

 pismavavilov.ru

doi 10.18699/letvjgb-2025-11-12

Оригинальное исследование

Получение гибридных линий *Triticum petropavlovskyi* Udacz. et Migusch. × *Triticum aestivum* L. с крупной окрашенной зерновкой и повышенным содержанием антиоксидантов

Е.В. Чуманова , Т.Т. Ефремова , К.В. Соболев, Е.А. Косяева 

Аннотация: Повышение содержания антиоксидантов в зерне пшеницы является актуальной общемировой тенденцией наряду с увеличением урожайности. С использованием ДНК-маркеров к генам биосинтеза антоцианов были выделены три гибридные линии с черной окраской зерна и шесть – с фиолетовой и светло-фиолетовой в потомстве от скрещивания образца к-44126 *Triticum petropavlovskyi* и линии сорта мягкой пшеницы Саратовская 29 – С29чз4. Все изученные линии, независимо от окраски зерна, имели более крупную зерновку относительно С29чз4, достигающую 53–59 мг у линий со светло-фиолетовым зерном. При этом Л1 и Л2 с черным зерном, а также Л7, Л8 и Л9 со светло-фиолетовым, несмотря на снижение числа колосков и зерен в колосе, демонстрировали увеличение массы зерен с колоса и растения в 1.3–2.1 раза по сравнению с С29чз4, а Л2 имела максимальное число зерен с растения, на 44 % превышающее показатель С29чз4. Наиболее высоким содержанием антоцианов характеризовались чернозерные Л1 и Л2, а Л7 со светло-фиолетовой окраской зерна не уступала линиям с фиолетовой окраской по содержанию антоцианов и фенольных соединений, а также по показателям антиоксидантной активности, но отличалась более высокой продуктивностью.

Ключевые слова: пшеница; фиолетовая и черная окраска зерна; гены *Pp-D1*, *Pp3* и *Ba1*; ДНК-маркеры; *T. petropavlovskyi*; антоцианы; фенольные соединения; антиоксидантная активность

Для цитирования: Чуманова Е.В., Ефремова Т.Т., Соболев К.В., Косяева Е.А. Получение гибридных линий *Triticum petropavlovskyi* Udacz. et Migusch. × *Triticum aestivum* L. с крупной окрашенной зерновкой и повышенным содержанием антиоксидантов. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2025;11(2):80-89. doi 10.18699/letvjgb-2025-11-12

Финансирование: Исследование выполнено при финансовой поддержке РНФ (№ 24-26-20028) и Министерства науки и инновационной политики Новосибирской области (№ р-99).

Благодарности: Выращивание растений в тепличном комплексе ЦКП репродукции растений поддержано бюджетным проектом ИЦиГ СО РАН FWN-2022-0017.

Original article

Development and characterization of wheat hybrids *Triticum petropavlovskyi* Udacz. et Migusch. × *Triticum aestivum* L. with large colored grain and increased antioxidant content

Е.В. Chumanova , Т.Т. Efremova , К.В. Sobolev, Е.А. Kosyaeva 

Abstract: The increase in antioxidant content in wheat grain is a relevant global trend along with increasing yields. Using DNA markers for the anthocyanin biosynthesis genes, three hybrid lines with black grain color and six with purple and light purple color were selected in the progeny from crosses between k-44126 *Triticum petropavlovskyi* and line of soft wheat variety Saratovskaya 29 – S29BW4. All studied lines, regardless of grain color, had larger grains compared to S29BW4, reaching 53–59 mg in lines with light purple grains. Despite a decrease in the number of spikelets and grains per spike, lines L1 and L2 with black grains, as well as L7, L8, and L9 with light purple grains, demonstrated an increase in grain weight per spike and per plant by 1.3 to 2.1 times compared to S29BW4. Line L2 had the highest number of grains per plant, exceeding S29BW4 by 44 %. The highest anthocyanin content were characterized by black-grained L1 and L2. L7 with light purple grain color was not inferior the anthocyanin content, phenolic compounds, and antioxidant activity levels of lines with purple grain color, but distinguished by its higher productivity.

Key words: wheat; purple and black grain color; *Pp-D1*, *Pp3* and *Ba1* genes; DNA markers; *T. petropavlovskyi*; anthocyanins; phenolic compounds; antioxidant activity

For citation: Chumanova E.V., Efremova T.T., Sobolev K.V., Kosyaeva E.A. Development and characterization of wheat hybrids *Triticum petropavlovskyi* Udacz. et Migusch. × *Triticum aestivum* L. with large colored grain and increased antioxidant content. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii* = *Lett Vavilov J Genet Breed*. 2025;11(2):80-89. doi 10.18699/letvjgb-2025-11-12 (in Russian)

Funding: This work was supported by grant No. 24-26-20028 from the Russian Science Foundation and the Ministry of Science and Innovation Policy of the Novosibirsk Region (No. p-99).

Acknowledgements: Plant cultivation in the greenhouse was supported by the budgetary project ICG SB RAS FWNr-2022-0017.

Введение

В настоящее время селекция, направленная на повышение содержания антоцианов (АЦ) в зерне, считается актуальным направлением исследований. Полифенольные соединения, включая АЦ, содержащиеся в оболочках зерна злаков, снижают уровень свободных радикалов и обладают противовоспалительной активностью, профилируя ускоренное старение и целый ряд хронических заболеваний, вызываемых развитием окислительного стресса: сердечно-сосудистых и онкологических заболеваний, метаболических нарушений и болезни Альцгеймера (Liu et al., 2020; Mohammadi et al., 2024).

Зерно пшеницы может иметь голубовато-серую, фиолетовую и темно-коричневую (черную) окраску в зависимости от синтеза и накопления АЦ в различных слоях зерновки. Присутствие АЦ в перикарпе, основную долю которых составляет цианидин-3-глюкозид, придает зерну фиолетовую окраску. Производные дельфинидина (дельфинидин-3-глюкозид и дельфинидин-3-рутинозид) окрашивают алейроновый слой в голубой цвет (Hosseini et al., 2008; Ficco et al., 2014; Iannucci et al., 2022). Черная окраска, в свою очередь, определяется одновременным накоплением АЦ, среди которых преобладают цианидин-3-глюкозид, цианидин-3,5-диглюкозид, дельфинидин-3-глюкозид, дельфинидин-3-галактозид и мальвидин-3-глюкозид (Sharma N. et al., 2020; Shamanin et al., 2024), и в перикарпе, и в алейроновом слое. Синтез АЦ в алейроновом слое находится под контролем доминантных аллелей генов *Va*, интрогрессированных в геном пшеницы от нескольких близкородственных видов злаков, включая *Thinopyrum ponticum* (Podp.) Barkworth & D.R. Dewey (*Va1* в хромосоме 4E) (Garg et al., 2022). Фиолетовая окраска зерна контролируется комплементарным взаимодействием генов *Pp-1* (*Pp-A1*, *Pp-B1* и *Pp-D1*), локализованных в коротких плечах хромосом седьмой гомеологической группы (Khlestkina et al., 2010; Tereshchenko et al., 2012; Gordeeva et al., 2015), и *Pp3* (*TaMYC1*), который интрогрессирован от *Triticum aethiopicum* Jakubz. в хромосому 2A (Shoeva et al., 2014).

