

DOI 10.18699/vjgb-24-80

# Цитогенетические особенности межродовых амфидиплоидов и геномно-замещенных форм пшеницы

Е.Д. Бадаева <sup>1</sup>, Р.О. Давоян <sup>2</sup>, Н.А. Терещенко <sup>1</sup>, Е.В. Лялина <sup>1</sup>, С.А. Зошук <sup>3</sup>, Н.П. Гончаров<sup>4</sup><sup>1</sup> Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва, Россия<sup>2</sup> Национальный центр зерна им. П.П. Лукьяненко, Краснодар, Россия<sup>3</sup> Институт молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта Российской академии наук, Москва, Россия<sup>4</sup> Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия katerinabadaeva@gmail.com

**Аннотация.** Синтетические межродовые гибриды (амфидиплоиды) и геномно-замещенные формы пшеницы – важный источник для переноса хозяйственно ценных генов от диких видов в геном *Triticum aestivum* L. Их используют как для решения теоретических задач, так и в практических целях для получения дополненных или замещенных линий, а также для индукции пшенично-чужеродных транслокаций с помощью облучения или негомологичной конъюгации хромосом. Хромосомный и геномный состав аллополиплоидных форм обычно верифицируется в ранних гибридных поколениях, часто дальнейшая судьба этих гибридов остается неизученной. В настоящей работе с помощью методов С-дифференциального окрашивания хромосом по Гимза и флуоресцентной гибридизации *in situ* (FISH) с ДНК-зондами рAs1 и рSc119.2 мы провели исследование кариотипов пяти гекса- ( $2n = 6x = 42$ ) и октаплоидных ( $2n = 8x = 56$ ) геномно-дополненных амфидиплоидов пшеницы с отдельными видами из родов *Aegilops*, *Haynaldia* и *Hordeum*, а также шести гексаплоидных пшенично-эгилопсных геномно-замещенных форм, полученных более 40 лет назад и поддерживаемых в коллекциях разных научно-исследовательских учреждений. Показано, что большинство исследованных форм цитогенетически стабильны, однако Авродес (геном ВВААСС) – гексаплоидный геномно-замещенный гибрид пшеницы и *Ae. speltooides*, расщеплялся по хромосомному составу после многих репродукций. Хромосомный анализ не подтвердил ожидаемого геномного состава геномно-замещенной форма Авротата, у которой вместо заявленного N-генома от *Ae. uniaristata* Vis. обнаружен D-геном. В данной работе показано, что октаплоидные формы проходят через более сложные преобразования геномов, чем гексаплоидные: в двух исследованных предположительно октаплоидных амфидиплоидах AD 7, AD 7147 произошла редукция числа хромосом до гексаплоидного уровня. У обеих форм были утрачены семь пар хромосом из разных родительских субгеномов, представляющих все семь гомеологических групп. В результате у них сформировался смешанный (гибридный) геном, состоящий из уникальной комбинации хромосом нескольких родительских субгеномов.

**Ключевые слова:** становление геномов; пшеница; амфидиплоиды; *Aegilops*; *Dasyphyrum*; *Tritordeum*; геномно-дополненные формы; геномно-замещенные формы; кариотип; С-бэндинг; флуоресцентная *in situ* гибридизация.

**Для цитирования:** Бадаева Е.Д., Давоян Р.О., Терещенко Н.А., Лялина Е.В., Зошук С.А., Гончаров Н.П. Цитогенетические особенности межродовых амфидиплоидов и геномно-замещенных форм пшеницы. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2024;28(7):716-730. DOI 10.18699/vjgb-24-80

**Финансирование.** Работа выполнена в рамках госзадания № 122022600163-7.

**Благодарности.** Авторы выражают благодарность д-ру Andreas Börner (IPK, Гатерслебен, Германия) за предоставление образца АЕ 1491 для анализа и д-ру биол. наук И.Г. Лоскутову (ВИР, Санкт-Петербург, Россия) за предоставление образца тритордеума.

## Cytogenetic features of intergeneric amphydiploids and genome-substituted forms of wheat

E.D. Badaeva <sup>1</sup>, R.O. Davoyan <sup>2</sup>, N.A. Tereshchenko <sup>1</sup>, E.V. Lyalina <sup>1</sup>, S.A. Zoshchuk <sup>3</sup>, N.P. Goncharov<sup>4</sup><sup>1</sup> N.I. Vavilov Institute of General Genetics of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia<sup>2</sup> National Center of Grain named after P.P. Lukyanenko, Krasnodar, Russia<sup>3</sup> Engelhardt Institute of Molecular Biology of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia<sup>4</sup> Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia katerinabadaeva@gmail.com

**Abstract.** Synthetic intergeneric amphydiploids and genome-substituted wheat forms are an important source for transferring agronomically valuable genes from wild species into the common wheat (*Triticum aestivum* L.) genome. They can be used both in academic research and for breeding purposes as an original material for developing wheat-alien addition and substitution lines followed by translocation induction with the aid of irradiation or nonhomologous

chromosome pairing. The chromosome sets and genome constitutions of allopolyploids are usually verified in early hybrid generations, whereas the subsequent fate of these hybrids remains unknown in most cases. Here we analyze karyotypes of five hexa- ( $2n = 6x = 42$ ) and octoploid ( $2n = 8x = 56$ ) amphidyplids of wheat with several species of the *Aegilops*, *Haynaldia*, and *Hordeum* genera, and six genome-substituted wheat–*Aegilops* forms, which were developed over 40 years ago and have been maintained in different gene banks. The analyses involve C-banding and fluorescence *in situ* hybridization (FISH) with pAs1 and pSc119.2 probes. We have found that most accessions are cytologically stable except for Avrotata (genome BBAASS, a hexaploid genome-substituted hybrid of wheat and *Aegilops speltoides*), which segregated with respect to chromosome composition after numerous reproductions. Chromosome analysis has not confirmed the presence of the N genome from *Ae. uniaristata* Vis. in the genome-substituted hybrid Avrotata. Instead, Avrotata carries the D genome. Our study shows that octoploid hybrids, namely AD 7, AD 7147 undergo more complex genome reorganizations as compared to hexaploids: the chromosome number of two presumably octoploid wheat–*Aegilops* hybrids were reduced to the hexaploid level. Genomes of both forms lost seven chromosome pairs, which represented seven homoeologous groups and derived from different parental subgenomes. Thus, each of the resulting hexaploids carries a synthetic/hybrid genome consisting of a unique combination of chromosomes belonging to different parental subgenomes.

**Key words:** genome stabilization; wheat; amphidyplid; *Aegilops*; *Dasyphyrum*; *Triticum*; genome-substituted forms; karyotype; C-banding; fluorescence *in situ* hybridization.

**For citation:** Badaeva E.D., Davoyan R.O., Tereshchenko N.A., Lyalina E.V., Zoshchuk S.A., Goncharov N.P. Cytogenetic features of intergeneric amphidyplids and genome-substituted forms of wheat. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii* = *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2024;28(7):716-730. DOI 10.18699/vjgb-24-80

## Введение

Мягкая пшеница *Triticum aestivum* L. – одна из важнейших сельскохозяйственных культур, по объему производства зерна занимающая третье место в мире после риса и кукурузы (Biodiversity, 2024). Предполагают, что она образовалась примерно 8–10 тыс. лет назад на северо-западе Ирана, в Прикаспийском регионе, в результате гибридизации тетраплоидной пшеницы и дикого злака *Aegilops tauschii* Coss. с последующим спонтанным удвоением хромосом (Kihara, 1975; Dvořák et al., 1998; Feldman, 2001; Feldman, Levy, 2023). Такие скрещивания могли происходить неоднократно и включать разные родительские генотипы пшеницы и эгилопса, произраставшие в том же районе (Hirosawa et al., 2004; Luo et al., 2007). В свою очередь вновь образовавшиеся гексаплоидные пшеницы могли скрещиваться между собой и с другими видами по всему ареалу, расширяя и обогащая генофонд новой культуры (Feldman, 2001; Wang et al., 2013).

По сравнению с возделываемыми тетраплоидными видами мягкая пшеница более пластична (Dubcovsky, Dvořák, 2007), что дало ей лучшую приспособляемость при расселении на новые территории. Помимо этого, она обладает большей адаптивностью и более урожайна, характеризуется достаточно крупным зерном и легким обмоломом (Tadesse et al., 2016), а добавление генома D от *Ae. tauschii* обеспечило необходимые качества зерна для выпечки одного из самых главных продуктов питания человека – хлеба. Благодаря этим преимуществам мягкая пшеница быстро распространилась из своего центра происхождения на близлежащие территории, отсюда – в страны Европы, Азии и Африки, а позже в Южную и Северную Америку и Австралию, постепенно вытесняя пленчатые тетра- и гексаплоидные виды пшениц. Возделываемая человеком уже более 8 тыс. лет, она заняла обширные территории с различными почвенно-климатическими условиями.

В то же время за последнее столетие интенсивная селекция на продуктивность, базирующаяся на использовании ограниченного числа сортов-основателей, привела к

существенному обеднению генофонда мягкой пшеницы (Мартынов и др., 2006; Girma, 2017; Feldman, Levy, 2023). Задача расширения генофонда, поиска новых источников хозяйственно полезных признаков становится все более актуальной (Беспалова, 2015). Одними из наиболее перспективных доноров новых генов для улучшения пшеницы считаются ее дикие сородичи (wild crop relatives, WCR) (Prohens et al., 2017; Sharma M.P. et al., 2020; Sharma S. et al., 2021). Виды рода *Aegilops* L. – ближайшие родственники пшениц – обладают множеством ценных признаков, прежде всего устойчивостью к болезням и вредителям, засухоустойчивостью, высоким содержанием микроэлементов в зерне и рядом других, которые могут быть использованы в селекции пшеницы (Gill et al., 1986; Monneveux et al., 2000; Schneider et al., 2008; Molnár-Láng et al., 2015; Olivera et al., 2018; Kishii, 2019; Kumar et al., 2019). Успешному переносу генетического материала между представителями родов *Triticum* и *Aegilops* способствует их близкое филогенетическое родство, поскольку два из трех геномов мягкой пшеницы – В и D, а также ее плазмон были унаследованы от видов эгилопсов (Kihara, 1975; Tsunewaki, 1996).

Прямая передача генов от эгилопса в пшеницу представляет, тем не менее, непростую задачу. Для повышения эффективности переноса (интрогрессии) чужеродного генетического материала было разработано несколько стратегий, одна из которых подразумевает скрещивание пшеницы с целевым видом, удвоение числа хромосом у гибрида F<sub>1</sub> и получение на его основе дополненных и замещенных линий у мягкой и твердой пшениц, которые в дальнейшем можно использовать для индукции пшенично-чужеродных транслокаций (Peng et al., 2011; Zhang P. et al., 2015; Крупин и др., 2019; Kishii, 2019). Этот подход применялся, например, для получения дополненных и замещенных линий пшеницы с рожью (Gill, Kimber, 1974), ячменем (Islam, Shepherd, 1990; Cabrera et al., 1995; Molnár-Láng et al., 2000; Трубочева и др., 2009), видами *Aegilops* (Friebe et al., 1992, 2000; Logojan, Molnár-Láng, 2000; Molnár-Láng et al., 2014), *Haynaldia villosa* (L.) Schur

(syn. *Dasypyrum villosum* (L.) P. Candargy) (Minelli et al., 2005), *Thinopyrum* Á. Löve (syn. *Elytrigia* Desv.) (Schulz-Schaeffer, Friebe, 1992; Linc et al., 2012; Крупин и др., 2019) и другими злаками. В СИММУТ (Мехико, Мексика) было создано множество аллополиплоидных гибридов между разными видами тетраплоидной пшеницы и *Ae. tauschii* (Kishii, 2019; Aberkane et al., 2020). Согласно результатам анализа родословных, генетический материал эгилопсов, в основном *Ae. tauschii*, а также *Ae. umbellulata* Zhuk. и *Ae. ventricosa* Tausch, присутствует в более чем 1350 сортах и 9000 селекционных линий мягкой пшеницы (Мартынов и др., 2015), при этом их доля со временем только возрастает.

Помимо практического применения в селекции, синтетические аллополиплоиды активно использовались для исследования процессов, происходящих при образовании гибридных геномов (Özkan et al., 2001; Kashkush et al., 2002; Levy, Feldman, 2004), а полученные с их помощью дополненные и замещенные линии послужили ценным инструментом при установлении генетического родства (гомеологии) хромосом разных видов злаков (Dhaliwal et al., 1990; Cabrera et al., 1995; Friebe et al., 1995a, b, 2000; Badaeva et al., 2018). Следует отметить, что эти работы фокусировались преимущественно на исследовании процессов, происходящих на ранних этапах формирования аллополиплоидов, дальнейшая судьба которых, как правило, остается неизвестной.

