

DOI 10.18699/vjgb-24-67


# Новый ген опушения листа $Hl1^{th}$ , интрогрессированный в мягкую пшеницу от *Thinopyrum ponticum*, и его фенотипическое проявление при гомеологичных хромосомных замещениях

А.В. Симонов , Е.И. Гордеева , М.А. Генаев <sup>1,2</sup>, В. Ли <sup>1,2</sup>, И.О. Булатов<sup>1,3</sup>, Т.А. Пшеничникова 

<sup>1</sup> Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

<sup>2</sup> Новосибирский национальный исследовательский государственный университет, Новосибирск, Россия

<sup>3</sup> Новосибирский государственный аграрный университет, Новосибирск, Россия

 sialexander@bionet.nsc.ru

**Аннотация.** На основе сорта яровой мягкой пшеницы Саратовская 29 (С29) были созданы голубозерные линии С29\_4Th(4В) и С29\_4Th(4D) с соответствующим замещением хромосом 4В и 4D хромосомой 4Th от пырея вида *Thinopyrum ponticum*. У этих линий опушение листа отличается от реципиента и различается между собой, в связи с чем нами проведено исследование эффекта замещений на проявление данного признака. Для количественной оценки опушения была применена программа LHDetect2, определяющая длину и число трихом на микрофотографиях. Опушение листа у сорта С29 определяется главным геном  $Hl1$  в хромосоме 4В и еще одним геном со слабым эффектом с неизвестной хромосомной локализацией. Их взаимодействие приводит к формированию трихом длиной до 300 мкм. Замещение пары хромосом 4В на пару хромосом 4Th пырея модифицирует опушение листа у линии С29\_4Th(4В). Характерное для сорта С29 опушение листа у линии С29\_4Th(4В) становится реже, при этом образуются трихомы длиной до 600–700 мкм. Замещение гена  $Hl1$  на  $Hl1^{th}$  у линии С29\_4Th(4В) также подтверждается аллельным состоянием сцепленного с геном  $Hl1$  микросателлитного маркера *Xgwm538*. Нами была описана модификация опушения у замещенной линии С29\_4Th(4D), где произошло замещение пары хромосом 4D, не содержащей гена опушения. Экспрессирующиеся совместно гены  $Hl1$  и  $Hl1^{th}$  у линии С29\_4Th(4D) в хромосомах 4В и 4Th соответственно формируют трихомы длиной более 400 мкм. Однако в таком генотипе снижается средняя длина трихом в сравнении с реципиентом. Таким образом, в результате проведенных исследований идентифицирован новый ген опушения листа, интрогрессированный из вида *Th. ponticum* в мягкую пшеницу, который мы обозначили как  $Hl1^{th}$ . Для ведения отбора мы предлагаем использовать находящиеся в открытом доступе информативные микросателлитные маркеры *Xgwm538* и *Xgwm165*, позволяющие различать хромосомы 4А, 4В, 4D и 4Th.

**Ключевые слова:** трихомы; цифровые характеристики опушения; фенотипические маркеры; микросателлитные маркеры; взаимодействие генов.

**Для цитирования:** Симонов А.В., Гордеева Е.И., Генаев М.А., Ли В., Булатов И.О., Пшеничникова Т.А. Новый ген опушения листа  $Hl1^{th}$ , интрогрессированный в мягкую пшеницу от *Thinopyrum ponticum*, и его фенотипическое проявление при гомеологичных хромосомных замещениях. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2024;28(6):602-609. DOI 10.18699/vjgb-24-67

**Финансирование.** Работа проведена в рамках бюджетного проекта № FWNR-2022-0017. При анализе данных использованы вычислительные ресурсы ЦКП «Биоинформатика» при поддержке бюджетного проекта № FWNR-2022-0020.

**Благодарности.** Выражаем благодарность ЦКП репродукции растений и ЦКП микроскопического анализа ИЦиГ СО РАН. Работа поддержана грантом РНФ № 23-24-10029 и соглашением с администрацией НСО № Р-63.


## A new leaf pubescence gene, $Hl1^{th}$ , introgressed into bread wheat from *Thinopyrum ponticum* and its phenotypic manifestation under homoeologous chromosomal substitutions

A.V. Simonov , E.I. Gordееva , M.A. Genayev <sup>1,2</sup>, W. Li <sup>1,2</sup>, I.O. Bulatov<sup>1,3</sup>, T.A. Pshenichnikova 

<sup>1</sup> Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

<sup>2</sup> Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia

<sup>3</sup> Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russia

 sialexander@bionet.nsc.ru

**Abstract.** Blue-grain lines were created on the basis of the spring bread wheat variety Saratovskaya 29 (S29) with chromosome 4B or 4D replaced with chromosome 4Th from *Thinopyrum ponticum*. The leaf pubescence of the two lines differs from S29 and from each other. In this work, we studied the effect of these substitutions on the manifestation of this trait. To quantify pubescence, the LHDetect2 program was used to determine trichome length and number on the leaf fold

microphotographs. The key gene *H11* on chromosome 4B and another unidentified gene with a weak effect determine the leaf pubescence of the recipient S29. Their interaction leads to the formation of trichomes of up to 300 microns in length. Replacement of both copies of chromosome 4B with two copies of wheatgrass chromosome 4Th modifies leaf pubescence in line S29\_4Th(4B) so that the leaf pubescence characteristic of S29 becomes more sparse, and trichomes of up to 600–700  $\mu\text{m}$  in length are formed. Additionally, we described modification of pubescence in the substitution line S29\_4Th(4D) where chromosome 4D that does not carry any pubescence gene was replaced. Under this substitution, trichomes of up to 400  $\mu\text{m}$  in length were formed and the average length of trichomes on the underside of the leaf was reduced. The replacement of the *H11* gene in the lines was also confirmed by the allelic state of the linked microsatellite marker *Xgwm538*. Thus, as a result of the studies, a new leaf pubescence gene introgressed from *Th. ponticum* into bread wheat was identified. We designated it as  $H11^{th}$ . For the purpose of selection, we propose to use the unlicensed informative microsatellite markers *Xgwm538* and *Xgwm165*, allowing chromosomes 4A, 4B, 4D and 4Th to be distinguished.

**Key words:** trichome; digital characteristics of pubescence; phenotypic markers; microsatellite markers; interactions of genes.

