

Перевод на английский язык <https://vavilov.elpub.ru/jour>

Создание и изучение гибридов полба (*Triticum dicoccum*) × тритикале

О.Г. Силкова¹ , Ю.Н. Иванова¹, П.И. Стёпочкин²

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

² Сибирский научно-исследовательский институт растениеводства и селекции – филиал Федерального исследовательского центра Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

 silkova@bionet.nsc.ru

Аннотация. Тритикале (× *Triticosecale* Wittmack) представляет большой интерес как страховая культура, способная обеспечить стабильность валового сбора фуражного и продовольственного зерна с более низкими затратами. В Западной Сибири возделываются сорта только озимых тритикале, однако яровые тритикале являются значимыми для выращивания в регионах, не пригодных для озимых культур. Для создания яровых сортов с высокой урожайностью и хорошим качеством зерна необходимо изучение и обогащение генофонда, выделение доноров хозяйственно ценных признаков. Одним из возможных путей решения этой задачи может быть получение вторичных гексаплоидных тритикале с привлечением тетраплоидного дикорастущего вида пшеницы полба *Triticum dicoccum* (Schrank) Schuebl. Целью данной работы было создание и изучение гибридов полбы *T. dicoccum* (Schrank) Schuebl. с гексаплоидной тритикале с использованием геномной *in situ* гибридизации при окрашивании мейотических хромосом и анализ элементов продуктивности растений в F₄–F₈. По признакам продуктивности и природы зерна в гибридной популяции F₄ были отобраны растения ДТ4, ДТ5, ДТ6 и выявленные в их потомстве пребридинговые формы F₆ – ДТ 4/168, ДТ 5/176 и ДТ 6/186. Потомства гибридов ДТ4 и ДТ5 и форм ДТ 4/168 и ДТ 5/176 имели повышенную природу зерна (свыше 750 г/л), но невысокую продуктивность. Гибрид ДТ6 и полученная от него форма ДТ 6/186 отличались высокими показателями продуктивности зерна (785 ± 41 и 822 ± 74 г/м² соответственно), но, как и отцовская форма тритикале УК 30/33, имели пониженную природу зерна. У растений потомства F₈ ДТ 6/186 в мейозе обнаружено 7 гомологичных пар хромосом ржи и от 27 до 30 хромосом пшеницы, что свидетельствует о наличии полного генома ржи и двух геномов пшеницы AABB. Хромосомы ржи демонстрировали стабильное формирование бивалентов в отличие от хромосом пшеницы, что вызвало анеуплоидию в популяциях растений. Таким образом, получены гексаплоидные формы ДТ 4/168 и ДТ 5/176 с хорошо выполненным гладким зерном и высокой натурой зерна, которые можно использовать в качестве источника этого признака для селекции тритикале пищевого направления. Форма ДТ 6/186 перспективна для дальнейшего селекционного процесса с целью получения высокоурожайных форм тритикале.

Ключевые слова: тритикале; *Triticum dicoccum*; отдаленные гибриды; геномная *in situ* гибридизация; признаки продуктивности; мейоз; пребридинговые формы.

Для цитирования: Силкова О.Г., Иванова Ю.Н., Стёпочкин П.И. Создание и изучение гибридов полба (*Triticum dicoccum*) × тритикале. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2023;27(4):323-332. DOI 10.18699/VJGB-23-39

Creation and study of emmer (*Triticum dicoccum*) × triticales hybrids

O.G. Silkova¹ , Y.N. Ivanova¹, P.I. Stepochkin²

¹ Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

² Siberian Research Institute of Plant Production and Breeding – Branch of the Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

 silkova@bionet.nsc.ru

Abstract. Triticale (× *Triticosecale* Wittmack) is of great interest as an insurance crop that can ensure the stability of the gross harvest of feed and food grains at a lower cost. In Western Siberia, only winter triticales are cultivated, however, spring triticales are important for cultivation in regions not suitable for winter crops. To create spring varieties with high yields and good grain quality, it is necessary to study and enrich the gene pool, identify donors of economically valuable traits. One of the possible ways to solve this problem can be through the production of secondary hexaploid triticales with the involvement of the tetraploid wild-growing species of emmer wheat *Triticum dicoccum* (Schrank) Schuebl. The aim of this work was to create and study hybrids of emmer *T. dicoccum* (Schrank) Schuebl. with hexaploid triticales using genomic *in situ* hybridization for staining of meiotic chromosomes and analysis of plant productivity elements in F₄–F₈. DT4, DT5, DT6 plants and the prebreeding F₆ forms obtained from them – DT 4/168, DT 5/176 and DT 6/186 – were selected according to the characteristics of the productivity and the nature of the grain in the F₄ hybrid population. The offspring of hybrids DT4 and DT5 and prebreeding forms DT 4/168 and DT 5/176 had an increased grain nature (over 750 g/l), but low productivity. The hybrid DT6 and the breeding

form DT 6/186 obtained from it had high grain productivity (785 ± 41 and 822 ± 74 g/m², respectively), but, like the paternal form of triticales UK 30/33, had a reduced nature of the grain. In F₈ DT 6/186 plants, 7 homologous pairs of rye chromosomes and from 27 to 30 wheat chromosomes were found in meiosis, which indicates the presence of a complete rye genome and two wheat AABB genomes. Rye chromosomes showed stable formation of bivalents in contrast to wheat chromosomes, which caused the presence of aneuploids in plant populations. Thus, hexaploid forms DT 4/168 and DT 5/176 with well-made smooth grain and high grain size were obtained, which can be used as a source of this trait for selection of food-grade triticales. DT 6/186 is a promising form for further breeding in order to obtain high-yielding forms of triticales.

Key words: triticales; *Triticum dicoccum*; wide hybrids; genomic *in situ* hybridization; productivity traits; meiosis; prebreeding forms.

For citation: Silkova O.G., Ivanova Y.N., Stepochkin P.I. Creation and study of emmer (*Triticum dicoccum*) × triticales hybrids. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii* = *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2023;27(4):323-332. DOI 10.18699/VJGB-23-39

Введение

Гибрид между пшеницей и рожью Triticale (× *Triticosecale* Wittmack) как аллополиплоидный вид существует эволюционно недавно. Первые фертильные пшенично-ржаные гибриды, полученные естественным путем, были обнаружены в конце 20-х гг. прошлого столетия на Юго-Восточной сельскохозяйственной экспериментальной станции в Саратове (Meister, 1921). Растения имели «промежуточные» признаки и были описаны Г.К. Мейстером как новый ботанический вид – *Triticum Secalotriticum saratoviense* Meister (Левитский, 1978). Мейстер сразу предсказал практическую ценность таких межродовых скрещиваний. Рукотворные пшенично-ржаные гибриды (*Triticosecale* Wittmack) впервые получены немецким селекционером Римпау в 1888 г. (Müntzing, 1974). Им описано 12 растений, потомков пшенично-ржаного гибрида, которые принято считать первыми тритикале (× *Triticosecale* Wittmack). Цитологический анализ первых тритикале, созданных в России и Германии, показал, что соматическое число хромосом растений равно 56 (8x) (Мюнтцинг, 1963; Левитский, Бенецкая, 1978), что демонстрирует объединение четырех геномов AABBDDRR, AABBDD мягкой пшеницы и RR ржи.

Октоплоидные тритикале привлекли большое внимание селекционеров благодаря высокой озерненности колоса, повышенному иммунитету к фитопатогенам, устойчивости к неблагоприятным факторам среды. Недостатком первичных форм тритикале являлись нарушения в мейозе (Мюнтцинг, 1963; Shkutina, Khvostova, 1971; Lukaszewski, Gustafson, 1987) и большая частота анеуплоидов в ранних поколениях (Krolow, 1962; Стёпочкин, Владимиров, 1978; Silkova et al., 2021), что вызывало пониженную фертильность. Щуплость зерна и позднеспелость у октоплоидных форм тоже ограничивали прямое использование их в качестве сортов. В связи с этим во всем мире были предприняты значительные усилия для разработки технологий создания более перспективных форм с разнообразными селекционно значимыми признаками, которыми оказались гексаплоидные тритикале (Шулындин, 1975).