Второй подход, предложенный д.б.н. Е.Г. Жировым, основан на получении геномно-замещенных форм мягкой пшеницы, D-геном которых заменен геномом одного из диплоидных *Aegilops* или других видов злаков (Жиров, Терновская, 1984; Давоян Р.О. и др., 2012). Для получения таких форм на первом этапе проводили экстракцию тетраплоидного ВВАА-компонента озимой мягкой пшеницы сорта Аврора. Этот тетракомпонент – тетраАврору – скрещивали с диплоидным видом *Aegilops*, геном

которого должен был заменить геном D мягкой пшеницы, а затем гибридные растения обрабатывали колхицином для удвоения числа хромосом и получения фертильных амфидиплоидов. Несмотря на то что некоторые геномно-замещенные формы, созданные Е.Г. Жировым, были цитологически исследованы и до настоящего времени востребованы селекционерами в качестве доноров генов устойчивости в селекции мягкой пшеницы и тритикале (*×Triticosecale* Wittm.) (Давоян Р.О., Жиров, 1995; Давоян Э.Р. и др., 2012, 2023; Давоян Р.О. и др., 2019), большая часть таких гибридов методом дифференциального окрашивания хромосом охарактеризована не была.

Цель нашей работы – цитогенетическое изучение межродовых синтетических амфидиплоидов и геномно-замещенных форм мягкой пшеницы, полученных тридцать и более лет назад и поддерживаемых в генетических коллекциях разных организаций, с помощью С-метода дифференциального окрашивания хромосом и, в случае некоторых гибридов, флуоресцентной гибридизации *in situ* (FISH).

## Материалы и методы

Материалом для исследования послужили следующие искусственно созданные геномно-замещенные формы и межродовые амфидиплоиды (см. таблицу).

Шесть геномно-замещенных форм созданы более сорока лет назад д.б.н. Е.Г. Жировым в Краснодарском НИИСХ им. П.П. Лукьяненко. Подробное описание полученных форм приведено в диссертации Е.Г. Жирова «Геномы пшеницы (исследование и перестройка)» (Киев: Ин-т физиологии растений и генетики АН УССР, 1989). Два пшенично-эгилопсных геномно-дополненных амфидиплоиды созданы в Институте генетики и селекции АН АзССР, Баку, Г.Р. Пираловым (1976). Один был случайно обнаружен в коллекции Института культурных растений (IPK, Гатерслебен, Германия), его происхождение

Список исследованного материала

Название	Комбинация скрещивания	2n	Ожидаемый геномный состав	Генбанк
Авродес	<i>T. aestivum</i> × <i>Ae. speltoides</i>	42	BBAASS	НЦЗ
Аврозис	<i>T. aestivum</i> × <i>Ae. sharonensis</i>	42	BBAAS <sup>sh</sup> S <sup>sh</sup>	
Авролата	<i>T. aestivum</i> × <i>Ae. umbellulata</i>	42	BBAUU	
Авротика	<i>T. aestivum</i> × <i>Ae. mutica</i>	42	BBAATT	ИЦИГ
Авродата*	<i>T. aestivum</i> × <i>Ae. caudata</i>	42	BBAACC	
Авротата*	<i>T. aestivum</i> × <i>Ae. uniaristata</i>	42	BBAANN	НЦЗ
AD 7*	<i>T. ispahanicum</i> × <i>Ae. cylindrica</i>	56	BBAAD <sup>c</sup> D <sup>c</sup> C <sup>c</sup> C <sup>c</sup>	ИЦИГ
AD 7147*	Амфидиплоид 4x пшеницы и <i>Ae. ventricosa</i>	56	BBAAD <sup>d</sup> D <sup>n</sup> N <sup>n</sup> N <sup>n</sup>	
AE 1491*	Неизвестна	?	?	IPK
<i>Haynaticum</i> , K-38259	<i>Haynaldia villosa</i> × <i>T. dicocum</i>	42	BBAAVV	ИЦИГ
<i>Tritordeum martinii</i> , K-7997	<i>T. durum</i> × <i>Hordeum chilense</i>	42	BBAAH <sup>c</sup> H <sup>c</sup>	ВИР

Примечание. \* Амфидиплоиды и геномно-замещенные формы с не подтвержденным в данном исследовании цитологически числом хромосом, геномным или хромосомным составом. НЦЗ – Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Национальный центр зерна им. П.П. Лукьяненко», Краснодар, Россия; ИЦИГ – Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия; IPK – Leibniz-Institut für Pflanzen-genetik und Kulturpflanzenforschung, Гатерслебен, Германия; ВИР – Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия.

неизвестно. Амфидиплоид полбы *T. dicoccum* Schrank ex Schübl. с *Haynaldia villosa* создан П.М. Жуковским (1944), а твердой пшеницы и дикого ячменя *Hordeum chilense* Roem. & Schult. – в Испании в начале 1980-х гг. (Martin, Sanchez-Mongelaguna, 1982; Fernández, Jouve, 1984).

Кариотипы исследованных форм изучали с помощью метода С-окрашивания хромосом по Гимза в соответствии со стандартной методикой (Badaeva et al., 1994). Для анализа *Tritordeum martinii* A. Pujadas дополнительно использовали флуоресцентную гибридизацию *in situ* – FISH (Badaeva et al., 2017) с ДНК-зондами pAs1 (Rayburn, Gill, 1986) и pSc119.2 (Bedbrook et al., 1980). Хромосомы пшеницы классифицировали по генетической номенклатуре (Gill et al., 1991), для классификации хромосом других видов следовали номенклатурам, предложенным в работах (Dhaliwal et al., 1990; Cabrera et al., 1995; Friebe et al., 1995a, 2000; Linc et al., 1999; Badaeva et al., 2008, 2011, 2015a; Liu et al., 2010; Adonina et al., 2015; Molnár et al., 2016; Danilova et al., 2017; Said et al., 2021).

## Результаты и обсуждение

### Исследование геномно-замещенных форм

#### Авродес

Цитогенетический анализ подтвердил, что Авродес является гексаплоидной формой, D-геном которой замещен S-геномом *Ae. speltoides* Tausch (рис. 1 и 2). Он цитологически нестабилен, число и сочетания хромосом геномов А, В и S варьируют между генотипами.

У исследованных растений Авродес к геному А относились семь или восемь пар хромосом, из которых постоянно присутствовали 1А, 2А, 4А, 5А, 6А и 7А. При этом хромосома 2А отличалась от таковой сорта Аврора наличием четкого теломерного и терминального С-бэндов. В отличие от других хромосом А-генома, хромосома 6А была представлена двумя парами, одна из которых замещала 6S. У большинства растений Авродес в кариотипе присутствовала только одна пара хромосомы 7А, но в двух генотипах обнаружена ее третья, дополнительная копия, замещающая 7В (моносомное 7А/7В замещение, см.

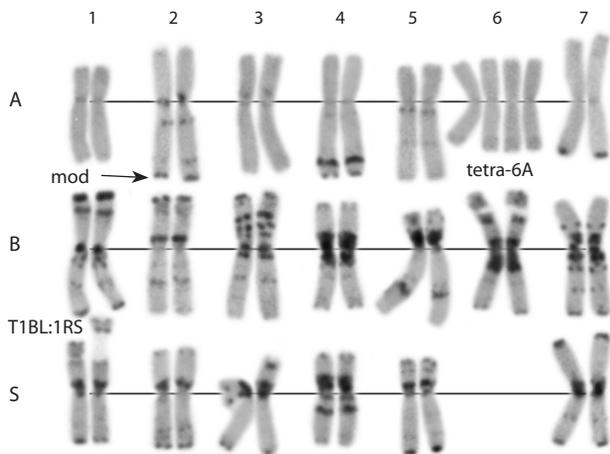


Рис. 1. Дифференциально окрашенный кариотип геномно-замещенной формы Авродес.

А, В, S – геномы; 1–7 – гомеологические группы.

рис. 2, в). В кариотипе одного растения отсутствовала пара 3А хромосомы, замещенная дополнительной парой хромосомы 3S.

Лишь три из семи пар хромосом В-генома – 2В, 3В, 6В – обнаружены у всех исследованных растений Авродес. Пшенично-ржаная транслокация 1ВL:1RS, унаследованная от сорта Аврора, присутствовала у всех растений, но в разных генотипах транслоцированная хромосома могла быть представлена двумя или одной копиями (моносомное 1ВL:1RS/1S замещение) или же была модифицирована в результате транслокации неидентифицируемого фрагмента на дистальную часть длинного плеча хромосомы 1В (см. рис. 2, а, отмечено красной стрелкой).

Часть растений оказались нулли4В-тетра4S (см. рис. 2, а, б), другие – нулли5В-тетра5S, при этом две пары 5S хромосом отличались рисунками С-окрашивания (см. рис. 2, в, отмечены зелеными стрелками). Одна пара полностью соответствовала хромосоме 5S *Ae. speltoides*,

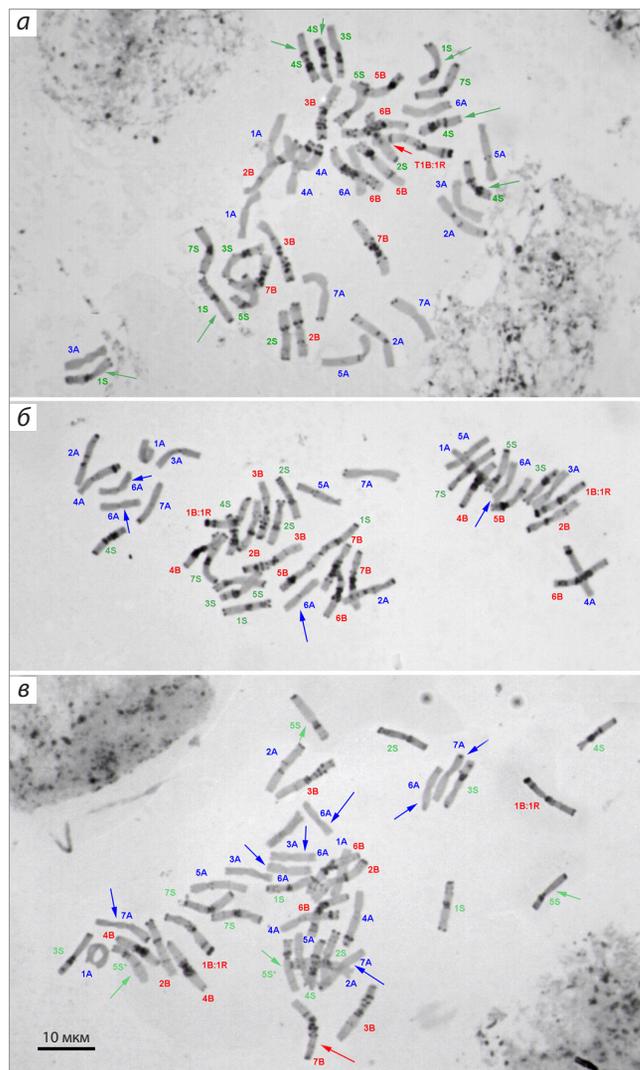
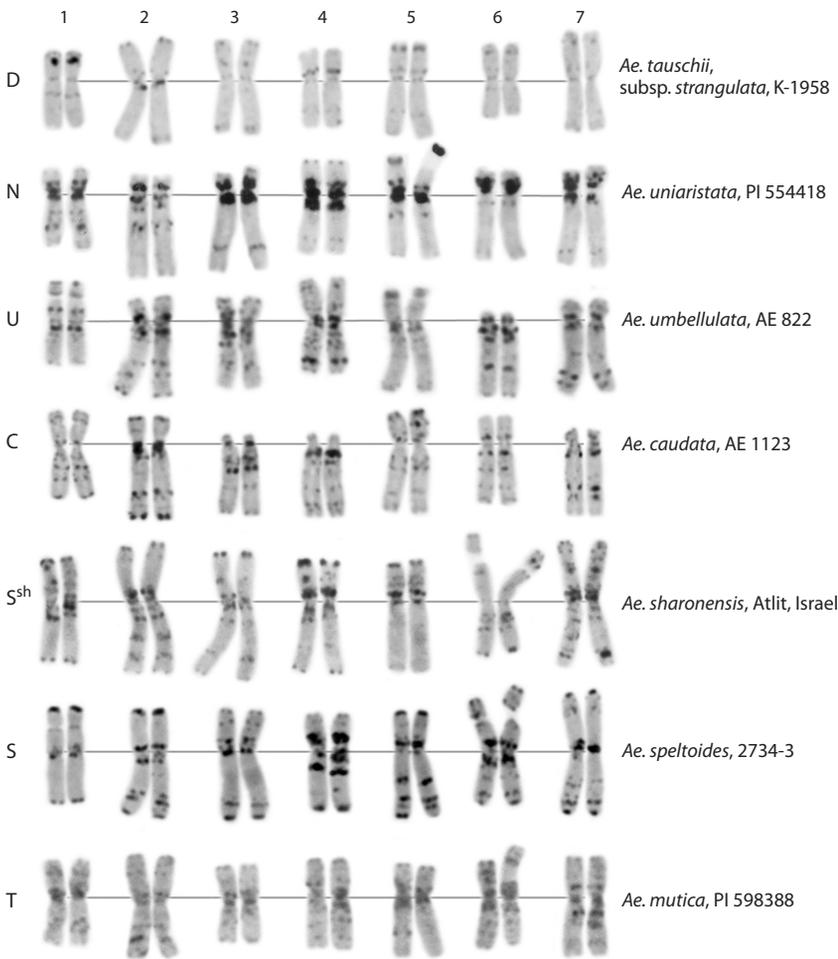


Рис. 2. Дифференциально окрашенные метафазные пластинки отдельных растений геномно-замещенной формы Авродес с разными комбинациями хромосом.

