

doi 10.18699/vjgb-25-85

Пребридинговые исследования почти изогенных линий яровой мягкой пшеницы, отличающихся по наличию/отсутствию хромосомного замещения 3R(3D) от сорта тритикале Satu

С.Н. Сибикеев ¹, И.Г. Адонина ², А.Е. Дружин ¹, З.Е. Фитилева ¹, О.А. Баранова ³

¹ Федеральный аграрный научный центр Юго-Востока, Саратов, Россия

² Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

³ Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, Пушкин, Санкт-Петербург, Россия

 sibikeev_sergey@mail.ru

Аннотация. Одним из источников устойчивости к возбудителям листовой и стеблевой ржавчин для мягкой пшеницы является австралийский сорт ярового тритикале Satu, несущий высокоэффективные сцепленные гены *SrSatu/LrSatu*, локализованные в хромосоме 3R. Однако они мало используются в практической селекции *Triticum aestivum* L. из-за недостаточной изученности влияния этих генов на продуктивность и качество зерна. В настоящей работе представлены результаты сравнительного исследования агрономической ценности почти изогенных линий-сисбсов яровой мягкой пшеницы Л16 и Л17, полученных с участием сорта Satu и различающихся наличием (Л16) или отсутствием (Л17 (3D3D)) замещения 3R/3D. Хромосомное замещение 3R(3D) у Л16 выявлено при цитогенетическом анализе, сочетающем GISH с меченой геномной ДНК *Secale cereale* и FISH с зондами pSc119.2, pAs1. Линия Л16 высокоустойчива к *Puccinia tritricina* и *P. graminis*, включая линейку расы Ug99. ПЦР-анализом с ДНК-маркерами генов *Sr* установлена неидентичность гена устойчивости у Л16 генам *Sr*: *Sr2*, *Sr24*, *Sr25*, *Sr28*, *Sr31*, *Sr32*, *Sr36*, *Sr38*, *Sr39*, *Sr47* и *Sr57*. Урожайность зерна у Л16 в оба года исследований была ниже, чем у Л17 и сорта-стандарта Саратовская 76. По массе 1000 зерен Л16 уступила как Л17, так и Саратовской 76. Анализ элементов продуктивности главного колоса показал, что замещение 3R(3D) у Л16 значительно уменьшило длину колоса, повысив его плотность, и практически не повлияло на количество колосков и зерен в колосе и массу зерна с колоса. По содержанию белка в зерне линия Л16 значительно не отличалась ни от своего сибса Л17, ни от сорта Саратовская 76. Схожим образом не обнаружилось значимых различия по содержанию клейковины. Однако клейковина у Л16 была более слабой по сравнению как с Л17, так и с сортом Саратовская 76. По комплексному показателю SDS-седиментации Л16 уступила Л17, но незначимо различалась с сортом-стандартом. По показателям альвеографа у Л16 более низкие упругость теста и сила муки, но по сравнению с сортом-стандартом понижение силы муки незначимое. По объему хлеба Л16 с 3D(3R) имела большее значение, чем Саратовская 76, но незначимо отличалась от своего сибса Л17 с 3D3D. По пористости все три образца не отличались друг от друга. В целом по комплексу хозяйственно ценных признаков линия яровой мягкой пшеницы Л16 (3R(3D)) требует дальнейшей работы по улучшению ее селекционной ценности.

Ключевые слова: тритикале Satu; почти изогенные линии мягкой пшеницы; замещение 3R(3D); устойчивость к листовой и стеблевой ржавчине; влияние на продуктивность и качество зерна

Для цитирования: Сибикеев С.Н., Адонина И.Г., Дружин А.Е., Фитилева З.Е., Баранова О.А. Пребридинговые исследования почти изогенных линий яровой мягкой пшеницы, отличающихся по наличию/отсутствию хромосомного замещения 3R(3D) от сорта тритикале Satu. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2025;29(6): 779-788. doi 10.18699/vjgb-25-85

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

Prebreeding studies of near-isogenic spring bread wheat lines, differing by presence or absence of the 3R(3D) chromosomal substitution from the triticales cultivar Satu

S.N. Sibikeev ¹, I.G. Adonina ², A.E. Druzhin ¹, Z.E. Fitileva ¹, O.A. Baranova ³

¹ Federal Center of Agriculture Research of the South-East Region, Saratov, Russia

² Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

³ All-Russian Research Institute of Plant Protection, Pushkin, St. Petersburg, Russia

 sibikeev_sergey@mail.ru

Abstract. One of the sources of resistance to leaf and stem rust pathogens for bread wheat is the Australian spring triticale cultivar Satu, which carries highly effective linked *SrSatu/LrSatu* genes localized on chromosome 3R. However, they are little used in the practical breeding of *Triticum aestivum* L. The main reason for that is a low level of knowledge regarding the 3R(3D) chromosomal substitution. This paper presents the results of a comparative study of the agronomic value of near-isogenic spring bread wheat siblings, L16 and L17 = Satu/Saratovskaya 70//Saratovskaya 74/3/Saratovskaya 74, differing by presence (L16 (3R(3D))) or absence (L17 (3D3D)) of chromosome 3R from Satu in 2023–2024. The 3R(3D) chromosomal substitution in L16 was detected by cytogenetic analysis combining GISH with labeled *Secale cereale* genomic DNA and FISH with probes pSc119.2, pAs1. Line L16 is highly resistant to *Puccinia triticensis* and *P. graminis*, including the Ug99 race. PCR analysis with DNA markers of *Sr* genes revealed the non-identity of the resistance gene in L16 to *Sr* genes: *Sr2*, *Sr24*, *Sr25*, *Sr28*, *Sr31*, *Sr32*, *Sr36*, *Sr38*, *Sr39*, *Sr47* and *Sr57*. L16 was inferior to both L17 and the standard cultivar Saratovskaya 76 in terms of 1,000-grain weight. An analysis of productivity elements of the main ear revealed that the 3R(3D) substitution in L16 significantly reduced the length of the ear, increased the density of the ear and did not significantly affect the number of spikelets and the number of grains per ear and the grain weight per ear. The grain protein content in L16 did not significantly differ from its L17 siblings or Saratovskaya 76. Similarly, there were no significant differences in gluten content. However, gluten in L16 was weaker in comparison with line L17 and Saratovskaya 76. According to the complex trait of SDS sedimentation, L16 was inferior to L17, but did not significantly differ from the standard cultivar. According to the alveograph, L16 had significantly lower dough elasticity and flour strength, but in comparison with the standard cultivar, the decrease in flour strength was not significant. L16 showed a higher bread volume than Saratovskaya 76, but did not significantly differ from its L17 sibling. There was no difference in porosity for all three samples. In general, in terms of the complex of agronomically valuable traits, the spring bread wheat line L16 (3R(3D)) requires further work to improve its breeding value.

Key words: triticale Satu; near isogenic lines of bread wheat; 3R(3D) substitution; resistance to leaf and stem rust; influence for productivity and grain quality

For citation: Sibikeev S.N., Adonina I.G., Druzhin A.E., Fitileva Z.E., Baranova O.A. Prebreeding studies of near-isogenic spring bread wheat lines, differing by presence or absence of the 3R(3D) chromosomal substitution from the triticale cultivar Satu. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii* = *Vavilov J Genet Breed*. 2025;29(6):779-788. doi 10.18699/vjgb-25-85

Введение

Мягкая пшеница (*Triticum aestivum* L.) относится к основным продовольственным культурам. Из общего мирового производства зерна на долю пшеницы приходится свыше 27 %. По площади посевов она занимает одно из первых мест среди других зерновых культур и составляет важнейший продукт питания для трети населения земного шара. Интенсивная селекция на повышение продуктивности в XX веке привела к значительному обеднению генофонда этой культуры по генам устойчивости к болезням и вредителям (Дымченко и др., 1990).

