

DOI 10.18699/vjgb-24-57

Изучение влияния транслокации T2DL.2DS-2SS и замещения 5S(5D) от *Aegilops speltoides* на селекционно-ценные признаки мягкой пшеницы

Р.О. Давоян , И.В. Бебякина¹, Э.Р. Давоян¹, А.Н. Зинченко¹, Ю.С. Зубанова¹, Д.М. Болдаков¹, В.И. Басов¹, Е.Д. Бадаева , И.Г. Адонина , Е.А. Салина 

¹ Национальный центр зерна им. П.П. Лукьяненко, Краснодар, Россия

² Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва, Россия

³ Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

 davoyanro@mail.ru

Аннотация. Использование генофонда диких сородичей для расширения генетического разнообразия мягкой пшеницы является актуальным направлением селекции. Однако практическое применение линий мягкой пшеницы с чужеродным генетическим материалом сдерживается ввиду отсутствия информации о хромосомных перестройках и их влиянии на важные хозяйственные признаки. Целью настоящей работы было изучение 14 интрогрессивных линий с транслокацией T2DL.2DS-2SS и замещением 5S(5D) от *Aegilops speltoides*, полученных от скрещивания сортов мягкой пшеницы Аврора, Краснодарская 99, Ника Кубани с геномно-замещенной синтетической формой Авродес (BBAASS). Гибридные линии с различным сочетанием транслокаций T2DL.2DS-2SS и T1BL.1RS и замещения 5S(5D) были охарактеризованы по устойчивости к листовой и желтой ржавчинам, компонентам продуктивности и технологическим качествам зерна. Оценка устойчивости сортов к ржавчинным болезням показала, что Краснодарская 99, Ника Кубани и сорт Аврора (носитель транслокации T1BL.1RS) высоковосприимчивы к болезням, тогда как наличие транслокации T2DL.2DS-2SS и замещения 5S(5D) как совместно, так и по отдельности обеспечивает устойчивость линий к грибным патогенам. Анализ линий с помощью маркеров, разработанных для известных генов устойчивости от *Ae. speltoides*, не выявил в линиях присутствия генов *Lr28*, *Lr35* и *Lr51*. Полученные результаты позволяют предположить, что генетический материал *Ae. speltoides* в хромосомах 2D и 5D содержит новые гены устойчивости. Для определения влияния транслокации T2DL.2DS-2SS и замещения 5S(5D) на продуктивность и технологические качества зерна проведено изучение линий по массе 1000 зерен, массе зерна и количеству колосьев с 1 м², содержанию белка и клейковины, качеству клейковины и общей хлебопекарной оценке. Установлен положительный эффект по массе 1000 зерен, содержанию белка и клейковины. По остальным признакам существенных различий не найдено. Транслокация T2DL.2DS-2SS и замещение 5S(5D) не оказывают негативного влияния на продуктивность и технологические качества зерна и представляют интерес для селекционной практики.

Ключевые слова: *Triticum aestivum*; *Aegilops speltoides*; интрогрессивные линии; хромосомы; транслокации; молекулярные маркеры; устойчивость к болезням; продуктивность и технологические качества зерна.

Для цитирования: Давоян Р.О., Бебякина И.В., Давоян Э.Р., Зинченко А.Н., Зубанова Ю.С., Болдаков Д.М., Басов В.И., Бадаева Е.Д., Адонина И.Г., Салина Е.А. Изучение влияния транслокации T2DL.2DS-2SS и замещения 5S(5D) от *Aegilops speltoides* на селекционно-ценные признаки мягкой пшеницы. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2024;28(5):506-514. DOI 10.18699/vjgb-24-57

Финансирование. Цитогенетический анализ выполнен при поддержке бюджетного проекта Министерства науки и высшего образования Российской Федерации FWNR-2022-0017.

A study of the influence of the T2DL.2DS-2SS translocation and the 5S(5D) substitution from *Aegilops speltoides* on breeding-valuable traits of common wheat

R.O. Davoyan , I.V. Bebyakina¹, E.R. Davoyan¹, A.N. Zinchenko¹, Y.S. Zubanova¹, D.M. Boldakov¹, V.I. Basov¹, E.D. Badaeva , I.G. Adonina , E.A. Salina 

¹ National Center of Grain named after P.P. Lukyanenko, Krasnodar, Russia

² Vavilov Institute of General Genetics Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

³ Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

 davoyanro@mail.ru

Abstract. The use of the gene pool of wild relatives for expanding the genetic diversity of common wheat is an important task of breeding programs. However, the practical application of common wheat lines with alien genetic material is constrained by the lack of information on chromosomal rearrangements and the negative impact of the transferred material on agronomically important traits. This research is aimed at studying 14 introgression lines with the T2DL.2DS-2SS translocation and the 5S(5D) substitution from *Aegilops speltoides* obtained from crossing common wheat varieties (Aurora, Krasnodarskaya 99, Nika Kubani) with the genome-substituted form Avrodес (BBAASS). Hybrid lines with different combinations of T2DL.2DS-2SS and T1BL.1RS translocations and 5S(5D) substitution were characterized by resistance to leaf and yellow rusts, productivity components and technological qualities of grain. The assessment of the varieties' resistance to rust diseases showed that Krasnodarskaya 99, Nika Kubani and the Aurora variety, which is a carrier of the T1BL.1RS translocation, are highly susceptible to diseases, while the presence of the T2DL.2DS-2SS translocation and the 5S(5D) substitution, both together and separately, provides resistance to fungal pathogens. The analysis of the lines using markers designed for known resistance genes of *Ae. speltoides* did not reveal the presence of the *Lr28*, *Lr35* and *Lr51* genes in the lines. The results suggest that the genetic material of *Ae. speltoides* transferred to chromosomes 2D and 5D contains new resistance genes. To determine the effect of the T2DL.2DS-2SS translocation and the 5S(5D) substitution on the productivity and technological qualities of grain, the lines were assessed by weight of 1000 grains, grain weight and number of ears per 1 m², by protein and gluten content, gluten quality and general baking evaluation. A positive effect was determined upon the weight of 1000 grains, protein and gluten content. There were no significant differences in other characteristics. The T2DL.2DS-2SS translocation and the 5S(5D) substitution did not have a negative effect on the productivity and technological quality of grain, and are of interest for breeding practice.