Окрашенное зерно имеет более высокое общее содержание АЦ, растворимых и нерастворимых гидроксибензойных и гидрохлоркоричных кислот и, как следствие, обладает более высоким уровнем антиоксидантной активности (АОА) по сравнению с бело- и краснозерными генотипами, что положительно сказывается на полезных свойствах цельнозерновых продуктов питания (Garg et al., 2016; Kumari et al., 2020; Paznocht et al., 2020; Sharma A. et al., 2023). Пирамидирование генов *Va*, *Pp-1* и *Pp3* позволяет получить пшеницу с темно-коричневой (черной) окраской зерна, которая по общему содержанию и разнообразию АЦ, количеству фенольных соединений (ФС) и показателям АОА, как правило,

превосходит голубо- и фиолетовозерные сорта (Kumari et al., 2020; Paznocht et al., 2020; Sharma A. et al., 2023).

Triticum petropavlovskyi Udacz. et Migusch. ($2n = 6x = 42$, BBA^4A^4DD) – эндемичный вид гексаплоидной пшеницы, описанный Р.А. Удачным и Э.Ф. Мигушовой (1970) и известный как синьцзянская рисовая пшеница. Имеет ограниченный ареал произрастания, встречается в дикорастущем виде в районах Синьцзяна и Тибета в Китае, культивируется на высоте 900–1200 м над уровнем моря на склонах Тянь-Шаня. Важным отличием от мягкой пшеницы является наличие удлиненной цветковой и колосковой чешуи, что контролируется геном *P1^{Pet}*, который расположен на хромосоме 7A и идентичен *P1^{Pol}* *T. polonicum* L. (Xiao et al., 2021). Согласно последним молекулярным данным, вид *T. petropavlovskyi* произошел в результате гибридизации между *T. polonicum* и неизвестным местным образцом мягкой пшеницы с последующей дивергенцией (Liu et al., 2022).

T. petropavlovskyi обладает зноевыносливостью, приспособлен к выращиванию при орошении в условиях знойного и сухого климата, имеет крупные стекловидные зерновки длиной 9–10 мм. К недостаткам относятся длинный стебель (до 150 см), склонность к полеганию, сильная восприимчивость к грибным болезням, слабая засухоустойчивость (Удачин, Мигушова, 1970; Гуляева и др., 2020). Известно, что ген *P1* оказывает плейотропный эффект на признаки, связанные с урожайностью (увеличение длины колоса и зерновки), что приводит к увеличению массы 1000 зерен. Негативные эффекты проявляются в виде снижения числа зерен в колосе (Okamoto, Takumi, 2013).

Хотя данных о пищевой ценности *T. petropavlovskyi* недостаточно, есть результаты, свидетельствующие о высоком содержании Mn, Fe, Zn в зерне по сравнению с мягкой пшеницей (Савин и др., 2018; Fan et al., 2023). При этом высокое содержание Zn может быть унаследовано от *T. polonicum*, который признан потенциальным донором для программ биофортификации пшеницы по уровню Zn (Biełkowska et al., 2019).

Целью нашей работы было получение новых гибридных линий (*T. petropavlovskyi* × *T. aestivum* L.) с фиолетовой и черной окраской зерна и проведение количественной оценки содержания АЦ, ФС, показателей АОА и продуктивности.

Материалы и методы

Растительный материал. В качестве родительских форм для получения гибридного материала использовались линия сорта Саратовская 29 с черной окраской зерна (C29чз4 (s:S294E(4B) × i:S29Pp-D1Pp3^{PF}, S29BW4)) (Efremova et al., 2023) и образец к-44126 *T. petropavlovskyi* (ВИР), характеризующийся наличием удлиненных колосковой и наружной цветковой чешуй и крупной зерновки, достигающей 53–55 мг (рис. 1).



Рис. 1. Колос родительской формы – образца к-44126 *T. petropavlovskyi* (а) и размеры колоска и чешуй *T. petropavlovskyi* (верхний ряд) в сравнении с мягкой пшеницей Саратовская 29 (нижний ряд) (б).

1 – колосковая чешуя, 2 – наружная цветковая чешуя, 3 – зерновка, 4 – внутренняя цветковая чешуя

Fig. 1. Spike of the parent k-44126 *T. petropavlovskyi* (a) and spikelet and scale sizes of *T. petropavlovskyi* (top) in comparison with soft wheat Saratovskaya 29 (bottom) (b).

1 – glumae, 2 – lemma, 3 – caryopsis, 4 – palea

Выделение ДНК и проведение ПЦР. Геномная ДНК была выделена из листьев индивидуальных растений F_4 в соответствии с работой (Sharp et al., 1988). ПЦР проводили в реакционной смеси объемом 25 мкл, содержащей 100 нг ДНК матрицы, 1× реакционный буфер (5 мМ Трис-НCl, pH 8.5 (при 25 °C), 50 мМ KCl, 1.5 мМ $MgCl_2$, 0.1 % (v/v) Tween 20) («Биолабмикс», Россия), 0.2 мМ dNTP, 10 пкМ прямого и обратного праймеров («Биоссет», Россия), 1 ед. HS-Taq ДНК-полимеразы («Биолабмикс», Россия). Для идентификации генов *Pp-D1*, *Pp3* и *Ba1* использовали маркеры Pp1-diagnostic (Гордеева и др., 2023), Pp3-diagnostic (Шоева и др., 2021) и ThMYC4ESp (Li et al., 2018) соответственно. Отсутствие хромосомы 4B определяли с помощью SSR-маркера Xgwm0375 (Korzun et al., 1997). Структура использованных праймеров и протоколы амплификации соответствовали опубликованным. Реакцию проводили на амплификаторе T100 Thermal Cycler (Bio-Rad, США). Визуализацию продуктов ПЦР в УФ-свете после электрофореза в 1.5–3.5 % агарозном геле в 1× TAE буфере осуществляли с использованием геледокументирующей системы SH-510 (Ласора, Россия). Для определения длины фрагментов амплификации применяли ДНК-маркер Step 100 («Биолабмикс», Россия).

Определение общего содержания антоцианов, фенольных соединений и показателей антиоксидантной активности. АЦ выделяли экстракцией в 1 % растворе HCl в метаноле из перемолотых цельных зерен из расчета 1 мл раствора на 200 мг измельченной ткани в течение ночи при +4 °C. После центрифугирования при 12000 об/мин в течение 15 мин измеряли оптическую плотность супернатанта при длине волны 530 нм с использованием планшетного спектрофотометра FlexA-200 (Allsheng, Китай). Количественную оценку содержания АЦ в образце проводили по формуле (Abdel-Aal, Hucl, 1999):

$$C = (A/\epsilon) \times (Vol / 1000) \times MW \times (1/sample\ wt) \times 10^6,$$

где C – содержание АЦ (мкг цианидин-3-глюкозида/г); A – показания абсорбции; ϵ – коэффициент молярной экстинкции цианидин-3-глюкозида, равный $25\,965\,M^{-1}\cdot cm^{-1}$; Vol – общий объем экстракта; MW – молекулярная масса цианидин-3-глюкозида, равная 449; sample wt – масса навески, г.