Моно-, три- и тетрасомные хромосомы отмечены стрелками: красными – для В-генома, синими – для А-генома, зелеными – для S-генома.



**Рис. 3.** Дифференциально окрашенные кариотипы диплоидных видов рода *Aegilops*, предположительно и/или фактически участвовавших в получении геномно-замещенных форм пшеницы.

Для иллюстрации взяты «типичные» образцы видов, которые не участвовали в получении исследованных форм. Геномные символы видов (D–T) даны слева, названия видов и происхождение/коллекционные номера образцов – справа.

тогда как вторая, обозначенная нами 5S\*, была короче и не несла крупного теломерного бэнда в длинном плече (рис. 3). Отметим, что именно эта модифицированная пара хромосом перешла в селекционные образцы мягкой пшеницы, устойчивые к желтой ржавчине (*Puccinia striiformis* Westend. f. sp. *tritici* Eriks.), полученные с участием Авродеса (Давоян Э.Р. и др., 2023).

К S-геному у разных растений Авродес относились от 12 до 16 хромосом, при этом ни в одном генотипе не было обнаружено хромосомы 6S (см. рис. 2). Из всех хромосом S-генома только 2S и 7S присутствовали исключительно в дисомном состоянии. Хромосомы 3S, 4S и 5S встречались как в ди-, так и в тетрасомном состоянии. Следует отметить, что 3S хромосома замещала гомеологи из A-генома, а 4S и 5S – из B-генома. В большинстве растений обнаружена пара 1S хромосом, и лишь в двух растениях найдена дополнительная, третья хромосома 1S, замещающая 1BL:1RS (моносомное 1S/1BL:1RS замещение, см. рис. 2, a).

Высокая цитологическая нестабильность Авродеса проявлялась также в нарушении мейотической конъюгации хромосом, в частности в высокой частоте образования мультивалентов, отмеченной ранее многими авторами (Давоян Р.О. и др., 2012, 2019). Высокая частота мультивалентов может быть обусловлена как присутствием в S-геноме генов-супрессоров – *Ph1*/промоторов гомеологичной конъюгации хромосом (Dvořák et al., 2006),

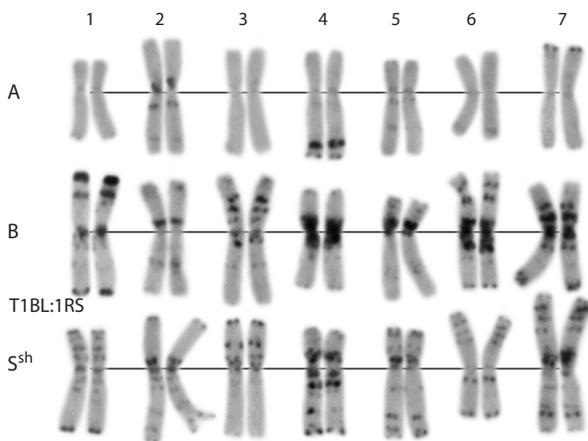
так и наличием в большинстве растений межгеномных B/S или A/S замен, когда некоторые хромосомы *Ae. speltoides* представлены в трех или четырех копиях. Определенный вклад в геномную нестабильность Авродеса могли вносить гаметоцидные гены, которые у *Ae. speltoides* локализованы на хромосомах 2S и 6S (Tsuji moto, Tsunewaki, 1988; King J. et al., 2018; Said et al., 2024). Интересно, что во всех исследованных генотипах Авродеса мы находили только одну из гаметоцидных хромосом – 2S, тогда как 6S была утрачена.

### Аврозис

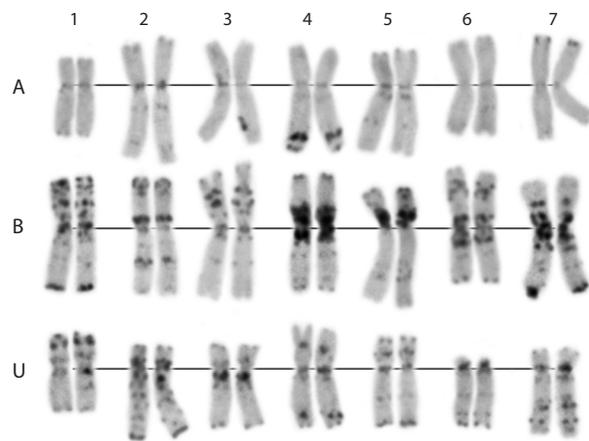
Аврозис – гексаплоидная форма, D-геном которой заменен S<sup>sh</sup>-геномом *Ae. sharonensis* Eig. Цитогенетический анализ с использованием C-бэндинга подтвердил наличие геномов A, B и S<sup>sh</sup> в ее кариотипе (рис. 4). Аврозис, как и Авродес, являлся носителем пшенично-ржаной транслокации 1BL:1RS. Геномы A и B этих форм различались рисунками C-окрашивания хромосом 2A, 2B, 3B и 5B. В отличие от Авродеса, Аврозис был цитологически стабильным: все исследованные растения имели одинаковый состав хромосом и рисунки C-бэндинга.

Единственное исключение составила хромосома T1B:1R: у некоторых растений дистальная часть короткого плеча была делетирована. Хромосомы генома S<sup>sh</sup> имели типичные для *Ae. sharonensis* морфологию и рисунки распределения гетерохроматина (см. рис. 4), к сожалению, родительская форма, использованная для получения Аврозиса, авторами не указана, поэтому выявить изменения хромосом, связанные с полиплоидизацией, невозможно.

Аврозис нашел ограниченное применение в селекции как донор гена устойчивости к мучнистой росе (*Blumeria graminis* (DC.) Speer f. sp. *tritici* Marshal) (Жиров, Терновская, 1993), хотя *Ae. sharonensis* обладает множеством хозяйственно ценных признаков (Olivera, Steffenson, 2009; Millet et al., 2014). Сложность работы с Аврозисом связана с наличием в геноме S<sup>sh</sup> высокоэффективных гаметоцидных генов *Gc* (Tsuji moto, Tsunewaki, 1984, 1988; Said et al., 2024), действие которых вызывает летальность гамет, утративших хромосому 4S<sup>sh</sup>, несущую данный ген. Это обеспечивает преимущественную передачу хромосомы 4S<sup>sh</sup> через гаметы (Miller et al., 1982; King I. et al., 1991).



**Рис. 4.** Кариотип геномно-замещенной формы Аврозис. А, В, S<sup>sh</sup> – геномы; 1–7 – гомеологические группы.



**Рис. 5.** Кариотип геномно-замещенной формы Авролата. А, В, U – геномы; 1–7 – гомеологические группы.

В то же время ряду исследователей удалось получить интрогрессивные линии пшеницы и *Ae. sharonensis* по хромосомам других гомеологических групп, в частности 1S<sup>sh</sup> и 5S<sup>sh</sup> (Millet et al., 2014). Учитывая эти результаты, можно надеяться, что возможность передачи в потомство других S<sup>sh</sup> хромосом существует и что генетический потенциал Аврозиса для улучшения мягкой пшеницы еще не исчерпан.

#### Авролата

Авролата – гексаплоидная форма пшеницы, D-геном которой заменен U-геном *Ae. umbellulata*. Как и Аврозис, это цитологически стабильная форма, у которой все растения имели идентичный геномный состав и рисунки бэндинга. Хромосомных перестроек в исследованном нами образце не обнаружено. Цитогенетический анализ с использованием С-окрашивания подтвердил наличие геномов А, В и U в кариотипе этой формы (рис. 5). В отличие от Авродеса и Аврозиса, у Авролаты не выявлено пшенично-ржаной транслокации 1BL:1RS, вместо нее есть «нормальная» пшеничная хромосома 1B.

Рисунки дифференциального окрашивания хромосом А- и В-геномов в целом сходны с таковыми Аврозиса, а хромосомы U-генома имели типичные для *Ae. umbellulata* морфологию и рисунки бэндинга (см. рис. 3 и 5). Поскольку родительская форма *Ae. umbellulata*, участвовавшая в создании Авролаты, неизвестна, оценить возможные изменения хромосом U-генома в составе гибрида не удалось.

Отсутствие пшенично-ржаной транслокации 1BL:1RS в ее кариотипе может быть связано с тем, что сорт Аврора исходно был гетерогенным по наличию транслокации и в получении Авролаты принимал участие биотип без этой транслокации. Не исключено, что в процессе рекуррентных скрещиваний при экстракции тетракомпонента сорта Аврора могла сохраниться хромосома 1B твердой пшеницы.

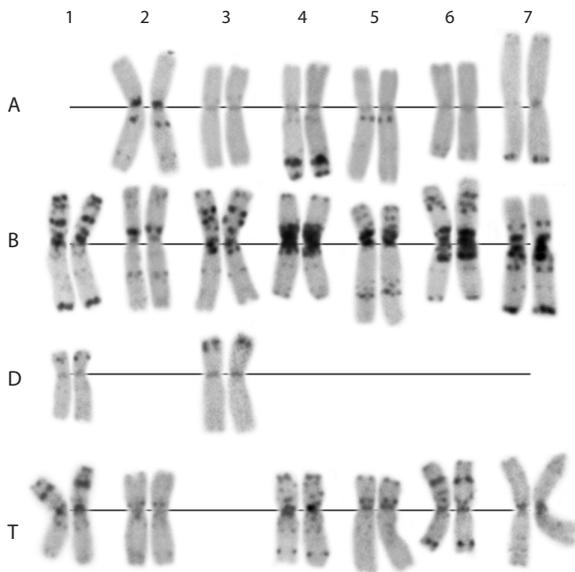
Согласно исследованиям (Давоян Р.О. и др., 2012; Давоян Э.Р. и др., 2012), Авролата, наряду с Авродесом, является источником новых генов устойчивости к листовой ржавчине (*Puccinia triticina* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici* Eriks.). *Ae. umbellulata* – донор U-генома этой формы,

активно используется в селекции мягкой пшеницы, особенно в США, как донор гена устойчивости к листовой ржавчине *Lr9* (Friebe et al., 1996b; McIntosh et al., 2013). Согласно данным генеалогического анализа, доля сортов, полученных с участием *Ae. umbellulata*, постоянно увеличивается и в 2000-х гг. составляла 25–29 % (Мартынов и др., 2015). Несмотря на то что у Авролаты обнаружен ген устойчивости к листовой ржавчине *Lr9*, его не удалось выявить в потомстве этой формы (Давоян Э.Р. и др., 2012). Очевидно, что устойчивость образцов обусловлена новым(и), еще не идентифицированным(и) *Lr* геном(ами). Авролата нашла применение и в селекции других культур: молекулярно-генетическое исследование показало перенос 1U и 2U хромосом в потомство гибридов Авролаты с озимыми сортами гексаплоидных тритикале (Орловская и др., 2015).

#### Авротики

Авротика – это геномно-замещенная форма, родительскими формами которой послужили сорт мягкой пшеницы Аврора и *Ae. mutica* Boiss. (syn. *Amblyopyrum muticum* (Boiss.) Eig, T-геном). Цитогенетический анализ подтвердил, что Авротика содержит хромосомы геномов А, В пшеницы и генома Т *Ae. mutica*, однако, в отличие от ранее рассмотренных геномно-замещенных форм, у Авротики обнаружена более сложная комбинация хромосом родительских видов.

В кариотипе этой формы сохранились две хромосомы D-генома – 1D и 3D, но отсутствовали 1A пшеницы и 3T *Ae. mutica* (рис. 6). Таким образом, чужеродный геном в этой форме представлен не полностью, а лишь шестью парами хромосом. Как и у Авролаты, у Авротики нет пшенично-ржаной транслокации 1BL:1RS, хотя рисунки С-окрашивания других хромосом сходны с таковыми Авродеса. Сравнить хромосомы T-генома с хромосомами родительского образца *Ae. mutica* не представлялось возможным, поскольку авторами не была указана исходная форма. Следует отметить, что у амфидиплоида гомологичные хромосомы имели идентичные рисунки бэндинга, тогда как диплоидный вид характеризуется высоким полиморфизмом, в частности гетероморфизмом гомологов



**Рис. 6.** Кариотип геномно-замещенной формы Авротика.  
A, B, D, T – геномы; 1–7 – гомеологические группы.

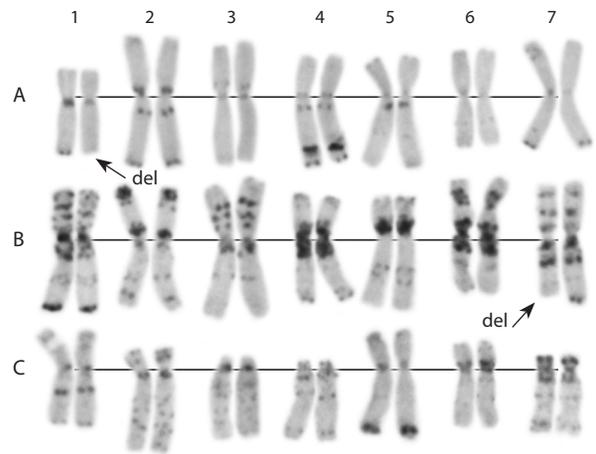
по рисункам дифференциального окрашивания (Friebe et al., 1996a).