По своим биологическим особенностям патогены обладают большой генетической изменчивостью, и для преодоления гена устойчивости растения-хозяина достаточно двух-трех эпифитотий и площади 50–100 тыс. гектаров посева. В настоящее время в зонах выращивания мягкой пшеницы основными болезнями продолжают оставаться стеблевая, листовая и желтая ржавчины, мучнистая роса, септориоз листьев и колоса, различные виды вирусной инфекции. Восприимчивость сортов мягкой пшеницы к болезням приводит к огромным потерям в урожае зерна и снижению показателей качества (Сибикеев, Крупнов, 2007).

Дикие родственники мягкой пшеницы обладают многими генами, представляющими агрономический интерес, и могут быть ценными источниками устойчивости к болезням, насекомым и экстремальным факторам окружающей среды (Сибикеев и др., 2019). Для защиты мягкой пшеницы от патогенов, и в первую очередь от ржавчинных болезней, широко привлекают гены устойчивости, локализованные в чужеродных хромосомах и транслокациях. Так, 39 из 82 идентифицированных генов *Lr* перенесе-

ны от «дикарей», 26 из 63 генов *Sr* интрогрессированы (McIntosh et al., 2013, 2018, 2022). Из *Secale cereale* L. перенесены и идентифицированы гены: *Sr27*, *Sr31*, *Sr50*, *Sr1RS^{Amigo}* (McIntosh et al., 2013), а от тритикале – *SrSatu*, *SrBj*, *SrNin*, *SrLa1*, *SrLa2* и *SrVen* (McIntosh et al., 1995; Adhikari, 1996).

Один из доноров устойчивости к возбудителям листовой и стеблевой ржавчины для мягкой пшеницы – австралийский сорт ярового тритикале Satu, несущий высокоэффективные сцепленные гены *SrSatu/LrSatu*, локализованные в хромосоме 3R. Причем *SrSatu* предположительно является аллельным гену *Sr27*, обнаруженному во многих сортах тритикале (McIntosh et al., 1995). Ген *SrSatu* высокоэффективен против рас *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* Erikss. & Henning из США, Кении и ЮАР, в том числе линии расы Ug99, а именно – к ТTKSK, ТTKST, ТTTSK, TRTTF, TTTTF, RKQQC, QTHJC, TPMKS, TKTTF, MCCFC (Rahmatov et al., 2016). В Российской Федерации ген *SrSatu* эффективен к популяциям *P. graminis* Среднего и Нижнего Поволжья и Северо-Западного региона (Baranova et al., 2023; Баранова и др., 2024). Однако *SrSatu* крайне редко используется в селекции мягкой пшеницы. Главная причина – малая изученность влияния хромосомы 3R с генами *SrSatu/LrSatu* на цитологическую стабильность и показатели продуктивности зерна, качества муки и хлеба.

Для использования чужеродных замещений и транслокаций в селекции необходимы пребридинговые исследования, которые определяют их стабильность в геноме, влияние на адаптационные свойства растений, а также на элементы продуктивности, урожайности зерна и качества конечной продукции (Сибикеев, Дружин, 2015).

Цель наших исследований – по результатам изучения почти изогенных линий-сисбсов яровой мягкой пшеницы Л16 (3R(3D)) и Л17 (3D3D) определить их цитологическую стабильность и перспективность для практической селекции как по эффективности против ржавчинных заболеваний, так и по влиянию на продуктивность зерна и качество муки и хлеба.

Материалы и методы

Используемый материал включал почти изогенные линии-сисбсы яровой мягкой пшеницы Л16 и Л17, полученные от скрещивания устойчивого к возбудителям листовой и стеблевой ржавчины австралийского сорта ярового гексаплоидного тритикале Satu и восприимчивых к указанным видам ржавчины сортов яровой мягкой пшеницы Саратовская 70 и Саратовская 74. Родословная: Satu/Саратовская 70//Саратовская 74/3/Саратовская 74. Линии-сисбсы Л16 и Л17 созданы с применением метода принудительных гетерозигот. В гетерозиготном состоянии они поддерживались до седьмого поколения, затем в течение трех поколений достигали и подтверждали гомозиготность растений сисбсов. Обе линии принадлежат к разновидности альбидум, различаются по устойчивости к возбудителям листовой и стеблевой ржавчин (Л16 – устойчивая, Л17 – восприимчивая к ржавчинам). Таким образом, маркерными признаками наличия генов *SrSatu/LrSatu* от тритикале в Л16 были устойчивость к возбудителям листовой и стеблевой ржавчин. Для характеристики продуктивности зерна и качества муки и хлеба линии Л16 и Л17 сравнивали между собой, а также с сортом яровой мягкой пшеницы Саратовская 76 – стандартом, принятым Госкомиссией Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений по Саратовской области.

Цитогенетические исследования. Анализ кариотипа линий проводили методом флуоресцентной *in situ* гибридизации (FISH) зондов на основе повторяющихся последовательностей pSc119.2 (Bedbrook et al., 1980) и pAs1 (Rayburn, Gill, 1986) на митотических метафазных хромосомах. Препараты митотических хромосом готовили из меристемы корней проростков в соответствии с методикой (Badaeva et al., 2017). Для FISH применяли методику, описанную в работе (Salina et al., 2006), с незначительными модификациями. Геномную *in situ* гибридизацию (GISH) с использованием меченой геномной ДНК *S. cereale* в качестве зонда в сочетании с 10–30-кратным избытком немеченой фрагментированной ДНК *T. aestivum* осуществляли в соответствии с работой (Schubert et al., 1998). Препараты изучали с помощью микроскопа Axio Imager M1 (Zeiss, Германия), оснащенного цифровой камерой ProgRes MF CCD (Jenoptik, Германия) с использованием программы анализа изображения Isis (Meta Systems, Германия). Работы выполняли в ЦКП микроскопического анализа биологических объектов СО РАН (Новосибирск, Россия).

Оценку цитологической стабильности проводили при изучении поведения хромосом в микроспорогенезе в мейозе. Стадии мейоза в микроспорогенезе изучали на временных давленных препаратах пыльников. Колосья линий Л16 и Л17 срезали до выхода из листовой оболочки и фиксировали в смеси 96 % этанола и ледяной уксусной кислоты (3:1). Через сутки после фиксации материал пе-

реносили в 70 % этиловый спирт, где он хранился до проведения анализа при температуре +2–4 °С. В качестве красителя применяли реактив Шиффа. Для каждой линии исследовали 100–200 микроспороцитов стадий мейоза (метафазы I и II, анафазы I и II, телофазы I и II, тетрады). Слайды изучались на микроскопе Axio Scope A 1 (Carl Zeiss) с объективами N-ACHROPLAN 40x/0.65 и N-ACHROPLAN 100x/1.25 0;1.