**For citation:** Simonov A.V., Gordeeva E.I., Genaev M.A., Li W., Bulatov I.O., Pshenichnikova T.A. A new leaf pubescence gene,  $H11^{th}$ , introgressed into bread wheat from *Thinopyrum ponticum* and its phenotypic manifestation under homoeologous chromosomal substitutions. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2024; 28(6):602-609. DOI 10.18699/vjgb-24-67

## Введение

Отдаленная гибридизация широко применяется в селекционных программах для передачи в мягкую пшеницу (*Triticum aestivum*, AABBDD,  $2n = 6x = 42$ ) новых полезных качеств. Для этого используются как близкородственные виды из рода *Triticum* L. со схожими геномами, такие как *Aegilops*, так и виды из других родов семейства Poaceae. Декаплоидный вид пырея *Thinopyrum ponticum* (Podp.) Barkworth & D.R. Dewey ( $2n = 10x = 70$ , StStStStEeEeEbEbExEx син. *Agropyron elongatum* Host., *Elytrigia pontica* (Podp.) Holub) принадлежит к третичному генотипу родственных пшеницы и с середины XX в. служит источником полезных генов в селекции пшеницы (Крупин и др., 2019). Имея высокую устойчивость к биотическим и абиотическим факторам стресса, *Th. ponticum* стал донором эффективных генов устойчивости к различным заболеваниям пшеницы – корневой гнили, листовой и стеблевой ржавчинам, полосатой ржавчине, мучнистой росе (Li H. et al., 2004; Li H., Wang, 2009; Niu et al., 2014; Wang et al., 2019; Li M. et al., 2021; Yang et al., 2023).

В Институте цитологии и генетики СО РАН на протяжении 30 лет пополняется коллекция замещенных, изогенных и аллоплазматических линий мягкой пшеницы на основе ярового сорта Саратовская 29 (C29) и других сортов. Они несут либо отдельные хромосомы, либо определенные перестройки в пшеничных хромосомах, либо цитоплазму родственных видов, приобретенных посредством отдаленной гибридизации. Многие из таких интрогрессий были идентифицированы с использованием цитологических или молекулярных методов (Leonova et al., 2008; Adonina et al., 2021; Shchukina et al., 2022; Першина и др., 2023). Пара хромосом 4Th вида *Th. ponticum* была перенесена в геном сорта C29 от озимой пшеницы сорта Мерора, созданной в Болгарии (Gordeeva et al., 2019). В результате была получена замещенная линия с голубой антоциановой окраской зерна. Установлено, что ген голубой окраски алейронового слоя *Va* (Blue aleurone) расположен в хромосоме 4Th пырея *Th. ponticum* (Zeven, 1991).

С помощью анализа GISH (genome in situ hybridization) было показано, что центромерные и перичентромерные области хромосомы 4Th происходят из хромосомы E-генома, дистальные области двух его плеч – из хромосомы

St-генома (Zheng et al., 2006). После отбора гибридных растений в поколениях BC<sub>7</sub>F<sub>2-3</sub> по результатам цитологического и молекулярного анализа не было найдено рекомбинаций между пшеничными хромосомами и хромосомой пырея и, следовательно, произошло полное замещение пары хромосом 4B или 4D парой хромосом 4Th (Gordeeva et al., 2022). Помимо голубой окраски зерна, у замещенных линий C29\_4Th(4B) и C29\_4Th(4D) визуально и тактильно были обнаружены контрастные изменения опушения листовых пластинок в сравнении с реципиентом (Gordeeva et al., 2022).

Известно, что опушение листа является адаптивным признаком (Kaur, Kariyat, 2020). Опушение у риса влияет на транспирацию и засухоустойчивость, тем самым повышая урожайность (Намаока et al., 2017). Например, показано положительное влияние данного признака на урожайность растений пшеницы в условиях засухи (Pshenichnikova et al., 2019; Осипова и др., 2020). Опушение листьев злаков характеризуется выростами эпидермальных клеток – трихомами несекретирующего типа, длина и плотность распределения которых сильно варьирует у носителей разных геномов (Pshenichnikova et al., 2017). Так, например, для сортов озимой пшеницы опушение на листьях не характерно (неопубликованные данные), но среди яровых фенотипическое разнообразие по этому признаку может зависеть от региона создания сортов (Генаев и др., 2011).

Встречаемость этого признака у злаков соответствует закону гомологических рядов, сформулированному в 1920 г. Н.И. Вавиловым (1935). Среди видов и родов злаковых растений – ржи, ячменя, риса и других, более отдаленных, видов можно найти образцы с опушением листьев, аналогичным тому, которое имеется у пшеницы (Швачко и др., 2020). У пшеницы сорта C29 в хромосоме 4B находится основной доминантный ген *H11*, отвечающий за формирование частых трихом средней длины (Майстренко, 1976; Dobrovolskaya et al., 2007). Также известен не локализованный минорный ген *H13*, формирующий мелкие трихомы и немного усиливающий эффект гена *H11* (Майстренко, 1976). В диплоидном геноме ячменя (*Hordeum vulgare* L.) ген-регулятор опушения листовой пластинки картирован на длинном плече хромосомы 3N,

ген опушения листового влагалища – на длинном плече хромосомы 4Н (Saade et al., 2017; Швачко и др., 2020). У синтетических гексаплоидных пшениц опушение листового влагалища и края листа было связано с геном *A. tauschii* Coss., обнаруженным в длинном плече хромосомы 4D (Dobrovolskaya et al., 2007; Wan et al., 2015).

Настоящая работа направлена на изучение фенотипического проявления нового аллеля гена *H11* опушения листа, перенесенного с хромосомой 4Th от вида *Th. ponticum* в геном яровой мягкой пшеницы сорта С29. Одновременно была проведена работа по идентификации замещения хромосомной пары 4В или 4D пырейной парой хромосом 4Th с помощью молекулярных маркеров. Целью работы было изучение взаимодействия гена опушения *H11* с введенным геном пырея, обозначенным нами *H11<sup>th</sup>*, при различных замещениях хромосом 4В и 4D путем количественной оценки длины и числа трихом.

## Материалы и методы

**Растительный материал** был представлен яровым сортом-реципиентом мягкой пшеницы С29, а также двумя замещенными линиями этого сорта, С29\_4Th(4В) и С29\_4Th(4D) (другие ранее использованные синонимы: s:S29\_4Th(4В) и s:S29\_4Th(4D) соответственно) (Gordeeva et al., 2019, 2022). Согласно цитологическим и молекулярным данным (Gordeeva et al., 2019, 2022), замещенные линии стабильны.

**Анализ изображений сгиба листа.** Микрофотографии поперечных сгибов с верхней и нижней стороны предфлагового листа были использованы для определения количества и длины трихом по разработанному в ИЦиГ СО РАН протоколу (Дорошков и др., 2009). Изображения получены в ЦКП микроскопического анализа биологических объектов СО РАН ИЦиГ СО РАН на микроскопе Carl Zeiss Axioscop 2 plus через объектив 5x/0.12. Микроскоп оснащен цифровой камерой AxoCam HRC с адаптером TV2/3C 0.63x. Физический размер поля зрения при съемке составлял 2730 × 2163 мкм, разрешение цифровой фотографии 1300 × 1030 пикселей. Физический размер пикселя составил 2.1 мкм. Изображения для получения цифровых характеристик опушения листа анализировали на вычислительных ресурсах ЦКП «Биоинформатика» при помощи разработанной в лаборатории эволюционной биоинформатики и теоретической генетики ИЦиГ СО РАН программы LNDetect 2 (Genaev et al., 2012). Программа опознает трихомы, определяет их длину и выдает результат в виде последовательности чисел в текстовом файле.