Несмотря на то что Авротика показала устойчивость к ржавчине (Давоян Р.О. и др., 2012, 2019), этот признак не удалось передать мягкой пшенице. В то же время китайская группа получила устойчивый к мучнистой росе неполный амфидиплоидный гибрид сорта Chinese Spring с *Ae. mutica* и дополненный по хромосоме 7T линию (Liu et al., 2015). Авторы выявили у аллополиплоида наличие полного набора Т-хромосом, хотя пара хромосом пшеницы 7В при этом отсутствовала.

Другие исследователи скрестили мягкую пшеницу (сорта Chinese Spring и Pavon 76) с образцом *Ae. mutica*, содержащим гены-супрессоры *Ph1*/промоторы гомеологической конъюгации (King J. et al., 2017). Гибриды F<sub>1</sub> два-три раза бэккроссировали родительским сортом. Растения проверяли на наличие чужеродного материала методом однонуклеотидного полиморфизма (SNP-методом) и от генотипов с единичными интрогрессиями получали дигаметоидные растения. В результате было выделено 67 гомозиготных и стабильно наследуемых интрогрессивных линий, охватывающих шесть из семи возможных хромосом *Ae. mutica* (King J. et al., 2019). Следует отметить, что авторам не удалось получить интрогрессивные линии по хромосоме 3Т, которая также отсутствовала у Авротика. Возможно, эта хромосома содержит гены, негативно влияющие на жизнеспособность и/или фертильность аллополиплоида *T. aestivum* × *Ae. mutica*, и поэтому растения, несущие хромосомы 3Т, выбраковываются отбором уже в ранних гибридных поколениях.

### Авродата

В соответствии с родословной, Авродата была получена с участием мягкой пшеницы сорта Аврора и *Ae. caudata* L. (syn. *Ae. markgrafii* (Greuter) Hammer). Цитогенетический анализ подтвердил наличие у гибрида АВ-геномов пшеницы и С-генома *Ae. caudata* (см. рис. 3, рис. 7). Все



**Рис. 7.** Кариотип геномно-замещенной формы Авродата.

A, B, C – геномы; 1–7 – гомеологические группы. Стрелкой отмечена терминальная делеция/транслокация, затрагивающая длинные плечи хромосом 1А и 7В.

исследованные растения имели одинаковый хромосомный состав, но в некоторых растениях встречались хромосомные перестройки (см. рис. 7). У гибридов пшеницы с *Ae. caudata* они могут возникать под действием гаметоцидных генов, локализованных на хромосоме 3С этого вида (Endo, Tsunewaki, 1975).

В кариотипе Авродаты не найдено пшенично-ржаной транслокации 1BL:1RS, а рисунки С-окрашивания большинства хромосом А- и В-геномов пшеницы (например, 2А, 4А, 5А, 6А, 1В, 2В, 5В, 6В, 7В) отличались от соответствующих хромосом других геномно-замещенных форм, полученных с участием сорта Аврора. Хромосома 7В, в частности, по рисунку бэндинга больше напоминала хромосому 7В твердой пшеницы, чем мягкой. Эти результаты дают основание считать, что Авродата получена от другой родительской формы пшеницы или что при экстракции тетракомпонента из сорта Аврора в него удалось передать не все, а лишь часть хромосом геномов А и В мягкой пшеницы. Наличие несбалансированных хромосомных перестроек у растений Авродаты указывает на цитологическую нестабильность этой геномно-замещенной формы. В литературе информации об использовании данного образца в селекции нет.

Геномно-дополненный амфидиплоид мягкой пшеницы сорта Alcedo и *Ae. caudata* был синтезирован в Германии (Blüthner et al., 1988). Октаплоидный амфидиплоид и созданные на его основе дополненные линии были проанализированы с помощью С-бэндинга, помимо этого изучена конъюгация хромосом в мейозе (Blüthner et al., 1988; Friebe et al., 1992). Хотя в мейозе всех полученных форм были выявлены многочисленные нарушения, никаких отклонений в рисунках С-окрашивания, вызванных хромосомными перестройками, авторы не обнаружили (Friebe et al., 1992). Отличия, выявленные у амфидиплоида по рисункам окрашивания некоторых хромосом пшеницы, они связали с возможным участием других сортов пшеницы в его получении.

Невостребованность Авродаты в селекционных программах может быть обусловлена сложностью передачи

генетического материала из С-генома в мягкую пшеницу, связанной с большим числом видоспецифических хромосомных перестроек, выявленных у *Ae. caudata* (Danilova et al., 2017; Gong et al., 2017; Grewal et al., 2020), а также присутствием гаметоцидных генов на хромосомах этого вида.

### Авротата

Исследование показало, что Авротата – цитологически стабильная гексаплоидная форма, в кариотипе которой выявлены А- и В-геномы пшеницы, но хромосомы, соответствующие N-геному *Ae. uniaristata* Vis., обнаружены не были (см. рис. 3, рис. 8). Третий геном Авротаты показал наибольшее сходство с геномом D диплоидного *Ae. tauschii* subsp. *strangulata* Eig (см. рис. 3), который отличается от D-генома пшеницы рисунками С-окрашивания хромосом 3D и 6D. Возможно, третий геном Авротаты, D<sup>t</sup>, является смешанным и включает хромосомы как диплоидного эгилопса, так и мягкой пшеницы, однако методом С-бэндинга это установить невозможно из-за высокого сходства ортологичных хромосом данных геномов.

*Ae. uniaristata* характеризуется толерантностью к солям алюминия. Для переноса этого признака от эгилопса в геном мягкой пшеницы в Великобритании был синтезирован гибрид сорта мягкой пшеницы Chinese Spring и *Ae. uniaristata*, который в дальнейшем был использован для создания серии дополненных линий (Miller et al., 1995). Авторы показали, что устойчивость к алюминию контролируется хромосомой 3N (Iqbal et al., 2000b). Анализ дополненных линий с помощью гибридизации *in situ* (Iqbal et al., 2000a), а позже – С-бэндинга (Badaeva et al., 2011) подтвердил, что они содержат хромосомы *Ae. uniaristata*, и позволил привести в соответствие цитологическую и генетическую классификации хромосом N-генома.

Картирование RFLP-маркеров на хромосомах *Ae. uniaristata* показало, что они существенно перестроены относительно гомеологичных хромосом пшеницы вследствие N-геном-специфичных транслокаций и инверсий (Iqbal et al., 2000b). Глубокие структурные преобразования хромосом *Ae. uniaristata* в процессе видообразования подтвердили результаты хромосомного пэинтинга с использованием

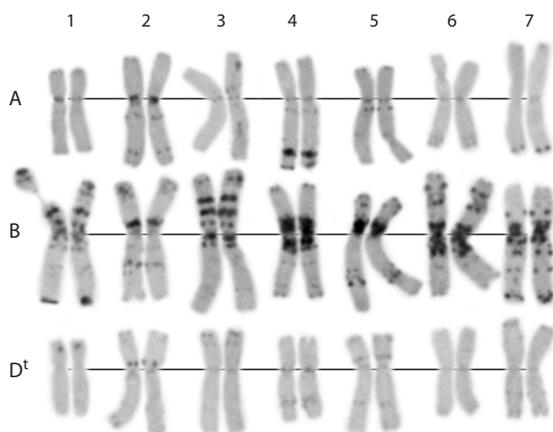


Рис. 8. Кариотип геномно-замещенной формы Авротата. А, В, D<sup>t</sup> – геномы; 1–7 – гомеологические группы.

наборов олигопроб, специфичных для каждой из семи гомеологических групп Triticeae Dumort. (Li et al., 2020). Логично предположить, что дивергенция гомеологичных хромосом пшеницы и *Ae. uniaristata* осложняет перенос генетического материала между видами, в частности, создание стабильных жизнеспособных амфидиплоидов и геномно-замещенных форм. К сожалению, доступных данных о цитологической верификации геномного состава Авротаты на этапе ее создания не опубликовано. В связи с этим невозможно определить, обусловлено ли отсутствие у Авротаты N-генома способом получения самой формы или же заменой N-генома на D в процессе длительного репродуцирования образца.

### Исследование пшенично-эгилопсных амфидиплоидов

#### Амфидиплоид AD 7

AD 7 – спонтанный амфидиплоид тетраплоидной пшеницы *T. ispahanicum* Heslot (геном BBAA) и тетраплоидного *Ae. cylindrica* Host (геном D<sup>c</sup>D<sup>c</sup>C<sup>c</sup>C<sup>c</sup>). Исходная форма AD 7 была октаплоидом  $2n = 8x = 56$  с геномным составом BBAA D<sup>c</sup>D<sup>c</sup>C<sup>c</sup>C<sup>c</sup> (Мустафаев, Пиралов, 1981). Цитогенетический анализ с использованием С-бэндинга подтвердил происхождение данного образца от *Ae. cylindrica*, но показал, что в процессе его воспроизведения произошла редукция числа хромосом до гексаплоидного уровня.

У AD 7 полностью сохранились хромосомы А-генома пшеницы и С<sup>c</sup>-генома *Ae. cylindrica*. Третий (синтетический) геном представлял собой комбинацию хромосом В-генома пшеницы и D<sup>c</sup>-генома *Ae. cylindrica* и включал представителей всех семи гомеологических групп: 1D<sup>c</sup>1D<sup>c</sup> 2B2B 3D<sup>c</sup>3D<sup>c</sup> 4D<sup>c</sup>4D<sup>c</sup> 5B5B 6D<sup>c</sup>6D<sup>c</sup> 7B7B (рис. 9). Хромосомы D<sup>c</sup>-генома имели типичные для *Ae. cylindrica* рисунки дифференциального окрашивания (Linc et al., 1999; Badaeva et al., 2002). Часть исследованных растений оказались моносомными по хромосоме 6А ( $2n = 41$ ). Хромосомных перестроек у растений исследованного образца не обнаружено.

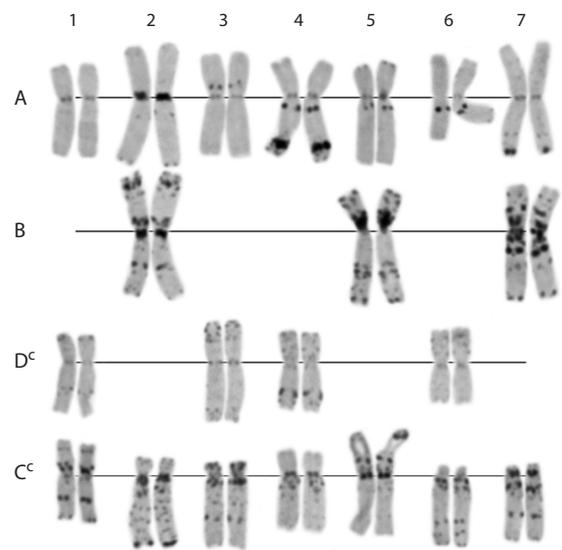
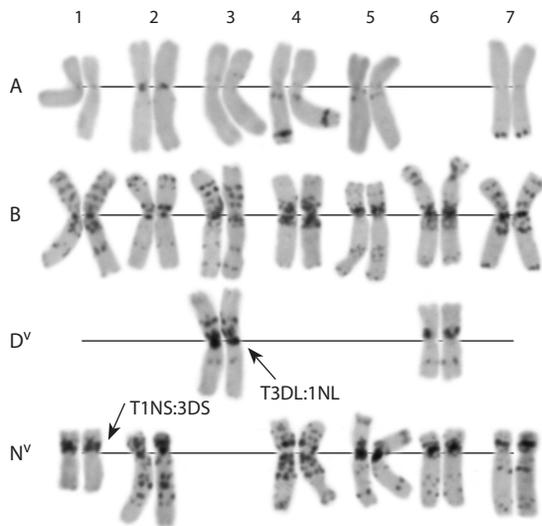


Рис. 9. Кариотип амфидиплоида AD 7.

А, В, D<sup>c</sup>, C<sup>c</sup> – геномы; 1–7 – гомеологические группы.



**Рис. 10.** Кариотип амфидиплоида AD 7147.

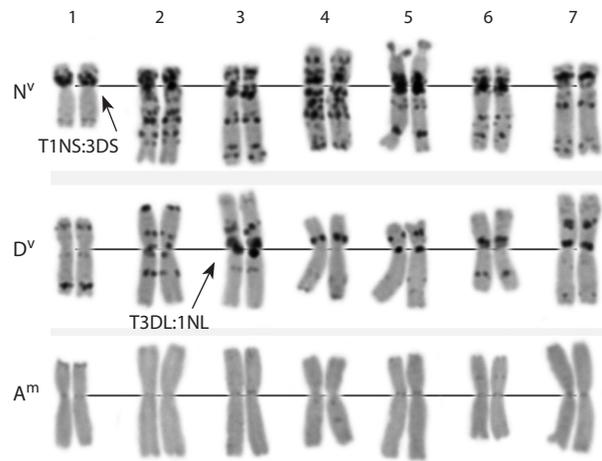
A, B, D<sup>v</sup>, N<sup>v</sup> – геномы; 1–7 – гомеологические группы.

