

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

PLANT PHYSIOLOGY AND BIOCHEMISTRY

DOI: 10.12731/2658-6649-2025-17-6-1-1345

EDN: DUQQLH

УДК 633.111.1:631.524.85



Научная статья

**АКТИВНОСТЬ ЛИПОКСИГЕНАЗЫ СЕМЯН
И АГРОНОМИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ
У ЗАМЕЩЕННЫХ ЛИНИЙ ПШЕНИЦЫ ЧАЙНИЗ
СПРИНГ (СИНТЕТИК 6Х) ПРИ ОПТИМАЛЬНОМ
И НЕДОСТАТОЧНОМ ВОДОБЕСПЕЧЕНИИ**

М.Д. Пермякова, А.В. Пермяков

Аннотация

Обоснование. Использование интрогрессии сегментов генома диких злаков для сохранения урожайности и функционального качества пшеницы в условиях дефицита воды является актуальной задачей в селекции. Большой интерес представляет интрогрессия генов липоксигеназы (ЛОГ), участвующей в определении качества клейковины и устойчивости пшеницы к засухе.

Цель. Изучение влияния интрогрессии хромосом диких злаков на активность ЛОГ семян и ее сопряженность с агрономическими параметрами пшеницы в условиях разного водообеспечения.

Материалы и методы. Объектами исследования были линии пшеницы Чайниз Спринг (ЧС) с замещением гомологичных хромосом от гексаплоида Синтетик 6х (Син6х), содержащего субгеномы от *Triticum dicoccoides* (AABB) и *Aegilops tauschii* (DD). Активность ЛОГ и 9 агрономических показателей были изучены в условиях оптимального водного режима и имитации почвенной засухи.

Результаты. В условиях засухи активность ЛОГ положительно коррелировала со скоростью агрегации белков, массой зерна в колосе и крупностью зерна. Замещение хромосом 4D и 5D, несущих известные гены семенной

ЛОГ, способствовало увеличению скорости агрегации клейковинных белков и сохранению высокого уровня содержания клейковины. При этом в контроле продуктивность колоса снижалась, а под влиянием засухи увеличивалась. Наиболее выражен этот эффект был у линии ЧС(Синбх 5D) с высокой активностью ЛОГ. Линия ЧС(Синбх 4D) с низкой активностью ЛОГ в меньшей мере снижала продуктивность колоса при оптимальном водоснабжении и показала устойчивость параметров продуктивности колоса в условиях засухи.

Заключение. Интрогрессия хромосомы 4D от *Ae. tauschii* может быть полезна для создания генотипов пшеницы, сочетающих в себе высокое качество клейковины и устойчивость к засухе без существенного отрицательного действия на продуктивность зерна.

Ключевые слова: липоксигеназа; пшеница; *Aegilops tauschii*; интрогрессия; водный дефицит; устойчивость к засухе

Для цитирования. Пермякова, М. Д., & Пермяков, А. В. (2025). Активность липоксигеназы семян и агрономические параметры у замещенных линий пшеницы Чайниз Спринг (Синтетик 6X) при оптимальном и недостаточном водообеспечении. *Siberian Journal of Life Sciences and Agriculture*, 17(6-1), 76-93. <https://doi.org/10.12731/2658-6649-2025-17-6-1-1345>

Original article

SEED LIPOXYGENASE ACTIVITY AND AGRONOMIC PARAMETERS IN THE SUBSTITUTION WHEAT LINES CHINESE SPRING (SYNTHETIC 6X) UNDER OPTIMAL AND DEFICIENT WATER SUPPLY

M.D. Permyakova, A.V. Permyakov

Abstract

Background. The use of introgression of wild cereal genome segments to maintain the yield and functional quality of wheat under water deficit is a topical task in breeding. Of great interest is the introgression of genes of lipoxygenase (LOX), which is involved in determining gluten quality and drought resistance in wheat.

Purpose. To study the effect of introgression of wild cereal chromosomes on the seed LOX activity and its association with agronomic parameters of wheat under different water supply.

Materials and methods. The objects of the study were the wheat lines cv. Chinese Spring (CS) with the substitution of homologous chromosomes from the hexaploid Synthetic 6x (Syn6x), which contains sub genomes from *Triticum dicoccoides* (AABB) and *Aegilops tauschii* (DD). The LOX activity and 9 agronomic parameters were studied under optimal water regime and simulated soil drought.

Results. Under drought, LOX activity was positively correlated with the rate of gluten proteins aggregation, grain weight per ear and grain size. Substitution of 4D and 5D chromosomes, carrying known genes of seed LOX contributed to an increase in the aggregation rate and maintenance of a high level of gluten content. At the same time, the productivity of the ear decreased under control, but increased under drought. This effect was most pronounced in the line CS(Sin6x 5D) with high LOX activity. The line Ch(Sin6x 4D) with low LOX activity reduced ear productivity to a lesser extent under optimal water supply, and showed resistance of ear productivity parameters under drought.

Conclusion. The introgression of the 4D chromosome from *Ae. tauschii* may be useful for the development of wheat genotypes combining high gluten quality and drought resistance without large detrimental effects on grain yield.

Keywords: lipoxygenase; wheat; *Aegilops tauschii*; introgression; water deficit; drought resistance

For citation. Permyakova, M. D., & Permyakov, A. V. (2025). Seed lipoxygenase activity and agronomic parameters in the substitution wheat lines Chinese Spring (Synthetic 6X) under optimal and deficient water supply. *Siberian Journal of Life Sciences and Agriculture*, 17(6-1), 76-93. <https://doi.org/10.12731/2658-6649-2025-17-6-1-1345>

Введение

Пшеница *Triticum aestivum* L. – одна из основных продовольственных культур в мире, поэтому сохранение ее урожайности и хлебопекарных свойств в разных экологических условиях является актуальной задачей. Значительная площадь посевов пшеницы находится в зоне недостаточного или неустойчивого увлажнения. Учитывая огромные потери урожая, вызванные засухой, существует настоятельная необходимость в повышении устойчивости пшеницы к дефициту воды [14]. Для этого в селекционных программах применяется интрогрессия фрагментов генома диких видов, отличающихся генетическим разнообразием и адаптивностью к широкому спектру неблагоприятных факторов [6].