Первичные гексаплоидные тритикале с геномным составом AABBRR создавались путем скрещивания тетраплоидных видов пшениц (*T. turgidum*, *T. durum*) с рожью *S. cereale* (Müntzing, 1974). Однако избавиться полностью от нежелательных признаков не удалось. Для улучшения агрономически важных признаков расширяли генофонд тритикале: в скрещивания вовлекались октоплоидные

формы и коммерческие сорта мягкой пшеницы, как и гексаплоидные тритикале с полным геномом ржи и двумя геномами пшеницы, выявляющиеся в потомстве октоплоидных тритикале в результате элиминации хромосом D генома (Стёпочкин, 1978; Dou et al., 2006; Zhou et al., 2012; Hao et al., 2013; Li et al., 2015; Evtushenko et al., 2019). Скрещивание двух первичных октоплоидных тритикале давало гексаплоидное потомство, и программы селекции были сосредоточены на гибридизации этих октоплоидов с выделяемыми в потомстве гексаплоидами (Писарев, 1964; Jenkins, 1969; Ammar et al., 2004; Oettler, 2005). Гексаплоидные тритикале были более стабильными по продуктивности (Müntzing, 1974; Oettler, 2005). В результате получены и карiotипированы различные рекомбинантные формы вторичных тритикале (Merker, 1975; Gustafson, Bennett, 1976; Lukaszewski, Gustafson, 1983; Badaev et al., 1985; Cheng, Murata, 2002; Шишкина и др., 2009; Mergoum et al., 2009; Fu et al., 2014). Часть из них, с комбинированными пшенично-ржаными геномами, имела коммерческую ценность (Merker, 1975; Oettler, 2005; Zhou et al., 2012).

Для дальнейшего улучшения агрономических качеств тритикале использовали межродовые и межвидовые скрещивания. В гибридизацию с гексаплоидной тритикале были привлечены растения видов *Aegilops crassa* ($2n = 4x = 28$; DDMcrMcr), *Ae. juvenalis* ($2n = 6x = 42$; DDcCuCuMjMj), *Ae. squarrosa* (син. *Ae. tauschii*; $2n = 2x = 14$; DD) и *Ae. triaristata* ($2n = 6x = 42$; CuCuMtMt Mt2Mt2) (Gruszecka et al., 1996), *Agropyron intermedium* ssp. *trichophorum* ($2n = 42$) (Gupta, Fedak, 1986a), *Hordeum parodii* Covas (Gupta, Fedak, 1986b), *H. vulgare* L. (Balyan, Fedak, 1989) и *T. monococcum* L. (Neumann, Kison, 1992). Межродовые полиплоидные тритикале создавали также с помощью гибридизации с «промежуточными формами», несущими хотя бы один набор хромосом (геном), общий с геномом тритикале. В результате были получены растения, несущие гены устойчивости к заболеваниям. Линии, выделенные в потомстве гибридов тритикале (AABBRR) с амфидиплоидом (пшеница × *Psathyrostachys huashanica*, $2n = 8x = 56$; AABBDDNsNs), характеризовались устойчивостью к желтой ржавчине (Kang et al., 2016). При гибридизации гексаплоидной тритикале с амфиплоидной промежуточной формой (*Ae. variabilis* × *S. cereale*, $2n = 6x = 42$; UUSvSvRR) получены дополненные и замещенные формы с хромосомой 3Sv *Ae. variabilis* с геном устойчивости к мучнистой росе *Pm13* (Kwiatk et al., 2016). В потомстве

гибридов тритикале × амфилоид (*Ae. tauschii* × *S. cereale*, $2n = 4x = 28$; DDRR) были выделены дополненные и замещенные линии по хромосоме 2D с геном устойчивости к листовой ржавчине *Lr39* и геном полукарликовости *Rht8*, а также по хромосомам 3D (или 3D/3B) с геном *Lr32* (Kwiatk et al., 2015).

Таким образом, благодаря успехам селекции тритикале стала экономически значимым новым видом зерновых культур с высокой продуктивностью и урожайностью зеленой массы, что позволяет использовать ее на зернофураж и зеленый корм (McGoverin et al., 2011; Ayalew et al., 2018). В последние три десятилетия продукция этой культуры приобретает все большее значение, что видно по увеличению посевных площадей во всем мире с 1453269 га в 1994 г. до 4157018 га в 2016 г. Из зерна тритикале получают биоэтанол, пищевую пленку и различные продукты питания (хлеб, печенье, макаронные изделия, лепешки, солод) (Zhu, 2018), а отруби служат источником пребиотиков и антиоксидантов для йогурта. Зерно продовольственной тритикале по содержанию макро- и микроэлементов сравнимо с пшеницей (Zhu, 2018). Содержание белка в зерне тритикале на 1–1.5 % выше по сравнению с пшеницей и на 3–4 % – с рожью. Содержание клейковины такое же, как в зерне пшеницы, или на 2–4 % выше (Мелешкина и др., 2015). Однако тритикале уступает по натуре зерна. Этот показатель тесно связан с выполненностью и твердостью зерна, а также с его крупностью и формой. Средние величины натуре зерна пшеницы – 700–810 г/л. При показателе менее 740 г/л выход муки обычно быстро снижается по мере дальнейшего уменьшения натурального веса. Большинство яровых форм тритикале имеют морщинистое зерно и низкий выход муки, что ограничивает ее использование для хлебопечения (Rakha et al., 2011).

Для создания высокопродуктивных отечественных сортов тритикале с высоким качеством зерна необходимо изучение и обогащение генофонда, выделение доноров хозяйственно ценных признаков. Одним из возможных путей решения этой задачи может быть выведение вторичных гексаплоидных тритикале с привлечением тетраплоидного дикорастущего вида пшеницы полба *T. dicoccum* (Schrank) Schuebl., у которого продолговатое крупное и выполненное зерно.

Целью работы было создание новых форм гексаплоидной тритикале (геном AABBRR) с улучшенным показателем натуре зерна при скрещивании полбы (*T. dicoccum* Schrank, геном AABB) с тритикале, изучение у них признаков продуктивности и мейотической стабильности с окрашиванием хромосом с помощью геномной *in situ* гибридизации.

Материал и методы

Растительный материал. Новые формы гексаплоидной тритикале получены при гибридизации полбы (*T. dicoccum* (Schrank) Schuebl.) с тритикале (× *Triticosecale* Wittmack). В качестве материнских растений использовался межсортовой гибрид F_1 между формами полбы (Л133 × ПКК) × к-25516 (геном AABB). Остистая полуголозерная полба (Л133 × ПКК) создана сотрудниками ВИР, характеризуется ломким колосом и слабой продуктивностью зер-

на, а безостая полба к-25516 выделена в СибНИИРС – филиале ИЦИГ СО РАН из популяции коллекционного остистого образца ВИР. Отцовской была селекционная форма гексаплоидной тритикале УК 30/33, отобранная из популяции цитогенетически нестабильной октоплоидной тритикале УК30 (геном AABBDDRR), созданной в СибНИИРС – филиале ИЦИГ СО РАН на основе скрещивания мягкой пшеницы, сорт Ульяновка, с рожью, сорт Короткостебельная 69, с последующим удвоением числа хромосом водным раствором колхицина.

Для исследований были выбраны потомства трех гибридов F_4 , обозначенные как ДТ4, ДТ5 и ДТ6, а также трех селекционных форм ДТ 4/168, ДТ 5/176 и ДТ 6/186, выделенные в F_5 из популяций гибридов ДТ4, ДТ5 и ДТ6 соответственно. В 2020 г. их потомство F_6 было высеяно для изучения совместно с гибридами F_4 в питомнике отдаленных гибридов пшеницы на поле СибНИИРС.

Флуоресцентная *in situ* гибридизация мейотических хромосом. Для оценки мейотической стабильности у селекционных форм, в потомстве F_7 растения ДТ 6/186 отобраны два наиболее продуктивных растения ДТ 6/186/156 и ДТ 6/186/165, семена F_8 которых были высеяны в гидропонной теплице ИЦИГ СО РАН весной 2021 г. Изучение поведения хромосом у растений этого потомства проведено с помощью рутинного метода окрашивания ацетокармином и с помощью окрашивания FISH (флуоресцентной *in situ* гибридизации) по описанной ранее методике (Иванова и др., 2019).