Свободные ФС экстрагировали из 100 мг цельнозерновой муки с добавлением 1 мл подкисленного метанола (метанол:вода:HCl = 80:10:1, v/v/v) при комнатной температуре в течение ночи. Содержание ФС определяли с использованием реактива Фолина-Чокальтеу с добавлением карбоната натрия, как описано в работе (Kukoeva et al., 2024). Оптическую плотность раствора измеряли при 765 нм через 90 мин. Концентрацию ФС в образце рассчитывали по калибровочной кривой, построенной на основе растворов галловой кислоты с концентрациями 0, 50, 100, 150, 250 и 500 мкг/мл, и выражали в мкг-экв. галловой кислоты/1 г сухой массы.

Определение АОА проводили методом ABTS (2,2'-азино-бис-(3-этилбензотиозолин-6-сульфоновой кислоты) диаммониевая соль) в соответствии с работой (Kumari et al., 2020). Реагент ABTS⁺ был приготовлен путем смешивания 7 мМ раствора ABTS и 2.45 мМ раствора персульфата калия в соотношении 1:1. 25 мкл супернатанта смешивали с 975 мкл свежего раствора ABTS⁺. Абсорбцию измеряли через 20 мин при длине волны 734 нм. Ингибирование радикала экстрактами, содержащими антиоксиданты, рассчитывали по формуле

$$\text{Ингибирование радикала (\%)} = \frac{[(A_{\text{control}} - A_{\text{sample}})/A_{\text{control}}] \times 100,}{}$$

где A_{control} – абсорбция контроля; A_{sample} – абсорбция образца.

Повторность всех измерений – трехкратная.



Рис. 2. Фотографии зерен индивидуальных растений F_2 : *T. petropavlovskyi* к-44126 × C29ч34

Fig. 2. Photographs of grains of individual F_2 plants: *T. petropavlovskyi* к-44126 × S29BW4

Оценка показателей продуктивности растений.

Определяли показатели продуктивности главного колоса (длину колоса, число колосков, число и массу зерен) и растения (число колосьев, число и массу зерен), а также среднее значение массы одной зерновки 20–25 растений каждой линии.

Цитологический анализ конфигурации хромосом в метафазе I мейоза. Число бивалентных и унивалентных хромосом подсчитывали в материнских клетках пыльцы на стадии метафазы I мейоза на временных цитологических препаратах, зафиксированных и окрашенных 2 % раствором ацетокармина. Проанализировано 22 растения F_4 : *T. petropavlovskyi* к-44126 × C29ч34.

Методы статистического анализа. Статистический анализ проводили в программе Statistica 64. Статистическую значимость различий между средними значениями независимых групп оценивали с использованием F-критерия (one-way ANOVA). В качестве апостериорного критерия для попарных множественных сравнений средних значений независимых групп применяли критерий Тьюки. Взаимосвязь между содержанием АЦ, ФС и показателями АОА оценивали с помощью коэффициентов корреляции Пирсона. Во всех тестах статистически значимыми различия признавались при $p < 0.05$. Разделение линий с разной окраской зерна на группы выполнено с помощью алгоритма кластеризации методом Варда (на основе евклидовых расстояний).

Результаты и обсуждение

Маркер-контролируемый отбор генотипов с окрашенным зерном в гибридном потомстве *T. petropavlovskyi* × *T. aestivum*

Зерна гибридов F_1 от скрещивания образца к-44126 *T. petropavlovskyi* с C29ч34 имели светло-коричневую окраску, являющуюся результатом сочетания генов *Ba1*, *Pp1* и *Pp3* в гетерозиготном состоянии. У растений поколения F_2 на-

блюдалось расщепление на красные, голубые, фиолетовые, светло-коричневые и коричневые зерновки (рис. 2), но поскольку многие растения в популяции оказались стерильными, то отбор с использованием ДНК-маркеров не проводился. Первоначально перед нами стояла задача получить формы с черным зерном. Известно, что, несмотря на более низкое содержание АЦ у фиолетовозерных генотипов относительно растений с голубым и черным зерном, последние часто характеризовались снижением урожайности из-за негативного влияния генов, привнесенных пырейной хромосомой 4E (Martinek et al., 2013; Žofajová et al., 2017; Garg et al., 2022). Поэтому для дальнейшей селекции были выбраны растения, у которых зерновки имели фиолетовую и черную окраску (см. рис. 2, номера 2, 4 и 5).

После самоопыления в F_3 гибридов были отобраны наиболее продуктивные растения с черной и фиолетовой окраской. В F_4 гибридов с использованием ДНК-маркеров проанализировано 76 растений. Среди потомства растения № 5 (см. рис. 2) встречались как гомозиготы по *Pp-D1* и *Pp3* с черной окраской зерновки, несущие фрагменты амплификации Pp1-diagnostic (434+478 п.н.) и Pp3-diagnostic (398 п.н.), ThMYC4ESp (450 п.н.) при отсутствии фрагмента амплификации Xgwm0375 (180 п.н.) (хромосома 4B) (рис. 3), так и гетерозиготы по *Pp3*, несущие фрагменты амплификации 398 и 420 п.н. Кроме того, в потомстве растений № 2 и 4 (см. рис. 2) были отобраны генотипы, гомозиготные по *Pp-D1* и *Pp3*, не несущие фрагменты амплификации ThMYC4ESp (*Ba1*). Они характеризовались крупной фиолетовой зерновкой массой 47–53 мг, более округлой формы (как у *T. aestivum*) и удлиненной (как у *T. petropavlovskyi*). Потомство шести растений с максимальным числом колосьев и зерен с фиолетовой окраской и трех растений с черной окраской было высеяно в осеннюю вегетацию 2024 г. в тепличном комплексе ЦКП репродукции растений ИЦИГ СО РАН для размножения и анализа содержания АЦ, ФС, уровня АОА и показателей продуктивности.

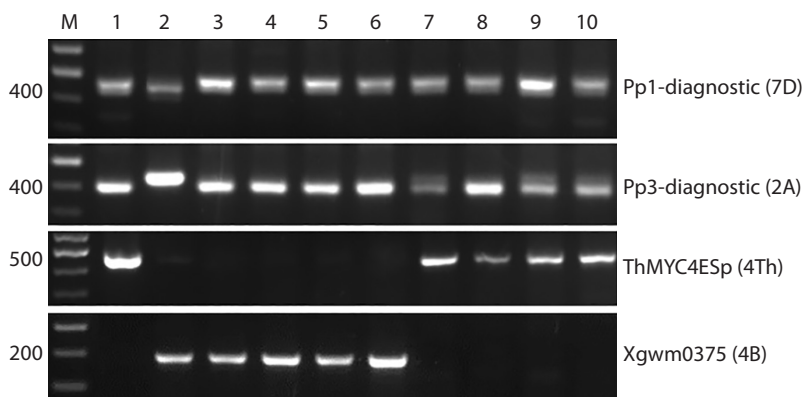


Рис. 3. Электрофореграммы продуктов ПЦР гомозиготных растений F_4 : *T. petropavlovskyi* k-44126 × C29чз4, полученных с использованием ДНК-маркеров Pp1-diagnostic, Pp3-diagnostic, ThMYC4ESp и Xgwm0375.