Липоксигеназа (линолеат: кислород оксидоредуктаза, КФ 1.13.11.12, ЛОГ) катализирует присоединение молекулярного кислорода к полиненасыщенным

жирным кислотам с образованием гидроперекисей жирных кислот. ЛОГ играет важную роль в метаболизме растений, влияя на их рост, развитие и устойчивость к биотическим и абиотическим стрессам [19]. ЛОГ семян пшеницы является одним из факторов, определяющих ее функциональное качество [11]. Этот фермент участвует в окислении липидов на всех этапах образования, созревания, переработки или хранения зерна. Полезные свойства липоксигеназных реакций включают образование дисульфидных связей, способствующее полимеризации белков при формировании клейковины [17]. Известно, что наиболее существенный вклад в активность ЛОГ семян пшеницы вносят гены *TaLOX1* и *TaLOX2*, локализованные в хромосомах 4 и 5 гомеологических групп, хорошо изученные на молекулярном уровне [10].

При адаптации к водному дефициту важная роль принадлежит продуктам липоксигеназного пути - оксипицинам [9; 18], таким как 12-оксофитодиеновая кислота (12-ОФДК), жасмоновая кислота (ЖАК) и ее производные. Функции этих оксипицинов включают сигнализирование, инициирование образования стрессовых белков, регуляцию роста и ускорение старения [20]. Ранее мы показывали, что ЛОГ проростков и листьев пшеницы участвовала в ее устойчивости к засухе, а интрогрессия сегментов генома *Ae. tauschii*, в геноме мягкой пшеницы положительно влияла на адаптацию пшеницы к водному дефициту [2].

В настоящей работе впервые было изучено влияние интрогрессии хромосом *Ae. tauschii* на активность ЛОГ семян пшеницы и ее сопряженность с агрономическими параметрами в условиях разного водообеспечения. Для этого мы использовали линии пшеницы сорта Чайниз Спринг (ЧС) с замещением гомологичных хромосом от искусственного гексаплоида Синтетик 6х (Син6х), содержащего субгеномы А и В от *Triticum dicoccoides* и субгеном D от *Ae. tauschii*. Для изучения селекционного потенциала замещенных линий (ЗЛ) были выбраны линии с замещением хромосом 4D и 5D от *Ae. tauschii*. Наш выбор был обусловлен тем, что этот дикий злак является источником генов адаптации к стрессам и качества зерна одновременно [13], а также тем, что в хромосомах пшеницы 4D и 5D локализованы известные гены ЛОГ семян [10].

Материалы и методы

Объекты исследования

Были изучены гексаплоидная пшеницы сорта Чайниз Спринг, синтетический гексаплоид Синтетик 6х и ЗЛ пшеницы ЧС(Син6х) по всем хромосомам, за исключением 2А, 4А, 6В и 7А. Набор ЗЛ ЧС/Син6х был создан в

Институте селекции растений (Кэмбридж, Великобритания). Каждая линия несет 20 хромосомных пар сорта ЧС (реципиент) и одну хромосомную пару от Син6х (донор) [15]. Донор хромосом Синтетик 6х, искусственно создан скрещиванием диких предков пшеницы *T. dicoccoides* и *Ae. tauschii* [16]. ЗЛ ЧС(Син6х) по хромосомам подгеномов А и В несут интрогрессивную пару хромосом от *T. dicoccoides*, а ЗЛ по хромосомам подгенома D - от *Ae. tauschii*.

Условия выращивания растений

Растения выращивали в почвенном субстрате (гумус: песок: торфяная смесь, в соотношении 1:1:1) в контролируемых условиях теплицы: 16-часовой фотопериод, влажность воздуха – 60 % и температурный режим – 23°C/16°C (день/ночь). Растения (по 10 - 15 зерен на образец) выращивали в сосудах Митчерлиха, заполненных почвенным субстратом (4 кг), при двух режимах водообеспечения – оптимальном и водodefицитном. Оптимальный режим соответствовал 60 %-му, а дефицитный – 30 %-му содержанию воды от полной почвенной влагоемкости, которую определяли, как описано в руководстве [1]. Водный режим поддерживали весовым методом, взвешивание проводили трижды в неделю. Дефицитный водный режим создавали, начиная со стадии 3 листьев, и поддерживали до окончания эксперимента. Семена перед посевом стерилизовали обработкой 70% этанолом в течение 1-2 мин. Семена Синтетика 6х и линии ЧС(Син6х 5D) подвергали низкотемпературной (4°C) влажной яровизации в течение месяца.

Получение ферментных экстрактов и определение содержания белка

Для получения экстракта семенной ЛОГ спелые зерновки размалывали в лабораторном диспергаторе P/FG-0,3 (Россия) в течение 5 мин. Навески неперсеянной муки (0,1г) экстрагировали 0,1 М трис-НСl буферным раствором с pH 7,5, содержащим 1 мМ ЭДТА в соотношении 1:10, в течение 30 мин. Гомогенат центрифугировали при 8000 g в течение 30 мин. Супернатант, содержащий растворимые изоформы ЛОГ семян использовали для определения содержания белка и активности ЛОГ.

Определение активности ЛОГ

Активность ЛОГ определяли по модифицированной методике [21], измеряя скорость образования пероксидов жирных кислот на спектрофотометре Hitachi U-1100 (Hitachi Ltd., Токио, Япония) при длине волны 234 нм. Субстратом служила эмульсия линолевой кислоты в этаноле (1:1), растворенная в 0,1 М трис-НСl буферном растворе, pH 7,5. Концентрация субстрата в реакционной смеси 56,7 мкМ/мл. К трем мл растворенного субстрата вносили 0,05 мл экстракта ЛОГ. За единицу липоксигеназной активности принимали изменение оптической плотности на 0,01 за 1 мин в сравнении с контролем

ным вариантом опыта, не содержащим ферментного экстракта. Удельную активность выражали в единицах активности (Е) на мг белка. Содержание белка в экстрактах муки определяли по методу Брэдфорд [5].

Определение агрономических параметров

Были определены параметры: масса побега в стадии кушения растений (МП куш) в г; масса побега в стадии цветения растений (МП цвет) в г; длина колоса (ДК) в см; количество зерен в главном колосе (КЗК); масса зерна в главном колосе (МЗК) в г; масса 1000 зерен (М1000з) в г; крупность зерна (КЗ), как отношение МЗК/ КЗК.