Проанализировано по 12 микрофотографий с шести сгибов с верхней и нижней стороны предфлаговых листьев. Трихомы в пределах каждого класса, формируемые под воздействием разных генов, различаются многократно по длине. Поэтому значения длин были прологарифмированы. Вычисление средней длины представлено как в абсолютных значениях (микроны), так и в виде десятичного логарифма. Также было построено распределение трихом по длине и количеству.

**Статистическая обработка.** Оценка достоверности различий между генотипами по длине и числу трихом проведена с помощью *t*-критерия Стьюдента, для чего использован MS Excel со статистической надстройкой

AgCStat (Гончар-Зайкин, Чергов, 2003). Критерий значимости различий  $p < 0.05$ , 0.01 и 0.001 обозначали одним, двумя и тремя символами соответственно: <sup>a</sup>разница между замещенной линией и реципиентом; <sup>b</sup>разница между двумя замещенными линиями; \*разница с верхней и нижней стороны листа в пределах генотипа. Диаграммы распределения трихом по длинам построены в статистическом пакете PAST v. 3.0, для чего использованы данные распознанных трихом суммарно с шести кадров для каждого генотипа.

**Генотипирование.** ДНК выделяли из молодых листьев по (Plaschke et al., 1995). ДНК образцов диагностировали с помощью ПЦР, применяя микросателлитные маркеры (SSR, simple sequence repeats) для хромосом четвертой гомеологической группы по рекомендованным программам амплификации (Röder et al., 1998). Для этого были выбраны маркеры *Xgwm538* и *Xgwm165*.

Маркер *Xgwm538* расположен в длинном плече на хромосоме 4В примерно в 2.1 сМ проксимально от гена *H11* у пшеницы (Dobrovolskaya et al., 2007). Он показывал продукты амплификации размером 157 п.н. для генома сорта С29 и 155 п.н. для сорта пшеницы Purple Feed (Dobrovolskaya et al., 2007). Данный маркер у Chinese Spring демонстрировал три фрагмента, 137, 147 и 152 п.н., причем последний продукт соответствует хромосоме 4В, а другие амплифицируются с 4D, что показано на нулли-тетрасомных линиях (Brooks et al., 2006). Этот маркер часто применяется, например, для картирования генов устойчивости к инфекциям (Sukhwinder-Singh et al., 2003; Brooks et al., 2006; Singh et al., 2012). В нашей работе использованы классические праймеры маркера *Xgwm538* (Röder et al., 1998), показывающие продукты с хромосом 4В и 4D. Этот маркер к тому же проявлял множественный полиморфизм у двух видов пырея и пшенично-пырейных гибридов (Крупин и др., 2011). Маркер *Xgwm165* расположен на длинных плечах в хромосомах 4В, 4D и коротком плече хромосомы 4А с перцентрической инверсией (Röder et al., 1998), он часто применяется для картирования разнообразных генов и QTL (Pshenichnikova et al., 2012; Salem, Mattar, 2014; Shchukina et al., 2018).

Для проведения ПЦР задействована готовая смесь реагентов БиоМастер HS-Тaq от ООО «Биолабмикс». Продукты ПЦР разделяли электрофорезом в 3.5 % агарозном геле с добавлением бромистого этидия. Для электрофореза использовали буфер TBE (Трис-борат-ЭДТА) и ДНК-маркер длины фрагментов Step50+ («Биолабмикс», Новосибирск, Россия).

**Условия выращивания.** Растительный материал выращен в гидропонной теплице ЦКП репродукции растений Института цитологии и генетики СО РАН. Условия выращивания: освещение лампами ДНаТ 600 Вт с регулируемой высотой подвески (до 45–50 000 люкс на уровне верхних листьев) длительностью 12–14 ч при температуре 18–20 °С ночью и 24–26 °С днем. Почвенный субстрат – керамзит, увлажняемый питательным раствором Кнопа.

## Результаты

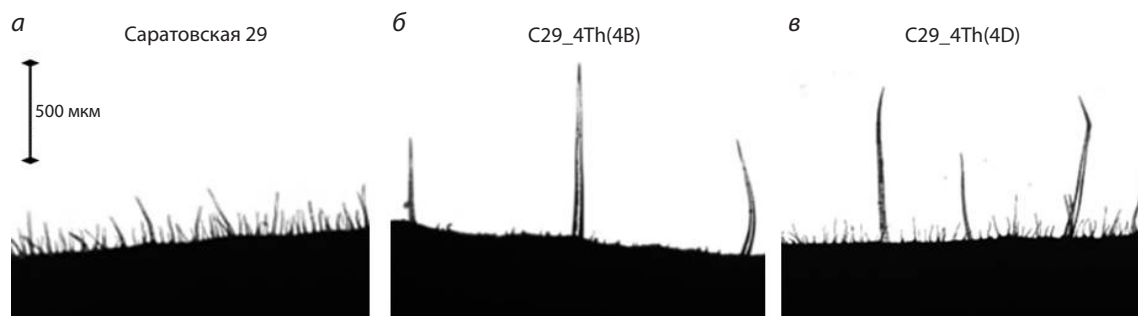
Опушение линии с замещением хромосомы 4В на 4Th тактильно отличало ее от реципиента. По результатам микроскопических наблюдений и детального исследова-

ния морфологии опушения листьев (метод описан выше), обе замещенные линии, C29\_4Th(4B) и C29\_4Th(4D), отличались от сорта-реципиента C29 и друг от друга. На рис. 1 представлены микрофотографии сгибов листьев трех генотипов, на которых визуальнo можно выделить трихомы, принадлежащие разным ярусам. Цифровая обработка микрофотографий листьев C29 показала, что средняя длина трихом составляла 64.5 мкм на нижней стороне листа и 67.1 мкм – на верхней (см. таблицу). Их максимальная длина не превышала 306 мкм. Несмотря на то что наиболее длинные трихомы формировались на верхней стороне листа, плотность опушения и сумма длин всех трихом с нижней стороны листа были в полтора раза выше, чем с верхней (см. таблицу).

Количество трихом у линии C29\_4Th(4B) в сравнении с сортом-реципиентом C29 было снижено в пять раз (см.

таблицу). На верхней стороне наблюдались единичные трихомы длиной до 705.3 мкм, а на нижней – до 539.8 мкм, что в два раза превосходило максимальную длину трихом у сорта C29. С нижней стороны листа у данной линии трихомы встречались чаще, чем с верхней стороны, и сумма всех длин вдвое превышала сумму длин всех трихом сверху. Средние длины трихом на верхней стороне листа у линии и у сорта C29 достоверно не различались, однако с нижней стороны листа разница средних длин трихом была достоверной. Сумма длин всех трихом листа у линии C29\_4Th(4B) была значительно снижена по сравнению с C29.