M – ДНК маркер Step 100; 1 – C29чз4; 2 – C29; 3–6 – растения с фиолетовой окраской зерна; 7–10 – с черной окраской

Fig. 3. The electrophoregrams of PCR products of F_4 hybrid plants: *T. petropavlovskyi* k-44126 × S29BW4 obtained using Pp1-diagnostic, Pp3-diagnostic, ThMYC4ESp, and Xgwm0375 DNA markers.

M – Step 100 DNA marker; 1 – S29BW4; 2 – S29; 3–6 – TpetPW; 7–10 – TpetBW



Рис. 4. Фотографии колосьев и зерен с фиолетовой и черной окраской линий F_5 : *T. petropavlovskyi* k-44126 × C29чз4

Fig. 4. Photographs of spikes and grains with purple and black color of F_5 hybrid lines: *T. petropavlovskyi* k-44126 × S29BW4

Показатели продуктивности линий с фиолетовой и черной окраской зерна

Отобранные линии с фиолетовой и черной окраской зерна отличались остистым (Л1, Л4–Л7, Л9) или безостым колосом (Л2, Л3 и Л8). Фиолетовозерные линии дополнительно различались формой зерновки: более округлой (Л4) или удлинённой (Л5–Л9), и окраской (фиолетовая – Л4 и Л5, светло-фиолетовая – Л6–Л9) (рис. 4, см. таблицу).

Наиболее длинным колосом характеризовались линии с черным зерном (см. таблицу), среди которых выделялась Л1 (12.5 см), превышающая по этому показателю родительскую линию C29чз4 на 1.7 см. Л5 и Л8 с удлинённым темно- и светло-фиолетовым зерном имели наименьшую длину колоса (7.8 и 9.1 см соответственно). Все растения, независимо от окраски зерна, имели рыхлый колос с небольшим числом колосков (в среднем 8.5–12.3 шт. по сравнению с 15.8 шт. у C29чз4, $p < 0.05$), исключение – линия Л1 (14.3 шт.). Число зерен в колосе у всех линий было меньше, чем у C29чз4, за счет меньшего числа колосков и часто встречающейся стерильности верхней части колоса. В особенности это касается линий с фиолетовой зерновкой (13.8–18.5 шт. по сравнению с 35.6 шт. у C29чз4, $p < 0.05$). Аналогично по числу зерен с растения большинство линий незначительно уступали C29чз4, за исключением Л2, показатели которой на 44 % превысили значения C29чз4.

Низкое число зерен в колосе, которое в равной степени характерно для линий как с черным, так и с фиолетовым зерном, вероятно, связано с плейотропным эффектом гена *P1^{Pet}*, проявляющимся в виде увеличения длины колоса, длины зерновки и массы 1000 зерен, а также снижения фертильности, числа зерен в колосе и длины остей (Okamoto, Takumi, 2013). Кроме того, появление растений со сниженной фертильностью может быть связано с отклонениями числа хромосом от $2n = 42$ ($21''$ в метафазе I) в результате потери одной-двух хромосом (конфигурации хромосом $20''+1'$ и $19''+1'+1'$) или плеча одной из хромосом ($20''+t1''$), что было обнаружено нами у 18.2 % растений F_4 с черным зерном.

Несмотря на это, у Л7, Л8 и Л9 со светло-фиолетовой зерновкой средняя масса зерна с колоса и с растения в 1.3 и 1.6–2.0 раза соответственно превысила значения C29чз4, а у Л1 и Л2 с черной зерновкой масса зерна с растения увеличилась в 1.7–2.0 раза относительно C29чз4 за счет боль-

Показатели продуктивности и продолжительность периода «всходы–колошение» линий с фиолетовой и черной окраской зерна (теплица, осенняя вегетация 2024 г.)

Productivity traits and duration of shoots-heading period of lines with purple and black grains color (greenhouse, autumn vegetation 2024)

Линия	Окраска зерна	Форма зерна	Длина колоса, см	Число колосков в колосе	Число зерен в колосе	Масса зерен в колосе, г	Число колосьев с растения	Число зерен с растения	Масса зерен с растения, г	Масса одной зерновки, мг	Всходы–колошение, дней
Л1	Черная	Округлое	12.5 ± 0.7 c	14.3 ± 0.9 cd	30.3 ± 5.2 cd	1.3 ± 0.2 a	5.0 ± 2.1 abc	105.3 ± 56.4 ab	4.7 ± 2.3 ab	47.3 ± 13.2 bc	40–49
Л2			11.8 ± 0.9 c	11.0 ± 4.0 ab	30.8 ± 5.7 d	1.2 ± 0.2 a	5.6 ± 1.1 bc	148.4 ± 51.3 b	5.7 ± 1.9 b	38.7 ± 1.1 ab	47–53
Л3			10.3 ± 1.0 bc	12.5 ± 0.6 bc	28.8 ± 1.7 bcd	1.2 ± 0.1 a	3.0 ± 1.2 ab	74.0 ± 39.1 ab	3.0 ± 1.7 ab	39.1 ± 2.3 ab	47–51
Л4	Фиолетовая	Округлое	9.3 ± 2.0 ab	10.0 ± 2.0 ab	13.8 ± 11.8 a	1.1 ± 0.4 a	6.7 ± 2.5 c	77.3 ± 59.5 ab	3.7 ± 3.0 ab	46.7 ± 2.3 bc	36–43
Л5		Удлиненное	7.8 ± 0.9 a	8.5 ± 0.7 a	18.5 ± 2.1 ab	1.0 ± 0.1 a	2.5 ± 0.7 a	40.0 ± 8.5 a	1.9 ± 0.7 a	46.7 ± 7.8 bc	38–43
Л6	Светло-фиолетовая	Удлиненное	11.0 ± 1.3 bc	9.6 ± 1.7 ab	19.6 ± 2.8 abc	1.1 ± 0.2 a	3.7 ± 0.5 ab	58.6 ± 15.8 a	3.1 ± 1.0 ab	52.7 ± 5.2 c	33–48
Л7			11.5 ± 1.1 c	12.3 ± 1.5 bc	27.0 ± 4.2 bcd	1.5 ± 0.3 a	5.3 ± 2.1 bc	103.7 ± 44.4 ab	5.7 ± 2.4 b	54.7 ± 1.5 c	32–50
Л8			9.1 ± 1.2 ab	9.6 ± 1.3 ab	23.6 ± 5.6 abc	1.4 ± 0.4 a	4.2 ± 1.2 abc	78.2 ± 32.7 ab	4.5 ± 1.9 ab	58.5 ± 8.2 c	31–35
Л9			10.9 ± 1.0 bc	11.7 ± 1.7 bc	26.4 ± 3.9 bcd	1.5 ± 0.3 a	5.0 ± 1.6 abc	94.9 ± 45.8 ab	5.3 ± 2.5 ab	55.4 ± 3.8 c	32–42
С29чз4	Черная	Округлое	10.8 ± 0.7 bc	15.8 ± 1.1 d	35.6 ± 6.4 d	1.1 ± 0.2 a	3.2 ± 0.9 ab	102.7 ± 38.1 ab	2.8 ± 0.9 ab	30.8 ± 5.0 a	41–48

Примечание. Разными буквами (a–d) указаны статистически значимые различия между сравниваемыми группами при $p < 0.05$ (критерий Тьюки).