Клейковину отмывали вручную до исчезновения реакции на крахмал (йодная проба). Содержание сырой клейковины (ССК) определяли в % к первоначальному весу муки. Скорость агрегации клейковинных белков (САБ) вычисляли по методу Аракавы и Юнезавы [4]. В слабых растворах уксусной кислоты при добавлении 0,1М трис-HCL-буфера происходит агрегация клейковинных белков, проявляющаяся в помутнении раствора, интенсивность которого измеряли на спектрофотометре Hitachi U-1100 при длине волны 350 нм.

Статистическая обработка результатов

Представлены средние значения двух независимых экспериментов (вегетаций). Каждый из независимых экспериментов проводили в 3-кратных биологических и 4-кратных аналитических повторностях. Для обработки полученных результатов применяли программу Microsoft Excel 2000. Рассчитывали средние значения и ошибки выборочной средней ($\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$). Сопряженность активности ЛОГ с другими параметрами оценивали по коэффициенту корреляции Пирсона. Значимость коэффициентов корреляции и различий средних значений параметров между сортом-реципиентом, донором хромосом и ЗЛ оценивали по t-критерию Стьюдента. Отношение Засуха/контроль, показывающее % сохранения уровня значений каждого параметра под влиянием водного дефицита для каждого генотипа, рассчитывали как среднее значение двух вегетаций.

Результаты

Активность липоксигеназы семян и агрономические параметры у пшеницы Чайниз Спринг, Синтетик 6х и ЗЛ ЧС(Син6х)

В таблице 1 представлены средние значения двух вегетаций по изученным параметрам у сорта-реципиента ЧС и донора хромосом гексаплоида Син6х, а также размах значений и средние значения в наборе ЗЛ ЧС(Син6х). В контроле по уровню активности ЛОГ сорт-реципиент не

отличался от донора хромосом, а в условиях засухи превосходил его. Под влиянием водного дефицита активность ЛОГ у сорта ЧС увеличивалась на 39,8%, а у Синбх снижалась на 44,5%.

Независимо от условий водообеспечения Синбх уступал ЧС по большинству параметров (МК, количество и масса зерна в колосе, М1000з), за исключением длины колоса, содержания сырой клейковины и скорости агрегации белков. В контроле эти параметры были выше у Синбх. В условиях засухи значения параметра ДК снижались у обоих генотипов и значимо не различались. Под влиянием засухи ССК вдвое увеличивалось у ЧС, а у Синбх увеличение наблюдалось только на 18,5%. В результате содержание клейковины в условиях засухи у обоих генотипов было на одном уровне, статистически не различаясь. Под влиянием засухи скорость агрегации белков у Синбх снижалась на 79%, а у ЧС возрастала на 7913 %, значительно превышая уровень значений донора хромосом. В наборе ЗЛ наблюдали большой размах значений всех параметров, как в контрольном варианте, так и в условиях засухи, а также отношения Засуха/Контроль.

Эффект замещения хромосом от Синбх в геноме пшеницы ЧС по уровню активности растворимой ЛОГ семян отличался в зависимости от водного режима. При оптимальных условиях он проявился у одной линии - с замещением хромосомы 4D, а в условиях засухи, кроме ЗЛ по хромосоме 4D, еще у пяти ЗЛ – по хромосомам 1D, 2B, 3A, 3B, 4B (рис.1). Это свидетельствует о том, что многие хромосомы участвуют в генетическом контроле активности ЛОГ семян, и о том, что ее генетическая регуляция при водном дефиците более сложная.

Таблица 1.

Активность липоксигеназы, компоненты урожая, содержание клейковины и агрегирующая способность белков у пшеницы Чайниз Спринг, Синтетик бх и замещенных линий Чайниз Спринг (Синтетик бх) при разных режимах водообеспечения

Параметры	ЧС	Синбх	ЗЛ ЧС(Синбх)			
			min	max	max/ min	$\bar{x} \pm S_x$
Контроль						
ЛОГ	75,2 ± 7,2	60,6 ± 1,4	51,6 ± 0,1	134,0 ± 7,8	2,6	95,2 ± 27,2
МП кущ.	4,6 ± 0,3	2,0 ± 0,1**	1,8 ± 0,0	4,6 ± 0,1	2,6	3,2 ± 0,6
МП цвет.	16,8 ± 1,1	5,7 ± 0,2***	10,2 ± 0,1	22,8 ± 0,3	2,2	15,7 ± 3,1
ДК	6,6 ± 0,2	9,5 ± 0,6*	5,8 ± 0,3	11,2 ± 0,2	1,9	7,2 ± 1,0
МК	1,7 ± 0,07	0,9 ± 0,01***	0,4 ± 0,0	1,7 ± 0,1	4,3	1,4 ± 0,2
КЗК	45,2 ± 2,5	18,4 ± 0,3***	4,8 ± 0,1	43,8 ± 0,9	9,1	33,7 ± 6,0