Key words: *Triticum aestivum*; *Aegilops speltoides*; introgressive lines; chromosomes; translocations; molecular markers; disease resistance; productivity and technological qualities of grain.

For citation: Davoyan R.O., Bebyakina I.V., Davoyan E.R., Zinchenko A.N., Zubanova Y.S., Boldakov D.M., Basov V.I., Badaeva E.D., Adonina I.G., Salina E.A. A study of the influence of the T2DL.2DS-2SS translocation and the 5S(5D) substitution from *Aegilops speltoides* on breeding-valuable traits of common wheat. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii* = *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2024;28(5):506-514. DOI 10.18699/vjgb-24-57

Введение

Основа селекции, в том числе такой важной сельскохозяйственной культуры, как мягкая пшеница (*Triticum aestivum* L.), – наличие достаточного генетического разнообразия. Интенсификация селекционного процесса и широкое распространение однотипных сортов привели к значительной генетической эрозии, и в особенности генов устойчивости к болезням. Эффективное направление решения этой проблемы – использование генофонда многочисленных родственных мягкой пшенице видов и родов (Knott, 1987; Friebe et al., 1996).

Одним из наиболее широко используемых в качестве источника устойчивости к болезням дикорастущих сородичей является вид *Aegilops speltoides* Tausch (Manisterski et al., 1988; Kerber, Dyck, 1990). От этого вида пшенице переданы гены устойчивости: к листовой ржавчине – *Lr28*, *Lr35*, *Lr36*, *Lr47*, *Lr51* и *Lr66*, к стеблевой ржавчине – *Sr32*, *Sr39*, *Sr47*, к мучнистой росе – *Pm12*, *Pm32* (McIntosh et al., 2013). *Aegilops speltoides* также характеризуется высоким содержанием белка и способностью стимулировать гомеологичную конъюгацию хромосом (Dvorak, 1972). Однако из-за негативного влияния на другие хозяйственно ценные признаки интрогрессии от этого вида не нашли широкого применения в селекционной практике (McIntosh et al., 1995; Helguera et al., 2005; Song et al., 2007; Brevis et al., 2008). Следует отметить, что негативный эффект чужеродной интрогрессии может зависеть как от отрицательного влияния переданного вместе с целевым геном генетического материала дикого сородича, так и от генотипической среды сорта-реципиента (Hoffmann, 2008; Леонова, Будашкина, 2016).

В Национальном центре зерна (НЦЗ) им. П.П. Лукьяненко создана геномно-замещенная форма Авродес (BBAASS), которая используется в качестве «мостика» для передачи

генетического материала от *Ae. speltoides* в мягкую пшеницу (Жиров, Терновская, 1984; Давоян Р.О. и др., 2012). Эта форма проявляет групповую устойчивость к листовой ржавчине (*Puccinia triticina* Erikss.), желтой ржавчине (*Puccinia striiformis* West.), мучнистой росе (*Blumeria graminis* f. sp. *tritici*) и отличается высоким содержанием белка (Давоян Р.О. и др., 2018). С ее участием получен большой набор интрогрессивных линий мягкой пшеницы, различающихся по комплексу морфо-биологических и хозяйственно ценных признаков, форме передачи генетического материала от *Ae. speltoides* (Давоян Р.О. и др., 2017).

С применением методов дифференциального окрашивания хромосом (С-бэндинг) и флуоресцентной *in situ* гибридизации (FISH) было установлено, что интрогрессии затронули в основном хромосомы генома D. Этот факт объясняется тем, что в синтетической форме Авродес именно геном D мягкой пшеницы замещен на геном S *Ae. speltoides*. При этом для большинства изученных линий характерны транслокация T2DL.2DS-2SS и замещение 5S(5D). Для определения селекционной ценности полученных транслокаций и замещений от *Ae. speltoides* необходимо всестороннее изучение интрогрессивных линий по хозяйственно важным признакам.

Целью настоящего исследования было изучение влияния транслокации T2DL.2DS-2SS и замещения 5S(5D) от *Ae. speltoides* на продуктивность, качество зерна и устойчивость к грибным болезням трех различных по происхождению сортов мягкой пшеницы.

Материалы и методы

Материалом для исследования служили 14 интрогрессивных линий мягкой пшеницы, полученных от скрещивания синтетической формы Авродес с восприимчивыми к листовой и желтой ржавчинам сортами селекции

Таблица 1. Условия амплификации, названия и источники праймеров, используемых для идентификации генов *Lr28*, *Lr35*, *Lr51*

Ген	Праймер	Температура отжига, °С	Размер фрагмента, п. н.	Литературный источник
<i>Lr28</i>	CS421570-L	60	570	Cherukuri et al., 2005
	CS421570-R			
<i>Lr35</i>	BCD260	59	931	Seyfarth et al., 1999
	35R2			
<i>Lr51</i>	AGA7-759	52	819	Helguera et al., 2005
	S30-13			

НЦЗ им. П.П. Лукьяненко: Аврора, Краснодарская 99 и Ника Кубани. Линии, созданные с использованием сортов Краснодарская 99 и Аврора, были получены ранее (Давоян Р.О. и др., 2017) и отобраны в рамках данной работы на наличие транслокаций T2DL.2DS-2SS и замещения 5S(5D). Линии, созданные на основе сорта Ника Кубани, были охарактеризованы цитологическими методами.

Дифференциальное окрашивание хромосом (С-бэндинг) проводили в Институте общей генетики им. Н.И. Вавилова по методике, разработанной в лаборатории функциональной морфологии хромосом Института молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта РАН (Badaeva et al., 1994). Флуоресцентную *in situ* гибридизацию (FISH) выполняли в Институте цитологии и генетики СО РАН по ранее опубликованной методике (Salina et al., 2006) с применением зондов *Spelt1* (Salina et al., 2004) – для выявления генетического материала *Ae. speltoides* в исследуемых линиях *rSc119.2* (Bedbrook et al., 1980) и *rAs1* (Rayburn, Gill, 1986) – для идентификации хромосом пшеницы и эгилопса (Badaeva et al., 1996; Schneider et al., 2003). Работы проводили в ЦКП микроскопического анализа биологических объектов СО РАН (г. Новосибирск).