Анализировали мейоциты на стадиях диакinesis, метафазы I (МI), анафазы I (AI) и телофазы II (ТII). В работе использовали: пробу *Aegilops tauschii* pAct6-09, специфичную для центромерных повторов хромосом риса, пшеницы, ржи и ячменя (Zhang et al., 2004); pAWRc, специфичную для центромерного повтора хромосом ржи (Francki, 2001); и геномную ДНК ржи. Образцы ДНК повторов pAct6-09 и pAWRc любезно предоставлены Dr. A. Lukaszewcki (Университет Риверсайд, Калифорния, США). Центромеро-специфичные пробы метили биотином 16-dUTP или дигоксигенином 11-dUTP при помощи полимеразной цепной реакции (ПЦР). Суммарную ДНК ржи метили ник-трансляцией с дигоксигенином 11-dUTP. Пробы были использованы совместно в различных пропорциях и смешивались с блокирующей пшеничной ДНК. Препараты заключали в среду Vectashield antifade solution (Vector Laboratories), замедляющую выцветание флуоресценции и содержащую 1 мкг/мл DAPI (4',6-diamidino-2-phenylindol, Sigma-Aldrich, США) для окрашивания хроматина. Все препараты анализировали при помощи микроскопа Axio Imager M1 (Karl Zeiss, Германия). Изображения регистрировались камерой ProgRes MF (Meta Systems, Jenoptik) в ЦКП микроскопического анализа биологических объектов СО РАН и обрабатывались с использованием программного обеспечения Adobe Photoshop CS2.

Анализ хозяйственно ценных признаков. Структурный анализ растений проводили в помещении, оборудованном для метрических измерений, обмолота колосьев и взвешивания семян. Получены данные по элементам продуктивности: длина колоса, плотность колоса, масса зерна с колоса, масса 1000 зерен, число зерен колоска, натура зерна с помощью микропушки (Стёпочкина, Стё-

почкин, 2015) и продуктивность зерна в пересчете на 1 м². Статистическую обработку результатов выполняли по общепринятой методике (Доспехов, 1985). При определении достоверности различий между средними значениями двух выборочных совокупностей использовали *t*-критерий Стьюдента.

Результаты

Растения родительских форм характеризовались различной морфологией колоса и зерна. У растений полбы (Л133 × ПКК) колос короткий, остистый, ломкий, зерно гладкое, продолговатое (рис. 1, а). Образец полбы к-25516 безостый, с тонким продолговатым зерном (см. рис. 1, б). У тритикале УК 30/33 колос плотный, остистый, зерно по форме как у мягкой пшеницы, но морщинистое (см. рис. 1, в).

Растения трех гибридов F₄ полбы с тритикале различались по морфологии колоса (табл. 1, см. рис. 1, г–е). У гибрида ДТ6 колос остистый и плотный. У растений двух других гибридов колосья более рыхлые. Колоски на их концах стерильные, в результате чего они часто поражаются спорыньей.

У всех гибридов, как и у отцовской формы тритикале УК 30/33, колосоножка имеет опушение, что означает наличие гена, отвечающего за проявление данного признака, локализованного в длинном плече ржаной хромосомы 5R.

Тритикале УК 30/33 имеет короткий колос, невысокий показатель природы зерна и среднюю продуктивность зерна (см. табл. 1). Селекционные формы и гибриды, за исключением ДТ5, обладают более длинным колосом, чем отцовская форма УК 30/33. Гибрид ДТ5 из-за стерильности цветков в верхней части колоса и низкой массы 1000 зерен имеет низкую продуктивность. Гибрид ДТ4 обладает большой массой 1000 зерен (50 ± 2 г) и самой высокой натурой зерна (806 ± 14 г/л). Его продуктивность зерна выше, чем у гибрида ДТ5, но тоже не очень высокая из-за слабой озерненности колосков и колоса. Цветки на верхушке колоса также часто бывают стерильными. Гибрид ДТ6 характеризуется плотным колосом, высокой продуктивностью зерна (785 ± 41 г/м²), озерненностью колоса и колоска. Колос фертильный по всей длине.

Селекционные формы ДТ 4/168, ДТ 5/176 и ДТ 6/186 различаются между собой по массе зерна с колоса, числу

зерна с колоска, натуре зерна и продуктивности. ДТ 4/168, в отличие от гибрида ДТ4, из популяции которого он выделен, имеет более плотный колос, несколько лучшую озерненность колоса и колоска. Селекционный образец ДТ 5/176 более продуктивный, чем исходный гибрид ДТ5, но самый низкопродуктивный из трех изученных селекционных образцов. Небольшой размер колоса и стерильность 3–7 колосков в верхней части колоса являются причиной невысоких показателей продуктивности гибридов ДТ5 и ДТ 5/176. Форма ДТ 6/186 наиболее озерненная и продуктивная из всех изученных. Натура зерна, как и у тритикале УК 30/33, самая низкая (706 ± 25 г/л), зато продуктивность зерна с делянки составила 822 ± 74 г/м². Являясь более выровненной по морфологическим признакам растения, чем исходный гибрид ДТ6, но более продуктивной по зерну, ДТ 6/186 имеет большую селекционную ценность.

Цитологический анализ потомства двух растений (ДТ 6/186/156 и ДТ 6/186/165) высокопродуктивной формы ДТ 6/186 выявил нестабильность по числу хромосом и нарушения в поведении хромосом в первом и втором делениях мейоза. Окрашивание хромосом с помощью геномной *in situ* гибридизации у этих растений показало 14 хромосом ржи, которые образовывали биваленты, что означает присутствие семи пар гомологов (рис. 2, а). Однако в отдельных мейоцитах хромосомы бивалентов преждевременно разъединялись (происходил десинапсис), в результате чего хромосомы ржи становились унивалентными и аномально распределялись между полюсами клетки (рис. 3, а).

У обнаруженных анеуплоидных растений число хромосом варьировало от 2n = 41 до 2n = 44. Так, среди 10 проанализированных растений потомства ДТ 6/186/156 только у одного обнаружено 2n = 42 (см. рис. 2, б), а среди растений потомства ДТ 6/186/165 нет ни одного с эуплоидным числом хромосом.

Во время метафазы I присутствовали униваленты (см. рис. 2, в), которые при расхождении хромосом на стадии анафазы I задерживались на экваторе в 86.75 ± 4.56 и 61.32 ± 2.81 % клеток у ДТ 6/186/156 и ДТ 6/186/165 соответственно (табл. 2, см. рис. 3, в, г). Отстающие хромосомы либо разделялись на сестринские хроматиды (см. рис. 3, а, в, г), либо разрывались в районе центромеры. Нестабильность в расхождении хромосом во время де-

Таблица 1. Результаты структурного анализа растений тритикале и гибридов полбы с тритикале

Образец	Длина колоса, см	Плотность колоса	Масса зерна с колоса, г	Масса 1000 зерен, г	Число зерен колоска, шт.	Натура зерна, г/л	Продуктивность, г/м ²
УК 30/33	8.3 ± 0.3	2.89 ± 0.08	2.6 ± 0.2	47 ± 2	2.48 ± 0.10	706 ± 8	584 ± 33
ДТ4	11.0 ± 0.4**	2.10 ± 0.06	2.1 ± 0.2	50 ± 2	1.78 ± 0.10**	806 ± 14***	435 ± 34*
ДТ6	10.2 ± 0.2**	3.14 ± 0.07*	3.7 ± 0.2**	48 ± 1	2.43 ± 0.09	749 ± 16**	785 ± 41**
ДТ5	8.3 ± 0.1	2.64 ± 0.12*	1.3 ± 0.2*	39 ± 3*	1.56 ± 0.11**	789 ± 7***	280 ± 44**
ДТ 4/168	10.8 ± 0.8**	2.31 ± 0.08**	2.5 ± 0.4	47 ± 2	2.15 ± 0.26	760 ± 20*	531 ± 92
ДТ 6/186	10.8 ± 0.5**	2.38 ± 0.14**	3.9 ± 0.3**	48 ± 5	3.20 ± 0.18**	706 ± 25	822 ± 74**
ДТ 5/176	9.6 ± 0.7*	2.28 ± 0.11**	2.0 ± 0.3	47 ± 3	1.95 ± 0.13**	772 ± 48*	423 ± 67*

* *p* < 0.05; ** *p* < 0.01; *** *p* < 0.001 – достоверные различия между гибридом и 6х тритикале УК 30/33.