МЗК	1,4 ± 0,1	0,5 ± 0,0***	0,5 ± 0,0	1,6 ± 0,0	3,0	1,1 ± 0,1
КЗ	0,03 ± 0,0	0,02 ± 0,0	0,03 ± 0,0	0,1 ± 0,0	2,2	0,04 ± 0,01
М1000з	31,4 ± 1,4	26,6 ± 2,5*	25,7 ± 0,1	38,3 ± 0,1	1,5	33,9 ± 0,8
ССК	30,0 ± 2,5	60,7 ± 4,1***	30,0 ± 2,2	57,9 ± 3,5	1,9	43,9 ± 3,3
САБ	1,5 ± 0,1	92,5 ± 0,7***	1,4 ± 0,1	48,4 ± 1,1	34,6	13,7 ± 10,1
Засуха						
ЛОГ	104,1 ± 6,3	28,2 ± 5,3***	42,5 ± 4,0	158,0 ± 9,8	3,7	106,4 ± 28,1
МП куш.	2,5 ± 0,1	1,1 ± 0,0***	2,0 ± 0,1	3,9 ± 0,1	1,9	3,1 ± 0,6
МП цвет.	8,9 ± 0,1	3,6 ± 0,2***	5,0 ± 0,2	12,2 ± 0,8	2,4	8,6 ± 1,5
ДК	4,8 ± 0,3	5,6 ± 0,4	3,9 ± 0,3	6,8 ± 0,1	1,7	5,1 ± 0,6
МК	0,6 ± 0,0	0,4 ± 0,0**	0,4 ± 0,0	0,8 ± 0,0	2,0	0,6 ± 0,1
КЗК	18,2 ± 1,0	10,2 ± 0,8**	9,8 ± 0,3	23,4 ± 1,1	2,4	17,7 ± 2,1
МЗК	0,5 ± 0,1	0,2 ± 0,0	0,3 ± 0,0	0,7 ± 0,1	3,0	0,5 ± 0,1
КЗ	0,03 ± 0,00	0,03 ± 0,00	0,02 ± 0,0	0,09 ± 0,01	3,7	0,04 ± 0,01
М1000з	29,1 ± 2,7	21,9 ± 4,3	14,4 ± 0,0	35,4 ± 0,0	2,5	27,7 ± 1,1
ССК	60,7 ± 4,7	68,6 ± 4,9	32,1 ± 2,1	71,4 ± 5,2	2,2	51,7 ± 4,5
САБ	118,7 ± 0,9	19,7 ± 0,2***	1,5 ± 0,1	290,6 ± 2,5	193,7	104,9 ± 76,8
Засуха/контроль %						
ЛОГ	139,8	46,5***	82,3	135,4	1,6	111,6 ± 15,4
МП куш.	53,7	56,4	42,5	153,9	3,6	101,6 ± 26,1
МП цвет.	53,2	62,9*	27,9	85,9	3,1	58,8 ± 19,3
ДК	72,7	58,9	59,5	95,0	1,6	72,8 ± 6,0
МК	12,5	7,1	6,8	13,6	2,0	12,0 ± 1,6
КЗК	40,5	54	41,5	204,2	4,9	61,0 ± 17,2
МЗК	39,3	43,8	12,4	58,5	4,7	43,1 ± 7,5
КЗ	87,1	104,0	47,6	245,0	5,1	99,4 ± 38,1
М1000з	96,5	82,3	40,9	97,0	2,4	80,8 ± 9,6
ССК	202,4	118,5***	77,6	157,1	2,0	114,7 ± 20,1
САБ	7913	21***	33	5573	168,9	1552 ± 1497

ЧС - Чайнис Спринг, Синбх - Синтетикбх, ЗЛ – линии с замещением гомологичных хромосом от Синбх на генетическом фоне ЧС. ЛОГ – активность растворимой липоксигеназы семян, ДК – длина колоса, МК – масса колоса, КЗК – тколичество зерен в колосе, МЗК – масса зерна в колосе, КЗ – крупность зерна (МЗК/КЗК), М1000з – масса 1000 зерен, ССК – содержание сырой клейковины, САБ – скорость агрегации белков. В таблице даны средние значения двух независимых экспериментов ± средняя ошибка выборочной средней. *, **, *** - статистическая значимость различий между ЧС и Синбх при $P < 0,05; 0,01; 0,001$.

Большинство ЗЛ по уровню ферментативной активности в контроле превосходили ЧС или не отличались от него (рис.1). В условиях засухи среди ЗЛ наблюдался большой полиморфизм по этому признаку. Уровни активности ЛОГ у ЗЛ по хромосомам 1В, 5А, 5В, 6D и 7D были статистически значимо выше, а у ЗЛ по хромосомам 1D, 2В, 3А, 3В, 4В и 4D были ниже уровней сорта-реципиента. Линия с замещением хромосомы 4D независи-

мо от условий водообеспечения показала уровень активности ЛОГ более низкий, чем ЧС.

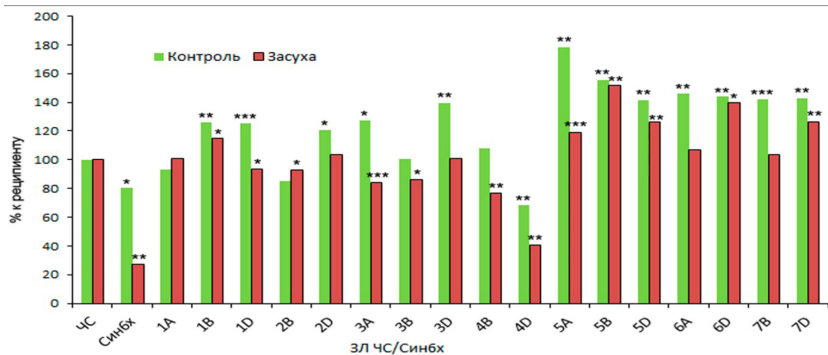


Рис. 1. Активность липоксигеназы семян у синтетического гексплоида Синтетик 6х и замещенных линий Чайниз Спринг (Синтетик 6х) относительно сорта - реципиента в разных условиях водообеспечения. ЧС - Чайниз Спринг; Синбх – Синтетик 6х; ЗЛ – линии с замещением гомологичных хромосом от Синбх на генетическом фоне ЧС. *, **, *** - статистическая значимость различий с сортом-реципиентом при $P < 0,05$; $0,01$; $0,001$.

*Влияние интрогрессии хромосом 4D и 5D от *Ae. tauschii* в геноме пшеницы сорта Чайниз Спринг на активность ЛОГ семян и агрономические параметры*

В контроле (рис. 2, Контроль) линия, несущая хромосому 4D от *Ae. tauschii*, отличалась от сорта-реципиента более низкой активностью ЛОГ и параметров зерновой продуктивности, за исключением КЗ и М1000з. Содержание клейковины и агрегирующая способность белков были значительно выше, чем у реципиента. Линия, несущая хромосому 5D от *Ae. tauschii* отличалась от ЧС очень низким уровнем параметров МК, КЗК, МЗК, высоким уровнем активности ЛОГ и ССК и очень высокой САБ.

В условиях водного дефицита (рис. 2, Засуха) обе линии отличались от сорта-реципиента низкой массой побега в стадии цветения и высокой САБ. Линия ЧС(Синбх4D) имела уровень активности ЛОГ значительно ниже, чем у ЧС, и не отличалась от него по параметрам продуктивности зерна и ССК. Линия ЧС(Синбх5D) имела более высокий уровень ферментативной активности и САБ, однако масса колоса, количество и масса зерен в колосе в условиях засухи оставались ниже, чем у ЧС, несмотря на лучшее, чем у ЧС сохранение уровня их значений в условиях засухи (рис. 2, Засуха/Контроль). По отношению Засуха/Контроль для параметров МК, КЗК и МЗК линия с замещением хромосомы 5D превышала уровень реципиента в 3-5 раз.