Рис. 5. Размеры колоска, колосковой и цветковых чешуй и зерен в стадии молочной спелости

Fig. 5. Size of spikelet, glumae, lemma, palea and grains at the stage of milk ripeness

шего числа продуктивных побегов (4.2–5.6 шт.) и, в особенности, более крупной зерновки, поскольку *T. petropavlovskyi* по массе зерна существенно превосходит сорта мягкой пшеницы (Романов и др., 2020).

Значительное увеличение массы зерновки (до 46.7–58.5 мг) наблюдалось у всех линий, имеющих фиолетовое зерно, причем более крупная удлиненная зерновка сочеталась со светло-фиолетовой окраской (см. таблицу) и размер зерновки коррелировал с длиной колосковых и наружных цветковых чешуй, достигающей 14 мм (рис. 5). Л1–Л3 тоже имели более крупное зерно (38.7–47.3 мг) по сравнению с родительской линией С29чз4 (30.8 мг), однако различия были статистически значимыми только для Л1.

По результатам кластерного анализа (рис. 6) по массе зерен с колоса и растения (г) и массе одной зерновки (мг) линии Л6–Л9 со светло-фиолетовой окраской зерна группируются в один кластер, Л4 и Л5 с фиолетовой и Л1 с черной окраской – во второй, а Л2, Л3 и родительская линия С29чз4 с черной окраской зерна – в третий.

T. petropavlovskyi является потенциальным донором ряда ценных признаков, хотя это недостаточно используемый в селекционной практике вид пшеницы. Так, *T. petropavlovskyi* и полученные с его участием интрогрессивные линии характеризуются повышенным содержанием белка в зерне, достигающим 16–17 % (Романов и др., 2020; Дружин и др., 2024). Показано, что интрогрессия генетического материала *T. petropavlovskyi* в сорт мягкой пшеницы Воевода привела к улучшению реологических свойств теста, в том числе к увеличению силы муки у Л163 и Л164 (Дружин и др., 2024). Кроме того, линия Л163 устойчива к поражению злаковой тлей (*Schizaphis graminum*) благодаря наличию грубых колосковых чешуй, являющихся морфологической особенностью данного вида (Дружин и др., 2024).

К недостаткам изученных нами линий относится длинный полегающий стебель, достигающий высоты 130–140 см,

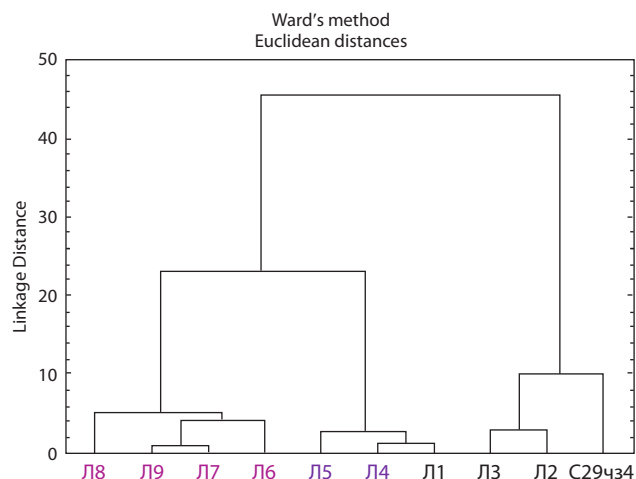


Рис. 6. Дендрограмма, показывающая распределение десяти линий с различной окраской зерна по массе зерен с колоса и растения (г) и массе одной зерновки (мг)

Fig. 6. Dendrogram showing the grouping of ten lines with different grain color according to the weight of grains per spike and per plant (g) and the weight of one grain (mg)

поскольку обе родительские формы являются высокорослыми.

Полученные линии различались по длительности периода от всходов до колошения (см. таблицу), но почти все они достаточно раннеспелые, хотя образец к-44126 *T. petropavlovskyi* в условиях короткого дня, по нашим наблюдениям, выколашивается в среднем за 55 дней. Колошение у отдельных растений Л4, Л5, Л8 и Л9 также наступало быстрее по сравнению С29чз4 (за 31–43 дня от всходов). Но среди Л6 и Л7 наблюдалось довольно сильное варьирование. Так, небольшая часть растений переходила к колошению за 32–35 дней от всходов, а оставшиеся – за 43–50 дней, вероятно, из-за гетерозиготности по *Vrn-A1* либо из-за присутствия чувствительных к фотопериоду аллелей *Ppd*, унаследованных от *T. petropavlovskyi*.

Содержание АЦ, ФС и показатели АОА

у линий с фиолетовой и черной окраской зерна

Общее содержание АЦ зависело от окраски зерна. Среди десяти линий наибольшее содержание АЦ обнаружено у Л1–Л3 с черной окраской зерна (156.5–189.3 мкг/г), что согласуется с ранее проведенными исследованиями (Garg et al., 2016; Sharma S. et al., 2018; Wang et al., 2020; Gordeeva et al., 2022). Для сравнения: данный показатель не отличался от показателя чернотерной родительской линии С29чз4 (182.6 мкг/г) (рис. 7). Линии с фиолетовой и светло-фиолетовой окраской содержали меньше АЦ по сравнению с Л1–Л3 (65.6–88.6 мкг/г, $p < 0.05$) и значимо не различались между собой.

Содержание ФС варьировало от 1749.3 до 1950.6 мкг GAE/г и достоверно не различалось у разных линий независимо от окраски зерна, превышая показатели *T. petropavlovskyi* на 52–69 % ($p < 0.05$) (рис. 8). Согласно литературным данным, наряду с повышенным содержанием АЦ, пшеница с черным зерном характеризовалась более высоким содержанием растворимых и нерастворимых ФС (Kumari et

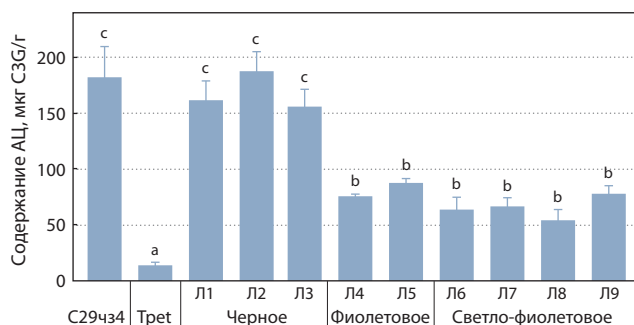


Рис. 7. Общее содержание АЦ в метанольных экстрактах из цельнозерновой муки девяти линий с фиолетовой и черной окраской зерна.