Рис. 1. Колосья и семена: а – полбы (Л133 × ПКК); б – полбы к-25516; в – тритикале УК 30/33; г-е – гибридов F₄: ДТ4 (г), ДТ6 (д), ДТ5 (е).

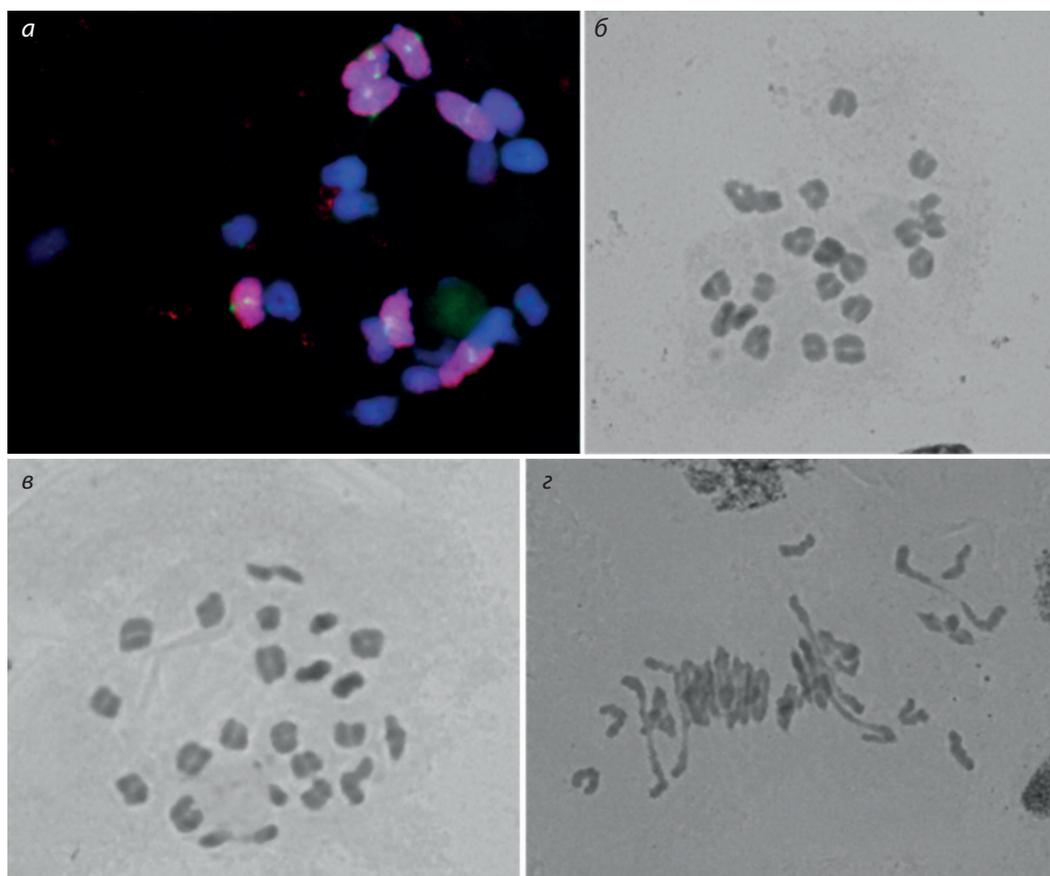


Рис. 2. Стадии диакинеза (а-в) и метафазы I (г) в мейозе потомства растения ДТ 6/186/156 (а, б) и растения ДТ 6/186/165 (в, г).

а, б – 21 бивалент, а – 7 бивалентов ржи; в – 21 бивалент и один унивалент; г – униваленты в метафазе I. а – геномная *in situ* гибридизация, хромосомы ржи окрашены красным; б-г – окрашивание ацетокармином.

ления приводила к формированию микроядер на стадии тетрад (рис. 4, а).

Микроядра обнаружены в 60.29 ± 3.14 и 72.16 ± 2.29 % тетрад у ДТ 6/186/156 и ДТ 6/186/165 соответственно (см. табл. 2). Даже у эуплоидного растения с $2n = 42$ (ДТ 6/186/156) микроядра обнаружены в 51.48 % тетрад,

что не позволяет считать это растение полностью цитогенетически стабильным.

По результатам анализа отобрано по одному растению с наименьшим числом мейоцитов с аномалиями на стадиях анафазы I и телофазы II популяций ДТ 6/186/156 и ДТ 6/186/165.

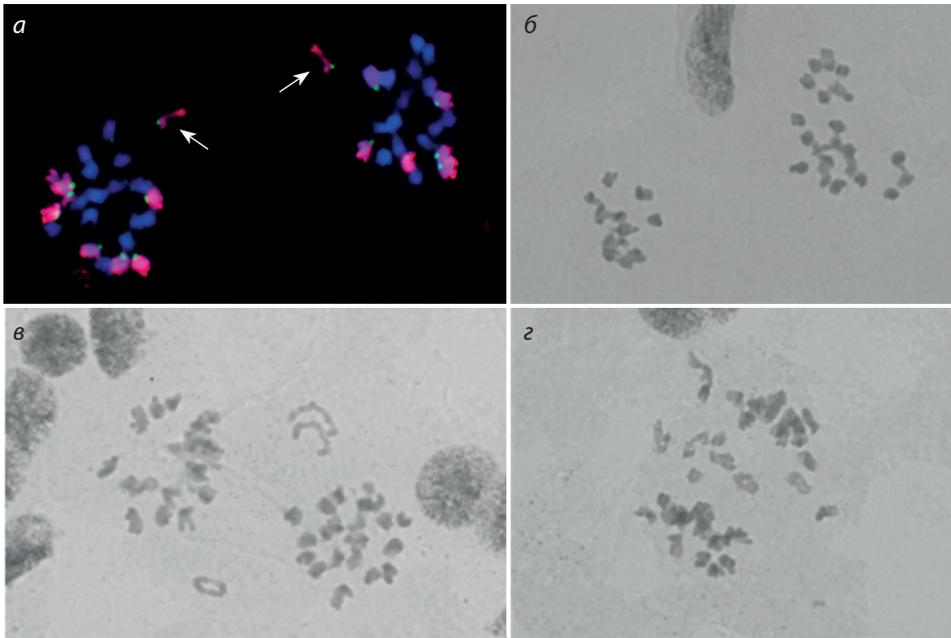


Рис. 3. Аномалии расхождения хромосом в анафазе I мейоза растений в потомстве ДТ 6/186/165: а – неравное расхождение хромосом пшеницы и ржи, хромосома ржи делится на сестринские хроматиды (указаны стрелками); б – неравное расхождение хромосом; в, з – задержка хромосом на экваторе клетки и разделение унивалентов на сестринские хроматиды.

а – геномная *in situ* гибридизация, хромосомы ржи окрашены красным; б–з – окрашивание ацетокармином.

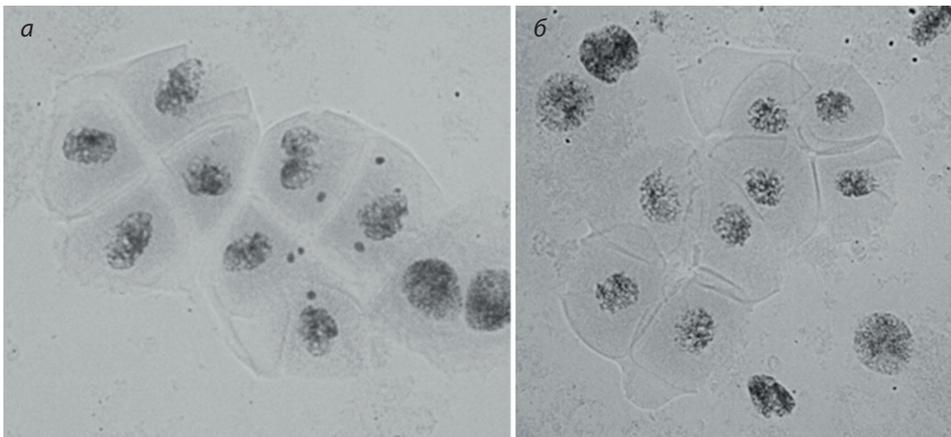


Рис. 4. Тетрады с микроядрами (а) и без микроядер (б).