#### Амфидиплоид AD 7147

Амфидиплоид AD 7147 был получен Г.Р. Пираловым (1976) при скрещивании тетраплоидной пшеницы и *Ae. ventricosa* (Мустафаев, Пиралов, 1981). Восстановление числа хромосом до октаплоидного уровня произошло спонтанно, как предполагал автор, за счет слияния нередуцированных гамет. В мейозе 56-хромосомного исходного амфидиплоида наблюдали регулярную конъюгацию хромосом с образованием 28 бивалентов. Анализ потомка AD 7147 методом С-бэндинга показал, что он действительно является гибридом тетраплоидного вида пшеницы (геном ВВАА) и *Ae. ventricosa* (геном D<sup>v</sup>N<sup>v</sup>N<sup>v</sup>N<sup>v</sup>) (рис. 10). Рисунки дифференциального окрашивания хромосом геномов А и В отличались от рисунка С-бэндинга, «типичного» для твердой пшеницы, и больше соответствовали таковому *T. carthlicum* Nevski или европейскому типу полбы *T. dicoccum* (Badaeva et al., 2015b).

Мы выявили, что AD 7147 является носителем транслокации 1N<sup>v</sup>:3D<sup>v</sup>, которая, скорее всего, унаследована от родительского образца эгилопса. Данная перестройка широко распространена в природных популяциях *Ae. ventricosa* (Badaeva et al., 2002, 2011). У AD 7147, как и у предыдущего амфидиплоида, произошла редукция числа хромосом до гексаплоидного уровня за счет потери одного смешанного генома. В этом случае В-геном пшеницы сохранился полностью, из N<sup>v</sup>-генома *Ae. ventricosa* была утрачена 3N<sup>v</sup>, из А-генома пшеницы – 6А. Таким образом, редукция числа хромосом у гибрида происходила преимущественно за счет D<sup>v</sup>-генома *Ae. ventricosa*, от которого сохранились только две пары хромосом – 3D<sup>v</sup> (в виде двух транслоцированных хромосом T1N<sup>v</sup>:3D<sup>v</sup>) и 6D<sup>v</sup>.

*Ae. ventricosa* – тетраплоидный вид, широко используемый в современной селекции пшеницы как донор генов устойчивости к болезням и вредителям (Dosba, Doussinault, 1978; Garcia-Olmedo et al., 1984; Delibes et al., 1987, 1988). Кластер генов *Sr38/Lr37/Yr17*, унаследованный от *Ae. ventricosa* (Tanguy et al., 2005), был картирован на хромосоме 2А (Bariana, McIntosh, 1994). В соответствии



**Рис. 11.** Кариотип образца AE 1491.

N<sup>v</sup>, D<sup>v</sup>, A<sup>m</sup> – геномы; 1–7 – гомеологические группы.

с данными анализа родословных (Мартынов и др., 2015), эта интрогрессия присутствует более чем у 34–37 % современных сортов мягкой пшеницы, преимущественно из Европы. Интрогрессия ведет происхождение от французского селекционного образца VPM-1, полученного Maia в 1967 г. путем гибридизации сорта мягкой пшеницы Marne и амфидиплоида *Ae. ventricosa* × *T. persicum* Vav. (syn. *T. carthlicum*) (Dosba et al., 1978). Очевидно, что геномный состав этого амфидиплоида близок таковому исходной формы AD 7147. К сожалению, проверить современный статус французского гибрида не представляется возможным. У нас также нет сведений об использовании AD 7147 в селекции пшеницы, хотя по аналогии с *Ae. ventricosa* × *T. persicum*, полученным во Франции, он может быть весьма перспективным донором хозяйственно важных признаков.

#### Амфидиплоид AE 1491

Аллогексаплоид AE 1491 обнаружен случайно при исследовании образцов эгилопсов из коллекции Института культурных растений (ИПК, Гатерслебен, Германия). На основании анализа морфологии и рисунков дифференциального окрашивания хромосом (рис. 11) высказано предположение, что этот образец является гибридом тетраплоидного *Ae. ventricosa* (геном D<sup>v</sup>D<sup>v</sup>N<sup>v</sup>N<sup>v</sup>) и пшеницы-однозернянки, вероятно, *T. boeoticum* Boiss. (геном A<sup>b</sup>A<sup>b</sup>) или *T. monococcum* L. (геном A<sup>m</sup>A<sup>m</sup>). Поскольку в кариотипе AE 1491 была идентифицирована транслокация 1N<sup>v</sup>:3D<sup>v</sup>, можно предположить, что она присутствовала также у родительской формы *Ae. ventricosa*.

Среди генотипов AE 1491 случаев анеуплоидии, значительных изменений рисунков С-окрашивания относительно родительских видов (Badaeva et al., 2002, 2015a) или возникновения новых вариантов структурных перестроек хромосом обнаружено не было. Амфидиплоид *T. aegilopoides* Link (syn. *T. boeoticum*) × *Ae. ventricosa* получен и исследован в работах (Siddiqui, 2009; Siddiqui et al., 2009). Соответствует ли этот изученный процитированными выше авторами амфидиплоид изученному нами образцу, неизвестно.

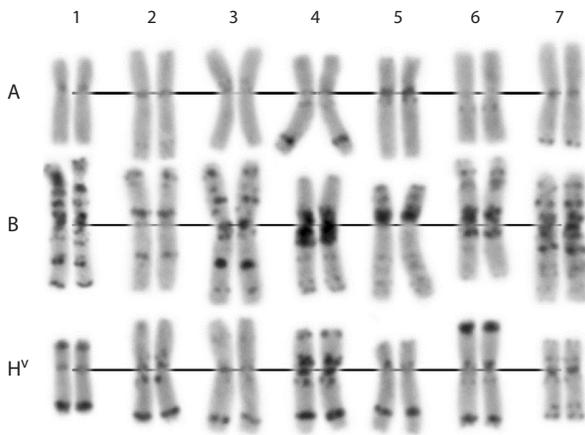


Рис. 12. Кариотип *Haynaticum*.

A, B, H<sup>V</sup> – геномы; 1–7 – гомеологические группы.

### Исследование амфидиплоидов пшеницы

#### *Haynaticum* Zhuk.

Успешные попытки создания амфидиплоида пшеницы и *Dasyphyrum villosum* (syn. *Haynaldia villosa*) предпринимались учеными разных стран с конца XIX – начала XX в. Скрещивания проводили с разными видами пшеницы, чаще с тетраплоидной (*T. dicoccoides* (Körn. ex Asch. & Graebn.) Schweinf., *T. dicoccum* Schrank ex Schübl., *T. turgidum* L., *T. aethiopicum* Jakubz., *T. durum* Desf., *T. araraticum* Jakubz., *T. timopheevii* (Zhuk.) Zhuk.), реже с гексаплоидной (спельта и мягкая пшеница) (Pace et al., 2011). Изученный нами амфидиплоид *T. dicoccum* × *D. villosum* был получен П.М. Жуковским и назван *Haynaticum* Zhuk. (syn. *Triticum* × *turgidovillosum* Tschermak) (Жуковский, 1944) и поддерживается в коллекции ВИР под номером К-38259.

Исследование показало, что данный образец содержит полные наборы хромосом А- и В-геномов пшеницы и H<sup>V</sup>-геном *D. villosum* (рис. 12). Рисунки С-окрашивания хромосом пшеницы сходны к таковым у закавказской группы культурной полбы (Badaeva et al., 2015b), и можно предположить, что родительской формой этого аллополиплоида послужил образец *T. dicoccum* из Армении, Азербайджана или прилегающих к ним районов Турции или Ирана. Все изученные растения *Haynaticum* были эуплоидными ( $2n = 6x = 42$ ) и не содержали хромосомных перестроек. Этот факт, а также отсутствие явных изменений рисунков С-бэндинга свидетельствуют о высокой цитологической стабильности образца, полученного почти 85 лет назад.

*D. villosum* является ценным источником генов устойчивости к болезням. Его амфидиплоиды и полученные на их основе замещенные и дополненные линии широко используются в селекционной практике в Китае (Huang et al., 2007; Zhang W. et al., 2013) и других странах. Исследованный нами образец несколько отличается от них по распределению блоков гетерохроматина на хромосомах пшеницы и *Haynaldia villosa* и может содержать другой набор генов устойчивости.

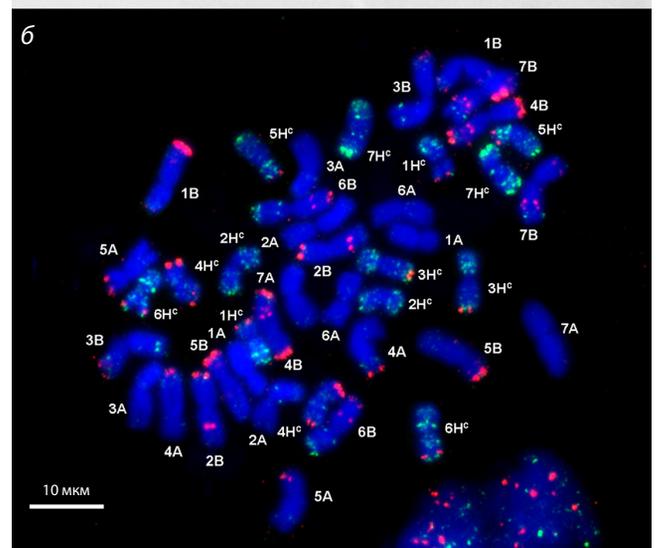
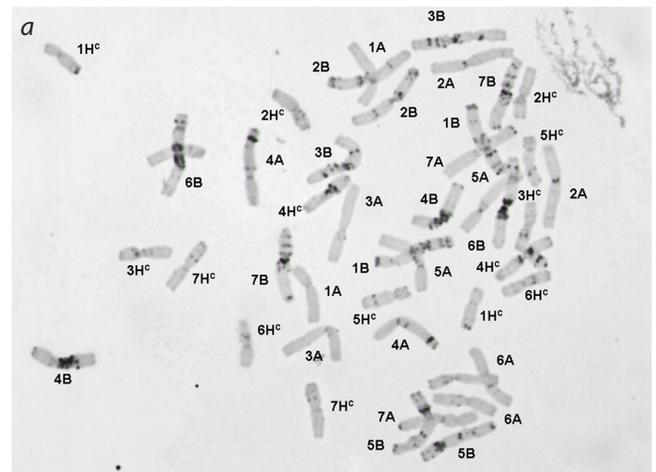


Рис. 13. Дифференциально окрашенная метафазная пластинка (а) и распределение pAs1 и pSc119.2 зондов на хромосомах *Tritordeum* (б). Хромосомы обозначены в соответствии с генетической номенклатурой: 1А–7А – А-геном пшеницы; 1В–7В – В-геном пшеницы; H<sup>c</sup> – геном *H. chilense*.

#### *Tritordeum martinii* A. Pujadas

Амфидиплоид твердой пшеницы *T. durum* и дикого ячменя *Hordeum chilense* был синтезирован в начале 1980-х гг. как мостик для переноса хозяйственно полезных генов от ячменя в пшеницу (Martin, Sanchez-Mongelaguna, 1982). Его кариотип был детально исследован с помощью С-метода дифференциального окрашивания хромосом (Cabrera et al., 1995) и флуоресцентной гибридизации *in situ* (FISH) с разными типами ДНК-зондов (Prieto et al., 2004; Martín, Cabrera, 2005).

Анализ хромосомного набора тритордеума с помощью С-бэндинга (рис. 13, а) и FISH с pAs1 (зеленый) и pSc119.2 (красный) зондами (см. рис. 13, б) подтвердил наличие у него геномов А, В и H<sup>c</sup>, рисунки бэндинга и паттерны гибридизации которых не отличались от описанных в литературе. Случаев анеуплоидии и хромосомных перестроек также не обнаружено, что говорит о высокой цитологической стабильности данного образца.

## Заключение

Нельзя не согласиться, что цитологическая стабильность имеет большое значение для сохранения и размножения созданных исследователями аллополиплоидов, некоторые из которых в настоящее время рассматриваются как новые, перспективные сельскохозяйственные культуры (De Caro et al., 2024).

Суммируя приведенные выше результаты по исследованию геномно-замещенных и синтетических геномно-дополненных амфидиплоидов пшеницы с отдельными видами из родов *Aegilops*, *Haynaldia* (*Dasypyrum*) и *Hordeum* L., можно сделать следующие выводы.

- Аллополиплоидные формы, содержащие 42 хромосомы, более стабильны по хромосомному составу, чем 56-хромосомные.
- Гексаплоидные формы, содержащие одновременно в своем кариотипе родственные геномы В и S (например, Авродес), могут оставаться цитологически нестабильными на протяжении многих поколений. Цитологическая нестабильность выражается у них, в частности, гетерогенностью хромосомного состава в разных генотипах, моно- или дисомными замещениями хромосомом родственных геномов и повышенной частотой хромосомных перестроек.
- Несоответствие хромосомного состава ряда геномно-замещенных форм указывает на то, что их использование в селекции и филогенетических исследованиях должно проводиться только после тщательного предварительного цитогенетического изучения – обязательной верификации.
- Наиболее существенные преобразования родительских геномов выявлены у октаплоидных амфидиплоидов. Это выражалось, прежде всего, в редукции числа хромосом до гексаплоидного уровня. При этом хромосомы элиминировались из разных родительских геномов (в зависимости от происхождения полиплоида).
- Несмотря на то что по хозяйственно важным показателям синтетические амфидиплоиды уступают современным коммерческим сортам пшеницы, содержащиеся в них гены, контролирующие моно- и полигенно эти признаки, по эффективности могут превосходить гены мягкой пшеницы. Кроме того, генофонд синтетических пшениц может стать источником новых генов устойчивости к биотическим (Гончаров и др., 2020) и абиотическим (Mahmood et al., 2023) стрессам для мягкой пшеницы.