Здесь и на рис. 8 и 9: разными буквами (a–c) указаны статистически значимые различия между сравниваемыми группами при $p < 0.05$. C3G – цианидин-3-глюкозид; GAE – эквивалент галловой кислоты; Tpet – к-44126 *T. petropavlovskyi*

Fig. 7. Total anthocyanins content in methanolic extracts from whole grain flours of nine lines with purple and black grain color.

Here and in Figs 8 and 9: different letters (a–c) indicate statistically significant differences between the compared groups at $p < 0.05$. C3G – cyanidin-3-glucoside, GAE – gallic acid equivalent, Tpet – k-44126 *T. petropavlovskyi*

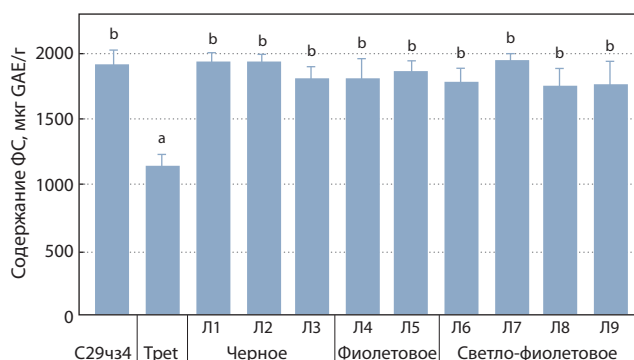


Рис. 8. Содержание ФС в метанольных экстрактах из цельнозерновой муки девяти линий с фиолетовой и черной окраской зерна

Fig. 8. Phenolic content in methanolic extracts from whole grain flours of nine lines with purple and black grain color

al., 2020; Wang et al., 2020). Однако в ряде случаев голубо- и фиолетовозерные генотипы не отличаются или даже превышают показатели черного зерна (Sharma S. et al., 2018; Shamanin et al., 2022). В нашей работе отсутствовали различия между линиями с фиолетовой и черной окраской зерна.

Показатели АОА метанольных экстрактов зерна, определяемой по ингибированию радикала ABTS⁺, наряду с содержанием ФС, значимо не различались между отдельными линиями с фиолетовой и черной зерновкой и варьировали в пределах 19.2–24.7 %. При этом некоторые линии с фиолетовой окраской (Л5, Л6, Л8 и Л9), так же как и Л3, имели более низкие значения по сравнению с C29ч34 (28.4 %, $p < 0.05$) (рис. 9). В то же время по сравнению с образцом к-44126 *T. petropavlovskyi* более сильными антиоксидантными свойствами характеризовались метанольные экстракты Л1, Л2, Л4 и Л7 ($p < 0.05$). Между общим содержанием ФС и АОА выявлена значимая положительная корреляция

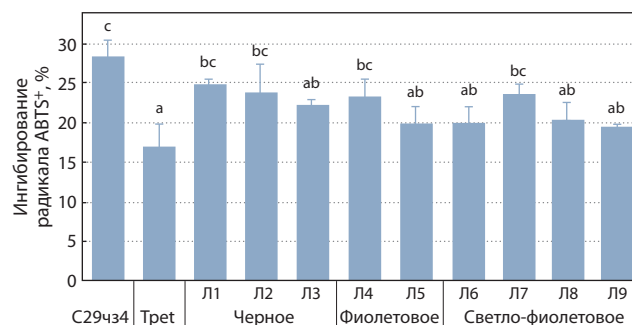


Рис. 9. Показатели АОА по ингибированию радикала ABTS⁺ (2,2'-азино-бис-(3-этилбензотиазолин-6-сульфокислота) в метанольных экстрактах из цельнозерновой муки девяти линий с фиолетовой и черной окраской зерна

Fig. 9. Antioxidant activity values by the percentage of ABTS⁺ (2,2'-azino-bis-(3-ethylbenzothiazoline-6-sulfonic acid) radical inhibition in methanol extracts from whole grain flours of nine lines with purple and black grain color

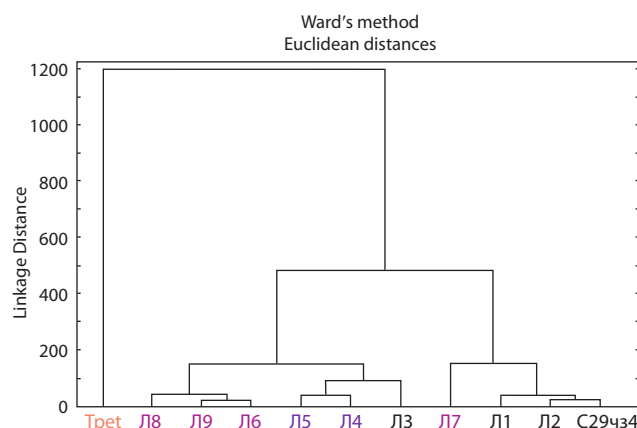


Рис. 10. Дендрограмма, показывающая распределение девяти линий с различной окраской зерна и родительских форм по общему содержанию АЦ, ФС и показателям АОА

Tpet – к-44126 *T. petropavlovskyi*

Fig. 10. Dendrogram showing the grouping of nine lines with different grain color and parental forms according to the total anthocyanins content, total phenolic content and antioxidant activity

Tpet – k-44126 *T. petropavlovskyi*

($r = 0.787$, $p = 0.012$), общее содержание АЦ не коррелировало с показателями АОА.

Таким образом, среди полученных линий наиболее высокими значениями по совокупности изученных показателей характеризовались Л1 и Л2 с черной окраской зерна, которые попали в один кластер вместе с родительской линией C29ч34 (рис. 10). Другой кластер, включающий два подкластера, был наиболее многочисленным. В первый подкластер вошли Л3 с черной и Л4 и Л5 с фиолетовой окраской, а во второй – линии со светло-фиолетовой окраской зерновки, за исключением Л7, которая оказалась в одном кластере вместе с линиями с черным зерном (Л1 и Л2) за счет наиболее высокого показателя АОА (23.7 %) среди фиолетовозерных линий. Образец к-44126 *T. petropavlovskyi* с неокрашенным зерном находился отдельно от остальных линий.

Заключение

В результате скрещивания образца к-44126 *T. petropavlovskiyi* с чернозерной линией С29чз4 сорта Саратовская 29 получены три гибридные линии с черной окраской зерна и шесть – с фиолетовой. Эти линии характеризуются увеличением содержания АЦ, ФС и показателей АОА по сравнению с *T. petropavlovskiyi* и в то же время превышают по числу и массе зерен и массе зерновки показатели С29чз4, что позволяет использовать новые формы для дальнейшей селекции на функциональное питание.