Таблица 2. Анализ поведения хромосом в мейозе растений F_8

Селекционная форма	Анафаза I, число изученных растений		Число мейоцитов с аномальным расхождением хромосом в анафазе I, %	Тетрады, число изученных растений		Число тетрад с микроядрами, %
	клеток	растений		клеток	растений	
ДТ 6/186/156	10	534	86.75 ± 4.56	8	1830	60.29 ± 3.14
ДТ 6/186/165	9	698	61.32 ± 2.81	8	2866	72.16 ± 2.29

Обсуждение

Тритикале (× *Triticosecale* Wittmack) как сельскохозяйственная культура сочетает в себе высокий потенциал урожайности пшеницы с устойчивостью ржи к биотическим и абиотическим стрессам, что повышает ее адаптивность к условиям выращивания на засоленных почвах или почвах с высокой кислотностью и наличием токсичных тяжелых металлов. Благодаря этим качествам тритикале представляет интерес как страховая культура, способная обеспечить стабильность валового сбора фуражного и продовольственного зерна с более низкими затратами (McGoverin et al., 2011). Сфера применения зерна тритикале в основном ограничивается фуражом в животноводстве, производством из него комбикормов и биоэтанола. Однако в настоящее время возрастает интерес к использованию зерна тритикале в качестве продукта питания для человека. Известно, что зерно этой культуры имеет пищевую и диетическую ценность (Мелешкина и др., 2015; Zhu, 2018). Помимо белка, углеводов и жиров, оно содержит витамины, минеральные элементы и пищевые волокна (14–18 %) (Rakha et al., 2011; Zhu, 2018). По сравнению с пшеницей белок зерна тритикале более полноценен по аминокислотному составу, богаче такими незаменимыми аминокислотами, как лизин, треонин и лейцин (Мелешкина и др., 2015; Ториков и др., 2019). Крахмал тритикале, составляющий 3/4 от массы зерновки, содержит значительно меньше амилозы, чем крахмал ржи и пшеницы (Zhu, 2018), что способствует его лучшей перевариваемости организмом человека (Мелешкина и др., 2015).

Для увеличения объема тритикале в производстве хлебобулочных изделий, в последние десятилетия селекция этой культуры направлена на улучшение качества зерна и конечной продукции, в результате чего создаются сорта, предназначенные для хлебопечения (Грабовец и др., 2013). Разработаны ГОСТы на муку тритикалевую (ГОСТ 34142-2017). В характеристиках сортов озимой тритикале указывается пригодность для использования в хлебопечении. В России, как и в других странах, селекция тритикале ориентирована в основном на создание озимых сортов (Государственный реестр..., 2022). Но, как показала оценка сортообразцов по качеству зерна в коллекции яровой тритикале, яровая тритикале тоже имеет хороший потенциал для создания сортов хлебопекарного направления (Крохмаль, Грабовец, 2015; Бочарникова и др., 2017; Абделькави и др., 2020; Ержебаева и др., 2020). В селекции на улучшение качества зерна используются сортообразцы с комплексом высоких показателей: содержание белка, натура зерна, число падения, стекловидность, количество и качество клейковины и др. (Крохмаль, Грабовец, 2015; Бочарникова и др., 2017; Турбаев и др., 2019; Абделькави и др., 2020; Ержебаева и др., 2020).

Передача такого признака, как высокая натура зерна, возможна с помощью отдаленной гибридизации. Этот показатель тесно связан с признаками выполненности, твердости и формы зерна, которые генетически детерминированы. В данной работе для гибридизации с гексаплоидной тритикале (× *Triticosecale* Wittmack) в качестве материнской формы был использован тетраплоидный вид пшеницы полба *T. dicoccum* (Schrank) Schuebl., у которого продолговатое, крупное и выполненное зерно. Созда-

ны новые гексаплоидные формы тритикале с геномным составом AABBRR, доказательство чему получено при анализе поведения хромосом в мейозе с помощью геномной *in situ* гибридизации. У растений обнаружено 7 пар хромосом ржи и от 27 до 30 хромосом пшеницы, что свидетельствует о наличии полного генома ржи и двух геномов пшеницы. В популяции F₄ выделены три растения ДТ4, ДТ5 и ДТ6, у потомства которых натура зерна достоверно превышала исходную линию тритикале, а в F₆ – формы ДТ 4/168, ДТ 5/176 и ДТ 6/186, чье потомство имело натура зерна выше или на уровне исходной тритикале. Эти растения отличались по продуктивности. Наивысшие показатели продуктивности зерна в F₄ отмечены у линии ДТ6 (785±41 г/м²). А у его потомства в F₆ – линии ДТ 6/186 – значение этого признака достигало 822±74 г/м². Определенный интерес для дальнейшей работы по улучшению хлебопекарных свойств зерна тритикале представляют формы ДТ 4/168 и ДТ 5/176.

Изучение поведения хромосом ржи и пшеницы в мейозе потомства растений F₈ ДТ 6/186/156 и ДТ 6/186/165 показало, что они еще не достигли цитогенетической стабильности, о чем свидетельствуют выявленные нарушения в расхождении хромосом и наличие анеуплоидов в популяциях растений. Нарушения в расхождении хромосом чаще подвергались хромосомы пшеницы по причине их моносомии. Цитологическая нестабильность и анеуплоидия пшенично-ржаных октоплоидных и гексаплоидных аллополиплоидов представляли проблему с самого начала их создания (Shkutina, Khvostova, 1971; Kaltsikes, 1974; Weimarck, 1974; Lukaszewski, Gustafson, 1987), однако вторичные тритикале были более цитогенетически стабильными, чем первичные (Kaltsikes, 1974). Цитологическое исследование тритикале показывает, что взаимодействие геномов пшеницы и ржи в клетках одного растения приводит к нарушениям физиологии клетки, которые сохраняются в течение десятилетий. Нарушения в мейозе и митозе обнаружены как у тритикале, полученной Римпау в 1888 г. (Левитский, 1978; Müntzing, 1974), так и у тритикале, полученных позднее. Несмотря на полный набор хромосом, в мейозе тритикале разной пloidности присутствуют униваленты (Shkutina, Khvostova, 1971; Kaltsikes, 1974; Lukaszewski, Gustafson, 1987; Oleszczuk, Lukaszewski, 2014; Орловская и др., 2015). Изучение поведения хромосом в мейозе тритикале в нашей работе и в более ранних исследованиях показало, что во время диакинеза выявляются только биваленты, тогда как во время метафазы I появляются униваленты в результате десинапсиса и происходит отстаивание хромосом на экваторе клетки (Shkutina, Khvostova, 1971). Предполагается, что анеуплоидные клетки у тритикале могут возникать в результате асинхронного расхождения хромосом ржи и пшеницы и отстаивания этих хромосом в анафазе и телофазе (Shkutina, Khvostova, 1971). Причины мейотической нестабильности получаемых амфидиплоидов предполагались в разбалансированности генетической системы мейотического спаривания и различной продолжительности клеточного цикла у пшеницы и ржи (Müntzing, 1974).

Известно, что расхождение хромосом зависит от правильного функционирования кинетохора (Sanei et al.,

2011). У стабильных гибридов кинетохорный белок CENH3, продуцируемый одним из родителей, поддерживает функциональность других родительских кинетохоров, несмотря на различия между последовательностями ДНК центромерных районов родительских форм (Ishii et al., 2016). Показано, что цитогенетическая стабильность у тритикале также может быть связана с повышенной экспрессией вариантов CENH3 ржи в гибридном геноме (Evtushenko et al., 2019).