Фитопатологические исследования. Так как линия Л17 отбиралась как восприимчивый к *P. tritricina* и *P. graminis* сисбс Л16, в фитопатологических исследованиях использовали только Л16. Для оценки устойчивости линии Л16 к возбудителю стеблевой ржавчины в лабораторных условиях Всероссийского научно-исследовательского института защиты растений брали популяции, собранные в 2022 г. в Арском районе Республики Татарстан (с сорта Надира) и Самойловском районе Саратовской области (с сорта Воевода). Анализ вирулентности *P. graminis* f. sp. *tritici* проводили с использованием стандартного набора из 20 линий-дифференциаторов: *Sr5*, *Sr21*, *Sr9e*, *Sr7b*, *Sr11*, *Sr6*, *Sr8a*, *Sr9g*, *Sr36*, *Sr9b*, *Sr30*, *Sr17*, *Sr9a*, *Sr9d*, *Sr10*, *SrTnp*, *Sr24*, *Sr31*, *Sr38*, *SrMcN*, а также дополнительных линий с генами *Sr*: *Sr2compl*, *Sr8b*, *Sr12*, *Sr13*, *Sr15*, *Sr20*, *Sr22*, *Sr25*, *Sr26*, *Sr27*, *Sr28*, *Sr29*, *Sr32*, *Sr33*, *Sr35*, *Sr37*, *Sr39*, *Sr40*, *Sr44*, *SrWLD*, *Sr24+31*, *Sr36+31*, *Sr24+36*, *Sr7a+12*, *Sr17+13*, *Sr7b+18*, *Sr26+9g* и *Sr33+5* и сортов Аврора (*Sr31*) и Хакасская (восприимчивый контроль). Анализ вирулентности популяций патогена с сортов Надира и Воевода описан нами ранее (Baranova et al., 2023).

Размножение популяций возбудителя стеблевой ржавчины и анализ растений на устойчивость на стадии проростков осуществляли по методикам, принятым в мировой практике (Jin et al., 2007). Реакцию проростков на инокуляцию суспензией спор возбудителя стеблевой ржавчины проводили на 12-е сутки по стандартной 4-балльной шкале Е.С. Stakman с коллегами (1962). Об устойчивости/восприимчивости образца судили на основании типов реакции в двух повторностях. Устойчивыми считали растения с типами реакции «0», «0;», «1», «2»; восприимчивыми – «3», «4», «X».

Устойчивость к расе Ug99 (TTKSK) была проверена на стадии взрослого растения в 2023 г. в фитопатологических питомниках растений Международного центра улучшения качества кукурузы и пшеницы (CIMMYT) в Кении, в Научно-исследовательской организации сельского хозяйства и животноводства (KALRO) в Нджоро (Njoro). Для оценки реакции растений использована модифицированная шкала Кобба (Peterson et al., 1948). Основной отличительной чертой патотипов расы Ug99 является вирулентность по отношению к носителям гена *Sr31*. Степень повреждения сортов с геном *Sr31* в KALRO в фитопатологических питомниках растений в вегетационный период 2023 г. была: для сорта Прохоровка (*Sr31*) – 60 % (60MSS), для сорта Юго-Восточная 2 (*Sr31*) – 80 % (80S), для сорта Саратовская 74 (без идентифицированных генов *Sr*) – 80 % (80S), Саратовская 70 (без идентифицированных генов *Sr*) – 40 % (40MSS).

Молекулярно-генетический анализ. Для ПЦР-анализа ДНК выделяли из пятидневных проростков пшеницы методом СТАВ с применением цетилтриметиламмоний-

бромиды (Murray, Thompson, 1980). Для идентификации генов устойчивости (*Sr2*, *Sr24*, *Sr25*, *Sr28*, *Sr31*, *Sr32*, *Sr36*, *Sr38*, *Sr39*, *Sr47* и *Sr57*) использовали ДНК-маркеры, рекомендованные для маркер-ориентированной селекции (MAS): *Sr2* – CAPS-маркер *csSr2* (Mago et al., 2011); *Sr24/Lr24* – STS-маркеры *Sr24#12* и *Sr24#50* (Mago et al., 2005); *Sr25/Lr19* – STS-маркер *Gb* (Prins et al., 2001); *Sr26* – STS-маркер *Sr26#43* (Mago et al., 2005); *Sr28* – DaRT-маркер *wPt-7004-PCR* и SSR-маркер *Xwmc332* (Rouse et al., 2012); *Sr31/Lr26* – STS-маркер *SCM9* (Weng et al., 2007); *Sr32* – STS-маркер *csSr32#2* (Mago et al., 2013); *Sr36* – SSR-маркер *Xstm773-2* (Tsilo et al., 2008); *Sr38/Lr37* – STS-маркер *VENTRIUP-LN2* (Helguera et al., 2003); *Sr39/Lr35* – STS-маркер *Sr39#22* (Mago et al., 2009); *Sr47* – *Xgwm501*, *Xgpm4043* (Faris et al., 2008; Klindworth et al., 2012); *Sr57/Lr34* – STS-маркер *csLV34* (Lagudah et al., 2006).

Аmplификацию осуществляли на амплификаторах C1000 Thermal Cycler (Bio-Rad, Сингапур), разделение продуктов амплификации проводили в 2 % агарозных и 8 % полиакриламидных гелях, окрашенных бромистым этидием. Положительным контролем служили изогенные линии и сорта с известными генами *Sr*, негативным контролем – восприимчивый сорт Хакасская, контролем на контаминацию – ПЦР-смесь без добавления ДНК. В качестве маркера молекулярного веса использовали GeneRuler™ 50 bp DNA Ladder (Fementas GmbH, St. Leon-Rot, Германия). Визуализацию продуктов амплификации проводили с помощью геледокументирующей системы ChemiDoc XRS+ (Bio-Rad). ПЦР ставили в двух повторностях.

Оценка показателей продуктивности зерна, физических и хлебопекарных свойств теста и хлеба у линий Л16, Л17 и сорта-стандарта Саратовская 76 выполнена в 2023 и 2024 гг. Экспериментальный материал рандомизированно высевали на делянках площадью 7 м² в трехкратной повторности на экспериментальном поле ФАНЦ Юго-Востока (г. Саратов). Нормы посева – 400 зерен на 1 м².

Кроме фенологических наблюдений и прямой оценки урожайности зерна, осуществлялись исследования элементов продуктивности главного колоса: длина колоса, количество колосков и зерен, вес зерна с колоса, плотность колоса, озерненность колоска (как обобщенный показатель фертильности), которые определяли у 15 колосьев изучаемых линий и сорта-стандарта. Качество муки и хлеба оценивали по содержанию сырой клейковины, крепость которой определяли на приборе «Измеритель деформации клейковины – ИДК-3М» (ООО «ПЛАУН», Россия), а также по показателям альвеографа Шопена (Chopin Technologies, Франция) с выпечкой опытных образцов хлебцев. Содержание белка в зерне урожая 2023 и 2024 гг. определяли на анализаторе зерна Foss Infratec TM 1241 (Foss Analytical A/S).

Метеорологическая характеристика лет выращивания по ГТК (гидротермический коэффициент) Селянинова (www.agrometeo.online/articles/gtk.htm, дата обращения 28.01.2025) по месяцам вегетационного периода показала следующее: в 2023 г. ГТК за май составил 0,8, июнь – 1,1, июль – 0,6 и август – 0,4. В 2024 г. ГТК за апрель составил 0,3, май – 0,1, июнь – 0,8 и июль – 0,1. Из двух лет

исследований по метеоусловиям наиболее благоприятным был 2023 г. В оба года исследований наблюдались эпифитотии листовой ржавчины.