Заражение линий осуществляли в полевых условиях: желтой ржавчиной – в фазу «выход в трубку», листовой ржавчиной – в фазу «трубка–колошение». В обоих случаях использовали смесь уредоспор, собранных с разных сортов пшеницы. Оценку проводили при достижении у наиболее восприимчивого и позднего по созреванию сорта-реципиента Аврора максимальных показателей поражаемости (тип реакции 4, степень поражения 60 %). Тип реакции растений на заражение листовой ржавчиной определяли по шкале E.B. Mains и H.S. Jackson (1926), к желтой ржавчине – по шкале G. Gasner и U.W. Straib (1934). Растения с промежуточным типом реакции от 0 до 1 обозначали баллом 01. Степень поражения растений оценивали по модифицированной шкале Кобба (Peterson et al., 1948). К устойчивым относили растения с типом реакции от 0 до 2 и степенью поражения от 0 до 20 %.

ДНК выделяли из 5–7-дневных этиолированных проростков пшеницы по методу J. Plaschke с коллегами (1995). Идентификацию генов *Lr28*, *Lr35* и *Lr51* осуществляли с использованием ПЦР. Маркеры отбирали на основании литературных данных (табл. 1).

Реакционная смесь объемом 25 мкл содержала 1× буфер для Taq-ДНК-полимеразы (50 mM KCl, 20 mM трис-HCl, pH 8.4, 2–5 mM MgCl₂, 0.01 % Твин-20), 2 mM MgCl₂, по 0.2 mM каждого dNTP, 12.5 mM каждого праймера, 50 нг ДНК и 1 ед. Taq-полимеразы. Амплификацию проводили

согласно условиям, приведенным в табл. 1. Продукты ПЦР для генов *Lr28* и *Lr35* разделяли с помощью электрофореза в 1.8 % агарозном геле с 0.5× буфером TBE, в случае гена *Lr51* использовали 3 % агарозный гель с применением агарозы MS-12, Molecular Screening “diaGene” с повышенной четкостью разделения фрагментов. В качестве маркера молекулярного веса использовали ДНК-маркер M24 100 bp «СибЭнзим». Гели окрашивали бромистым этидием и фотографировали в ультрафиолетовом свете с помощью фотобокса Infiniti 1000.

Для характеристики линий по продуктивности определяли массу 1000 зерен, массу зерна и количество колосьев с одной делянки. Площадь делянки 1 м², повторность четырехкратная. Технологические качества зерна и муки изучали в отделе технологии и биохимии зерна НЦЗ им. П.П. Лукьяненко по методикам государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур (Методика государственного сортоиспытания..., 1988). Статистическую обработку полученных результатов выполняли с применением программы AGROS-2.10.

Результаты

Для определения селекционной ценности транслокации T2DL.2DS-2SS и замещения 5S(5D) от *Ae. speltoides* проведено изучение 14 интрогрессивных линий, полученных с участием трех восприимчивых к листовой и желтой ржавчинам сортов, Аврора, Краснодарская 99 и Ника Кубани (табл. 2).

Для большинства представленных линий характерно сочетание транслокации T2DL.2DS-2SS с хромосомным замещением 5S(5D) (см. табл. 2, рис. 1). Значительная часть линий имеет транслокацию T1BL.1RS (см. табл. 2, рис. 1), полученную от синтетической формы Авродес. У линии 1889п17 выявлена одиночная транслокация T2DL.2DS-2SS (рис. 2, а). Только хромосомное замещение 5S(5D) установлено в линиях 1009п19 и 493п20 (см. рис. 2, б).

Сорта-реципиенты Аврора, Ника Кубани и Краснодарская 99 восприимчивы к листовой и желтой ржавчинам. Транслокация T2DL.2DS-2SS и замещение 5S(5D) как совместно, так и по отдельности обеспечивают устойчивость линий к этим патогенам (см. табл. 2). Линия 1889п17 с транслокацией T2DL.2DS-2SS проявляет более высокую устойчивость к листовой ржавчине (тип реакции 1, степень поражения 10 %) по сравнению с линиями 1009п19, 95п20 и 493п20 с замещением 5S(5D).

Так как одной из главных задач была передача от синтетической формы Авродес устойчивости к листовой

Таблица 2. Характеристика линий *T. aestivum*/Аврорес по наличию интрогрессий и устойчивости к листовой и желтой ржавчинам

Линия	<i>T. aestivum</i> (сорт-реципиент)	Транслокация, замещение	Тип реакции и степень поражения, балл/%	
			Листовая ржавчина	Желтая ржавчина
D37п10	Аврора	T1BL.1RS, T2DL.2DS-2SS, 5S(5D)	01/10	2/10
AA60п9	Аврора	T1BL.1RS, T2DL.2DS-2SS, 5S(5D)	01/10	2/20
1575п17	Аврора	T1BL.1RS, T2DL.2DS-2SS, 5S(5D)	1/10	1/5
3210п15	Краснодарская 99	T2DL.2DS-2SS, 5S(5D)	01/5	1/10
3198п15	Краснодарская 99	T1BL.1RS, T2DL.2DS-2SS, 5S(5D)	01/5	1/10
3193п15	Краснодарская 99	T2A, T1D, T2DL.2DS-2SS, 5S(5D)	01/5	1/5
2900п17	Краснодарская 99	T1BL.1RS, T2DL.2DS-2SS, 5S(5D)	1/10	1/10
2955п17	Краснодарская 99	T1BL.1RS, T2DL.2DS-2SS, 5S(5D)	01/5	1/10
2636п18	Краснодарская 99	T2DL.2DS-2SS, 5S(5D)	1/5	1/5
1009п19	Краснодарская 99	5S(5D)	2/20	2/10
95п20	Краснодарская 99	T1BL.1RS, 5S(5D)	2/20	1/10
1889п17	Ника Кубани	T2DL.2DS-2SS	1/10	1/5
1249п19	Ника Кубани	T1BL.1RS, T2DL.2DS-2SS, 5S(5D)	01/5	1/5
493п20	Ника Кубани	5S(5D)	2/10	1/10
Аврора		T1BL.1RS	4/60	4/60
Краснодарская 99			4/80	3/40
Ника Кубани			3/60	4/60

