–15. DOI: doi.org/10.3390/plants7030056.
-