Полученные данные по линиям Л16 и Л17 и сорту-стандарту Саратовская 76 подвергли однофакторному дисперсионному анализу со множественными сравнениями по Дункану, а также провели анализ взаимодействия «генотип–среда» с использованием пакета селекционно-генетических программ Agros-2.09 (Мартынов, 1999).

Результаты

Цитогенетический анализ линий яровой мягкой пшеницы Л16 и Л17

Кариотипирование линий осуществляли методом FISH с использованием для идентификации хромосом комбинации зондов pSc119.2 и pAs1 (Schneider et al., 2003). Цитогенетический анализ линии Л16 показал отсутствие пары хромосом 3D (они определяются по характерным сигналам pAs1) (рис. 1, а) и выявил пару крупных хромосом с яркими сигналами pSc119.2 на концах плеч, что характерно для хромосом ржи 3R. Хромосомное замещение 3R(3D) у линии Л16 было также подтверждено при проведении GISH с ДНК *S. cereale* в качестве зонда (см. рис. 1, а). Анализ линии Л17 никаких хромосомных перестроек не показал (см. рис. 1, б).

Цитологическая стабильность линий Л16 и Л17

Главный фактор, ограничивающий практическое применение отдаленных гибридов, – их нестабильность, ведущая к быстрой потере чужеродного генетического материала. В основе этой нестабильности лежат нарушения мейотического цикла гибридных растений, вызывающие формирование нефункциональных гамет (Орловская и др., 2015). Известно, что в геноме отдаленных гибридов и амфидиплоидов присутствуют системы генетического контроля мейоза разных родительских видов, которые не только самостоятельно действуют в гибридном геноме, но и взаимно влияют друг на друга (Naranjo et al., 1979; Lelley, Larter, 1980; Орловская и др., 2015). В связи с этим необходимо определять цитологическую стабильность как у отдаленных гибридов, так и у интрогрессивных линий. Так как линия Л16 характеризуется замещением 3R(3D), а хромосома 3D является носителем гена *Ph2* (McIntosh et al., 2013), есть основание ожидать у нее нарушения в мейотическом цикле. Кроме того, нами проведен сравнительный анализ стабильности мейоза у линий Л16 и Л17.

Для оценки стабильности мейоза используют интегральный показатель – мейотический индекс, который представляет собой процент нормальных тетрад к общему числу изученных клеток. Исследования показали у Л16 (3R(3D)) мейотический индекс – 95 %, в то время как у Л17 (3D3D) – 94 %, т. е. между линиями по этому показателю не было различий. При мейотическом индексе 90 % и выше растение считается цитологически стабильным, т. е. обе исследуемые линии являются стабильными. Однако у некоторых тетрад этих линий обнаружено 1–2 включения и найдены триады. В более ранних стадиях мейоза у обеих линий выявлены асинхронность, раннее расхож-

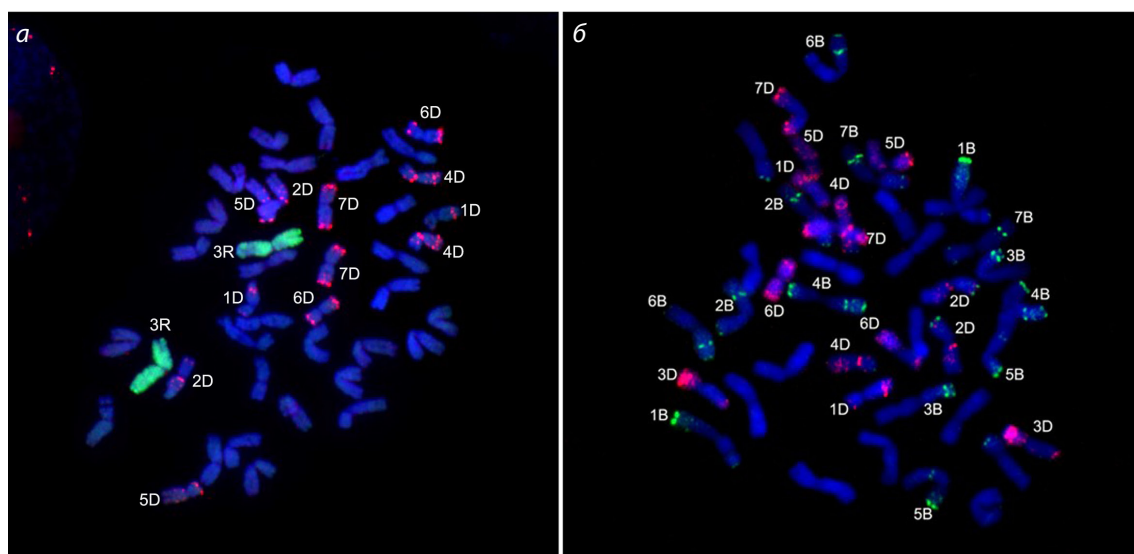


Рис. 1. Результаты *in situ* гибридизации с разными комбинациями проб на метафазных хромосомах линий яровой мягкой пшеницы Л16 (а) и Л17 (б).

Пробы: (а, б) рAs1 (красный сигнал); а – GISH с геномной ДНК *S. cereale* (зеленый сигнал); б – рSc119.2 (зеленый сигнал).

дение одного бивалента в метафазе 1, две отстающие хромосомы в анафазе 1 и две хромосомы, не включенные в ядра, в телофазе 1. В одноядерной пыльце у Л16 и Л17 обнаружена микропыльца – 1.5 и 2.1 % соответственно.

Фитопатологический анализ линии Л16 на устойчивость к возбудителям стеблевой и листовой ржавчин.

Идентификация генов устойчивости к стеблевой ржавчине с использованием молекулярных маркеров

Во время создания почти изогенных сибсов линия Л17 отбиралась как стабильно восприимчивая к возбудителям стеблевой и листовой ржавчин на всех стадиях роста растений (тип реакции ИТ = 33⁺) в условиях теплицы и поля. В связи с этим оценку на устойчивость к *P. graminis* f. *tritici* и *P. triticina* проводили на Л16 с замещением 3R(3D) и сорте-стандарте Саратовская 76 (табл. 1).

Необходимо отметить, что анализ вирулентности популяции *P. graminis* f. *tritici* с сорта Фаворит показал, что эффективны следующие гены и их комбинации: *Sr2compl*, *Sr13*, *Sr22*, *Sr26*, *Sr27*, *Sr31*, *Sr32*, *Sr33*, *Sr35*, *Sr39*,

Sr24+Sr31, *Sr36+Sr31*, *Sr26+Sr9g*, *Sr17+Sr13*, *Sr33+Sr5*. Популяция патогена с сорта Фаворит на линии с *Sr27* (ген, перенесенный от ржи посевной и локализованный в хромосоме 3R, широко присутствует в сортах тритикале (McIntosh et al., 1995)) давала тип реакции «2», а с популяцией с сортов Надира и Воевода – типы реакции «2⁺» и «1» соответственно.

Как видно из табл. 1, Л16 показала высокую устойчивость ко всем популяциям *P. graminis* f. *tritici*, включая расу Ug99. В условиях естественных эпифитотий *P. triticina* в 2023 и 2024 гг. Л16 проявила резистентность к местной саратовской популяции. При этом сорт-стандарт Саратовская 76 был восприимчив к популяциям как *P. graminis* f. *tritici* (исключение – популяции с сорта Надира ИТ = 0;), так и *P. triticina*.