На сгибе листа линии C29\_4Th(4B) (см. рис. 1, б) видно, что мелкие и крупные трихомы различаются по длине многократно. На рис. 2 представлены распределения трихом различной длины в соответствии с их количеством.

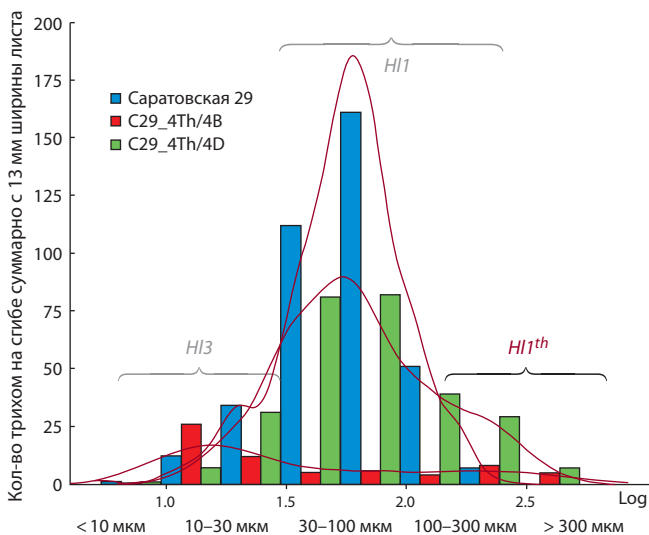


**Рис. 1.** Влияние на фенотип опушения листа замещения хромосом 4B и 4D у сорта C29 на хромосому 4Th. На фотографиях представлены трихомы со сгибов верхней части листа в проходящем свете.

Морфометрические характеристики опушения листа сорта C29 и замещенных линий с интрогрессией от *Th. ponticum*

Генотип	C29	C29_4Th(4B)	C29_4Th(4D)
Верхняя сторона листа			
Количество трихом	32.8 ± 2.7	6.8 ± 1.1 <sup>aaa</sup>	39.8 ± 3.13 <sup>bbb</sup>
Длина трихом, мкм	67.1 ± 2.7	71.5 ± 16.5	46.2 ± 1.97 <sup>aaa</sup>
Логарифмированная длина трихом	1.72 ± 0.02	1.41 ± 0.06 <sup>aaa</sup>	1.56 ± 0.01 <sup>aaabb</sup>
Пределы длин трихом, мкм	8.1–306.6	8.4–705.3	9.5–426.8
Сумма длин трихом, мкм	2204 ± 240	482 ± 104 <sup>aaa</sup>	1840 ± 140 <sup>bbb</sup>
Нижняя сторона листа			
Количество трихом	49.8 ± 2.2	10.0 ± 1.07 <sup>aaa</sup>	52.6 ± 4.5 <sup>bbb</sup>
Длина трихом, мкм	64.5 ± 1.56	100.8 ± 13.91 <sup>aa</sup>	54.4 ± 2.0 <sup>aaabb</sup>
Логарифмированная длина трихом	1.74 ± 0.01	1.59 ± 0.05 <sup>aa</sup>	1.63 ± 0.01 <sup>aaa</sup>
Пределы длин трихом, мкм	11.2–265.3	9.5–539.8	10.4–421.3
Сумма длин трихом, мкм	3215 ± 173	1008 ± 133 <sup>aaa</sup>	2861 ± 239 <sup>bbb</sup>
Достоверность различий между верхней и нижней сторонами листа			
Количество трихом	***	*	*
Длина трихом, мкм	–	–	**
Сумма длин трихом	**	**	**

Примечание. Значения с надстрочными буквами "а" существенно различаются между замещенными линиями и реципиентом C29; значения с надстрочными буквами "б" существенно различаются у замещенных линий; значения с надстрочными символами "\*" существенно различаются между сторонами листа у одного генотипа; число символов соответствует уровням значимости  $p < 0.05^{ab*}$ ,  $p < 0.01^{aabb**}$ ,  $p < 0.001^{aaabbb***}$ .



**Рис. 2.** Распределение плотности трихом по длинам у разных генотипов.

Шкала по оси X логарифмическая. Шкала по оси Y отражает количество трихом по классам с шести снимков суммарной шириной примерно с 13 мм (ширина одного снимка составляет 2.163 мм). Данные представлены для нижней поверхности листа.

У линии C29\_4Th(4B) (см. рис. 2, красные столбцы) количество трихом с длиной от 30 до 300 мкм многократно снижено, но появился класс трихом с длиной более 300 мкм, отсутствующий у C29. Таким образом, распределение трихом по длине у этой замещенной линии выглядит сглаженным. Разница средних логарифмированных длин у линии C29\_4Th(4B) и реципиента оказывается существенной с обеих сторон листа (см. таблицу). Сумма длин трихом у данной замещенной линии также с обеих сторон меньше в 3–4 раза по сравнению с сортом C29.

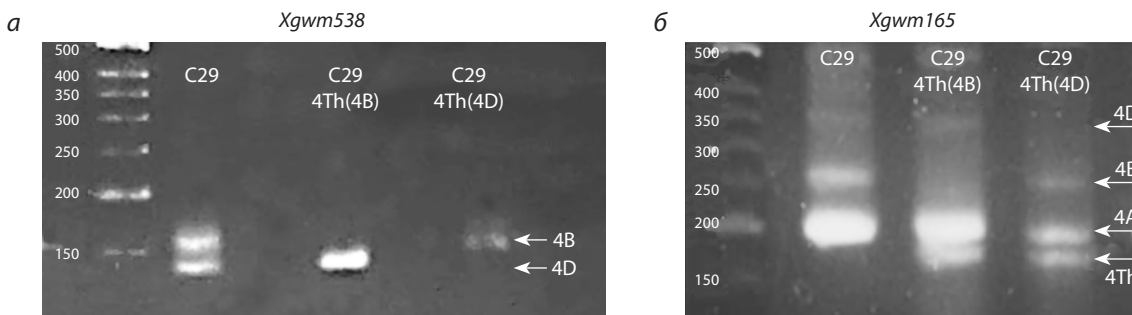
Иная морфология трихом наблюдалась на микрофотографиях листьев у линии C29\_4Th(4D). Плотный полог опушения сорта C29 у нее сохраняется, но дополнительно образовались более длинные трихомы. Тактильно они были малозаметны на общем фоне, но на микрофотографиях выдавались над основной массой трихом, типичных для C29 (см. рис. 1, в). Максимальная длина трихом у линии C29\_4Th(4D) превышала 400 мкм на обеих сторонах листа, тогда как у C29 она была чуть больше 300 мкм на верхней стороне и больше 200 мкм – на нижней. В сравне-

нии с сортом C29 общее количество трихом увеличилось недостоверно. В то же время разница по данному показателю между линиями C29\_4Th(4D) и C29\_4Th(4B) была достоверной с обеих сторон листа в пользу первой линии. Сумма длин трихом у линии C29\_4Th(4D) в сравнении с C29 уменьшилась незначительно, однако она в 3–4 раза была выше, чем у линии C29\_4Th(4B). Тем не менее у линии C29\_4Th(4D) наблюдалась достоверно меньшая средняя длина трихом, чем у сорта-реципиента C29. По показателю средней логарифмированной длины трихомы линии C29\_4Th(4D) отличались и от C29, и от линии C29\_4Th(4B). На рис. 2 распределение трихом у линии C29\_4Th(4D) наглядно демонстрирует кратное снижение числа трихом средней длины и наличие класса трихом длиннее, чем у C29.