Список литературы / References

- Гордеева Е.И., Шоева О.Ю., Шаманин В.П., Хлесткина Е.К. Использование молекулярных маркеров в селекции мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) с различной антоциановой окраской зерновки. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2023; 9(2):86–99. doi 10.18699/lettersvj-2023-9-11 [Gordeeva E.I., Shoeva O.Y., Shamanin V.P., Khlestkina E.K. The molecular markers applying in breeding of spring bread wheat (*Triticum aestivum* L.) lines with different anthocyanin coloration of the grains. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii* = *Lett Vavilov J Genet Breed*. 2023;9(2):86–99. doi 10.18699/LettersVJ-2023-9-11 (in Russian)]
- Гуляева Е.И., Сибикеев С.Н., Друзин А.Е., Шайдаюк Е.Л. Расширение генетического разнообразия сортов яровой мягкой пшеницы по устойчивости к бурой ржавчине (*Puccinia triticina* Eriks.) в Нижнем Поволжье. *Сельскохозяйственная биология*. 2020;55(1):27–44. doi 10.15389/agrobiology.2020.1.27rus [Gulyaeva E.I., Sibikeev S.N., Druzhin A.E., Shaydayuk E.L. Enlargement of genetic diversity of spring bread wheat resistance to leaf rust (*Puccinia triticina* Eriks.) in Lower Volga region. *Sel'skokhozyaystvennaya Biologiya* = *Agricultural Biology*. 2020;55(1):27–44. doi 10.15389/agrobiology.2020.1.27eng]
- Друзин А.Е., Сибикеев С.Н., Андреева Л.В. Использование вида *Triticum petropavlovskiyi* Udacz. et Migusch. для расширения генетического разнообразия яровой мягкой пшеницы. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2024;185(3):27–38. doi 10.30901/2227-8834-2024-3-27-37 [Druzhin A.E., Sibikeev S.N., Andreeva L.V. The use of the species *Triticum petropavlovskiyi* Udacz. et Migusch. to expand the genetic diversity of spring bread wheat. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2024;185(3):27–38. doi 10.30901/2227-8834-2024-3-27-37 (in Russian)]
- Романов Б.В., Пимонов К.И., Липский Д.Д. Продукционные особенности пшеницы *Triticum petropavlovskiyi*. *Известия Нижневолжского агроуниверситетского комплекса: наука и высшее профессиональное образование*. 2020;4(60):173–183. doi 10.32786/2071-9485-2020-04-16 [Romanov B.V., Pimonov K.I., Lipsky D.D. Productive features of wheat *Triticum petropavlovskiyi*. *Proceedings of Lower Volga Agro-University Complex: Science and Higher Education*. 2020;4(60):173–183. doi 10.32786/2071-9485-2020-04-16 (in Russian)]
- Савин Т.В., Аbugалиева А.И., Чакмак И., Кожакхметов 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 [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 Selekcii* = *Vavilov J Genet Breed*. 2018;22(1):88–96. doi 10.18699/VJ18.335 (in Russian)]
- Удачин Р.А., Мигушова Э.Ф. Новое в познании рода *Triticum* L. *Вестник сельскохозяйственной науки*. 1970;9:20–24 [Udachin R.A., Migushova E.F. New in the knowledge of the genus *Triticum* L. *Vestnik Sel'skokhozyaystvennoy Nauki* = *Herald of Agricultural Sciences*. 1970;9:20–24 (in Russian)]
- Шоева О.Ю., Гордеева Е.И., Хлесткина Е.К. Внутригенный ДНК-маркер для отбора пшеницы с повышенным содержанием антоцианов в перикарпе зерновки. *Патент № 2774444*. 29.11.2021 [Shoeva O.Yu., Gordeeva E.I., Khlestkina E.K. Intragenic DNA marker for the selection of wheat with a high content of anthocyanins in the grain pericarp. *Patent No. 2774444*. 29.11.2021 (in Russian)]
- Abdel-Aal E.S.M., Hucl P. A rapid method for quantifying total anthocyanins in blue aleurone and purple pericarp wheats. *Cereal Chem*. 1999;76(3):350–354. doi 10.1094/CHEM.1999.76.3.350
- Biełkowska T., Suchowilska E., Kandler W., Kraska R., Wiwart M. *Triticum polonicum* L. as potential source material for the biofortification of wheat with essential micronutrients. *Plant Genet Resour*. 2019;17(3):213–220. doi 10.1017/S1479262118000394
- Efremova T.T., Morozov S.V., Chernyak E.I., Chumanova E.V. Combining the genes of blue aleurone and purple pericarp in the genotype of spring bread wheat Saratovskaya 29 to increase anthocyanins in grain. *J Cereal Sci*. 2023;109:103616. doi 10.1016/j.jcs.2022.103616
- Fan Y., Wang Z., Hu S., Li Q., Liu F., Liu G., Ma M., Liu C. Uptake and preferential partitioning of zinc in different wheat species. *Crop Sci*. 2023;63(4):2426–2437. doi 10.1002/csc2.20988
- Ficco D.B.M., De Simone V., Colecchia S.A., Pecorella I., Platani C., Nigro F., Finocchiaro F., Papa R., De Vita P. Genetic variability in anthocyanin composition and nutritional properties of blue, purple, and red bread (*Triticum aestivum* L.) and durum (*Triticum turgidum* L. ssp. *turgidum* convar. *durum*) wheats. *J Agric Food Chem*. 2014;62(34):8686–8695. doi 10.1021/jf5003683
- Garg M., Chawla M., Chunduri V., Kumar R., Sharma S., Sharma N.K., Kaur N., Kumar A., Munday J.K., Saini M.K., Singh S.P. Transfer of grain colors to elite wheat cultivars and their characterization. *J Cereal Sci*. 2016;71:138–144. doi 10.1016/j.jcs.2016.08.004
- Garg M., Kaur S., Sharma A., Kumari A., Tiwari V., Sharma S., Kapoor P., Sheoran B., Goyal A., Krishania M. Rising demand for healthy foods-anthocyanin biofortified colored wheat is a new research trend. *Front Nutr*. 2022;9:878221. doi 10.3389/fnut.2022.878221
- Gordeeva E.I., Shoeva O.Y., Khlestkina E.K. Marker-assisted development of bread wheat near-isogenic lines carrying various combinations of purple pericarp (*Pp*) alleles. *Euphytica*. 2015;203(2):469–476. doi 10.1007/s10681-014-1317-8
- Gordeeva E., Shoeva O., Mursalimov S., Adonina I., Khlestkina E. Fine points of marker-assisted pyramiding of anthocyanin biosynthesis regulatory genes for the creation of black-grained bread wheat (*Triticum aestivum* L.) lines. *Agronomy*. 2022;12:2934. doi 10.3390/agronomy12122934
- Hosseini F.S., Li W., Beta T. Measurement of anthocyanins and other phytochemicals in purple wheat. *Food Chem*. 2008;109(4):916–924. doi 10.1016/j.foodchem.2007.12.083
- Iannucci A., Suriano S., Cancellaro S., Trono D. Anthocyanin profile and main antioxidants in pigmented wheat grains and related mill-stream fractions. *Cereal Chem*. 2022;99(6):1282–1295. doi 10.1002/cche.10591
- Khlestkina E.K., Röder M.S., Börner A. Mapping genes controlling anthocyanin pigmentation on the glume and pericarp in tetraploid wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica*. 2010;171(1):65–69. doi 10.1007/s10681-009-9994-4
- Korzun V., Röder M., Worland A.J., Börner A. Intrachromosomal mapping of genes for dwarfing (*Rht12*) and vernalization response (*Vrn1*) in wheat by using RFLP and microsatellite markers. *Plant Breed*. 1997;116(3):227–232. doi 10.1111/j.1439-0523.1997.tb00987.x
- Kukoeva T.V., Molobekova C.A., Totsky I.V., Vasiliev G.V., Pronozin A.Yu., Afonnikov D.A., Khlestkina E.K., Shoeva O.Yu. Enrichment of grain anthocyanin content through marker-assisted breeding for *Ant1*, *Ant2* or *HvMyc2* genes in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Agronomy*. 2024;14(6):1231. doi 10.3390/agronomy14061231
- Kumari A., Sharma S., Sharma N., Chunduri V., Kapoor P., Kaur S., Goyal A., Garg M. Influence of biofortified colored wheats (purple, blue, black) on physicochemical, antioxidant and sensory characteristics of chapatti (Indian flatbread). *Molecules*. 2020;25(21):5071. doi 10.3390/molecules25215071
- Li X., Qian X., Lü X., Wang X., Ji N., Zhang M., Ren M. Upregulated structural and regulatory genes involved in anthocyanin biosynthesis for coloration of purple grains during the middle and late grain-filling stages. *Plant Physiol Biochem*. 2018;130:235–247. doi 10.1016/j.plaphy.2018.07.011