## Список литературы / References

Беспалова Л.А. Развитие генофонда как главный фактор третьей зеленой революции в селекции пшеницы. *Вестн. Рос. акад. наук.* 2015;85(1):9-11. DOI 10.7868/S086958731501003X  
[Bespalova L.A. Broadening the gene pool as the major factor of the third Green Revolution in wheat breeding. *Vestnik Rossijskoi Akademii Nauk = Herald of the Russian Academy of Sciences.* 2015; 85(1):9-11. DOI 10.7868/S086958731501003X (in Russian)]  
Гончаров Н.П., Богуславский Р.Л., Орлова Е.А., Белоусова М.Х., Аминов Н.Х., Коновалов А.А., Кондратенко Е.Я., Гуляева Е.И. Устойчивость амфидиплоидов пшеницы к возбудителю бурой ржавчины. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции.* 2020; 6(3):95-106. DOI 10.18699/Letters2020-6-14

[Goncharov N.P., Boguslavsky R.L., Orlova E.A., Belousova M.Kh., Aminov N.Kh., Konovalov A.A., Kondratenko E.Ya., Gulyaeva E.I. Leaf rust resistance in wheat amphidiploids. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding.* 2020;6(3):95-106. DOI 10.18699/Letters2020-6-14 (in Russian)]  
Давоян Р.О., Жиров Е.Г. Геномно-замещенная форма Авродес как источник устойчивости растений мягкой пшеницы к листовой ржавчине и мучнистой росе. *С.-х. биология.* 1995;30(1):98-101  
[Davoyan R.O., Zhirov E.G. Genome-substituted form Avrodes as the source of soft wheat plant resistance to leaf rust and powdery mildew. *Selkhozyaistvennaya Biologiya = Agricultural Biology.* 1995;30(1):98-101 (in Russian)]  
Давоян Р.О., Бебякина И.В., Давоян О.Р., Зинченко А.Н., Давоян Э.Р., Кравченко А.М., Зубанова Ю.С. Синтетические формы как основа для сохранения и использования генофонда диких сорочидей мягкой пшеницы. *Вавиловский журнал генетики и селекции.* 2012;16(1):44-51  
[Davoyan R.O., Bebyakina I.V., Davoyan O.R., Zinchenko A.N., Davoyan E.R., Kravchenko A.M., Zubanova Y.S. The use of synthetic forms in preservation and exploitation of the gene pool of wild common wheat relatives. *Russ. J. Genet. Appl. Res.* 2012;2(6):480-485. DOI 10.1134/S2079059712060044]  
Давоян Р.О., Бебякина И.В., Давоян Э.Р., Миков Д.С., Зубанова Ю.С., Болдаков Д.М., Бадаева Е.Д., Адонина И.Г., Салина Е.А., Зинченко А.Н. Создание и изучение интрогрессивных линий мягкой пшеницы, полученных на основе синтетической формы RS7. *Вавиловский журнал генетики и селекции.* 2019; 23(7):827-835. DOI 10.18699/VJ19.556  
[Davoyan R.O., Bebyakina I.V., Davoyan E.R., Mikov D.S., Zubanova Yu.S., Boldakov D.M., Badaeva E.D., Adonina I.G., Salina E.A., Zinchenko A.N. The development and study of common wheat introgression lines derived from the synthetic form RS7. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding.* 2019;23(7):827-835. DOI 10.18699/VJ19.556 (in Russian)]  
Давоян Э.Р., Давоян Р.О., Бебякина И.В., Давоян О.Р., Зубанова Ю.С., Зинченко А.Н., Кравченко А.М. Идентификация генов устойчивости к листовой ржавчине в видах *Aegilops* L., синтетических формах и интрогрессивных линиях мягкой пшеницы. *Вавиловский журнал генетики и селекции.* 2012;16(1):116-122  
[Davoyan E.R., Davoyan R.O., Bebyakina I.V., Davoyan O.R., Zubanova Y.S., Kravchenko A.M., Zinchenko A.N. Identification of a leaf-rust resistance gene in species of *Aegilops* L., synthetic forms, and introgression lines of common wheat. *Russ. J. Genet. Appl. Res.* 2012;2(4):325-329. DOI 10.1134/S2079059712040041]  
Давоян Э.Р., Бебякина И.В., Давоян Р.О., Болдаков Д.М., Бадаева Е.Д., Адонина И.Г., Салина Е.А., Зинченко А.Н., Зубанова Ю.С. Изучение линий мягкой пшеницы, полученных с участием синтетической формы Авродес, в отношении их устойчивости к желтой ржавчине. *Биотехнология и селекция растений.* 2023; 6(3):25-34. DOI 10.30901/2658-6266-2023-3-04  
[Davoyan E.R., Bebyakina I.V., Davoyan R.O., Boldakov D.M., Badaeva E.D., Adonina I.G., Salina E.A., Zinchenko A.N., Zubanova Yu.S. A study of bread wheat lines from crosses with the synthetic form Avrodes in regard to their yellow rust resistance. *Biotechnologiya i Seleksiya Rastenii = Plant Biotechnology and Breeding.* 2023;6(3):25-34. DOI 10.30901/2658-6266-2023-3-04 (in Russian)]  
Жиров Е.Г., Терновская Т.К. Геномная инженерия у пшеницы. *Вестн. с.-х. наук.* 1984;10:58-66  
[Zhirov E.G., Ternovskaya T.K. Genome engineering in wheat. *Vestnik Sel'skokhozyaystvennykh Nauk = Herald of Agricultural Sciences.* 1984;10:58-66 (in Russian)]  
Жиров Е.Г., Терновская Т.К. Передача пшенице *Triticum aestivum* L. хромосомы *Aegilops sharonensis* Eig, придающей ей устойчивость к мучнистой росе. *Генетика.* 1993;29(4):639-645

- [Zhirov E.G., Ternovskaya T.K. Transfer of the chromosome conferring mildew resistance from *Aegilops sharonensis* Eig into *Triticum aestivum* L. *Genetika = Genetics (Moscow)*. 1993;29(4):639-645 (in Russian)]
- Жуковский П.М. Этюды в области гибридизации, иммунитета и трансплантации растений. *Труды Моск. с.-х. академии им. К.А. Тимирязева*. 1944;6:3-48
- [Zhukovsky P.M. Studies on hybridization and immunity of plants. *Tруды Moskovskoi Selskhozaystvennoi Akademii imeni K.A. Timiryazeva = Proceedings of the Timiryazev Moscow Agricultural Academy*. 1944;6:3-48 (in Russian)]
- Крупин П.Ю., Дивашук М.Г., Карлов Г.И. Использование генетического потенциала многолетних дикорастущих злаков в селекционном улучшении пшеницы (обзор). *С.-х. биология*. 2019; 54(3):409-425. DOI 10.15389/agrobiology.2019.3.409rus
- [Kroupin P.Yu., Divashuk M.G., Karlov G.I. Gene resources of perennial wild cereals involved in breeding to improve wheat crop (review). *Sel'skokhozyaystvennaya Biologiya = Agricultural Biology*. 2019;54(3):409-425. DOI 10.15389/agrobiology.2019.3.409eng]
- Мартынов С.П., Добротворская Т.В., Пухальский В.А. Динамика генетического разнообразия сортов озимой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.), районированных на территории России в 1929–2005 гг. *Генетика*. 2006;42(10):1359-1371
- [Martynov S.P., Dobrotvorskaya T.V., Pukhalskiy V.A. Dynamics of genetic diversity in winter common wheat *Triticum aestivum* L. cultivars released in Russia from 1929 to 2005. *Russ. J. Genet.* 2006; 42(10):1137-1147. DOI 10.1134/S1022795406100061]
- Мартынов С.П., Добротворская Т.В., Митрофанова О.П. Генеалогический анализ распространения генетического материала эгилопсов (*Aegilops* L.) в сортах мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.). *Генетика*. 2015;51(9):1000. DOI 10.7868/S0016675815090076
- [Martynov S.P., Dobrotvorskaya T.V., Mitrofanova O.P. Genealogical analysis of the use of aegilops (*Aegilops* L.) genetic material in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Russ. J. Genet.* 2015;51(9):855-862. DOI 10.1134/S1022795415090070]
- Мустафаев И.Д., Пиралов Г.Р. Некоторые аспекты взаимоотношений тетраплоидных видов пшеницы с *Aegilops ventricosa*. *С.-х. биология*. 1981;16(2):223-228
- [Mustafaev I.D., Piralov G.R. Some aspects of interrelations between tetraploid wheat species and *Aegilops ventricosa* Tausch. *Sel'skokhozyaystvennaya Biologiya = Agricultural Biology*. 1981; 16(2):223-228 (in Russian)]
- Орловская О.А., Леонова И.Н., Адонина И.Г., Салина Е.А., Хотылева Л.И., Шумный В.К. Молекулярно-цитогенетический анализ линий тритикале 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 DOI 10.1134/S2079059716050087]
- Пиралов Г.Р. Результаты гибридизации пшеницы с эгилопсами, рожью, хайнальдией и пыреем. В: *Генетика и селекция в Азербайджане*. Т. 1. Баку, 1976;136-137
- [Piralov G.R. The results of hybridization of wheat with aegilops, rye, *Haynaldia* and wheatgrass. In: *Genetics and Breeding in Azerbaijan*. Vol. 1. Baku, 1976;136-137 (in Russian)]
- Трубачеева Н.В., Ефремова Т.Т., Бадаева Е.Д., Кравцова Л.А., Белова Л.И., Девяткина Э.П., Першина Л.А. Получение аллоплазматических и эуплазматических пшенично-ячменных дителосомных замещенных линий 7Н<sup>1</sup>L<sup>mar</sup>(7D) и изучение 18S/5S митохондриального повтора у этих линий. *Генетика*. 2009; 45(12):1627-1633
- [Trubacheeva N.V., Efremova T.T., Badaeva E.D., Kravtsova L.A., Belova L.I., Devyatkina E.P., Pershina L.A. Production of alloplasmic and euplasmic wheat-barley ditelosomic substitution lines 7H<sup>1</sup>L<sup>mar</sup>(7D) and analysis of the 18S/5S mitochondrial repeat in these lines. *Russ. J. Genet.* 2009;45(12):1438-1443. DOI 10.1134/S1022795409120059]
- Aberkane H., Payne T., Kishi M., Smale M., Amri A., Jamora N. Transferring diversity of goat grass to farmers' fields through the development of synthetic hexaploid wheat. *Food Secur.* 2020;12(5):1017-1033. DOI 10.1007/s12571-020-01051-w
- Adonina I.G., Goncharov N.P., Badaeva E.D., Sergeeva E.M., Petrash N.V., Salina E.A. (GAA)*n* microsatellite as an indicator of the A genome reorganization during wheat evolution and domestication. *Comp. Cytogenet.* 2015;9(4):533-547. DOI 10.3897/CompCytogen.v9i4.5120
- Badaeva E.D., Badaev N.S., Gill B.S., Filatenko A.A. Intraspecific karyotype divergence in *Triticum araraticum* (Poaceae). *Plant Syst. Evol.* 1994;192(1-2):117-145. DOI 10.1007/BF00985912
- Badaeva E.D., Amosova A.V., Muravenko O.V., Samatadze T.E., Chikida N.N., Zelenin A.V., Raupp W.J., Friebe B., Gill B.S. Genome differentiation in *Aegilops*. 3. Evolution of the D-genome cluster. *Plant Syst. Evol.* 2002;231(1-4):163-190. DOI 10.1007/s006060200018
- Badaeva E.D., Dedkova O.S., Koenig J., Bernard S., Bernard M. Analysis of introgression of *Aegilops ventricosa* Tausch. genetic material in a common wheat background using C-banding. *Theor. Appl. Genet.* 2008;117(5):803-811. DOI 10.1007/s00122-008-0821-4
- Badaeva E.D., Dedkova O.S., Zoshchuk S.A., Amosova A.V., Reader S., Bernard M., Zelenin A.V. Comparative analysis of the N-genome in diploid and polyploid *Aegilops* species. *Chromosome Res.* 2011;19(4):541-548. DOI 10.1007/s10577-011-9211-x
- Badaeva E.D., Amosova A.V., Goncharov N.P., Macas J., Ruban A.S., Grechishnikova I.V., Zoshchuk S.A., Houben A. A set of cytogenetic markers allows the precise identification of all A-genome chromosomes in diploid and polyploid wheat. *Cytogenet. Genome Res.* 2015a;146(1):71-79. DOI 10.1159/000433458
- Badaeva E.D., Dedkova O.S., Pukhalskiy V.A., Zelenin A.V. Chromosomal changes over the course of polyploid wheat evolution and domestication. In: Ogihara Y., Takumi S., Handa H. (Eds) *Advances in Wheat Genetics: From Genome to Field*. Tokyo: Springer, 2015b: 83-89. DOI 10.1007/978-4-431-55675-6\_9
- Badaeva E.D., Ruban A.S., Aliyeva-Schnorr L., Municio C., Hesse S., Houben A. In situ hybridization to plant chromosomes. In: Liehr T. (Ed.) *Fluorescence In Situ Hybridization (FISH): Application guide*. Ser.: Springer Protocols Handbooks. Berlin/Heidelberg: Springer, 2017;477-494. DOI 10.1007/978-3-662-52959-1\_49
- Badaeva E.D., Ruban A.S., Shishkina A.A., Sibikeev S.N., Druzhin A.E., Surzhikov S.A., Dragovich A.Yu. Genetic classification of *Aegilops columnaris* Zhuk. ( $2n = 4x = 28, U^cU^cX^cX^c$ ) chromosomes based on FISH analysis and substitution patterns in common wheat × *Ae. columnaris* introgressive lines. *Genome*. 2018;61(2):131-143. DOI 10.1139/gen-2017-0186
- Bariana H.S., McIntosh R.A. Characterisation and origin of rust and powdery mildew resistance genes in VPM1 wheat. *Euphytica*. 1994; 76(1):53-61. DOI 10.1007/BF00024020
- Bedbrook R.J., Jones J., O'Dell M., Thompson R.J., Flavell R.B. A molecular description of telomeric heterochromatin in *Secale* species. *Cell*. 1980;19(2):545-560. DOI 10.1016/0092-8674(80)90529-2
- Biodiversity. Facts and figures on food and biodiversity. 2024 [cited 2024, 11 July]. Available from: <https://idrc-crdd.ca/en/research-in-action/facts-figures-food-andbiodiversity>
- Blüthner W.-D., Schubert V., Mettin D. Instability in amphiploids and backcross derivatives of a *Triticum aestivum* × *Ae. caudata* cross. In: Miller T.E., Koeber R.M.D. (Eds) *Proceedings of the 7th International Wheat Genetics Symposium*. Cambridge, 1988;209-213
- Cabrera A., Friebe B., Jiang J., Gill B.S. Characterization of *Hordeum chilense* chromosomes by C-banding and in situ hybridization using highly repeated DNA probes. *Genome*. 1995;38(3):435-442. DOI 10.1139/g95-057
- Danilova T.V., Akhunova A.R., Akhunov E.D., Friebe B., Gill B.S. Major structural genomic alterations can be associated with hybrid spe-