С геном *H11* на хромосоме 4В у мягкой пшеницы сорта C29 тесно сцеплен микросателлитный маркер *Xgwm538*, амплифицирующий продукт размером 157 п. н. С использованием нулли-тетрасомных линий сорта Chinese Spring показано, что данный маркер амплифицирует фрагмент размером 174 п. н., специфичный для хромосомы 4В, и два фрагмента, 147 и 137 п. н., – для хромосомы 4D. У C29 детектируется только один продукт меньше 150 п. н., соответствующий хромосоме 4D. Маркер *Xgwm538* в нашей работе подтвердил наличие хромосомного замещения в геноме сорта C29 у обеих замещенных линий (рис. 3, а). У линии C29\_4Th(4B) отсутствовал фрагмент размером > 150 п. н., что соответствует диагностическому фрагменту для хромосомы 4В. У линии C29\_4Th(4D), напротив, не было фрагмента меньше 150 п. н., который свидетельствует о наличии хромосомы 4D. Таким образом, данный полиморфный маркер *Xgwm538* детектирует пшеничные хромосомы 4В и 4D сорта C29 и не амплифицируется на хромосоме 4Th пырея.

Микросателлитный маркер *Xgwm165*, используемый в нашей работе, амплифицирует фрагменты хромосом четвертой гомеологической группы 4А, 4В и 4D. На агарозном геле (см. рис. 3, б) после электрофореза в геноме сорта C29 мы детектировали яркие сигналы продуктов амплификации данного маркера размерами ~200, 260 п. н., а также менее выраженный сигнал размером ~350 п. н.

Фрагмент ПЦР размером около 200 п. н. наблюдался и в геноме обеих замещенных линий, что соответствует наличию хромосомы 4А. В геноме линии C29\_4Th(4B) отсутствовал продукт ПЦР размером 260 п. н., однако



**Рис. 3.** Электрофореграмма продуктов ПЦР, полученная при амплификации ДНК сорта Саратовская 29 и замещенных линий C29\_4Th(4B) и C29\_4Th(4D) с помощью микросателлитных маркеров *Xgwm538* (а) и *Xgwm165* (б).

был обнаружен фрагмент размером 180 п. н. Фрагмент такой же длины (180 п. н.) выявляется в геноме линии C29\_4Th(4D) в сочетании с продуктами ПЦР размером 200 и 260 п. н., как у сорта C29, но сигнала размером 350 п. н. не было (см. рис. 3, б). Результаты ПЦР, полученные с использованием маркера *Xgwm165*, позволяют предположить, что фрагмент 180 п. н. синтезируется с хромосомы 4Th и потому может быть использован в определении данных хромосомных замещений.

## Обсуждение

Первым идентифицированным геном опушения листа пшеницы с установленной хромосомной локализацией был ген *H11* в хромосоме 4В сорта C29 (Майстренко, 1976). Замещение хромосомы 4В этого сорта на хромосому неопушенного сорта Янецкис Пробат изменяет морфологию опушения. У такого генотипа заметно снижены число трихом и их размер (Doroshkov et al., 2016). Этот фенотип обусловлен наличием гена со слабым эффектом *H13*. В отсутствие генов *H11* и *H13* трихомы на листе изогенной линии C29 практически не формируются, как было показано созданием изогенной линии без опушения (Doroshkov et al., 2016).

Длинные редкие трихомы не характерны для листьев сорта C29. Их появление у двух замещенных линий, очевидно, определяется новым вариантом гена опушения, перенесенного из генома *Th. ponticum*. Проведенные нами исследования указывают на то, что хромосома 4Th пырея несет этот новый аллельный вариант гена, ортологичный гену пшеницы *H11*, но с иным фенотипическим проявлением. Ген пырея, заместивший пшеничный *H11* у линии C29\_4Th(4В) или дополнивший его у C29\_4Th(4D), не только формирует длинные трихомы, но и снижает их общее количество. В соответствии с правилами каталога генных символов (McIntosh et al., 2003) новый аллель был обозначен нами символом  $H11^{th}$ . Ранее у ячменя (*H. vulgare* L.) в хромосоме 4Н в сопоставимой области с хромосомами 4В и 4D был найден ген опушения края листа *Hsh* (иначе *Hs*) (Korzun et al., 1999). Локус количественного признака, ассоциированного с опушением края листа, обнаружен в хромосоме 4D с помощью картирующей популяции ITMI (Dobrovolskaya et al., 2007). В настоящей работе мы дополнили гомологический ряд генов опушения для четвертой группы хромосом злаковых растений.

Ранее мы предположили, что ген *H11* ответственен за число трихом на поверхности листа, т. е. за плотность опушения (Дорошков и др., 2014). В замещенной линии C29\_4Th(4В) ген пырея  $H11^{th}$  в отсутствие пшеничного гена *H11* стимулировал закладку единичных длинных трихом. При объединении в одном генотипе линии C29\_4Th(4D) ген  $H11^{th}$  оказывает, по-видимому, супрессивное действие по отношению к *H11*, снижая среднюю длину трихом и сумму их длин на листе. Гены, влияющие на формирование длинных редких трихом на поверхности листа у разных сортов, были локализованы и в других хромосомах. Ген *H12*, расположенный в хромосоме 7В пшеницы, был найден у китайского сорта HONG-mang-mai (Taketa et al., 2002). Ген *H12<sup>asp</sup>* был интрогрессирован из хромосомы 7S *A. speltoides* Taush. в сорт Родина

(Pshenichnikova et al., 2007). У вида *Triticum timopheevii* ген  $H11^{th}$  с аналогичным фенотипическим проявлением обнаружен в хромосоме 5А (Simonov et al., 2021).

Полученные замещенные линии сорта C29 были созданы для изучения генов регуляции биосинтеза антоцианов. Хромосома 4Th пырея несет ген голубой окраски алейронового слоя зерновки, *Ba* (Gordeeva et al., 2019), что также является фенотипическим маркером присутствия этой хромосомы в геноме. Однако окраска зерна одинаково проявляется при замещении хромосомы как 4В, так и 4D. Фенотипический эффект интрогрессированного опушения может служить маркером для отбора растений при создании голубозерных форм с определенной хромосомной заменой у сортов с опушением, подобным C29.