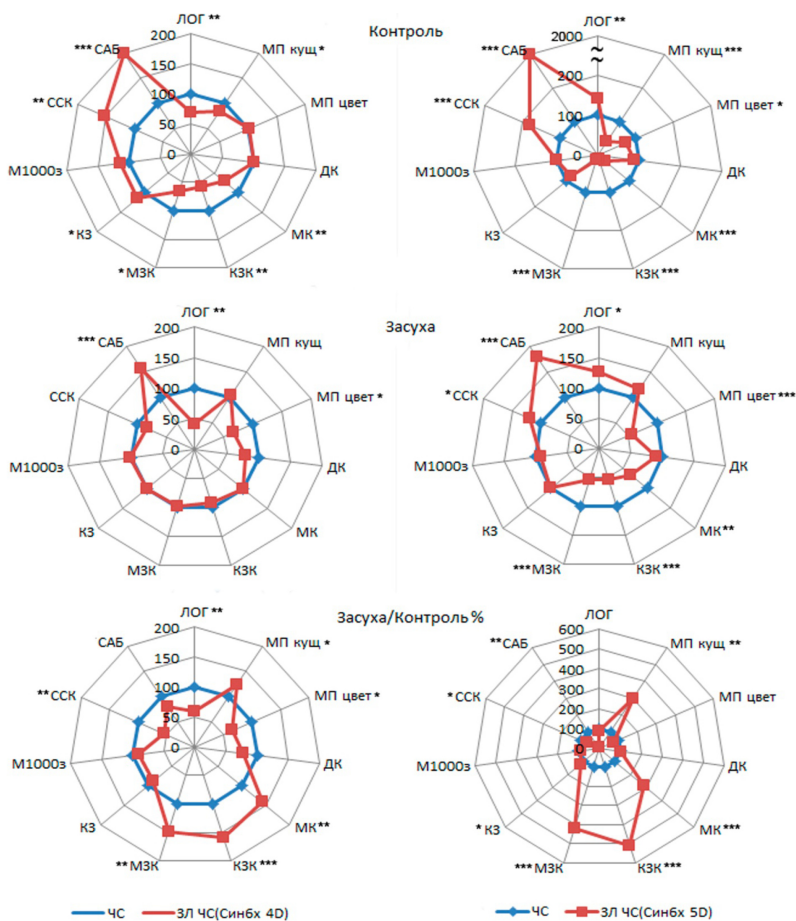


Рис. 2. Активность липоксигеназы семян и агрономические параметры у линий пшеницы сорта Чайниз Спринг с замещением хромосом 4D и 5D от синтетического гексаплоида Синтетик 6х относительно сорта-реципиента в разных условиях водообеспечения.

ЧС - Чайниз Спринг; ЗЛ ЧС(Син6х 4D) и ЗЛ ЧС(Син6х 5D) – линии с замещением гомологичных хромосом от Синтетик 6х на генетическом фоне ЧС. *, **, *** - статистическая значимость различий с сортом-реципиентом при $P < 0,05$; $0,01$; $0,001$.

ЛОГ – активность растворимой липоксигеназы семян, МП кущ – масса побега в стадии кущения растений, МП цвет – масса побега в стадии цветения растений, ДК – длина колоса, МК – масса колоса, КЗК – количество зерен в колосе, МЗК – масса зерна в колосе, КЗ – крупность зерна (МЗК/КЗК), М1000з – масса 1000 зерен, ССК – содержание сырой клейковины, САБ – скорость агрегации клейковинных белков.

Взаимосвязь между активностью ЛОГ семян и агрономическими параметрами

В наборе ЗЛ ЧС/Синбх в контрольных условиях ферментативная активность не имела статистически значимых корреляционных связей ни с одним из изученных параметров. В условиях засухи активность ЛОГ показала положительные корреляции со скоростью агрегации клейковинных белков, массой зерен в колосе и крупностью зерна (таблица 2).

Таблица 2.

Корреляция Пирсона между активностью ЛОГ семян и агрономическими параметрами в условиях засухи.

ЛОГ	САБ	МЗК	КЗ
Засуха	0,43**	0,44**	0,46**

САБ – скорость агрегации белков, МЗК – масса зерна в колосе, КЗ – крупность зерна. ** – статистическая значимость коэффициентов корреляции при $P < 0,01$; $n = 38$.

Обсуждение результатов

ЛОГ находится в большом количестве в семенах растений. Оксипиновый и транскриптомный анализы показали, что во время позднего созревания семени происходит накопление продуктов семенных ЛОГ 12-ОФДК, ЖАК и ЖАК-Иле. Эти оксипирины выступали в качестве сигнальных молекул, играя важную роль при определении состояния «покой-прорастание», влияя на процессы развития семян [8], а также при защите от патогенов [7].

Ранее нами было показано, что ЛОГ семян пшеницы не только участвует в полимеризации запасных белков клейковины, но также была связана с липид-белковыми взаимодействиями на границе раздела между поверхностью крахмальных гранул и белковых тел, определяющих текстуру зерна [17]. В данной работе мы изучили влияние интрогрессии хромосом от диких злаков и дефицита воды на активность ЛОГ семян и агрономические признаки пшеницы сорта Чайниз Спринг. Активность ЛОГ различалась у родителей ЗЛ: была выше при оптимальном водном режиме и значительно возрастала у ЧС в условиях засухи, а у Синбх, напротив – снижалась. Такая же тенденция наблюдалась и по скорости агрегации клейковинных белков. Под влиянием засухи изначально невысокий уровень значений параметров ССК и САБ многократно увеличивался у ЧС. Синбх, напротив, имел высокие уровни значений этих параметров при оптимальном водоснабжении, а в условиях засухи незначительно увеличивал ССК и многократно снижал САБ.

Также была выявлена положительная корреляционная связь между ферментативной активностью и агрегирующей способностью белков. Эти факты

подтверждают участие растворимой семенной формы фермента в процессе агрегации запасных белков при формировании клейковины, усиливающегося в условиях засухи у сорта ЧС, и снижающегося у синтетической пшеницы. Возможно, вовлечение ЛОГ семян в формирование клейковины и качество зерна связано с сигнальным путем ЖАК. Было показано, что транскрипционный фактор TaNAC019 регулировал накопление глютеина и крахмала, образование клейковины, а также размер и вес семян [12]. Этот транскрипционный фактор, оказывающий большое влияние на качество зерна, является известным компонентом жасмонатного сигналинга ответа на засуху [9].