- ciation in *Aegilops markgrafii* (Triticeae). *Plant J.* 2017;92(2):317-330. DOI 10.1111/tpj.13657
- De Caro S., Venezia A., Di Stasio L., Danzi D., Pignone D., Mamone G., Iakomino G. Tritordeum: promising cultivars to improve health. *Foods.* 2024;13(5):661. DOI 10.3390/foods13050661
- Delibes A., Lopez-Braña I., Mena M., Garcia-Olmedo F. Genetic transfer of resistance to powdery mildew and of an associated biochemical marker from *Aegilops ventricosa* to hexaploid wheat. *Theor. Appl. Genet.* 1987;73(4):605-608. DOI 10.1007/BF00289201
- Delibes A., Doussinault G., Mena M., López-Braña I., García-Olmedo F. Eyespot resistance gene *Pch-1* from *Aegilops ventricosa* is associated with a different chromosome in wheat line H-93-70 than the resistance factor in "Roazon" wheat. *Theor. Appl. Genet.* 1988;76(4):573-576. DOI 10.1007/BF00260911
- Dhaliwal H.S., Friebe B., Gill K.S., Gill B.S. Cytogenetic identification of *Aegilops squarrosa* chromosome additions in durum wheat. *Theor. Appl. Genet.* 1990;79(6):769-774. DOI 10.1007/BF00224243
- Dosba F., Doussinault G. Obtention of wheat lines with favorable agronomical characteristics of *Aegilops ventricosa*. *Ann. Amelior. Plant.* 1978;28(1):27-44
- Dosba F., Tanguy A.M., Rivoal R. Extraction, identification and utilization of the addition lines *T. aestivum* - *Ae. ventricosa*. In: Ramanujan S. (Ed.) Proceedings of the 5th International Wheat Genetics Symposium, 23–28 Febr. New Delhi, 1978;332-337
- Dubcovsky J., Dvořák J. Genome plasticity a key factor in the success of polyploid wheat under domestication. *Science.* 2007;316(5833):1862-1866. DOI 10.1126/science.1143986
- Dvořák J., Luo M.C., Yang Z.L., Zhang H.B. The structure of the *Aegilops tauschii* genepool and the evolution of hexaploid wheat. *Theor. Appl. Genet.* 1998;97(4):657-670. DOI 10.1007/s001220050942
- Dvořák J., Deal K.R., Luo M.C. Discovery and mapping of wheat *Phl* suppressors. *Genetics.* 2006;174(1):17-27. DOI 10.1534/genetics.106.058115
- Endo T.R., Tsunewaki K. Sterility of common wheat with *Aegilops triuncialis* cytoplasm. *Heredity.* 1975;66(1):13-18. DOI 10.1093/oxfordjournals.jhered.a108562
- Feldman M. Origin of cultivated wheat. In: Bonjean A.P., Angus W.J. (Eds) The World Wheat Book: A history of wheat breeding. London: Intercept Ltd, 2001;3-56
- Feldman M., Levy A.A. Wheat Evolution and Domestication. Springer: Cham, 2023. DOI 10.1007/978-3-031-30175-9
- Fernández J.A., Jouve N. Giemsa C-banding of the chromosomes of *Hordeum chilense* and its amphiploid  $\times$  *Triticum turgidum* conv. *durum*. *Zeitschrift für Pflanzenzüchtung = J. Plant Breed.* 1984;93(3):212-221. DOI 10.1007/BF00032990
- Friebe B., Schubert V., Blüthner W.D., Hammer K. C-banding pattern and polymorphism of *Aegilops caudata* and chromosomal constitutions of the amphiploid *T. aestivum* - *Ae. caudata* and six derived chromosome addition lines. *Theor. Appl. Genet.* 1992;83(5):589-596. DOI 10.1007/BF00226902
- Friebe B., Jiang J., Tuleen N., Gill B.S. Standard karyotype of *Triticum umbellulatum* and the characterization of derived chromosome addition and translocation lines in common wheat. *Theor. Appl. Genet.* 1995a;90(1):150-156. DOI 10.1007/BF00221010
- Friebe B., Tuleen N.A., Gill B.S. Standard karyotype of *Triticum searsii* and its relationship with other S-genome species and common wheat. *Theor. Appl. Genet.* 1995b;91(2):248-254. DOI 10.1007/BF00220885
- Friebe B., Badaeva E.D., Hammer K., Gill B.S. Standard karyotypes of *Aegilops uniaristata*, *Ae. mutica*, *Ae. comosa* subspecies *comosa* and *heldreichii* (Poaceae). *Plant Syst. Evol.* 1996a;202(3):199-210. DOI 10.1007/BF00983382
- Friebe B., Jiang J., Raupp W.J., McIntosh R.A., Gill B.S. Characterization of wheat-alien translocations conferring resistance to diseases and pests: current status. *Euphytica.* 1996b;91(1):59-87. DOI 10.1007/BF00035277
- Friebe B., Qi L.L., Nasuda S., Zhang P., Tuleen N.A., Gill B.S. Development of a complete set of *Triticum aestivum*-*Aegilops speltoides* chromosome addition lines. *Theor. Appl. Genet.* 2000;101(1):51-58. DOI 10.1007/s001220051448
- García-Olmedo F., Delibes A., Sanchez-Monge R. Transfer of resistance to eyespot disease from *Aegilops ventricosa* to wheat. In: Breeding for Disease Resistance and Oat Breeding: Proceedings of the EUCARPIA Cereal Section Meeting, 28 Feb.–1 Mar. Weihenstephan, 1984;6:156-168
- Gill B.S., Kimber G. The Giemsa C-banded karyotype of rye. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1974;71(4):1247-1249. DOI 10.1073/pnas.71.4.1247
- Gill B.S., Raupp W.J., Sharma H.C., Browder L.E., Hatchett J.H., Harvey T.L., Moseman J.G., Waines J.G. Resistance in *Aegilops squarrosa* to wheat leaf rust, wheat powdery mildew, greenbug, and Hessian fly. *Plant Dis.* 1986;70:553-556. DOI 10.1094/PD-70-553
- Gill B.S., Friebe B., Endo T.R. Standard karyotype and nomenclature system for description of chromosome bands and structural aberrations in wheat (*Triticum aestivum*). *Genome.* 1991;34(5):830-839. DOI 10.1139/g95-030
- Girma E. Genetic erosion of wheat (*Triticum* spp.): concept, research results and challenges. *J. Nat. Sci. Res.* 2017;7(23):72-81
- Gong W., Han R., Li H., Song J., Yan H., Li G., Liu A., Cao X., Guo J., Zhai S., Cheng D., Zhao Z., Liu C., Liu J. Agronomic traits and molecular marker identification of wheat-*Aegilops caudata* addition lines. *Front. Plant Sci.* 2017;8:1743. DOI 10.3389/fpls.2017.01743
- Grewal S., Othmeni M., Walker J., Hubbart-Edwards S., Yang C.-y., Scholefield D., Ashling S., Isaac P., King I.P., King J. Development of wheat-*Aegilops caudata* introgression lines and their characterization using genome-specific KASP markers. *Front. Plant Sci.* 2020;11:606. DOI 10.3389/fpls.2020.00606
- Hirosawa S., Takumi S., Ishii T., Kawahara T., Nakamura C., Mori N. Chloroplast and nuclear DNA variation in common wheat: insight into the origin and evolution of common wheat. *Genes Genet. Syst.* 2004;79(5):271-282. DOI 10.1266/ggs.79.271
- Huang D.-h., Lin Z.-s., Chen X., Zhang Z.-y., Chen C.-c., Cheng S.-h., Xin Z.-y. Molecular characterization of a *Triticum durum*-*Haynaldia villosa* amphiploid and its derivatives for resistance to *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici*. *Agricult. Sci. China.* 2007;6(5):513-521. DOI 10.1016/S1671-2927(07)60077-7
- Iqbal N., Reader S.M., Caligari P.D.S., Miller T.E. Characterization of *Aegilops uniaristata* chromosomes by comparative DNA marker analysis and repetitive DNA sequence in situ hybridization. *Theor. Appl. Genet.* 2000a;101(8):1173-1179. DOI 10.1007/s001220051594
- Iqbal N., Reader S.M., Caligari P.D.S., Miller T.E. The production and characterization of recombination between chromosome 3N of *Aegilops uniaristata* and chromosome 3A of wheat. *Heredity.* 2000b;84(4):487-492. DOI 10.1046/j.1365-2540.2000.00706.x
- Islam A.K.M.R., Shepherd K.W. Incorporation of barley chromosomes into wheat. In: Bajaj Y.P.S. (Ed.) Wheat. Biotechnology in Agriculture and Forestry. Berlin: Springer, 1990;128-151. DOI 10.1007/978-3-662-10933-5\_8
- Kashkush K., Feldman M., Levy A.A. Gene loss, silencing and activation in a newly synthesized wheat allotetraploid. *Genetics.* 2002;160(4):1651-1659. DOI 10.1093/genetics/160.4.1651
- Kihara H. Origin of cultivated plants with special reference to wheat. *Seiken Ziho.* 1975;25/26:1-24
- King I.P., Miller T.E., Koebner R.M.D. Determination of the transmission frequency of chromosome 4S<sup>1</sup> of *Aegilops sharonensis* in a range of wheat genetic backgrounds. *Theor. Appl. Genet.* 1991;81(4):519-523. DOI 10.1007/BF00219443
- King J., Grewal S., Yang C.-y., Hubbart S., Scholefield D., Ashling S., Edwards K.J., Allen A.M., Burrige A., Bloor C., Davassi A., da Silva G.J., Chalmers K., King I.P. A step change in the transfer of interspecific variation into wheat from *Amblyopyrum muticum*. *Plant Biotechnol. J.* 2017;15(2):217-226. DOI 10.1111/pbi.12606
- King J., Grewal S., Yang C.-y., Hubbart E.S., Scholefield D., Ashling S., Harper J.A., Allen A.M., Edwards K.J., Burrige A.J., King I.P. Introgression of *Aegilops speltoides* segments in *Triticum aestivum*