В нашей работе изучен полиморфизм по микросателлитным маркерам, которые ранее были ассоциированы с хромосомами четвертой группы, и с геном *H11* в хромосоме 4В в частности (Dobrovolskaya et al., 2007). На рис. 3, а представлен маркер *Xgwm538*, рядом с которым был картирован ген *H11*, у C29 он демонстрировал фрагмент 157 п. н. (Dobrovolskaya et al., 2007). Этот маркер может однозначно показывать, какая из хромосом пшеницы, 4В или 4D, замещена на 4Th от *Th. ponticum*. Хотя было отмечено, что маркер *Xgwm538* демонстрирует специфические для геномов пырея среднего и пырея удлиненного фрагменты (Крупин и др., 2011), они не амплифицировались с перестроенной хромосомы 4Th, состоящей из фрагментов хромосом геномов St и E пырея, перенесенной в геном пшеницы (Zheng et al., 2006).

Поскольку хромосома пырея 4Th не рекомбинирует с пшеничными хромосомами, в работе использован сцепленный с *H11* маркер *Xgwm165*, амплифицирующий продукты, специфичные для хромосом 4А, 4В и 4D (Röder et al., 1998). Согласно различным молекулярным картам базы данных GrainGenes (<https://graingenes.org/cgi-bin/GG3/browse.cgi>), этот маркер на хромосоме 4В расположен проксимальнее *Xgwm538*, на расстоянии порядка 20–30 сМ. В геноме ярового сорта пшеницы C29 данный маркер синтезировал разные продукты ПЦР (см. рис. 3, б) для хромосом четвертой гомеологической группы: 4А – около 200 п. н., 4В – около 260 п. н. и слабый сигнал порядка 350 п. н., предположительно, для хромосомы 4D. Также *Xgwm165* демонстрировал фрагмент 180 п. н. для хромосомы 4Th. Это позволяет дифференцировать растения пшеницы с разными хромосомными заменами в пределах четвертой гомеологической группы в том случае, если родительским сортам не свойственно опушение C29.

Трихомы формируют особый микроклимат у листьев, способны влиять на стабильность поверхностного воздушного слоя, изменяя ламинарные течения на турбулентные (Schreuder et al., 2001). Турбулентные течения, в свою очередь, способствуют более динамичному газообмену. Соответственно, изменение параметров опушения поверхности должно сказываться на параметрах устьичной проводимости, усвоении углекислого газа и интенсивности испарения влаги. В будущем планируется изучить данные линии по динамике фотосинтетических показателей в различных условиях выращивания, в частности при адаптации к засухе.

## Заклучение

В нашей работе впервые обнаружен и с помощью цифрового фенотипирования описан новый аллельный вариант гена опушения листа *H1<sup>th</sup>*, перенесенный из декаплоидного вида *Th. ponticum* в мягкую пшеницу. Наблюдаемое фенотипическое проявление нового аллеля гена опушения на фоне пшеничного генома значительно отличалось от действия гена пшеницы *H1* и по степени выраженности данного признака, скорее, напоминало проявление других генов, *H1<sup>tr</sup>* и *H1<sup>2aesp</sup>*, локализованных в хромосомах 5A и 7S родственных злаков *T. timopheevii* и *Ae. speltoides*. Созданные линии позволяют провести сравнение адаптивной ценности схожих признаков опушения листа, контролируемых различными генами в пределах одного модельного генотипа.