Одной из причин цитогенетической нестабильности полученных тритикале может быть ядерно-цитоплазматическая несовместимость, так как при создании гибридов в качестве материнской формы были использованы растения межсортового гибрида F₁ между формами полбы (*T. dicoccum* (Schrank) Schuebl.) – (Л133 × ПКК) × к-25516 (геном AABB). У отцовской формы тритикале геномы AABB имеют происхождение от мягкой пшеницы. Геном ржи являлся базовым. Подбор генотипов сортов пшеницы при бэккроссировании тритикале может восстановить фертильность и цитогенетическую стабильность новых форм, как это было показано на аллоплазматических линиях мягкой пшеницы (*H. vulgare*)-*T. aestivum* (Persina et al., 1999; Першина и др., 2018; Trubacheeva et al., 2021).

Заклучение

Результатом данной работы стало создание и изучение гибридов полбы *T. dicoccum* (Schrank) Schuebl. с гексаплоидной тритикале. По признакам продуктивности и натуры зерна выявлены гексаплоидные пребридинговые образцы F₆ – ДТ 4/168, ДТ 5/176 и ДТ 6/186. Формы ДТ 4/168 и ДТ 5/176, характеризующиеся хорошо выполненным гладким зерном и высокой натурой зерна, являются потенциальным источником этого признака в селекции тритикале пищевого направления. Образец ДТ 6/186, отличающийся высокими показателями продуктивности зерна, имеет потенциал для включения в селекцию урожайных форм тритикале. Согласно анализу мейотического деления у растений формы ДТ 6/186, данный образец нестабилен по хромосомам пшеницы, следовательно, в потомстве будут встречаться анеуплоиды. Для восстановления фертильности и цитогенетической стабильности новых форм тритикале с цитоплазмой и хромосомами полбы необходим подбор генотипов сортов пшеницы при бэккроссировании.

Список литературы / References

Абделькави Р.Н.Ф., Турбаев А.Ж., Соловьев А.А. Технологические свойства зерна яровой тритикале в условиях ЦРНЗ. *Вестн. Курьской гос. с.-х. академии*. 2020;5:87-97.
[Abdelkawy R.N.F., Turbayev A.Zh., Solov'iev A.A. Technological properties of spring triticales grain grown in the Central Economic Region, Russia. *Vestnik Kurskoy Gosudarstvennoy Selskokhozyaystvennoy Akademii = Bulletin of the Kursk State Agricultural Academy*. 2020;5:87-97. (in Russian)]
Бочарникова О.Г., Горбунов В.Н., Шевченко В.Е. Оценка сортов яровой тритикале по продуктивности и качеству зерна. *Вестн. Воронеж. гос. аграр. ун-та*. 2017;2(53):23-30. DOI 10.17238/issn2071-2243.2017.2.23.
[Bocharnikova O.G., Gorbunov V.N., Shevchenko V.E. Assessment of spring triticales varieties in performance and grain quality. *Vestnik Voronezhskogo Gosudarstvennogo Agrarnogo Universita = Vest-*

nik of Voronezh State Agrarian University. 2017;2(53):23-30. DOI 10.17238/issn2071-2243.2017.2.23. (in Russian)]
ГОСТ 34142-2017. Мука тритикалевая. Технические условия. 2018. Режим доступа: <https://docs.cntd.ru/document/1200146040>
[State Standard 34142-2017. Triticale Flour: Specifications. 2018. Available at: <https://docs.cntd.ru/document/1200146040> (in Russian)]
Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. Т. 1. Сорта растений (официальное издание). М.: Росинформагротех, 2022.
[State Register for Selection Achievements Admitted for Usage (National List). Vol. 1. Plant varieties (official publication). Moscow: Rosinformagrotech, 2022. (in Russian)]
Грабовец А.И., Крохмаль А.В., Дремучева Г.Ф., Карчевская О.Е. Селекция тритикале для хлебопекарных целей. *Докл. РАСХН*. 2013;2:3-8.
[Grabovets A.I., Krokhamal A.V., Dremucheva G.F., Karchevskaya O.E. Breeding of triticales for baking purposes. *Russian Agricultural Sciences*. 2013;39(3):197-202.]
Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. М.: Агропромиздат, 1985.
[Dospikhov B.A. Methodology of Field Experiments. Moscow: Agropromizdat Publ., 1985. (in Russian)]
Ержебаева Р.С., Тажигаев Д., Абуғалиева А.И. Качество зерна коллекционных образцов яровой тритикале (× *Triticosecale* Wittmack). *Сиб. вестн. с.-х. науки*. 2020;50(3):111-121. DOI 10.26898/0370-8799-2020-3-12.
[Yerzhebayeva R.S., Tajibaev D., Abugaliev A.I. Grain quality of samples of the spring triticales collection (× *Triticosecale* Wittmack). *Sibirskii Vestnik Sel'skokhozyaystvennoy Nauki = Siberian Herald of Agricultural Science*. 2020;50(3):111-121. DOI 10.26898/0370-8799-2020-3-12. (in Russian)]
Иванова Ю.Н., Соловей Л.А., Логинова Д.Б., Мирошникова Е.Е., Дубовец Н.И., Силкова О.Г. Создание и характеристика линии мягкой пшеницы с центрической транслокацией T2DL.2RL. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2019;23(7):846-855. DOI 10.18699/VJ19.558.
[Ivanova Yu.N., Solovey L.A., Loginova D.B., Miroshnikova E.E., Dubovets N.I., Silkova O.G. The creation and characterization of the bread wheat line with a centric translocation T2DL.2RL. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2019;23(7):846-855. DOI 10.18699/VJ19.558. (in Russian)]
Крохмаль А.В., Грабовец А.И. Формирование качества зерна тритикале. *Изв. Оренб. гос. аграр. ун-та*. 2015;2(52):46-48.
[Krokhamal A.V., Grabovets A.I. Triticale grain quality formation. *Izvestiya Orenburgskogo Gosudarstvennogo Agrarnogo Universita = Proceedings of the Orenburg State Agrarian University*. 2015; 2(52):46-48. (in Russian)]
Левитский Г.А. К истории плодовых промежуточных константных пшенично-ржаных гибридов. В: Левитский Г.А. Цитогенетика растений. Избр. труды. М.: Наука, 1978;251-253.
[Levitsky G.A. On the history of prolific intermediate constant wheat-rye hybrids. In: Levitsky G.A. Plant Cyto-genetics. Moscow: Nauka Publ., 1978;251-253. (in Russian)]
Левитский Г.А., Бенетская Г.К. Цитология пшенично-ржаных амфидиплоидов. В: Левитский Г.А. Цитогенетика растений. Избр. труды. М.: Наука, 1978;224-250.
[Levitsky G.A., Benetskaja G.K. Cytology of the wheat-rye amphidiploids. In: Levitsky G.A. Plant Cyto-genetics. Moscow: Nauka Publ., 1978;224-250. (in Russian)]
Мелешкина Е.П., Панкратьева И.А., Политуха О.В., Чиркова Л.В., Жильцова Н.С. Оценка качества зерна тритикале. *Хлебопродукты*. 2015;2:48-49.
[Meleshkina E.P., Pankratieva I.A., Politukha O.V., Chirkova L.V., Zhiltsova N.S. Evaluation of triticales grain quality. *Khleboprodukty = Grain Products*. 2015;2:48-49. (in Russian)]