Высокая устойчивость к обоим возбудителям ржавчин, ко всем популяциям патогенов из разных точек России и Кении делает резистентность к заболеваниям у Л16 привлекательной для дальнейшей селекционной работы. Необходимо отметить, что Л16 в фитопитомнике Нджоро

Таблица 1. Характеристика по устойчивости линии яровой мягкой пшеницы Л16 и сорта-стандарта Саратовская 76 к *P. graminis* f. *tritici* и *P. triticina* в поле (естественный инфекционный фон) и лаборатории (искусственное заражение)

Сорт, линия	Тип реакции на <i>P. graminis</i> f. <i>tritici</i>				Тип реакции на <i>P. triticina</i>	
	Популяции с сортов*			Ug99 (ТТКСК)**	Саратовская локальная популяция, поле***	
	Надира	Воевода	Фаворит		2023	2024
Саратовская 76	0;	3, 4	3	30MS	3	3
Л16	1	0;	0;	0	0;	0;

* Популяции *P. graminis* f. *tritici*, собранные с сортов яровой мягкой пшеницы Надира (Арский район, Татарстан), Воевода (Самойловский район, Саратовская область) и Фаворит (Аркадакский район, Саратовская область). Лабораторная оценка в стадии 3 листьев.

** Оценка на линейку патотипов расы Ug99 проводили в фитопитомнике Нджоро KALRO, Кения.

*** Оценка осуществлялась при естественных эпифитотиях *P. triticina* на экспериментальном поле ФАНЦ Юго-Востока, г. Саратов.

KALRO (Кения) показала также устойчивость к местной популяции *P. striiformis* f. sp. *tritici* West. – 5R, а сорт Саратовская 76 – 5M. Результаты идентификации генов *Sr* в анализируемой линии Л16 с использованием молекулярных маркеров для генов *Sr2*, *Sr24*, *Sr25*, *Sr28*, *Sr31*, *Sr32*, *Sr36*, *Sr38*, *Sr39*, *Sr47* и *Sr57* продемонстрировали их отсутствие.

Фенология и показатели продуктивности зерна, физических и хлебопекарных свойств теста и хлеба у линий Л16, Л17 и сорта-стандарта Саратовская 76

На рис. 2 приведены показатели периода «всходы–колошение», высоты растений, устойчивости к полеганию в вегетационные сезоны в 2023 и 2024 гг. у Л16, Л17 и сорта-стандарта. За вегетационные сезоны 2023 и 2024 гг. период «всходы–колошение» у линий сибсов Л16 и Л17 и сорта стандарта Саратовская 76 почти одинаков, и различия были незначимыми. Таким образом, замещение хромосомы 3D мягкой пшеницы на хромосому 3R от сорта ярового тритикале Satu почти не влияет на период «всходы–колошение». По высоте растений в 2023 г. линия Л16, сибс с замещением 3R(3D), была значимо ниже своей пары с нормальным составом 3D3D хромосом и

сорта-стандарта Саратовская 76, а в 2024 г. значимо ниже линии Л17, но находилась на уровне с сортом-стандартом. Замещение хромосомы 3D на хромосому 3R привело к снижению высоты растения, что повлияло на оценку устойчивости к полеганию в вегетационный сезон 2023 г., которая была значимо выше у сибса с замещением 3R(3D) по сравнению с сибсовской парой и сортом-стандартом. В 2024 г. устойчивость к полеганию Л17 была значимо ниже Саратовской 76, а Л16 не отличалась ни от Л17, ни от сорта-стандарта. Однако Л16 с хромосомным замещением 3R(3D) по абсолютному значению устойчивости к полеганию превышала значение у линии Л17. Анализ взаимодействия «генотип–среда» между линиями Л16, Л17 и сортом Саратовская 76 по периоду «всходы–колошение», высоте растений и устойчивости к полеганию показал, что это взаимодействие незначимо. Сравнение линий Л16 и Л17 по продуктивности зерна и ее элементов у главного колоса позволило выявить влияние чужеродного замещения с хромосомой 3R на эти признаки (табл. 2). Установлено, что замещение 3R(3D) в оба года исследований понижало урожайность зерна по сравнению как с Л17 (3D3D), так и с сортом-стандартом Саратовская 76. Одним из факторов, который понизил продуктивность

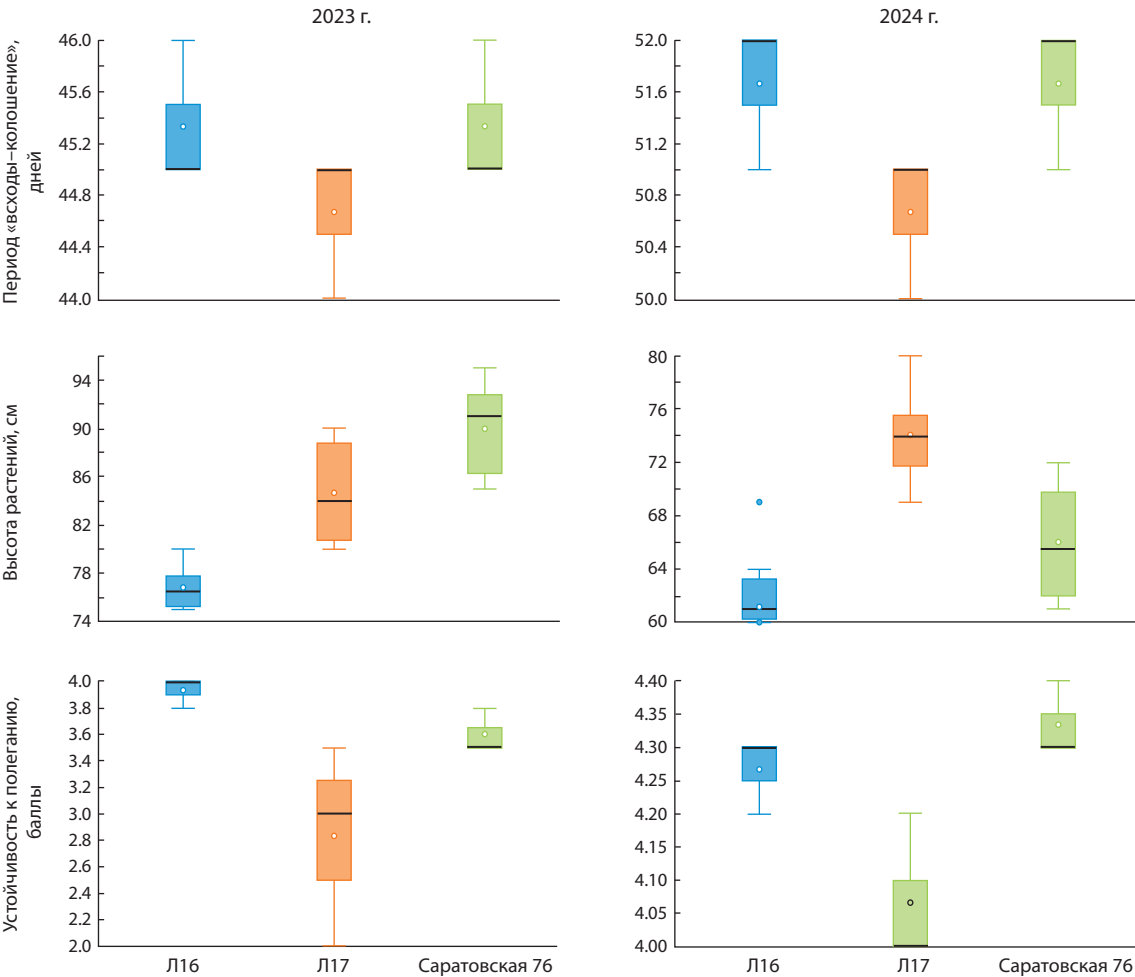


Рис. 2. Показатели периода «всходы–колошение», высоты растений, устойчивости к полеганию в вегетационные сезоны в 2023 и 2024 гг. у Л16, Л17 и сорта-стандарта Саратовская 76.