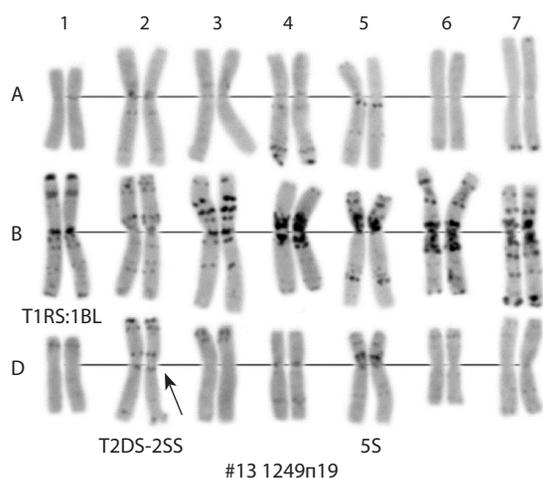


Рис. 1. Дифференциально окрашенный кариотип линии 1249п19.

ржавчине, то проводилась идентификация генов устойчивости к этой болезни с использованием ДНК-маркеров. Из известных идентифицированных генов устойчивости к листовой ржавчине, полученных от *Ae. speltoides*, в Авродес было установлено наличие эффективного гена *Lr35* (Давоян Э.Р. и др., 2012) (рис. 3, а), а также генов *Lr28* и *Lr51* (см. рис. 3, б и в соответственно). Поскольку ранее было установлено отсутствие генов *Lr28* и *Lr35* у линии AA60п9 (Давоян Р.О. и др., 2017), в данной работе эта линия изучалась на наличие только гена *Lr51*. Гены *Lr28*, *Lr35* и *Lr51* в исследуемых линиях не выявлены (см. рис. 3, а, 2–4, 6, 7, 9–17; рис. 3, б, 4–8, 10–15, 17; 3, в, 4–17).

Для выяснения селекционной ценности транслокации T2DL.2DS-2SS и замещения 5S(5D) проведена оценка линий по компонентам продуктивности и технологическим качествам зерна и муки.

Продуктивность определяли по массе 1000 зерен, массе зерна и количества колосьев с 1 м² (табл. 3). У линий, полученных с участием в качестве реципиента сорта Аврора, обнаружено достоверное превышение по массе 1000 зерен. Наибольшее значение по этому показателю имела линия 1575п17 (41.7 г). По количеству сформированных колосьев на 1 м² существенных различий не установлено. По массе зерна с 1 м² линии D37п10 и AA60п9 были на уровне сорта Аврора, а линия 1575п17 достоверно превышала его.

Все линии, полученные с участием сорта Краснодарская 99, достоверно превышали его по массе 1000 зерен. По количеству колосьев с 1 м² и массе зерна достоверных различий не выявлено.

Линия 1249п19 достоверно превышает сорт-реципиент Ника Кубани по массе 1000 зерен (40.2 г) и массе зерна с 1 м² (570.5 г). Масса 1000 зерен у линий 1889п17 и 493п20 также была выше, чем у сорта Ника Кубани. Различия по количеству колосьев и массе зерна с 1 м² были несущественными.

Важными признаками, лимитирующими использование в селекционной практике линий, несущих чужеродный генетический материал, являются технологические показатели зерна. Линии, полученные с участием в качестве реципиента сорта Аврора, имеют близкие с ним показатели содержания белка и клейковины, качества клейковины и общей хлебопекарной оценки (табл. 4).

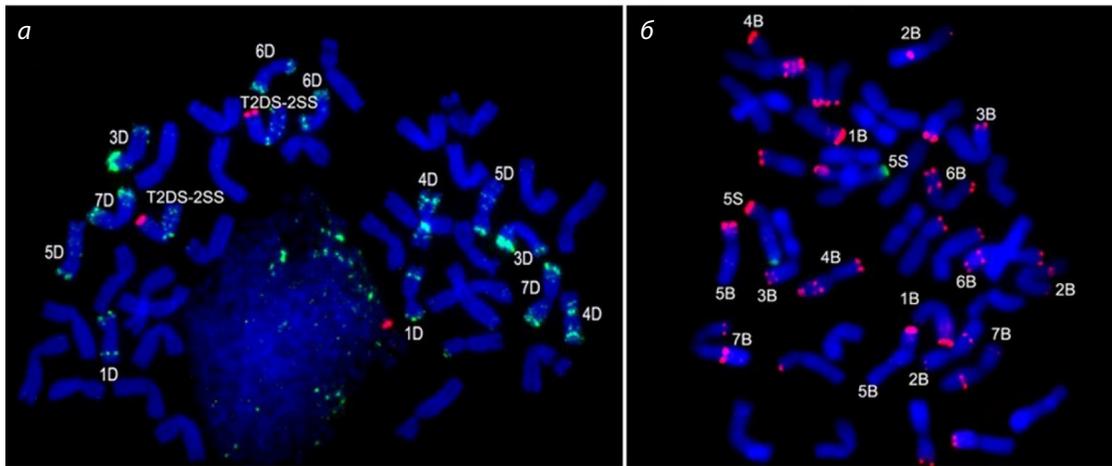


Рис. 2. Результаты FISH на метафазных хромосомах линий: (а) 1889п17 с зондами pAs1 (зеленый) и Spelt1 (красный); (б) 493п20 с зондами pSc119.2 (красный) и Spelt1 (зеленый).