Вид *Ae. tauschii*, дикий предок генома D пшеницы является важным генетическим ресурсом для ее улучшения. Анализ генома *Ae. tauschii* выявил расширение агрономически значимых семейств генов, связанных с устойчивостью к болезням, абиотическому стрессу и хлебопекарным качеством зерна [13]. Мы изучили селекционный потенциал линий с интрогрессией хромосом 4D и 5D от этого злака, в которых локализованы известные гены семенных ЛОГ [10].

Независимо от условий водообеспечения замещение обеих хромосом, как 4D, так и 5D, статистически значимо не влияло на МП куш, ДК, КЗ, М1000з. Снижение параметров продуктивности колоса (МК, КЗК, МЗК) в контроле и увеличение уровня значений этих параметров в условиях засухи проявилось при замещении обеих хромосом.

Генетический материал от *Ae. tauschii* по-разному влиял на активность ЛОГ при замещении хромосом 4D и 5D: замещение хромосомы 4D снижало, а замещение хромосомы 5D увеличивало ферментативную активность независимо от водного режима. Вероятно семенные ЛОГ от *Ae. tauschii* способствовали снижению параметров продуктивности колоса при нормальном водообеспечении, но увеличивали уровень значений этих параметров под влиянием засухи. Наиболее выражен этот эффект был у линии с замещением хромосомы 5D, имеющей высокий уровень ферментативной активности. Линия с замещением хромосомы 4D с низким уровнем активности ЛОГ, в меньшей мере снижала продуктивность колоса при оптимальном водоснабжении, и показала меньшую устойчивость этих параметров условиям засухи.

Известно, что дефицит воды увеличивает количество и качество клейковины в семенах пшеницы, но снижает зерновую продуктивность [3]. Интрогрессия хромосом 4D и 5D от *Ae. tauschii* в геноме ЧС повышала зерновую продуктивность в условиях засухи, способствовала увеличению уровня содержания клейковины в контроле и сохранению его высоким в условиях засухи, и независимо от водного режима значительно увеличивала агрегирующую способность клейковинных белков.

Применение интрогрессии в хромосоме 4D от *Ae. tauschii* при подборе соответствующего реципиента может быть полезным с целью создания генотипов пшеницы, сочетающих в себе высокое качество клейковины и устойчивость к засухе без значительных последствий для зерновой продуктивности. Изучение интрогрессии благоприятных аллелей генов ЛОГ от диких злаков, может стать новым перспективным направлением для использования в селекции пшеницы.

Информация о конфликте интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Информация о спонсорстве. Исследование выполнено в рамках Госзадания ГБС РАН, № проекта 0277-2025-0006.

Благодарности. Работа выполнена с использованием оборудования ЦКП “Биоаналитика” Сибирского института физиологии и биохимии растений СО РАН. Семена для исследования любезно предоставлены Т.А. Пшеничниковой (Институт Цитологии и Генетики СО РАН, Новосибирск, Россия).

Список литературы

1. Журбицкий, З. И. (1968). *Теория и практика вегетационного метода*. Москва: Наука, 260 с.
2. Пермякова, М. Д., Пермяков, А. В., Осипова, С. В., & Пшеничникова, Т. А. (2012). Липоксигеназы листьев пшеницы, выращенной в условиях разного водообеспечения. *Прикладная биохимия и микробиология*, 48(1), 1–6. <https://doi.org/10.1134/S0003683812010139>. EDN: <https://elibrary.ru/PDGRKD>
3. Ali, N., & Akmal, M. (2022). Wheat growth, yield, and quality under water deficit and reduced nitrogen supply: A review. *Gesunde Pflanzen*, 74, 371–383. <https://doi.org/10.1007/s10343-021-00615-w>. EDN: <https://elibrary.ru/MVJCNB>
4. Arakawa, T., & Yonezawa, D. (1975). Compositional difference of wheat flour glutens in relation to their aggregation behaviors. *Agricultural and Biological Chemistry*, 39(11), 2123–2128.
5. Bradford, M. M. (1976). A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, 72, 248–254. <https://doi.org/10.1006/abio.1976.9999>
6. Burgarella, C., Barnaud, A., Kane, N. A., Jankowski, F., Scarcelli, N., Billot, C., Vigouroux, Y., & Berthouly-Salazar, C. (2019). Adaptive introgression: An untapped evolutionary mechanism for crop adaptation. *Frontiers in Plant Science*, 10:4. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00004>. EDN: <https://elibrary.ru/NWESCT>

7. Burow, G. B., Gardner, H. W., & Keller, N. P. (2000). A peanut seed lipoxygenase responsive to *Aspergillus* colonization. *Plant Molecular Biology*, 42(5), 689–701. <https://doi.org/10.1023/a>. EDN: <https://elibrary.ru/AGMSDZ>
8. Dave, A., Hernández, M. L., He, Z., Andriotis, V. M. E., Vaistij, F. E., Larson, T. R., & Graham, I. A. (2011). 12-Oxo-phytodienoic acid accumulation during seed development represses seed germination in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 23(2), 583–599. <https://doi.org/10.1105/tpc.110.081489>
9. De Ollas, C., & Dodd, I. C. (2016). Physiological impacts of ABA-JA interactions under water limitation. *Plant Molecular Biology*, 91(6), 641–650. <https://doi.org/10.1007/s11103-016-0503-6>. EDN: <https://elibrary.ru/WUQSPD>
10. Feng, B., Dong, Z., Xu, Z., An, X., Qin, H., Wu, N., Wang, D., & Wang, T. (2010). Molecular analysis of lipoxygenase (LOX) genes in common wheat and phylogenetic investigation of LOX proteins from model and crop plants. *Journal of Cereal Science*, 52, 387–394. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2010.06.019>
11. Filip, E., Woronko, K., Stępień, E., & Czarniecka, N. (2023). An overview of factors affecting the functional quality of common wheat (*Triticum aestivum* L.). *International Journal of Molecular Sciences*, 24(8):7524. <https://doi.org/10.3390/ijms24087524>. EDN: <https://elibrary.ru/YKTETY>
12. Gao, Y., An, K., Guo, W., Chen, Y., Zhang, R., Zhang, X., Chang, S., Rossi, V., Jin, F., Cao, X., Xin, M., Peng, H., Hu, Z., Guo, W., Du, J., Ni, Z., Sun, Q., & Yao, Y. (2021). The endosperm-specific transcription factor TaNAC019 regulates glutenin and starch accumulation and its elite allele improves wheat grain quality. *The Plant Cell*, 33(3), 603–622. <https://doi.org/10.1093/plcell/koaa040>. EDN: <https://elibrary.ru/OZFOCP>
13. Jia, J., Zhao, S., Kong, X., Li, Y., Zhao, G., He, W., Appels, R., Pfeifer, M., Tao, Y., Zhang, X., Jing, R., Zhang, C., Ma, Y., Gao, L., Gao, C., Spanna-gl, M., Mayer, K. F. X., Li, D., Pan, S., Zheng, F., Hu, Q., Xia, X., Li, J., Liang, Q., Chen, J., Wicker, T., Gou, C., Kuang, H., He, G., Luo, Y., Keller, B., Xia, Q., Lu, P., Wang, J., Zou, H., Zhang, R., Xu, J., Gao, J., Middleton, C., Quan, Z., Liu, G., Wang, J., International Wheat Genome Sequencing Consortium, Yang, H., Liu, X., He, Z., Mao, L., & Wang, J. (2013). *Aegilops tauschii* draft genome sequence reveals a gene repertoire for wheat adaptation. *Nature*, 496(7443), 91–95. <https://doi.org/10.1038/nature12028>
14. Leng, G., & Hall, J. (2019). Crop yield sensitivity of global major agricultural countries to droughts and the projected changes in the future. *Science of the Total Environment*, 654, 811–821. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.10.434>. EDN: <https://elibrary.ru/NZEZJT>
15. Nicholson, P., Rezannor, H. N., & Worland, A. J. (1993). Chromosomal location of resistance to *Septoria nodorum* in a synthetic hexaploid wheat determined by