Таблица 2. Урожайность, масса 1000 зерен и элементы продуктивности главного колоса у линий яровой мягкой пшеницы Л16, Л17 и сорта Саратовская 76 за вегетационные сезоны 2023 и 2024 гг.

Сорт, линия	Элементы продуктивности главного колоса, в среднем за 2023–2024 гг.						Масса 1000 зерен, г			Урожайность зерна, т/га		
	Длина колоса, мм	Количество, шт. колосков	Количество, шт. зерен с колоса	Плотность колоса	Вес зерна с колоса, г	Озерненность колоска, шт.	2023 г.	2024 г.	Ср.	2023 г.	2024 г.	Ср.
Л16	67.8	17.3	42.4	2.4	1.3	2.5	32.7	29.6	31.2	2.078	1.698	1.888
Л17	92.8	16.5	39.4	1.7	1.5	2.4	40.0	38.0	39.0	2.569	2.565	2.567
НСР _{0.5} *	22.9	NS	NS	0.6	NS	NS	3.7	3.3	7.0	0.206	0.501	NS
С76	98.6	17.3	42.4	1.7	1.6	2.5	38.9	31.6	35.3	2.776	2.042	2.409
НСР _{0.5} **	23.5	NS***	NS	0.6	NS	NS	2.8	NS	3.5	0.622	0.300	NS

* Наименьшая существенная разница для 5 % уровня значимости между Л16 и Л17.

** Наименьшая существенная разница для 5 % уровня значимости между Л16 и Саратовской 76.

*** NS – различия отсутствуют.

Таблица 3. Показатели качества муки и хлеба у линий яровой мягкой пшеницы Л16, Л17 и сорта-стандарта Саратовская 76 в среднем за вегетационные сезоны 2023 и 2024 гг.

Сорт, линия	Белок в зерне, %	Клейковина		SDS, мл		Альвеограф*		Хлеб**			
		%	ИДК 3, ед. п.			Р, мм	P/L	W, ед. а.	V, мл	пористость, балл	цвет мякиша
Л16	17.1	36.7	88	67	60	0.7	205	820	4.8		Белый
Л17	17.5	37.4	78	86	91	1.0	345	890	5.0		Белый
НСР _{0.5} **	NS*****	NS	8	13	20	NS	70	NS	NS		
С 76	16.2	31.5	79	75	109	2.0	261	715	4.8		Белый
НСР _{0.5} ***	NS	NS	8	NS	25	NS	NS	100	NS		

* Показатели альвеографа: Р – упругость теста, P/L – отношение упругости теста к растяжимости, W – сила муки; ** показатели оценки хлеба; V – объем хлеба; *** наименьшая существенная разница для 5 % уровня значимости между Л16 и Л17; ***** наименьшая существенная разница для 5 % уровня значимости между Л16 и Саратовской 76; ***** NS – различия отсутствуют.

зерна, была более низкая масса 1000 зерен у Л16 в 2023 и 2024 гг. (см. табл. 2).

Анализ элементов продуктивности главного колоса показал, что замещение 3R(3D) уменьшает длину колоса, повысив при этом его плотность. Однако Л16 не отличалась от Л17 и сорта Саратовская 76 по количеству колосков, зерен и весу зерна с колоса. По озерненности колоска (обобщенный критерий фертильности) Л16 не отличалась ни от Л17, ни от сорта Саратовская 76. Анализ взаимодействия «генотип–среда» между линиями Л16, Л17 и сортом Саратовская 76 по всем показателям структуры продуктивности колоса, а также массы 1000 зерен и урожайности зерна продемонстрировал, что это взаимодействие незначимо.

По качеству муки и хлеба у изучаемых линий получены следующие результаты. По содержанию белка в зерне Л16 (3R(3D)) значимо не отличалась ни от своего сибса Л17 (3D3D), ни от сорта Саратовская 76. Схожим образом не обнаружилось значимых различия по содержанию клейковины. Однако клейковина у Л16 по показателям прибора ИДК-3М была более слабой по сравнению как с Л17, так и с Саратовской 76 (табл. 3).

По комплексному показателю SDS-седментации, характеризующему физические свойства теста, Л16 усту-

пила Л17, но незначимо различалась с сортом-стандартом Саратовская 76. По показателям альвеографа у Л16 значимо более низкие упругость теста и сила муки, но по сравнению с сортом-стандартом понижение силы муки незначимо (см. табл. 3). По объему хлеба Л16 имела большее значение, чем Саратовская 76, но незначимо отличалась от своего сибса Л17. По пористости все три образца достоверно не отличались друг от друга, но наивысший балл, 5.0, был у линии Л17. Замещение 3R(3D) не изменило цвет мякиша хлеба, Л16 (3R(3D)) имела белый мякиш, как Л17 (3D3D) и Саратовская 76.

Обсуждение

Как уже отмечалось выше, сорта тритикале привлекают селекционеров набором ценных для селекции мягкой пшеницы агрономических признаков, в том числе генов устойчивости к заболеваниям. Так, в тритикале выявлены гены устойчивости к возбудителю стеблевой ржавчины: *Sr27*, *SrSatu*, *SrBj*, *SrNin*, *SrLal*, *SrLa2* и *SrVen* (McIntosh et al., 1995; Adhikari, McIntosh, 1998). Причем гены *SrBj* и *SrVen* контролируют умеренную восприимчивость в стадии проростков в полевых условиях, а гены *SrLal*, *SrLa2* определяют устойчивость в стадии проростков как в полевых условиях, так и в условиях теплицы (Adhikari,

McIntosh, 1998). Гены *Sr27*, *SrSatu* контролируют устойчивость в течение всей вегетации растений (Singh, McIntosh, 1988). Несмотря на то что гены *Sr27* и *SrSatu* считают аллельными (Singh, McIntosh, 1988), они разные по эффективности к возбудителю стеблевой ржавчины. В настоящее время в саратовской популяции идет нарастание содержания вирулентных патотипов *P. graminis* f. *tritici* к гену *Sr27* (в 2016 г. – 10 %, в 2019 г. – 20 %, в 2020 г. – 90 %), в то время как не обнаруживаются патотипы, вирулентные к *SrSatu* (Конькова, 2021).