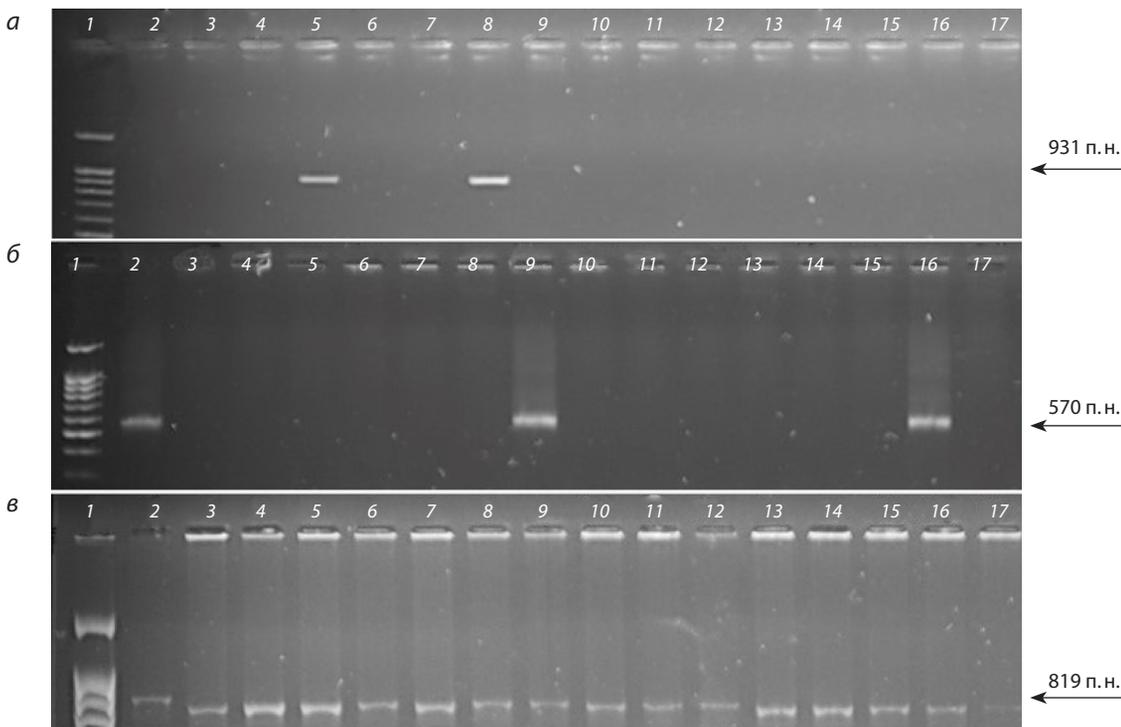


Рис. 3. Электрофореграммы продуктов амплификации с использованием праймеров к диагностическим маркерам, сцепленным с генами: а – *Lr35* (1 – маркер длины, 2 – Аврора, 5 – TcLr35, 8 – Авродес, 2–4, 6, 7, 9–17 – интрогрессивные линии); б – *Lr28* (1 – маркер длины, 2 – TcLr28, 9, 16 – Авродес, 3 – Аврора, 4–8, 10–15, 17 – интрогрессивные линии); в – *Lr51* (1 – маркер длины, 2 – Авродес, 3 – Аврора, 4–17 – интрогрессивные линии).

Передача транслокации T2DL.2DS-2SS и хромосомного замещения 5S(5D) сорту Краснодарская 99 способствовала повышению у линий содержания белка и клейковины (см. табл. 4). Превышение содержания белка у линий 3210п15, 2955п17, 2636п18 и 1009п19 составило от 2 до 3 %. В то же время следует отметить, что все линии имеют более высокие показатели ИДК и по качеству клейковины соответствуют второй группе ГОСТ. Линии также уступают сорту Краснодарская 99 по объемному выходу хлеба и общей хлебопекарной оценке. Линии 1249п19 и

493п20 имеют примерно одинаковые показатели с сортом-реципиентом Ника Кубани. Линия 1889п17 по содержанию белка и клейковины превышает показатели сорта-реципиента, но уступает ему по качеству клейковины (см. табл. 4).

Обсуждение

Передача мягкой пшенице хозяйственно ценных генов из генофонда многочисленных родственных видов и родов остается эффективным направлением для решения актуальных задач селекции.

Таблица 3. Компоненты продуктивности интрогрессивных линий *T. aestivum*/Аврорес

Линия	<i>T. aestivum</i> (сорт-реципиент)	Масса 1000 зерен, г	Количество колосьев на 1 м ² , шт.	Масса зерна с 1 м ² , г
D37п10	Аврора	40.3	345.2	435.4
AA60п9	Аврора	40.9	331.7	448.2
1575п17	Аврора	41.7	352.3	528.5
3210п15	Краснодарская 99	39.3	437.2	558.3
3198п15	Краснодарская 99	40.2	474.2	570.2
3193п15	Краснодарская 99	41.1	452.9	543.4
2900п17	Краснодарская 99	40.5	450.7	537.9
2955п17	Краснодарская 99	39.7	461.5	542.8
2636п18	Краснодарская 99	40.3	452.7	527.5
1009п19	Краснодарская 99	39.8	462.7	556.2
95п20	Краснодарская 99	41.1	447.4	550.3
1889п17	Ника Кубани	39.4	443.6	540.8
1249п19	Ника Кубани	40.2	410.2	570.5
493п20	Ника Кубани	40.9	425.8	528.4
Аврора		39.4	357.0	410.7
Краснодарская 99		38.1	456.2	531.3
Ника Кубани		38.7	430.4	510.8
HCP _{0.5}		0.6	28.6	40.7

Примечание. HCP – наименьшая существенная разница.