- the study of chromosomal substitution lines in ‘Chinese Spring’ wheat. *Plant Breeding*, 110(3), 177–184. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.1993.tb00575.x>
16. McFadden, E. S., & Sears, E. R. (1946). The origin of *Triticum spelta* and its free-threshing hexaploid relatives. *Journal of Heredity*, 37(3), 81–89. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a105590>. EDN: <https://elibrary.ru/IRNIRV>
 17. Osipova, S. V., Permyakova, M. D., & Permyakov, A. V. (2012). The role of non-prolamine proteins and LMW redox agents in protein folding and polymerization in wheat grains and the influence on baking quality parameters. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 60(49), 12 065–12 073. <https://doi.org/10.1021/jf303513m>. EDN: <https://elibrary.ru/RGIJXL>
 18. Savchenko, T., Kolla, V. A., Wang, C.-Q., Nasafi, Z., Hicks, D. R., Phadungchob, B., Chehab, W. E., Brandizzi, F., Froehlich, J., & Dehesh, K. (2014). Functional convergence of oxylipin and abscisic acid pathways controls stomatal closure in response to drought. *Plant Physiology*, 164(3), 1151–1160. <https://doi.org/10.1104/pp.113.234310>. EDN: <https://elibrary.ru/UEEXAV>
 19. Viswanath, K. K., Varakumar, P., Pamuru, R. R., Basha, S. J., Mehta, S., & Rao, A. D. (2020). Plant lipoxygenases and their role in plant physiology. *Journal of Plant Biology*, 63, 83–95. <https://doi.org/10.1007/s12374-020-09241-x>. EDN: <https://elibrary.ru/EQGTDB>
 20. Wasternack, C., & Feussner, I. (2018). The oxylipin pathways: Biochemistry and function. *Annual Review of Plant Biology*, 69, 363–386. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042817-040440>. EDN: <https://elibrary.ru/XVGVTHV>
 21. Zimmerman, D. C., & Vick, B. A. (1970). Hydroperoxide isomerase: A new enzyme of lipid metabolism. *Plant Physiology*, 46(3), 445–453. <https://doi.org/10.1104/pp.46.3.445>

References

1. Zhurbitsky, Z. I. (1968). *Theory and practice of the vegetation method*. Moscow: Nauka, 260 p.
2. Permyakova, M. D., Permyakov, A. V., Osipova, S. V., & Pshenichnikova, T. A. (2012). Lipoxygenases of wheat leaves grown under different water supply conditions. *Applied Biochemistry and Microbiology*, 48(1), 1–6. <https://doi.org/10.1134/S0003683812010139>. EDN: <https://elibrary.ru/PDGRKD>
3. Ali, N., & Akmal, M. (2022). Wheat growth, yield, and quality under water deficit and reduced nitrogen supply: A review. *Gesunde Pflanzen*, 74, 371–383. <https://doi.org/10.1007/s10343-021-00615-w>. EDN: <https://elibrary.ru/MVJCNB>
4. Arakawa, T., & Yonezawa, D. (1975). Compositional difference of wheat flour glutens in relation to their aggregation behaviors. *Agricultural and Biological Chemistry*, 39(11), 2123–2128.