## Список литературы / References

- Вавилов Н.И. Научные основы селекции пшеницы. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935;70-87  
[Vavilov N.I. Scientific Foundations of Wheat Breeding. Moscow-Leningrad: Selkhozgiz Publ., 1935;70-87 (in Russian)]
- Генаев М.А., Дорошков А.В., Морозова Е.В., Пшеничникова Т.А., Афонников Д.А. Компьютерная система WheatPGE для анализа взаимосвязи фенотип-генотип-окружающая среда у пшеницы. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2011;15(4):784-793  
[Genaev M.A., Doroshkov A.V., Morozova E.V., Pshenichnikova T.A., Afonnikov D.A. WheatPGE: A system for analysis of relationships among the phenotype, genotype, and environment in wheat. *Russ. J. Genet. Appl. Res.* 2012;2(3):262-269. DOI 10.1134/S2079059712030045]
- Гончар-Зайкин П.П., Чертов В.Г. Надстройка к Excel для статистической оценки и анализа результатов полевых и лабораторных опытов. В: Рациональное природопользование и сельскохозяйственное производство в южных регионах Российской Федерации. М.: Современные тетради, 2003;559-565  
[Gonchar-Zaykin P.P., Chertov V.G. Nadstroyka k Excel dlya statisticheskoy ocenki i analiza rezul'tatov polevyh i laboratornyh opytov [Elektronnyy resurs]. Available at: URL: <http://vniioh.ru/nadstroyka-k-excel-dlya-statisticheskoy-ocenki-i-analiza-rezultatov-polevyyh-i-laboratornykh-opytov> (Accessed 26.09.2021) (in Russian)]
- Дорошков А.В., Арсенина С.И., Пшеничникова Т.А., Афонников Д.А. Применение компьютерного анализа микроразображений листа для оценки характеристик опушения пшеницы *Triticum aestivum* L. *Информационный вестник ВОРУС*. 2009;13(1):218-226  
[Doroshkov A.V., Arsenina S.I., Pshenichnikova T.A., Afonnikov D.A. The use of computer-based image processing to leaf hairiness analysis in wheat *Triticum aestivum* L. *Informatsionny Vestnik VOGiS = The Herald of Vavilov Society for Geneticists and Breeding Scientists*. 2009;13(1):218-226 (in Russian)]
- Дорошков А.В., Афонников Д.А., Пшеничникова Т.А. Генетический анализ опушения листа у изогенных линий мягкой пшеницы сорта Новосибирская 67. *Генетика*. 2014;50(2):172-180. DOI 10.7868/S0016675813120023  
[Doroshkov A.V., Afonnikov D.A., Pshenichnikova T.A. Genetic analysis of leaf pubescence in isogenic lines of bread wheat Novosibirskaya 67. *Russ. J. Genet.* 2014;50:153-160. DOI 10.1134/S1022795413120028]
- Крупин П.Ю., Дивашук М.Г., Фесенко И.А., Карлов Г.И. Адаптация микросателлитных SSR-маркеров пшеницы для анализа геномов пырея среднего, пырея удлиненного и пшенично-пырейных гибридов. *Изв. ТСХА*. 2011;3:49-57  
[Kroupin P.Yu., Divashuk M.G., Fesenko I.A., Karlov G.I. Adaptation of microsatellite SSR-markers of wheat for the genome analysis of wheatgrass, intermediate wheatgrass, and wheat-wheatgrass hybrids. *Izvestiya Timiryazevskoy Sel'skhozjajstvennoy Akademii = Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy*. 2011;3:49-57 (in Russian)]
- Крупин П.Ю., Дивашук М.Г., Карлов Г.И. Использование генетического потенциала многолетних дикорастущих злаков в селекционном улучшении пшеницы. *С.-х. биология*. 2019;54(3):409-425  
[Kroupin P.Yu., Divashuk M.G., Karlov G.I. Gene resources of perennial wild cereals involved in breeding to improve wheat crop. *Sel'skhozhozyaistvennaya Biologiya = Agricultural Biology*. 2019;54(3):409-425. DOI 10.15389/agrobology.2019.3.409eng]
- Майстренко О.И. Идентификация и локализация генов опушения листа у молодых растений мягкой пшеницы. *Генетика*. 1976;12(1):5-15  
[Maistrenko O.I. Identification and localization of genes controlling the pubescence of the leaf of young soft wheat plants. *Genetika (Moscow)*. 1976;12(1):5-15 (in Russian)]
- Осипова С.В., Рудиковский А.В., Пермяков А.В., Рудиковская Е.Г., Пермякова М.Д., Верхотуров В.В., Пшеничникова Т.А. Физиологические реакции линий пшеницы (*Triticum aestivum* L.) с генетически различным опушением листа на водный дефицит. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2020;24(8):813-820. DOI 10.18699/VJ20.678  
[Osipova S.V., Rudikovskii A.V., Permyakov A.V., Rudikovskaya E.G., Permyakova M.D., Verkhotur V.V., Pshenichnikova T.A. Physiological responses of wheat (*Triticum aestivum* L.) lines with genetically different leaf pubescence. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2020;24(8):813-820. DOI 10.18699/VJ20.678]
- Першина Л.А., Трубачеева Н.В., Шумный В.К., Бадаева Е.Д. Получение и изучение линии с замещением хромосомы 4В пшеницы *Triticum aestivum* L. на хромосому 4Н<sup>mar</sup> дикого ячменя *Hordeum marinum* ssp. *gussoneanum* (4x). *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2023;27(6):545-552. DOI 10.18699/VJGB-23-66  
[Pershina L.A., Trubacheeva N.V., Shumny V.K., Badaeva E.D. Development and characterization of a line with substitution of chromosome 4B of wheat *Triticum aestivum* L. on chromosome 4H<sup>mar</sup> of wild barley *Hordeum marinum* ssp. *gussoneanum* (4x). *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2023;27(6):545-552. DOI 10.18699/VJGB-23-66]
- Швачко Н.А., Семилет Т.В., Тихонова Н.Г. Трихомы у высших растений: гомологические ряды в наследственной изменчивости и молекулярно-генетические механизмы. *Генетика*. 2020;56(11):1320-1332. DOI 10.31857/S0016675820110089  
[Shvachko N.A., Semilet T.V., Tikhonova N.G. Trichomes in higher plants: homological series in hereditary variability and molecular genetic mechanisms. *Russ. J. Genet.* 2020;56(11):1359-1370. DOI 10.1134/S1022795420110083]
- Adonina I.G., Timonova E.M., Salina E.A. Introgressive hybridization of common wheat: results and prospects. *Russ. J. Genet.* 2021;57(4):390-407. DOI 10.1134/S1022795421030029
- Brooks S.A., See D., Brown-Guedira G. SNP-based improvement of a microsatellite marker associated with Karnal bunt resistance in wheat. *Crop Sci.* 2006;46(4):1467-1470. DOI 10.2135/cropsci2005.05-0065
- Dobrovolskaya O.B., Pshenichnikova T.A., Arbusova V.S., Lohwasser U., Röder M.S., Börner A. Molecular mapping of genes determining hairy leaf character in common wheat with respect to other species of the Triticeae. *Euphytica*. 2007;155:285-293. DOI 10.1007/s10681-006-9329-7
- Doroshkov A.V., Afonnikov D.A., Dobrovolskaya O.B., Pshenichnikova T.A. Interactions between leaf pubescence genes in bread wheat as assessed by high throughput phenotyping. *Euphytica*. 2016;207:491-500. DOI 10.1007/s10681-015-1520-2
- Hamaoka N., Yasui H., Yamagata Y., Inoue Y., Furuya N., Araki T., Ueno O., Yoshimura A. A hairy-leaf gene, BLANKET LEAF, of wild *Oryza nivara* increases photosynthetic water use efficiency in rice. *Rice*. 2017;10(1):20. DOI 10.1186/s12284-017-0158-1