- Мюнтцинг А. Генетические исследования. М., 1963.
[Müntzing A. Genetic Research. Stockholm: Lts Förlag, 1961. (Russ. ed.: Muentzing A. Geneticheskie Issledovaniya. Moscow, 1963. (in Russian))]
- Орловская О.А., Леонова И.Н., Адонина И.Г., Салина Е.А., Хотылева Л.В., Шумный В.К. Молекулярно-цитогенетический анализ линий тритикале и пшеницы с интрогрессиями генетического материала видов трибы Triticeae. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2015;19(5):552-560. DOI 10.18699/VJ15.072.
[Orlovskaya O.A., Leonova I.N., Adonina I.G., Salina E.A., Khotyleva L.V., Shumny V.K. Molecular cytogenetic analysis of triticale and wheat lines with introgressions of the genetic material of Triticeae tribe species. *Russ. J. Genet. Appl. Res.* 2016;6(5):527-536. DOI 10.1134/S2079059716050087.]
- Першина Л.А., Белова Л.И., Трубачеева Н.В., Осадчая Т.С., Шумный В.К., Белан И.А., Россева Л.П., Немченко В.В., Абакумов С.Н. Аллоплазматические рекомбинантные линии (*H. vulgare*)-*T. aestivum* с транслокацией IRS.1BL: исходные генотипы для создания сортов мягкой пшеницы. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2018;22(5):544-552. DOI 10.18699/VJ18.393.
[Perшина L.A., Belova L.I., Trubacheeva N.V., Osadchaya T.S., Shumny V.K., Belan I.A., Rosseeva L.P., Nemchenko V.V., Abakumov S.N. Alloplasmic recombinant lines (*H. vulgare*)-*T. aestivum* with IRS.1BL translocation: initial genotypes for production of common wheat varieties. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii* = *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2018;22(5):544-552. DOI 10.18699/VJ18.393.]
- Писарев В.Е. Селекция зерновых культур. М., 1964.
[Pisarev V.E. Breeding of Grain Crops. Moscow, 1964. (in Russian)]
- Стёпочкин П.И. Появление растений 6х тритикале в потомстве C₂ гомогенных 8х тритикале. *Генетика*. 1978;14(9):1658-1659.
[Stepochkin P.I. The appearance of 6x triticale plants among the C₂ offspring of homogenous 8x triticale. *Genetika* = *Genetics (Moscow)*. 1978;14(9):1658-1659. (in Russian)]
- Стёпочкин П.И., Владимиров Н.С. Характеристика линий C₁ озимых гомогенных октоплоидных тритикале по количеству хромосом, озерненности и морозостойкости. *Генетика*. 1978;14(9):1597-1603.
[Stepochkin P.I., Vladimirov N.S. Chromosome number, seed set, and winter hardiness in C₁ winter lines of homogenous 8x triticale. *Genetika* = *Genetics (Moscow)*. 1978;14(9):1597-1603. (in Russian)]
- Стёпочкина Н.И., Стёпочкин П.И. Использование микропушки при определении природы зерна отдельных растений. *Достижения науки и техники АПК*. 2015;29(11):39-40.
[Stepochkina N.I., Stepochkin P.I. Use of microchondrometer for determination of grain nature of single plants of triticale and wheat. *Dostizheniya Nauki i Tekhniki APK* = *Achievements of Science and Technology of AIC*. 2015;29(11):39-40. (in Russian)]
- Ториков В.Е., Шпилев Н.С., Мамеев В.В., Яценков И.Н. Сравнительная характеристика качества зерна сортов озимой тритикале, выращиваемых на юго-западе России. *Вестн. Алт. гос. аграр. ун-та*. 2019;2(172):49-56.
[Torikov V.Ye., Shpilev N.S., Mameyev V.V., Yatsenkov I.N. Comparative characteristics of grain quality of winter triticale varieties grown in the south-west of Russia. *Vestnik Altayskogo Gosudarstvennogo Agrarnogo Universiteta* = *Bulletin of the Altai State Agricultural University*. 2019;2(172):49-56. (in Russian)]
- Турбаев А.Ж., Сергалиев Н.Х., Соловьев А.А. Сравнительное изучение сортообразов яровой тритикале по показателям качества зерна. *Изв. ТСХА*. 2019;1:19-33.
[Turbayev A.Z., Sergaliev N.K., Soloviev A.A. Comparative study of some genotypes of spring triticale for grain qualities. *Izvestiya Timiryazevskoy Selskokhozyaystvennoy Akademii* = *Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy*. 2019;1:19-33. (in Russian)]
- Шишкина А.А., Бадаева Е.Д., Соловьев А.А. Особенности организации кариотипов некоторых форм яровой тритикале. *Изв. ТСХА*. 2009;2:123-130.
[Shishkina A.A., Badaeva E.D., Soloviev A.A. Features of karyotype organization in some forms of spring triticale. *Izvestiya Timiryazevskoy Selskokhozyaystvennoy Akademii* = *Proceedings of the Timiryazev Agricultural Academy*. 2009;2:123-130. (in Russian)]
- Шульдин А.Ф. Генетические основы синтеза различных тритикале и их селекционное улучшение. В: Тритикале. Изучение и селекция. Л.: ВИР, 1975;53-56.
[Shulyndin A.F. Genetic grounds for the synthesis of various triticales and their improvement by breeding. In: *Triticale: Study and Breeding*. Leningrad: VIR Publ., 1975;53-56. (in Russian)]
- Ammar K., Mergoum M., Rajaram S. The history and evolution of triticale. In: *Triticale Improvement and Production (FAO Plant Production and Protection Paper. 179)*. Rome, 2004;1-10.
- Ayalew H., Kumssa T.T., Butler T.J., Ma X.-F. Triticale improvement for forage and cover crop uses in the Southern Great Plains of the United States. *Front. Plant Sci.* 2018;9:1130. DOI 10.3389/fpls.2018.01130.
- Badaev N.S., Badaeva E.D., Bolsheva N.L., Maximov N.G., Zelenin A.V. Cytogenetic analysis of forms produced by crossing hexaploid triticale with common wheat. *Theor. Appl. Genet.* 1985;70(5):536-541. DOI 10.1007/BF00305987.
- Balyan H.S., Fedak G. Meiotic study of hybrids between barley (*Hordeum vulgare* L.) and Triticale (× *Triticosecale* Wittmack). *J. Hered.* 1989;80(6):460-463. DOI 10.1093/oxfordjournals.jhered.a110898.
- Cheng Z.J., Murata M. Loss of chromosomes 2R and 5RS in octoploid triticale selected for agronomic traits. *Genes Genet. Syst.* 2002;77(1):23-29. DOI 10.1266/ggs.77.23.
- Dou Q., Tanaka H., Nakata N., Tsujimoto H. Molecular cytogenetic analyses of hexaploid lines spontaneously appearing in octoploid Triticale. *Theor. Appl. Genet.* 2006;114(1):41-47. DOI 10.1007/s00122-006-0408-x.
- Evtushenko E.V., Lipikhina Y.A., Stepochkin P.I., Vershinin A.V. Cytogenetic and molecular characteristics of rye genome in octoploid triticale (× *Triticosecale* Wittmack). *Comp. Cytogenet.* 2019;13(4):423-434. DOI 10.3897/CompCytogen.v13i4.39576.
- Francki M.G. Identification of Bilby, a diverged centromeric T1-copia retrotransposon family from cereal rye (*Secale cereale* L.). *Genome*. 2001;44(2):266-274. DOI 10.1139/g00-112.
- Fu S., Ren Z., Chen X., Yan B., Tan F., Fu T., Tang Z. New wheat-rye 5DS-4RS-4RL and 4RS-5DS-5DL translocation lines with powdery mildew resistance. *J. Plant Res.* 2014;127(6):743-753. DOI 10.1007/s10265-014-0659-6.
- Gruszecka D., Tarkowski C., Stefanowska G., Marciniak K. Cytological analysis of F₁ Aegilops hybrids with Triticosecale. In: Guedes-Pinto H., Darvey N., Carnie V.P. (Eds.) *Triticale: Today and Tomorrow. Developments in Plant Breeding*. Vol. 5. Dordrecht: Springer, 1996;195-201. DOI 10.1007/978-94-009-0329-6_24.
- Gupta P.K., Fedak G. Intergeneric hybrids between × *Triticosecale* cv. Welsh (2n = 42) and three genotypes of *Agropyron intermedium* (2n = 42). *Can. J. Genet. Cytol.* 1986a;28(2):176-179. DOI 10.1139/g86-024.
- Gupta P.K., Fedak G. Variation in induction of homoeologous pairing among chromosomes of 6x *Hordeum parodii* as a result of three triticale (× *Triticosecale* Wittmack) cultivars. *Can. J. Genet. Cytol.* 1986b;28(3):420-425. DOI 10.1139/g86-062.
- Gustafson J.P., Bennett M.D. Preferential selection for wheat-rye substitutions in 42-chromosome triticale. *Crop Sci.* 1976;16(5):688-693. DOI 10.2135/cropsci1976.0011183X001600050022x.
- Hao M., Luo J., Zhang L., Yuan Z., Yang Y., Wu M., Chen W., Zheng Y., Zhang H., Liu D. Production of hexaploid triticale by a synthetic hexaploid wheat-rye hybrid method. *Euphytica*. 2013;193:347-357. DOI 10.1007/s10681-013-0930-2.
- Ishii T., Karimi-Ashtiyani R., Houben A. Haploidization via chromosome elimination: means and mechanisms. *Annu. Rev. Plant Biol.* 2016;67:421-438. DOI 10.1146/annurev-arplant-043014-114714.
- Jenkins B.C. History of the development of some presently promising hexaploid *Triticales*. *Wheat Inform. Serv.* 1969;28:18-20.