Результаты наших исследований гена *SrSatu* у Л16 подтверждают выводы о его эффективности. Более того, выявлена также эффективность против популяции *P. graminis* f. *tritici* с сорта Надира, собранной в Татарстане: IT = 1, в то время как у линии с *Sr27* IT = 2⁺. Результаты совпадают с данными испытания других линий яровой мягкой пшеницы, Л968 = Satu/S70//S74/3/S70/4/S70 и Л935 = Satu/S70//S70 с 3R(3D), от скрещиваний сорта тритикале Satu с сортами яровой мягкой пшеницы селекции ФАНЦ Юго-Востока линии показали тип реакции «0» на популяцию с сорта Надира (Баранова, неопубликованные данные) и оценку «–0» к расе Ug99 *P. graminis* f. *tritici* (Баранова и др., 2024). В наших исследованиях линия Л16 была устойчива также к саратовским популяциям *P. triticea* как во время выделения сибсов с 3R(3D) и 3D3D хромосомным составом, так и в полевых экспериментах в 2023 и 2024 гг.

Таким образом, гены *SrSatu/LrSatu* в хромосоме 3R у линии Л16 высокоэффективны против *P. graminis* f. *tritici* и *P. triticea* в популяциях из Нижневолжского и Средневолжского регионов, а также устойчивы к линейке патотипов Ug99 *P. graminis* f. *tritici*. Следовательно, при переносе хромосомы 3R от сорта тритикале Satu в генотипы яровой мягкой пшеницы линии Л16 не нарушилась экспрессия генов устойчивости *SrSatu/LrSatu*. Наши попытки идентификации генов *Sr* в анализируемой линии Л16 с использованием молекулярных маркеров для генов *Sr2*, *Sr24*, *Sr25*, *Sr28*, *Sr31*, *Sr32*, *Sr36*, *Sr38*, *Sr39*, *Sr47* и *Sr57* выявили их отсутствие. Было показано, что Л16 несет свой (*SrSatu*) неидентифицированный ген устойчивости. К сожалению, к настоящему времени нет ДНК-маркера для генов *Sr27* и *SrSatu* (McIntosh et al., 2013).

В наших исследованиях цитологической стабильности у линий Л16 и Л17 выявлен ряд нарушений во время прохождения фаз мейоза. Однако по мейотическим индексам у Л16 (3R(3D)) и Л17 (3D3D) – 95 и 94 % соответственно эти линии характеризуются как стабильные. Есть основания предполагать, что отсутствие гена *Ph2* у Л16 (нуллисомное состояние по хромосоме 3D) компенсировалось наличием хромосомы 3R ржи посевной и по стабильности фаз мейоза Л16 не отличалась от Л17.

К сожалению, в доступной нам литературе мы не нашли ни одного источника, где бы изучалось влияние хромосомы 3R от сорта тритикале Satu в генотипах яровой мягкой пшеницы на продуктивность зерна и качество муки, хлеба. Однако исследовано влияние хромосомы 3R от линии 86-741 (F₆ гексаплоидное тритикале Guangmai 74 (AABBRR)/Fan 6 (мягкая пшеница)). Ученые изучали 185 F₈ рекомбинантных инбредных линий от скрещивания сорта мягкой пшеницы Chuanmai 42 на линию 86-741.

Хромосома 3R идентифицировалась методами FISH и GISH (Wan et al., 2023). Обнаружено, что замещение 3R(3D) значительно уменьшает урожай зерна, массу 1000 зерен, количество колосьев на растение, вес зерна с колоса и нейтрально влияет на количество зерен с колоса (Wan et al., 2023).

В наших исследованиях также отмечено уменьшение массы 1000 зерен, урожайности зерна, но показаны нейтральное влияние на вес зерна с колоса, количество зерен с колоса, озерненность колоска и значимое повышение плотности колоса. Таким образом, есть некоторое расхождение по влиянию замещения 3R(3D) на вес зерна с колоса. Возможно, это вызывается различиями генотипа мягкой пшеницы, в котором изучалось это замещение. Кроме того, необходимо учитывать эффект нуллисомии по 3D. В норме 3D является носителем доминантного гена сферококкодности *S-D1a* (McIntosh et al., 2013), соответственно, нуллисомное состояние этой хромосомы определяет рецессивное состояние гена *S-D1b*. Известно о плейотропном эффекте гена *S-D1b*, который уменьшает высоту растений, длину колоса, массу 1000 зерен, увеличивает плотность колоса (Sears, 1947, по: Salina et al., 2000). Все эти показатели мы отметили у линии Л16 (3R(3D)). Исходя из этого есть основание ожидать, что морфобиологические признаки у Л16 формируются при совместном влиянии рецессивного состояния гена *S-D1b* и прямого действия хромосомы 3R.

Отсутствие хромосомы 3D и наличие хромосомы 3R у Л16 повлияло на показатели качества муки и хлеба. В основном произошло ухудшение этих показателей по сравнению с Л17. Значимо понизились показатель SDS седиментации, упругость теста и сила муки. По остальным признакам – «содержание белка в зерне», «содержание и крепость клейковины» (по прибору ИДК-3М), «отношение упругости к длине теста», «объем хлеба» и «пористость» – отмечено незначимое понижение.

Заключение

Линия яровой мягкой пшеницы Л16 (3R(3D)) несет высокоэффективные гены устойчивости к возбудителям листовой и стеблевой ржавчин, привлекательные для селекции на иммунитет к патогенам мягкой пшеницы в РФ. Однако в целом по комплексу хозяйственно ценных признаков эта линия требует дальнейшей работы по ее улучшению. Это возможно при уменьшении количества чужеродного материала, т.е. за счет получения рекомбинаций или транслокаций между хромосомами мягкой пшеницы и хромосомой 3R, а также подбора генотипа мягкой пшеницы, который будет компенсировать отрицательное влияние хромосомы ржи на продуктивность зерна и качество муки и хлеба.

Список литературы / References

- Баранова О.А., Адонина И.Г., Сибикеев С.Н. Молекулярно-цитогенетическая характеристика новых интрогрессивных линий яровой мягкой пшеницы, устойчивых к стеблевой ржавчине. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2024;28(4):377-386. doi 10.18699/vjgb-24-43
- [Baranova O.A., Adonina I.G., Sibikeev S.N. Molecular cytogenetic characteristics of new spring bread wheat introgressive lines resis-