- Genaev M.A., Doroshkov A.V., Pshenichnikova T.A., Kolchanov N.A., Afonnikov D.A. Extracting quantitative characteristics of wheat leaf hairiness using image processing technique. *Planta*. 2012;236: 1943-1954. DOI 10.1007/s00425-012-1751-6
- Gordeeva E., Badaeva E., Yudina R., Shchukina L., Shoeva O., Khlestkina E. Marker-assisted development of a blue-grained substitution line carrying the *Thinopyrum ponticum* chromosome 4Th(4D) in the spring bread wheat Saratovskaya 29 background. *Agronomy*. 2019;9:723. DOI 10.3390/agronomy9110723
- 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
- Kaur J., Kariyat R. Role of trichomes in plant stress biology. In: Núñez-Farfán J., Valverde P. (Eds.). *Evolutionary Ecology of Plant-Herbivore Interaction*. Springer, 2020;15-35. DOI 10.1007/978-3-030-46012-9\_2
- Korzun V., Malyshev S., Pickering R.A., Börner A. RFLP mapping of a gene for hairy leaf sheath using a recombinant line from *Hordeum vulgare* L. × *Hordeum bulbosum* L. cross. *Genome*. 1999;42(5):960-963. DOI 10.1139/g99-021
- Leonova I.N., Röder M.S., Kalinina N.P., Budashkina E.B. Genetic analysis and localization of loci controlling leaf rust resistance of *Triticum aestivum* × *Triticum timopheevii* introgression lines. *Russ. J. Genet.* 2008;44:1431-1437. DOI 10.1134/S1022795408120077
- Li H., Wang X. *Thinopyrum ponticum* and *Th. intermedium*: the promising source of resistance to fungal and viral diseases of wheat. *J. Genet. Genomics*. 2009;36(9):557-565. DOI 10.1016/S1673-8527(08)60147-2
- Li H., Conner R.L., Chen Q., Li H., Laroche A., Graf R.J., Kuzyk A.D. The transfer and characterization of resistance to common root rot from *Thinopyrum ponticum* to wheat. *Genome*. 2004;47(1):215-223. DOI 10.1139/g03-095
- Li M., Wang Y., Liu X., Li X., Wang H., Bao Y. Molecular cytogenetic identification of a novel wheat – *Thinopyrum ponticum* 1J<sup>S</sup> (1B) substitution line resistant to powdery mildew and leaf rust. *Front. Plant Sci.* 2021;12:727734. DOI 10.3389/fpls.2021.727734
- McIntosh R.A., Devos K.M., Dubcovsky J., Morris C.F., Rogers W.J. *Catalogue of Gene Symbols for Wheat*. Supplement. 2003. Available at: <https://wheat.pw.usda.gov/ggpages/wgc/2003upd.html>
- Niu Z., Klindworth D.L., Yu G., Friesen T.L., Chao S., Jin Y., Cai X., Ohm J.-B., Rasmussen J.B., Xu S.S. Development and characterization of wheat lines carrying stem rust resistance gene *Sr43* derived from *Thinopyrum ponticum*. *Theor. Appl. Genet.* 2014;127(4):969-980. DOI 10.1007/s00122-014-2272-4
- Plaschke J., Ganal M.W., Röder M.S. Detection of genetic diversity in closely related bread wheat using microsatellite markers. *Theor. Appl. Genet.* 1995;91(6-7):1001-1007. DOI 10.1007/BF00223912
- Pshenichnikova T.A., Lapochkina I.F., Shchukina L.V. The inheritance of morphological and biochemical traits introgressed into common wheat (*Triticum aestivum* L.) from *Aegilops speltoides* Tausch. *Genet. Resour. Crop Evol.* 2007;54(2):287-293. DOI 10.1007/s10722-005-4499-z
- Pshenichnikova T.A., Khlestkina E.K., Shchukina L.V., Simonov A.V., Chistyakova A.K., Morozova E.V., Landjeva S., Karceva T., Börner A. Exploitation of Saratovskaya 29 (Janetzkis Probat 4D\*7A) substitution and derivative lines for comprehensive phenotyping and molecular mapping of quantitative trait loci (QTL). In: EWAC Newsletter 2012, Proc. of the 15th International EWAC Conference, 7–11 November 2011, Novi Sad, Serbia. 2012;19-22
- Pshenichnikova T.A., Doroshkov A.V., Simonov A.V., Afonnikov D.A., Börner A. Diversity of leaf pubescence in bread wheat and relative species. *Genet. Resour. Crop Evol.* 2017;64(7):1761-1773. DOI 10.1007/s10722-016-0471-3
- Pshenichnikova T.A., Doroshkov A.V., Osipova S.V., Permyakov A.V., Permyakova M.D., Efimov V.M., Afonnikov D.A. Quantitative characteristics of pubescence in wheat (*Triticum aestivum* L.) are associated with photosynthetic parameters under conditions of normal and limited water supply. *Planta*. 2019;249(3):839-847. DOI 10.1007/s00425-018-3049-9
- Röder M.S., Korzun V., Wendehake K., Plaschke J., Tixier M.H., Leroy P., Ganal M.W. A microsatellite map of wheat. *Genetics*. 1998;149(4):2007-2023. DOI 10.1093/genetics/149.4.2007
- Saade S., Kutlu B., Draba V., Förster K., Schumann E., Tester M., Pillen K., Maurer A. A donor-specific QTL, exhibiting allelic variation for leaf sheath hairiness in a nested association mapping population, is located on barley chromosome 4H. *PLoS One*. 2017;12(12): e0189446. DOI 10.1371/journal.pone.0189446
- Salem K.F.M., Mattar M.Z. Identification of microsatellite alleles for salt tolerance at seedling stage in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Life Sci. J.* 2014;11(12s):1064-1073
- Schreuder M.D.J., Brewer C.A., Heine C. Modelled influences of non-exchanging trichomes on leaf boundary layers and gas exchange. *J. Theor. Biol.* 2001;210:23-32. DOI 10.1006/jtbi.2001.2285
- Shchukina L.V., Pshenichnikova T.A., Khlestkina E.K., Misheva S., Kartseva T., Abugalieva A., Börner A. Chromosomal location and mapping of quantitative trait locus determining technological parameters of grain and flour in strong-flour bread wheat cultivar Saratovskaya 29. *Cereal Res. Commun.* 2018;46(4):628-638. DOI 10.1556/0806.46.2018.047
- Shchukina L.V., Simonov A.V., Demenkova M.A., Klykov A.G., Shamanin V.P., Pozherukova V.E., Lepkhov S.B., Chebatereva M.V., Petin V.A., Börner A., Pshenichnikova T.A. Increased grain protein and gluten contents of bread wheat caused by introgression of a *T. timopheevii* segment into chromosome 2A. *Euphytica*. 2022;218: 170. DOI 10.1007/s10681-022-03121-w
- Simonov A.V., Smirnova O.G., Genaev M.A., Pshenichnikova T.A. The identification of a new gene for leaf pubescence introgressed into bread wheat from *Triticum timopheevii* Zhuk. and its manifestation in a different genotypic background. *Plant Genet. Resour.* 2021; 19(3):238-244. DOI 10.1017/S1479262121000277
- Singh A., Pallavi J.K., Gupta P., Prabhu K.V. Identification of microsatellite markers linked to leaf rust resistance gene *Lr25* in wheat. *J. Appl. Genet.* 2012;53(1):19-25. DOI 10.1007/s13353-011-0070-0
- Sukhwinder-Singh, Brown-Guedira G.L., Grewal T.S., Dhaliwal H.S., Nelson J.C., Singh H., Gill B.S. Mapping of a resistance gene effective against Karnal bunt pathogen of wheat. *Theor. Appl. Genet.* 2003;106(2):287-292. DOI 10.1007/s00122-002-1112-0
- Taketa S., Chang C.L., Ishii M., Takeda K. Chromosome arm location of the gene controlling leaf pubescence of a Chinese local wheat cultivar Hong-mang-mai. *Euphytica*. 2002;125(2):141-147. DOI 10.1023/A:1015812907111
- Wan H., Yang Y., Li J., Zhang Z., Yang W. Mapping a major QTL for hairy leaf sheath introgressed from *Aegilops tauschii* and its association with enhanced grain yield in bread wheat. *Euphytica*. 2015; 205:275-285. DOI 10.1007/s10681-015-1457-5
- Wang S., Wang C., Wang Y., Wang Y., Chen C., Ji W. Molecular cytogenetic identification of two wheat – *Thinopyrum ponticum* substitution lines conferring stripe rust resistance. *Mol. Breed.* 2019;39:143. DOI 10.1007/s11032-019-1053-9
- Yang G., Deng P., Ji W., Fu S., Li H., Li B., Li Zh., Zheng Q. Physical mapping of a new powdery mildew resistance locus from *Thinopyrum ponticum* chromosome 4AgS. *Front. Plant Sci.* 2023;14:1131205. DOI 10.3389/fpls.2023.1131205
- Zeven A.C. Wheats with purple and blue grains: a review. *Euphytica*. 1991;56:243-258
- Zheng Q., Li B., Mu S., Zhou H., Li Z. Physical mapping of the blue-grained gene(s) from *Thinopyrum ponticum* by GISH and FISH in a set of translocation lines with different seed colors in wheat. *Genome*. 2006;49(9):1109-1114. DOI 10.1139/g06-073

**Конфликт интересов.** Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 03.12.2023. После доработки 26.06.2024. Принята к публикации 26.06.2024.