5. Bradford, M. M. (1976). A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, 72, 248–254. <https://doi.org/10.1006/abio.1976.9999>
6. Burgarella, C., Barnaud, A., Kane, N. A., Jankowski, F., Scarcelli, N., Billot, C., Vigouroux, Y., & Berthouly-Salazar, C. (2019). Adaptive introgression: An untapped evolutionary mechanism for crop adaptation. *Frontiers in Plant Science*, 10:4. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00004>. EDN: <https://elibrary.ru/NWESCT>
7. Burow, G. B., Gardner, H. W., & Keller, N. P. (2000). A peanut seed lipoxygenase responsive to *Aspergillus* colonization. *Plant Molecular Biology*, 42(5), 689–701. <https://doi.org/10.1023/a>. EDN: <https://elibrary.ru/AGMSDZ>
8. Dave, A., Hernández, M. L., He, Z., Andriotis, V. M. E., Vaistij, F. E., Larson, T. R., & Graham, I. A. (2011). 12-Oxo-phytodienoic acid accumulation during seed development represses seed germination in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 23(2), 583–599. <https://doi.org/10.1105/tpc.110.081489>
9. De Ollas, C., & Dodd, I. C. (2016). Physiological impacts of ABA-JA interactions under water limitation. *Plant Molecular Biology*, 91(6), 641–650. <https://doi.org/10.1007/s11103-016-0503-6>. EDN: <https://elibrary.ru/WUQSPD>
10. Feng, B., Dong, Z., Xu, Z., An, X., Qin, H., Wu, N., Wang, D., & Wang, T. (2010). Molecular analysis of lipoxygenase (LOX) genes in common wheat and phylogenetic investigation of LOX proteins from model and crop plants. *Journal of Cereal Science*, 52, 387–394. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2010.06.019>
11. Filip, E., Woronko, K., Stępień, E., & Czarniecka, N. (2023). An overview of factors affecting the functional quality of common wheat (*Triticum aestivum* L.). *International Journal of Molecular Sciences*, 24(8):7524. <https://doi.org/10.3390/ijms24087524>. EDN: <https://elibrary.ru/YKTETY>
12. Gao, Y., An, K., Guo, W., Chen, Y., Zhang, R., Zhang, X., Chang, S., Rossi, V., Jin, F., Cao, X., Xin, M., Peng, H., Hu, Z., Guo, W., Du, J., Ni, Z., Sun, Q., & Yao, Y. (2021). The endosperm-specific transcription factor TaNAC019 regulates glutenin and starch accumulation and its elite allele improves wheat grain quality. *The Plant Cell*, 33(3), 603–622. <https://doi.org/10.1093/plcell/koaa040>. EDN: <https://elibrary.ru/OZFOCP>
13. Jia, J., Zhao, S., Kong, X., Li, Y., Zhao, G., He, W., Appels, R., Pfeifer, M., Tao, Y., Zhang, X., Jing, R., Zhang, C., Ma, Y., Gao, L., Gao, C., Spannagl, M., Mayer, K. F. X., Li, D., Pan, S., Zheng, F., Hu, Q., Xia, X., Li, J., Liang, Q., Chen, J., Wicker, T., Gou, C., Kuang, H., He, G., Luo, Y., Keller, B., Xia, Q., Lu, P., Wang, J., Zou, H., Zhang, R., Xu, J., Gao, J., Middleton, C., Quan, Z., Liu, G., Wang, J., International Wheat Genome Sequencing Consor-

- tium, Yang, H., Liu, X., He, Z., Mao, L., & Wang, J. (2013). *Aegilops tauschii* draft genome sequence reveals a gene repertoire for wheat adaptation. *Nature*, 496(7443), 91–95. <https://doi.org/10.1038/nature12028>
14. Leng, G., & Hall, J. (2019). Crop yield sensitivity of global major agricultural countries to droughts and the projected changes in the future. *Science of the Total Environment*, 654, 811–821. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.10.434>. EDN: <https://elibrary.ru/NZEZJT>
 15. Nicholson, P., Rezannor, H. N., & Worland, A. J. (1993). Chromosomal location of resistance to *Septoria nodorum* in a synthetic hexaploid wheat determined by the study of chromosomal substitution lines in ‘Chinese Spring’ wheat. *Plant Breeding*, 110(3), 177–184. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.1993.tb00575.x>
 16. McFadden, E. S., & Sears, E. R. (1946). The origin of *Triticum spelta* and its free-threshing hexaploid relatives. *Journal of Heredity*, 37(3), 81–89. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a105590>. EDN: <https://elibrary.ru/IRNIRV>
 17. Osipova, S. V., Permyakova, M. D., & Permyakov, A. V. (2012). The role of non-prolamine proteins and LMW redox agents in protein folding and polymerization in wheat grains and the influence on baking quality parameters. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 60(49), 12 065–12 073. <https://doi.org/10.1021/jf303513m>. EDN: <https://elibrary.ru/RGIJXL>
 18. Savchenko, T., Kolla, V. A., Wang, C.-Q., Nasafi, Z., Hicks, D. R., Phadungchob, B., Chehab, W. E., Brandizzi, F., Froehlich, J., & Dehesh, K. (2014). Functional convergence of oxylipin and abscisic acid pathways controls stomatal closure in response to drought. *Plant Physiology*, 164(3), 1151–1160. <https://doi.org/10.1104/pp.113.234310>. EDN: <https://elibrary.ru/UEEXAV>
 19. Viswanath, K. K., Varakumar, P., Pamuru, R. R., Basha, S. J., Mehta, S., & Rao, A. D. (2020). Plant lipoxygenases and their role in plant physiology. *Journal of Plant Biology*, 63, 83–95. <https://doi.org/10.1007/s12374-020-09241-x>. EDN: <https://elibrary.ru/EQGTDB>
 20. Wasternack, C., & Feussner, I. (2018). The oxylipin pathways: Biochemistry and function. *Annual Review of Plant Biology*, 69, 363–386. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042817-040440>. EDN: <https://elibrary.ru/XVGVTHV>
 21. Zimmerman, D. C., & Vick, B. A. (1970). Hydroperoxide isomerase: A new enzyme of lipid metabolism. *Plant Physiology*, 46(3), 445–453. <https://doi.org/10.1104/pp.46.3.445>

ВКЛАД АВТОРОВ

Авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку статьи для публикации.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

The authors contributed equally to this article.

ДАННЫЕ ОБ АВТОРАХ

Пермякова Марина Диомидовна, д.б.н., старший научный сотрудник
Федеральное государственное бюджетное научное учреждение Сибирский институт физиологии и биохимии растений (СИФИБР СО РАН)
ул. Лермонтова, 132, г. Иркутск, 664033, Российская Федерация
marperm@rambler.ru

Пермяков Алексей Викторович, к.б.н., старший научный сотрудник
Федеральное государственное бюджетное научное учреждение Сибирский институт физиологии и биохимии растений (СИФИБР СО РАН)
ул. Лермонтова, 132, г. Иркутск, 664033, Российская Федерация
APerm@sifibr.irk.ru

DATA ABOUT THE AUTHORS

Marina D. Permyakova, Dr. Sc. (Biol.), Senior Researcher
Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (SIPPB SB RAS)
132, Lermontov Str., Irkutsk, 664033, Russian Federation
marperm@rambler.ru
SPIN-code: 8432-1006
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0259-8531>
ResearcherID: J-4393-2018
Scopus Author ID: 6506067295

Alexey V. Permyakov, Cand. Sc. (Biol.), Senior Researcher
Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (SIPPB SB RAS)
132, Lermontov Str., Irkutsk, 664033, Russian Federation
APerm@sifibr.irk.ru
SPIN-code: 1033-971
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0259-8531>
Scopus Author ID: 6701308223

Поступила 05.05.2025

После рецензирования 23.06.2025

Принята 02.07.2025

Received 05.05.2025

Revised 23.06.2025

Accepted 02.07.2025