- Liu J., Yu L.L., Wu Y. Bioactive components and health beneficial properties of whole wheat foods. *J Agric Food Chem.* 2020;68(46):12904-12915. doi 10.1021/acs.jafc.0c00705
- Liu J., Yao Y., Xin M., Peng H., Ni Z., Sun Q. Shaping polyploid wheat for success: origins, domestication, and the genetic improvement of agronomic traits. *J Integr Plant Biol.* 2022;64(2):536-563. doi 10.1111/jipb.13210
- Martinek P., Škorpík M., Chrpová J., Fučík P., Schweiger J. Development of the new winter wheat variety Skorpion with blue grain. *Czech J Genet Plant Breed.* 2013;49(2):90-94. doi 10.17221/7/2013-CJGPB
- Mohammadi N., Farrell M., O'Sullivan L., Langan A., Franchin M., Azevedo L., Granato D. Effectiveness of anthocyanin-containing foods and nutraceuticals in mitigating oxidative stress, inflammation, and cardiovascular health-related biomarkers: a systematic review of animal and human interventions. *Food Funct.* 2024;15(7):3274-3299. doi 10.1039/D3FO04579J
- Okamoto Y., Takumi S. Pleiotropic effects of the elongated glume gene *P1* on grain and spikelet shape-related traits in tetraploid wheat. *Euphytica.* 2013;194(2):207-218. doi 10.1007/s10681-013-0916-0
- Paznocht L., Kotíková Z., Burešová B., Lachman J., Martinek P. Phenolic acids in kernels of different coloured-grain wheat genotypes. *Plant Soil Environ.* 2020;66(2):57-64. doi 10.17221/380/2019-PSE
- Shamanin V.P., Tekin-Cakmak Z.H., Gordeeva E.I., Karasu S., Pototskaya I., Chursin A.S., Pozherukova V.E., Ozulku G., Morgounov A.I., Sagdic O., Koksels H. Antioxidant capacity and profiles of phenolic acids in various genotypes of purple wheat. *Foods.* 2022;11(16):2515. doi 10.3390/foods11162515
- Shamanin V.P., Tekin-Cakmak Z.H., Karasu S., Pototskaya I.V., Gordeeva E.I., Verner A.O., Morgounov A.I., Yaman M., Sagdic O., Koksels H. Antioxidant activity, anthocyanin profile, and mineral compositions of colored wheats. *Qual Assur Saf Crop Foods.* 2024;16(1):98-107. doi 10.15586/qas.v16i1.1414
- Sharma A., Yadav M., Tiwari A., Ali U., Krishania M., Bala M., Sharma P., Goudar G., Roy J.K., Navik U., Garg M. A comparative study of colored wheat lines across laboratories for validation of their phytochemicals and antioxidant activity. *J Cereal Sci.* 2023;112:103719. doi 10.1016/j.jcs.2023.103719
- Sharma N., Tiwari V., Vats S., Kumari A., Chunduri V., Kaur S., Kapoor P., Garg M. Evaluation of anthocyanin content, antioxidant potential and antimicrobial activity of black, purple and blue colored wheat flour and wheat-grass juice against common human pathogens. *Molecules.* 2020;25(24):5785. doi 10.3390/molecules25245785
- Sharma S., Chunduri V., Kumar A., Kumar R., Khare P., Kondepudi K.K., Bishnoi M., Garg M. Anthocyanin bio-fortified colored wheat: nutritional and functional characterization. *PLoS One.* 2018;13(4):e0194367. doi 10.1371/journal.pone.0194367
- Sharp P.J., Kreis M., Shewry P.R., Gale M.D. Location of β -amylase sequences in wheat and its relatives. *Theor Appl Genet.* 1988;75(2):286-290. doi 10.1007/BF00303966
- Shoeva O.Y., Gordeeva E.I., Khlestkina E.K. The regulation of anthocyanin synthesis in the wheat pericarp. *Molecules.* 2014;19(12):20266-20279. doi 10.3390/molecules191220266
- Tereshchenko O., Gordeeva E., Arbuzova V., Börner A., Khlestkina E. The D genome carries a gene determining purple grain colour in wheat. *Cereal Res Commun.* 2012;40(3):334-341. doi 10.1556/crc.40.2012.3.2
- Wang X., Zhang X., Hou H., Ma X., Sun S., Wang H., Kong L. Metabolomics and gene expression analysis reveal the accumulation patterns of phenylpropanoids and flavonoids in different colored-grain wheats (*Triticum aestivum* L.). *Food Res Int.* 2020;138:109711. doi 10.1016/j.foodres.2020.109711
- Xiao J., Chen Y., Lu Y., Liu Z., Si D., Xu T., Sun L., ... Wen M., Wei L., Zhang W., Wang H., Wang X. A natural variation of an *SVP* MADS-box transcription factor in *Triticum petropavlovskyi* leads to its ectopic expression and contributes to elongated glume. *Mol Plant.* 2021;14(9):1408-1411. doi 10.1016/j.molp.2021.05.022
- Žofajová A., Havrlentová M., Ondrejovič M., Juraška M., Michalíková B., Deáková L. Variability of quantitative and qualitative traits of coloured winter wheat. *Agriculture (Poľnohospodárstvo).* 2017;63(3):102-111. doi 10.1515/agri-2017-0010

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 18.04.2025. После доработки 20.05.2025. Принята к публикации 30.05.2025.