- Kaltsikes P.J. Univalency in triticales. In: Macintyre R., Campbell M. (Eds.) Triticales: Proceedings of an international symposium. El Batan, Mexico: Int. Develop. Res. Centre, 1974;159-167.
- Kang H., Wang H., Huang J., Wang Y., Li D., Diao C., Zhu W., Tang Y., Wang Y., Fan X., Zeng J., Xu L., Sha L., Zhang H., Zhou Y. Divergent development of hexaploid triticales by a wheat-rye-*Psathyrostachys huashanica* trigenic hybrid method. *PLoS One*. 2016; 11(5):e0155667. DOI 10.1371/journal.pone.0155667.
- Krolow K.D. Aneuploidie und Fertilität bei amphidiploiden Weizen-Roggen-Bastarden (*Triticale*). I. Aneuploidie und Selection auf Fertilität bei oktoploiden Triticales-Formen. *Z. Pflanzenzucht*. 1962;48(2): 177-196.
- Kwiatk M., Belter J., Majka M., Wiśniewska H. Allocation of the S-genome chromosomes of *Aegilops variabilis* Eig. carrying powdery mildew resistance in triticales (× *Triticosecale* Wittmack). *Protoplasma*. 2016;253:329-343. DOI 10.1007/s00709-015-0813-6.
- Kwiatk M., Majka M., Wiśniewska H., Apolinarska B., Belter J. Effective transfer of chromosomes carrying leaf rust resistance genes from *Aegilops tauschii* Coss. into hexaploid triticales (× *Triticosecale* Witt.) using *Ae. tauschii* × *Secale cereale* amphiploid forms. *J. Appl. Genet.* 2015;56:163-168. DOI 10.1007/s13353-014-0264-3.
- Li H., Guo X., Wang C., Ji W. Spontaneous and divergent hexaploid triticales derived from common wheat × rye by complete elimination of D-genome chromosomes. *PLoS One*. 2015;10(3):e0120421. DOI 10.1371/journal.pone.0120421.
- Lukaszewski A.J., Gustafson J.P. Translocations and modifications of chromosomes in triticales × wheat hybrids. *Theor. Appl. Genet.* 1983; 63(1):49-55. DOI 10.1007/BF00303771.
- Lukaszewski A.J., Gustafson J.P. Cytogenetics of triticales. In: Janick J. (Ed.) Plant Breeding Reviews. 1987;5:41-93. DOI 10.1002/9781118061022.ch3.
- McGovern C.M., Snyders F., Muller N., Botes W., Fox G., Manley M. A review of triticales uses and the effect of growth environment on grain quality. *J. Sci. Food Agric.* 2011;91(7):1155-1165. DOI 10.1002/jsfa.4338.
- Meister G.K. Natural hybridization of wheat and rye in Russia. *J. Hered.* 1921;12(10):467-470. DOI 10.1093/oxfordjournals.jhered.a102049.
- Mergoum M., Singh P.K., Peña R.J., Lozano-del Río A.J., Cooper K.V., Salmon D.F., Gómez-Macpherson H. Triticales: a “new” crop with old challenges. In: Carena M. (Ed.) Cereals. Handbook of Plant Breeding. Vol. 3. New York: Springer, 2009. DOI 10.1007/978-0-387-72297-9_9.
- Merker A. Chromosome composition of hexaploid triticales. *Hereditas*. 1975;80(1):41-52. DOI 10.1111/j.1601-5223.1975.tb01498.x.
- Müntzing A. Historical review of the development of triticales. In: Macintyre R., Campbell M. (Eds.) Triticales: Proceedings of an international symposium. El Batan, Mexico, 1–3 October 1973. Int. Develop. Res. Centre, 1974;13-30.
- Neumann M., Kison H.U. Hybridization between hexaploid triticales and *Triticum monococcum* L. II. The F₁ generation A⁴A³BR. *Hereditas*. 1992;116(3):291-294. DOI 10.1111/j.1601-5223.1992.tb00157.x.
- Oettler G. The fortune of a botanical curiosity – Triticales: past, present and future. *J. Agric. Sci.* 2005;143(5):329-346. DOI 10.1017/S0021859605005290.
- Oleszczuk S., Lukaszewski A.J. The origin of unusual chromosome constitutions among newly formed allopolyploids. *Am. J. Bot.* 2014; 101(2):318-326. DOI 10.3732/ajb.1300286.
- Pershina L.A., Numerova O.M., Belova L.I., Devyatkina E.P., Shumny V.K. Restoration of fertility in backcross progeny of barley-wheat hybrids *Hordeum vulgare* L. (2n = 14) × *Triticum aestivum* L. (2n = 42) in relation to wheat genotypes involved in backcrosses. *Russ. J. Genet.* 1999;35(2):176-183.
- Rakha A., Åman P., Andersson R. Dietary fiber in triticales grain: variation in content, composition, and molecular weight distribution of extractable components. *J. Cereal Sci.* 2011;54(3):324-331. DOI 10.1016/j.jcs.2011.06.010.
- Sanei M., Pickering R., Kumke K., Nasuda S., Houben A. Loss of centromeric histone H3 (CENH3) from centromeres precedes uniparental chromosome elimination in interspecific barley hybrids. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2011;108(33):E498-E505. DOI 10.1073/pnas.1103190108.
- Shkutina F.M., Khvostova V.V. Cytological investigation of *Triticale*. *Theor. Appl. Genet.* 1971;41:109-119. DOI 10.1007/BF00277752.
- Silkova O.G., Ivanova Y.N., Loginova D.B., Solovey L.A., Sycheva E.A., Dubovets N.I. Karyotype reorganization in wheat-rye hybrids obtained via unreduced gametes: is there a limit to the chromosome number in triticales? *Plants*. 2021;10(10):2052. DOI 10.3390/plants10102052.
- Trubacheeva N.V., Divashuk M.G., Chernook A.G., Pershina L.A. The effect of chromosome arm 1BS on the fertility of alloplasmic recombinant lines in bread wheat with the *Hordeum vulgare* cytoplasm. *Plants (Basel)*. 2021;10(6):1120. DOI 10.3390/plants10061120.
- Weimarck A. Elimination of wheat and rye chromosomes in a strain of octoploid *Triticale* as revealed by Giemsa banding technique. *Hereditas*. 1974;77(2):281-286. DOI 10.1111/j.1601-5223.1974.tb00940.x.
- Zhang P., Wanlong L., Fellers J., Friebe B., Gill B.S. BAC-FISH in wheat identifies chromosome landmarks consisting of different types of transposable elements. *Chromosoma*. 2004;112(6):288-299. DOI 10.1007/s00412-004-0273-9.
- Zhou J., Zhang H., Yang Z., Li G., Hu L., Lei M. Characterization of a new T2DS.2DL-?R translocation triticales ZH-1 with multiple resistances to diseases. *Genet. Resour. Crop Evol.* 2012;59:1161-1168. DOI 10.1007/s10722-011-9751-0.
- Zhu F. Triticales: nutritional composition and food uses. *Food Chem.* 2018;241:468-479. DOI 10.1016/j.foodchem.2017.09.009.

ORCID ID

O.G. Silkova orcid.org/0000-0003-3299-2975
Yu.N. Ivanova orcid.org/0000-0002-9655-4539

Благодарности. Работа поддержана бюджетным проектом ИЦиГ СО РАН FWNR-2022-0017.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 26.07.2022. После доработки 29.03.2023. Принята к публикации 30.03.2023.