Таблица 4. Технологические характеристики интрогрессивных линий *T. aestivum*/Аврорес

Линия	Сорт-реципиент	Содержание белка, %	Содержание клейковины, %	Показатель ИДК, ед.	Объемный выход хлеба, мл	Общая оценка, балл
D37п10	Аврора	15.9	24.0	86	680	4.2
AA60п9	Аврора	16.1	29.1	85	700	4.3
1575п17	Аврора	15.0	27.8	90	720	4.1
3210п15	Краснодарская 99	16.4	32.2	80	770	4.2
3198п15	Краснодарская 99	15.2	28.7	86	700	4.3
3193п15	Краснодарская 99	15.6	29.6	85	760	4.5
2900п17	Краснодарская 99	16.3	28.5	85	720	4.3
2955п17	Краснодарская 99	15.9	31.3	93	670	4.3
2636п18	Краснодарская 99	15.8	29.3	82	750	4.5
1009п19	Краснодарская 99	16.1	30.8	91	690	4.1
95п20	Краснодарская 99	15.2	29.1	88	740	4.0
1889п17	Ника Кубани	15.4	31.1	87	780	4.3
1249п19	Ника Кубани	14.0	26.1	72	650	4.2
493п20	Ника Кубани	14.5	27.3	83	765	4.1
Аврора		15.7	29.8	84	700	4.3
Краснодарская 99		13.8	26.0	65	800	4.6
Ника Кубани		14.5	28.7	74	770	4.3
HCP _{0.5}		0.3	0.8	1.4	10.2	–

Примечание. ИДК – индекс деформации клейковины.

Использование синтетической формы Авродес, в первую очередь, предполагало передачу от *Ae. speltoides* мягкой пшенице новых генов устойчивости к болезням, и в частности к листовой ржавчине. В настоящее время каталог генных символов пшеницы включает шесть генов устойчивости, переданных от этого вида: *Lr28*, *Lr35*, *Lr36*, *Lr47*, *Lr51* и *Lr66* (McIntosh et al., 2013), локализованных в хромосомах мягкой пшеницы 4A, 2B, 6B, 7A, 1B и 3A соответственно (Friebe et al., 1996). Дополнительно И.Г. Адониной с коллегами (2012) была охарактеризована транслокация T5BS-5BL-5SL от *Ae. speltoides* с эффективным геном, обозначенным как *LrASP5*.

Проведенный нами молекулярно-генетический анализ не выявил в исследованных линиях пшеницы наличия присутствующих у синтетика Авродес эффективных генов устойчивости *Lr28*, *Lr35* и *Lr51*. Мы установили, что транслокация T2DL.2DS-2SS и замещение 5S(5D) от *Ae. speltoides* как совместно, так и по отдельности обеспечивают устойчивость линий пшеницы к листовой ржавчине. При этом линия 1889п17 с транслокацией T2DL.2DS-2SS характеризуется более высокой устойчивостью к листовой ржавчине (тип реакции 1), чем линии только с замещением 5S(5D) (тип реакции 2) (см. табл. 2). Ни один из ранее переданных известных генов устойчивости к листовой ржавчине не имеет локализации на хромосомах 2D и 5D. По данным С.Н. Сибикеева с коллегами (2015), транслокацию 2D/2S несут полученные ими устойчивые к листовой и стеблевой ржавчинам линии Л195 и Л200. Ввиду отсутствия этих линий в нашем распоряжении мы не смогли выяснить вопрос об идентичности данных генов устойчивости к листовой ржавчине с генами, присутствующими в полученных нами линиях.

Следует также отметить устойчивость наших линий с транслокацией T2DL.2DS-2SS и замещением 5S(5D) к желтой ржавчине, являющейся одной из наиболее распространенных болезней пшеницы. Если до конца 1960-х гг. на территории России она не имела экономического значения, то с 1990 г. на юге, прежде всего в Краснодарском крае, отмечается тенденция расширения ареала возбудителя желтой ржавчины, а поражение некоторых сортов озимой пшеницы на естественном инфекционном фоне достигает 90 % (Волкова и др., 2020). При этом в каталоге генных символов не зарегистрирован ни один ген устойчивости к желтой ржавчине, перенесенный в геном пшеницы от *Ae. speltoides* (McIntosh et al., 2013). Таким образом, наши результаты свидетельствуют о возможной передаче мягкой пшенице новых генов устойчивости от данного вида. Для проверки этого предположения необходимы дополнительные исследования.

При передаче чужеродного генетического материала наряду с полезными признаками (устойчивость к болезням, высокое содержание белка и др.) часто наблюдается негативное влияние интрогрессий на продуктивность и технологические характеристики зерна. По этой причине ряд чужеродных транслокаций не нашел широкого применения в селекционной практике. Так, из приведенных выше шести генов устойчивости к листовой ржавчине в практической селекции используются только гены *Lr28* и *Lr47* (Леонова, 2018). В то же время интрогрессивные

линии с генетическим материалом *Ae. speltoides* могут сочетать устойчивость к болезням с продуктивностью и хорошими технологическими качествами зерна и муки (Лапочкина и др., 1996; Сибикеев и др., 2015; Давоян и др., 2017).

Исходя из полученных нами результатов (см. табл. 3), можно заключить, что наличие в линиях транслокации T2DL.2DS-2SS и даже хромосомного замещения 5S(5D) не имеет отрицательного влияния на элементы продуктивности. Две линии, 1575п17 и 1249п19, по массе зерна с 1 м² достоверно превышают сорта-реципиенты Аврора и Ника Кубани соответственно. У остальных линий ни по количеству колосьев с 1 м², ни по массе зерна достоверных различий не обнаружено. Установлен положительный эффект транслокации T2DL.2DS-2SS и замещения 5S(5D) на массу 1000 зерен. Практически все изученные нами линии превышали сорта-реципиенты по этому признаку, в то время как, например, в работе Н.В. Петраш с коллегами (2016) было отмечено снижение массы 1000 зерен у всех интрогрессивных линий, независимо от хромосомной локализации (хромосомы 5BL, 6BL и 7D) чужеродного хроматина.

Изучение технологических характеристик зерна и муки также не выявило отрицательного влияния транслокации T2DL.2DS-2SS и замещения 5S(5D) (см. табл. 4). Между сортом Аврора и линиями, полученными на ее основе, не установлено существенных различий по содержанию белка и клейковины, качеству клейковины и общей хлебопекарной оценке. Линии, полученные с участием сорта Краснодарская 99, в сравнении с ним имеют более высокие показатели по содержанию белка и клейковины и, несмотря на незначительное ухудшение качества клейковины (вторая группа ГОСТ), в целом имеют довольно высокую хлебопекарную оценку. Технологические характеристики линий Ника Кубани/Авродес схожи с таковыми для сорта-реципиента Ника Кубани.