- and the effect of the gametocidal genes. *Ann. Bot.* 2018;121(2):229-240. DOI 10.1093/aob/mcx149
- King J., Newell C., Grewal S., Hubbard-Edwards S., Yang C.-y., Scholefield D., Ashling S., Stride A., King I.P. Development of stable homozygous wheat/*Amblyopyrum muticum* (*Aegilops mutica*) introgression lines and their cytogenetic and molecular characterization. *Front. Plant Sci.* 2019;10:34. DOI 10.3389/fpls.2019.00034
- Kishii M. An update of recent use of *Aegilops* species in wheat breeding. *Front. Plant Sci.* 2019;10:585. DOI 10.3389/fpls.2019.00585
- Kumar A., Kapoor P., Chunduri V., Sharma S., Garg M. Potential of *Aegilops* sp. for improvement of grain processing and nutritional quality in wheat (*Triticum aestivum*). *Front. Plant Sci.* 2019;10:308. DOI 10.3389/fpls.2019.00308
- Levy A.A., Feldman M. Genetic and epigenetic reprogramming of the wheat genome upon allopolyploidization. *Biol. J. Linn. Soc.* 2004; 82(4):607-613. DOI 10.1111/j.1095-8312.2004.00346.x
- Li G., Zhang T., Yu Z., Wang H., Yang E., Yang Z. An efficient Oligo-FISH painting system for revealing chromosome rearrangements and polyploidization in Triticeae. *Plant J.* 2020;105(4):978-993. DOI 10.1111/TPJ.15081
- Linc G., Friebe B.R., Kynast R.G., Molnar-Lang M., Kőszegi B., Sutka J., Gill B.S. Molecular cytogenetic analysis of *Aegilops cylindrica* Host. *Genome.* 1999;42(3):497-503. DOI 10.1139/gen-42-3-497
- Linc G., Sepsis A., Molnar-Lang M. A FISH karyotype to study chromosome polymorphisms for the *Elytrigia elongata* E genome. *Cytogenet. Genome Res.* 2012;136(2):138-144. DOI 10.1159/000334835
- Liu C., Li G.-R., Sehgal K.S., Jia J.-Q., Yang Z.-J., Friebe B., Gill B.S. Genome relationships in the genus *Dasypyrum*: evidence from molecular phylogenetic analysis and in situ hybridization. *Plant Syst. Evol.* 2010;288(3-4):149-156. DOI 10.1007/s00606-010-0319-9
- Liu C., Li G.-R., Gong W.-P., Li G.-Y., Han R., Li H.-S., Song J.-M., Liu A.-F., Cao X.-Y., Chu X.-S., Yang Z.-J., Huang C.-Y., Zhao Z.-D., Liu J.-J. Molecular and cytogenetic characterization of a powdery mildew-resistant wheat-*Aegilops mutica* partial amphiploid and addition line. *Cytogenet. Genome Res.* 2015;147(2-3):186-194. DOI 10.1159/000443625
- Logojan A.A., Molnár-Láng M. Production of *Triticum aestivum* - *Aegilops biuncialis* chromosome additions. *Cereal Res. Commun.* 2000;28(3):221-222. DOI 10.1007/BF03543597
- Luo M.-C., Yang Z.-L., You F.M., Kawahara T., Waines J.G., Dvořák J. The structure of wild and domesticated emmer wheat populations, gene flow between them, and the site of emmer domestication. *Theor. Appl. Genet.* 2007;114(6):947-959. DOI 10.1007/s00122-006-0474-0
- Mahmood Y.A., DeSilva J., King I.P., King J., Foulkes M.J. Leaf photosynthesis traits and associations with biomass and drought tolerance in amphidiploid and ancestral wheat genotypes. *Eur. J. Agronomy.* 2023;147:126846. DOI 10.1016/j.eja.2023.126846
- Martín A., Cabrera A. Cytogenetics of *Hordeum chilense*: current status and considerations with reference to breeding. *Cytogenet. Genome Res.* 2005;109(1-3):378-384. DOI 10.1159/000082423
- Martin A., Sanchez-Mongelaguna E. Cytology and morphology of the amphiploid *Hordeum chilense* × *Triticum turgidum* conv. *durum*. *Euphytica.* 1982;31(1):261-268. DOI 10.1007/BF00028329
- McIntosh R.A., Yamazaki Y., Dubkovsky G., Rogers J., Morris C.F., Appels R., Xia X.C. Catalogue of Gene Symbols for Wheat. The 12th International Wheat Genetics Symposium, 8–13 Sept. 2013. Yokohama, Japan, 2013
- Miller T.E., Hutchinson J., Chapman V. Investigation of a preferentially transmitted *Aegilops sharonensis* chromosome in wheat. *Theor. Appl. Genet.* 1982;61(1):27-33. DOI 10.1007/BF00261506
- Miller T.E., Reader S.M., Mahmood A., Purdie K.A., King I.P. Chromosome 3N of *Aegilops uniaristata* – a source of tolerance to high levels of aluminium for wheat. In: Li S., Xin Z.Y. (Eds) Proceeding of the 8th International Wheat Genetics Symposium, 20–25 July 1993. Beijing: China Agricul. Sci. Press, 1995;1037-1042
- Millet E., Manisterski J., Ben-Yehuda P., Distelfeld A., Deek J., Wan A., Chen X., Steffenson B.J. Introgression of leaf rust and stripe rust resistance from Sharon goatgrass (*Aegilops sharonensis* Eig) into bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Genome.* 2014;57(6):309-316. DOI 10.1139/gen-2014-0004
- Minelli S., Ceccarelli M., Mariani M., De Pace C., Cioninia P.G. Cytogenetics of *Triticum* × *Dasypyrum* hybrids and derived lines. *Cytogenet. Genome Res.* 2005;109(1-3):385-392. DOI 10.1159/000082424
- Molnár I., Vrána J., Burešová V., Cápál P., Farkas A., Darkó É., Cseh A., Kubaláková M., Molnár-Láng M., Doležel J. Dissecting the U, M, S and C genomes of wild relatives of bread wheat (*Aegilops* spp.) into chromosomes and exploring their synteny with wheat. *Plant J.* 2016;88(3):452-467. DOI 10.1111/tj.13266
- Molnár-Láng M., Linc G., Logojan A., Sutka J. Production and meiotic pairing behaviour of new hybrids of winter wheat (*Triticum aestivum*) × winter barley (*Hordeum vulgare*). *Genome.* 2000;43(6):1045-1054. DOI 10.1139/gen-43-6-1045
- Molnár-Láng M., Molnár I., Szakács É., Linc G., Bedő Z. Production and molecular cytogenetic identification of wheat-alien hybrids and introgression lines. In: Tuberosa R., Graner A., Frison E. (Eds) Genomics of Plant Genetic Resources. Vol. 1. Managing, Sequencing and Mining Genetic Resources. New York: Springer, 2014;255-284
- Molnár-Láng M., Ceoloni C., Doležel J. (Eds) Alien Introgression in Wheat. Cytogenetics, Molecular Biology, and Genomics. Switzerland: Springer, 2015. DOI 10.1007/978-3-319-23494-6
- Monneveux P., Zaharieva M., Rekika D. The utilisation of *Triticum* and *Aegilops* species for the improvement of durum wheat. In: Royo C., Nachit M., Di Fonzo N., Araus J.L. (Eds) Durum Wheat Improvement in the Mediterranean Region: New Challenges. Zaragoza: Ciheam, 2000;71-81
- Olivera P.D., Steffenson B.J. *Aegilops sharonensis*: origin, genetics, diversity, and potential for wheat improvement. *Botany.* 2009;87(8): 740-756. DOI 10.1139/B09-040
- Olivera P.D., Rouse M.N., Jin Y. Identification of new sources of resistance to wheat stem rust in *Aegilops* spp. in the tertiary genepool of wheat. *Front. Plant Sci.* 2018;9:1719. DOI 10.3389/fpls.2018.01719
- Özkan H., Levy A.A., Feldman M. Allopolyploidy-induced rapid genome evolution in the wheat (*Aegilops-Triticum*) group. *Plant Cell.* 2001;13(8):1735-1747. DOI 10.1105/tpc.13.8.1735
- Pace C.D., Vaccino P., Cionini P.G., Pasquini M., Bizzarri M., Qualset C.O. *Dasypyrum*. In: Cole C. (Ed.) Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources Cereals. Berlin: Springer, 2011; 185-292
- Peng J.H., Sun D., Nevo E. Domestication evolution, genetics and genomics in wheat. *Mol. Breed.* 2011;28(3):281. DOI 10.1007/s11032-011-9608-4
- Prieto P., Martín A., Cabrera A. Chromosomal distribution of telomeric and telomeric-associated sequences in *Hordeum chilense* by in situ hybridization. *Hereditas.* 2004;141(2):122-127. DOI 10.1111/j.1601-5223.2004.01825.x
- Prohens J., Gramazio P., Plazas M., Dempewolf H., Kilian B., Díez M.J., Fita A., Herraiz F.J., Rodríguez-Burruezo A., Soler S., Knapp S., Vilanova S. Introgressomics: a new approach for using crop wild relatives in breeding for adaptation to climate change. *Euphytica.* 2017;213(7):158. DOI 10.1007/s10681-017-1938-9
- Rayburn A.L., Gill B.S. Isolation of a D-genome specific repeated DNA sequence from *Aegilops squarrosa*. *Plant Mol. Biol. Rep.* 1986;4(2): 102-109. DOI 10.1007/BF02732107
- Said M., Holušová K., Farkas A., Ivanizs L., Gaál E., Cápál P., Abrouk M., Martis-Thiele M.M., Kalapos B., Bartoš J., Friebe B., Doležel J., Molnár I. Development of DNA markers from physically mapped loci in *Aegilops comosa* and *Aegilops umbellulata* using single-gene FISH and chromosome sequences. *Front. Plant Sci.* 2021;12:1136. DOI 10.3389/fpls.2021.689031
- Said M., Gaál E., Farkas A., Molnár I., Bartoš J., Doležel J., Cabrera A., Endo T.R. Gametocidal genes: from a discovery to the application in

- wheat breeding. *Front. Plant Sci.* 2024;15:1396553. DOI 10.3389/fpls.2024.1396553
- Schneider A., Molnár I., Molnár-Láng M. Utilisation of *Aegilops* (goat-grass) species to widen the genetic diversity of cultivated wheat. *Euphytica*. 2008;163(1):1-19. DOI 10.1007/s10681-007-9624-y
- Schulz-Schaeffer J., Friebe B. Karyological characterization of a partial amphiploid, *Triticum turgidum* L. var. *durum* × *Agropyron intermedium* (Host) P.B. *Euphytica*. 1992;62(2):83-88. DOI 10.1007/BF00037932
- Sharma M., Punya, Gupta B.B. Role of wild relatives for development of climate-resilient varieties. In: Salgotra R.K., Zargar S.M. (Eds) Rediscovery of Genetic and Genomic Resources for Future Food Security. Singapore: Springer, 2020;303-314. DOI 10.1007/978-981-15-0156-2\_11
- Sharma S., Schulthess A.W., Bassi F.M., Badaeva E.D., Neumann K., Graner A., Özkan H., Werner P., Knüpffer P., Kilian B. Introducing beneficial alleles from plant genetic resources into the wheat germplasm. *Biology*. 2021;10(10):982. DOI 10.3390/biology10100982
- Siddiqui K. Induced mutations in *Triticum aegilopoides*, *Aegilops ventricosa* and their synthetic allopolyploid. *Hereditas*. 2009;73:45-50. DOI 10.1111/j.1601-5223.1973.tb01066.x
- Siddiqui K., Ingversen J., Køie B. Inheritance of protein patterns in a synthetic allopolyploid of *Triticum monococcum* (AA) and *Aegilops ventricosa* (DDM<sup>V</sup>M<sup>V</sup>). *Hereditas*. 2009;72:205-214. DOI 10.1111/j.1601-5223.1972.tb01044.x
- Tadesse W., Amri A., Ogbonnaya F.C., Sanchez-Garcia M., Sohail Q., Baum M. Wheat. In: Singh M., Upadhyaya H.D. (Eds) Genetic and Genomic Resources for Grain Cereals Improvement. San Diego: Acad. Press, 2016;81-124
- Tanguy A.-M., Coriton O., Abélard P., Dedryver F., Jahier J. Structure of *Aegilops ventricosa* chromosome 6N<sup>v</sup>, the donor of wheat genes *Yr17*, *Lr37*, *Sr38*, and *Cre5*. *Genome*. 2005;48(3):541-546. DOI 10.1139/g05-001
- Tsujimoto H., Tsunewaki K. Gametocidal genes in wheat and its relatives. I. Genetic analyses in common wheat of a gametocidal gene derived from *Aegilops speltoides*. *Can. J. Genet. Cytol.* 1984;26(1):78-84. DOI 10.1139/g84-013
- Tsujimoto H., Tsunewaki K. Gametocidal genes in wheat and its relatives. III. Chromosome location and effects of two *Aegilops speltoides*-derived gametocidal genes in common wheat. *Genome*. 1988;30(2):239-244. DOI 10.1139/g88-041
- Tsunewaki K. Plasmon analysis as the counterpart of genome analysis. In: Jauhar P.P. (Ed.) Methods of Genome Analysis in Plant: Their Merits and Piffals. Boca Ration: CRC Press, 1996;271-299.
- Wang J., Luo M.-C., Chen Z., You F.M., Wei Y., Zheng Y., Dvorak J. *Aegilops tauschii* single nucleotide polymorphisms shed light on the origins of wheat D-genome genetic diversity and pinpoint the geographic origin of hexaploid wheat. *New Phytologist*. 2013;198(3):925-937. DOI 10.1111/nph.12164
- Zhang P., Dundas I.S., McIntosh R.A., Xu S.S., Park R.F., Gill B.S., Friebe B. Wheat–*Aegilops* introgressions. In: Molnár-Láng M., Ceoloni C., Doležel J. (Eds) Alien Introgression in Wheat. Cytogenetics, Molecular Biology, and Genomics. Switzerland: Springer, 2015;221-244. DOI 10.1007/978-3-319-23494-6
- Zhang W., Zhang R., Feng Y., Bie T., Chen P. Distribution of highly repeated DNA sequences in *Haynaldia villosa* and its application in the identification of alien chromatin. *Chin. Sci. Bull.* 2013;58(8):890-897. DOI 10.1007/s11434-012-5598-9

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

Поступила в редакцию 17.07.2024. После доработки 01.08.2024. Принята к публикации 07.08.2024.