Проявление признаков у интрогрессивных линий зависит не только от представленного в них чужеродного генетического материала, но и от генотипической среды сорта-реципиента. В наших исследованиях влияние транслокации T2DL.2DS-2SS и замещения 5S(5D) на селекционно-ценные признаки мягкой пшеницы изучалось на генетическом фоне трех сортов мягкой пшеницы разного происхождения. Линии сочетают устойчивость к болезням с хорошими показателями продуктивности, качества зерна и муки независимо от сорта-реципиента.

Заключение

Таким образом, можно заключить, что полученные нами новые транслокация T2DL.2DS-2SS и замещение 5S(5D) от *Ae. speltoides* могут способствовать улучшению мягкой пшеницы, в частности по устойчивости к болезням и содержанию белка и клейковины, массе 1000 зерен, и представляют интерес для селекционной практики.

Список литературы / References

Адолина И.Г., Петраш Н.В., Тимонова Е.М., Христов Ю.А., Салина Е.А. Создание и изучение устойчивых к листовой ржавчине линий мягкой пшеницы с транслокациями от *Aegilops speltoides* Tauch. *Генетика*. 2012;48(4):488-494

- [Adonina I.G., Petrash N.V., Timonova E.M., Khristov Yu.A., Salina E.A. Construction and study of leaf rust resistant common wheat lines with translocations of *Aegilops speltoides* Tausch. Genetic material. *Russ. J. Genet.* 2012;48(4):404-409. DOI 10.1134/S1022795412020020]
- Волкова Г.В., Матвеева И.П., Кудинова О.А. Вирулентность популяции возбудителя желтой ржавчины пшеницы в Северо-Кавказском регионе России. *Микология и фитопатология*. 2020; 54(1):33-41. DOI 10.31857/s0026364820010110
[Volkova G.V., Matveeva I.P., Kudinova O.A. Virulence of the wheat stripe rust pathogene population in the North-Caucasus region of Russia. *Mikologiya i Fitopatologiya = Mycology and Phytopathology*. 2020;54(1):33-41. DOI 10.31857/s0026364820010110 (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 сородичей 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 the 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., Бадаева Е.Д., Адонина И.Г., Салина Е.А., Зинченко А.С., Зубанова Ю.С. Использование синтетической формы Авродес для передачи устойчивости к листовой ржавчине от *Aegilops speltoides* мягкой пшенице. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2017;21(6): 663-670. DOI 10.18699/VJ17.284
[Davoyan R.O., Bebyakina I.V., Davoyan E.R., Mikov D.S., Badaeva E.D., Adonina I.G., Salina E.A., Zinchenko A.N., Zubanova Y.S. Use of a synthetic form Avrodes for transfer of leaf rust resistance from *Aegilops speltoides* to common wheat. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2017; 21(6):663-670. DOI 10.18699/VJ17.284 (in Russian)]
- Давоян Р.О., Бебякина И.В., Давоян Э.Р., Зинченко А.Н., Зубанова Ю.С., Бадаева Е.Д. Использование синтетических форм пшеницы для улучшения мягкой пшеницы. *Рисоводство*. 2018; 3(40):47-53
[Davoyan R.O., Bebyakina I.V., Davoyan E.R., Zinchenko A.N., Zubanova Yu.S., Badaeva E.D. Use of synthetic forms for common wheat improvement. *Risovodstvo = Rice Growing*. 2018;3(40):47-53 (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 Yu.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]
- Жиров Е.Г., Терновская Т.К. Геномная инженерия у пшеницы. *Вестн. с.-х. науки*. 1984;10:58-66
[Zhirov E.G., Ternovskaya T.K. The genome engineering in wheat. *Vestnik Sel'skokhozyaystvennoy Nauki = Herald of Agricultural Science*. 1984;10:58-66 (in Russian)]
- Лапочкина И.Ф., Соломатин Д.А., Сержкина Г.В., Гришина Е.Е., Вишнякова Х.С., Пухальский В.А. Линии мягкой пшеницы с генетическим материалом *Aegilops speltoides* Tausch. *Генетика*. 1996;32(12):1651-1656
[Lapochkina I.F., Grishina E.E., Vishnyakova Kh.S., Pukhalskiy V.A., Solomatin D.A., Serezhkina G.V. Common wheat lines with genetic material from *Aegilops speltoides* Tausch. *Russ. J. Genet.* 1996;32(12):1438-1442]
- Леонова И.Н. Влияние чужеродного генетического материала на проявление хозяйственно важных признаков мягкой пшеницы (*T. aestivum* L.). *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2018; 22(3):321-328. DOI 10.18699/VJ18.367
[Leonova I.N. Influence of alien genetic material on the manifestation of agronomically important traits of common wheat (*T. aestivum* L.). *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2018;22(3):321-328. DOI 10.18699/VJ18.367 (in Russian)]
- Леонова И.Н., Будашкина Е.Б. Изучение признаков продуктивности у интрогрессивных линий *Triticum aestivum/Triticum timopheevii*, устойчивых к грибным болезням. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2016;20(3):311-319. DOI 10.18699/VJ16.120
[Leonova I.N., Budashkina E.B. The study of agronomical traits determining productivity of *Triticum aestivum/Triticum timopheevii* introgression lines with resistance to fungal diseases. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2016;20(3):311-319. DOI 10.18699/VJ16.120 (in Russian)]
- Методика государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур. М., 1988
[Methodology of State Variety Testing of Agricultural Crops. Moscow, 1988 (in Russian)]
- Петраш Н.В., Леонова И.Н., Адонина И.Г., Салина Е.А. Влияние транслокаций от *Aegilops speltoides* Tausch на устойчивость к грибным болезням и продуктивность мягкой пшеницы. *Генетика*. 2016;52(12):1407-1417. DOI 10.7868/S0016675816120092
[Petrash N.V., Leonova I.N., Adonina I.G., Salina E.A. Effect of translocations from *Aegilops speltoides* Tausch on resistance to fungal diseases and productivity in common wheat. *Russ. J. Genet.* 2016;52(12):1253-1262. DOI 10.1134/S1022795416120097]
- Сибикеев С.Н., Воронина С.А., Бадаева Е.Д., Дружин А.Е. Изучение линий *Triticum aestivum-Aegilops speltoides*, устойчивых к листовой и стеблевой ржавчинам. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2015;19(2):165-170
[Sibikeev S.N., Voronina S.A., Badaeva E.D., Druzhin A.E. Study of resistance to leaf and stem rusts in *Triticum aestivum-Aegilops speltoides* lines. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2015;19(2):165-170 (in Russian)]
- 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):117-145. DOI 10.1007/BF00985912
- Badaeva E.D., Friebe B., Gill B.S. Genome differentiation in *Aegilops*. I. Distribution of highly repetitive DNA sequence on chromosomes of diploid species. *Genome*. 1996;39(2):293-306. DOI 10.1139/g96-040
- Bedbrook J.R., Jones J., O'Dell M., Thompson R.D., 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
- Brevis J.C., Chicaiza O., Khan I.A., Jackson L., Morris C.F., Dubcovsky J. Agronomic and quality evaluation of common wheat nearisogenic lines carrying the leaf rust resistance gene *Lr47*. *Crop Sci.* 2008;48(4):1441-1451. DOI 10.2135/cropsci2007.09.0537
- Cherukuri D.P., Gupta S.K., Charpe A., Koul S., Prabhu K.V., Singh R.B., Haq Q.M.R. Molecular mapping of *Aegilops speltoides* derived leaf rust resistance gene *Lr28* in wheat. *Euphytica*. 2005; 143:19-26. DOI 10.1007/s10681-005-1680-6
- Dvorak J. Genetic variability in *Aegilops speltoides* affecting on homoeologous pairing in wheat. *Can. J. Genet. Cytol.* 1972;14(2):133-141. DOI 10.1139/g72-046
- 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*. 1996;91:59-87. DOI 10.1007/BF00035277

- Gasner G., Straib U.W. Weitere Untersuchungen über die Spezialisierung sverhältnissesdes Gelbrostes *Puccinia glumarum* (Schm.) Erikss. u. Henn. *Arb. Boil. Reichsanstalt*. 1934;21:121-145
- Helguera M., Vanzetti L., Soria M., Khan I.A., Kolmer J., Dubcovsky J. PCR markers for *Triticum speltoides* leaf rust resistance gene *Lr51* and their use to develop isogenic hard red spring wheat lines. *Crop Sci*. 2005;45(2):728-734. DOI 10.2135/cropsci2005.0728
- Hoffmann B. Alteration of drought tolerance of winter wheat caused by translocation of rye chromosome segment 1RS. *Cereal Res. Comm*. 2008;36:269-278. DOI 10.1556/CRC.36.2008.2.7
- Kerber E.R., Dyck P.L. Transfer to hexaploid wheat of linked genes for adult-plant leaf rust and seedling stem rust resistance from an amphiploid of *Aegilops speltoides* × *Triticum monococcum*. *Genome*. 1990;33(4):530-537. DOI 10.1139/g90-07
- Knott D.R. Transferring alien genes to wheat. In: Heyne E.G. (Ed.). *Wheat and Wheat Improvement*. American Society of Agronomy. Madison, WI, USA, 1987;462-471
- Mains E.B., Jakson H.S. Physiologic specialization in leaf rust of wheat, *Puccinia triticiana* Erikss. *Phytopatology*. 1926;16:89-120
- Manisterski A., Segal A., Lev A.A., Feeldman M. Evaluation of Israel *Aegilops* and *Agropyron* species for resistance to wheat leaf rust. *Plant Disease*. 1988;72(11):941-944. DOI 10.1094/PD-72-0941
- McIntosh R.A., Wellings C.R., Park R.F. *Wheat Rust: an Atlas of Resistance Genes*. Australia: CSIRO Publ., 1995
- McIntosh R.A., Yamazaki Y., Dubovsky J., Rogers J., Morris C., Appels R., Xia X.C. *Catalogue of Gene Symbols for Wheat*. 2013. Available at: <http://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes>
- Peterson R.F., Cambell A.B., Hannah A.E. A diagrammatic scale for estimating rust intensity of leaves and stem of cereals. *Can. J. Res*. 1948;26(5):496-500. DOI 10.1139/cjr48c-033
- Plaschke J., Ganal M.W., Röder M.S. Detection of genetic diversity in closely related bread wheat using microsatellite markers. *Theor. Appl. Genet*. 1995;91(6-7):1001-1007. DOI 10.1007/BF00223912
- Rayburn A.L., Gill B.S. Isolation of a D-genome specific repeated DNA sequence from *Aegilops squarrosa*. *Plant Mol. Biol. Rep*. 1986;4:102-109. DOI 10.1007/BF02732107
- Salina E., Adonina I., Vatolina T., Kurata N. A comparative analysis of the composition and organization of two subtelomeric repeat families in *Aegilops speltoides* Tausch. and related species. *Genetics*. 2004;122(3):227-237. DOI 10.1007/s10709-004-5602-7
- Salina E.A., Lim Y.K., Badaeva E.D., Shcherban A.B., Adonina I.G., Amosova A.V., Samatadze T.E., Vatolina T.Yu., Zoshchuk S.A., Leitch A.A. Phylogenetic reconstruction of *Aegilops* section *Sitopsis* and the evolution of tandem repeats in the diploids and derived wheat polyploids. *Genome*. 2006;49(8):1023-1035. DOI 10.1139/G06-050
- Schneider A., Linc G., Molnar-Lang M. Fluorescence *in situ* hybridization polymorphism using two repetitive DNA clones in different cultivars of wheat. *Plant Breed*. 2003;122(5):396-400. DOI 10.1046/j.1439-0523.2003.00891
- Song W., Xie H., Liu Q., Xie C., Ni Z., Yang T., Sun Q., Liu Z. Molecular identification of *Pm12* carrying introgression lines in wheat using genomic and EST-SSR markers. *Euphytica*. 2007;158:95-102. DOI 10.1007/s10681-007-9432-4

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 04.08.2023. После доработки 02.04.2024. Принята к публикации 02.04.2024.