- tant to stem rust. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii* = *Vavilov J Genet Breed*. 2024;28(4):377-386. doi 10.18699/vjgb-24-43]
- Дымченко А.М., Назарова Л.Н., Жемчужина А.И. Перспективные и районированные сорта озимой пшеницы с разной устойчивостью к бурой ржавчине. *Селекция и семеноводство*. 1990;5:16-18
- [Dymchenko A.M., Nazarova L.N., Zhemchuzhina A.I. Promising and released varieties of winter wheat differing in resistance to brown rust. *Seleksiya i Semenovodstvo* = *Breeding and Seed Industry*. 1990;5:16-18 (in Russian)]
- Конькова Э.А. Характеристика вирулентности возбудителя стеблевой ржавчины пшеницы в условиях Саратовской области. *Аграрный научный журнал*. 2021;8:23-27. doi 10.28983/asj.y2021i8pp23-27
- [Kon'kova E.A. Characteristics of the virulence of the wheat stem rust pathogen in the conditions of the Saratov region. *Agrarnyy Nauchnyy Zhurnal* = *The Agrarian Scientific Journal*. 2021;8:23-27. doi 10.28983/asj.y2021i8pp23-27 (in Russian)]
- Мартынов С.П. Статистический и биометрико-генетический анализ в растениеводстве и селекции. Пакет программ AGROS 2.09. Тверь, 1999
- [Martynov S.P. Statistical and Biometric Genetic Analysis in Crop Production and Breeding. AGROS Software Package, version 2.09. Tver, 1999 (in Russian)]
- Орловская О.А., Леонова И.Н., Адонина И.Г., Салина Е.А., Хотылева Л.В., Шумный В.К. Молекулярно-цитогенетический анализ линий тритикале и пшеницы с интрогрессиями генетического материала видов трибы Triticeae. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2015;19(5):552-560. doi 10.18699/VJ15.072
- [Orlovskaya O.A., Leonova I.N., Adonina I.G., Salina E.A., Khotyleva L.V., Shumny V.K. Molecular-cytogenetic analysis of triticale and wheat lines with introgressions of the tribe Triticeae species genetic material. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii* = *Vavilov J Genet Breed*. 2015;19(5):552-560. doi 10.18699/VJ15.072 (in Russian)]
- Сибикеев С.Н., Дружин А.Е. Пребридинговые исследования почти изогенных линий яровой мягкой пшеницы с комбинацией транслокаций от *Agropyron elongatum* (Host.) P.B. и *Aegilops ventricosa* Tausch. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2015;19(3):310-315. doi 10.18699/VJ15.040
- [Sibikeev S.N., Druzhin A.E. Prebreeding research of near-isogenic lines of spring bread wheat with a combination of translocations from *Agropyron elongatum* (Host.) P.B. and *Aegilops ventricosa* Tausch. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii* = *Vavilov J Genet Breed*. 2015;19(3):310-315. doi 10.18699/VJ15.040 (in Russian)]
- Сибикеев С.Н., Крупнов В.А. Эволюция листовой ржавчины и защита от нее пшеницы в Поволжье. *Вестник Саратовского государственного университета им. Н.И. Вавилова*. 2007;S(Спецвыпуск):92-94
- [Sibikeev S.N., Krupnov V.A. Evolution of leaf rust and protection from it in the Volga region. *Vestnik Saratovskogo Gosuniversiteta im. N.I. Vavilova* = *The Bulletin Saratov State Agrarian University in Honor of N.I. Vavilov*. 2007;S:92-94 (in Russian)]
- Сибикеев С.Н., Дружин А.Е., Гуляева Е.И., Андреева Л.В. Анализ влияния 4AS.4AL-7S#2S транслокации на продуктивность и качество зерна яровой мягкой пшеницы. *Успехи современного естествознания*. 2019;8:34-38. doi 10.17513/use.37179
- [Sibikeev S.N., Druzhin A.E., Gulyaeva E.I., Andreeva L.V. Analysing effects of 4AS.4AL-7S#2S translocations upon yields and grain quality of spring milling wheat. *Uspekhi Sovremennogo Estestvoznaniya* = *Advances in Current Natural Sciences*. 2019;8:34-38. doi 10.17513/use.37179 (in Russian)]
- Adhikari K.N. Genetic studies of stem rust resistance in oat and triticale: Phd thesis. The University of Sydney, 1996
- Adhikari K.N., McIntosh R.A. Inheritance of wheat stem rust resistance in triticale. *Plant Breed*. 1998;117(6):505-513. doi 10.1111/j.1439-0523.1998.tb02199.x
- 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)*. Springer Protocols Handbooks. Springer, 2017;477-494. doi 10.1007/978-3-662-52959-1_49
- Baranova O., Solyanikova V., Kyrova E., Kon'kova E., Gaponov S., Sergeev V., Shevchenko S., ... Tarhov A., Vasilova N., Askhadullin D., Askhadullin D., Sibikeev S. Evaluation of resistance to stem rust and identification of *Sr* genes in Russian spring and winter wheat cultivars in the Volga region. *Agriculture*. 2023;13(3):635. doi 10.3390/agriculture13030635
- 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
- Faris J.D., Xu S.S., Cai X., Friesen T.L., Jin Y. Molecular and cytogenetic characterization of a durum wheat – *Aegilops speltoides* chromosome translocation conferring resistance to stem rust. *Chromosome Res*. 2008;16(8):1097-1105. doi 10.1007/s10577-008-1261-3
- Helguera M., Khan I.A., Kolmer J., Lijavetzky D., Zhong-qing L., Dubcovsky J. PCR assays for the *Lr37-Yr17-Sr38* cluster of rust resistance genes and their use to develop isogenic hard red spring wheat lines. *Crop Sci*. 2003;43(5):1839-1847. doi 10.2135/cropsci2003.1839
- Jin Y., Singh R.P., Ward R.W., Wanyera R., Kinyua M., Njau P., Fetch T., Pretorius Z.A., Yahuaoui A. Characterization of seedling infection types and adult plant infection responses of monogenic *Sr* gene lines to race TTKS of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*. *Plant Dis*. 2007;91(9):1096-1099. doi 10.1094/PDIS-91-9-1096
- Klindworth D.L., Niu Z., Chao S., Friesen T.L., Jin Y., Faris J.D., Cai X., Xu S.S. Introgression and characterization of a goatgrass gene for a high level of resistance to Ug99 stem rust in tetraploid wheat. *G3 (Bethesda)*. 2012;2(6):665-673. doi 10.1534/g3.112.002386
- Lagudah E.S., McFadden H., Singh R.P., Huerta-Espino J., Bariana H.S., Spielmeyer W. Molecular genetic characterization of the *Lr34/Yr18* slow rusting resistance gene region in wheat. *Theor Appl Genet*. 2006;114(1):21-30. doi 10.1007/s00122-006-0406-z
- Lelley T., Larter E.N. Meiotic regulation in triticale: interaction of the rye genotype and specific wheat chromosomes on meiotic pairing in the hybrid. *Can J Genet Cytol*. 1980;22:1-6
- Mago R., Bariana H.S., Dundas I.S., Spielmeyer W., Lawrence G.J., Pryor A.J., Ellis J.G. Development of PCR markers for the selection of wheat stem rust resistance genes *Sr24* and *Sr26* in diverse wheat germplasm. *Theor Appl Genet*. 2005;111(3):496-504. doi 10.1007/s00122-005-2039-z
- Mago R., Zhang P., Bariana H.S., Verlin D.C., Bansal U.K., Ellis J.G., Dundas I.S. Development of wheat lines carrying stem rust resistance gene *Sr39* with reduced *Aegilops speltoides* chromatin and simple PCR markers for marker assisted selection. *Theor Appl Genet*. 2009;119(8):1441-1450. doi 10.1007/s00122-009-1146-7
- Mago R., Simkova H., Brown-Guedira H.G., Dreisigacker S., Breen J., Jin Y., Singh R., Appels R., Lagudah E.S., Ellis J., Dolezel J., Spielmeyer W. An accurate DNA marker assay for stem rust resistance gene *Sr2* in wheat. *Theor Appl Genet*. 2011;122(4):735-744. doi 10.1007/s00122-010-1482-7
- Mago R., Verlin D., Zhang P., Bansal U., Bariana H., Jin Y., Ellis J., Hoxha S., Dundas I. Development of wheat – *Aegilops speltoides* recombinants and simple PCR-based markers for *Sr32* and a new stem rust resistance gene on the 2S#1 chromosome. *Theor Appl Genet*. 2013;126(12):2943-2955. doi 10.1007/s00122-013-2184-8
- McIntosh R.A., Wellings C.R., Park R.F. (Eds) *Wheat Rusts. An Atlas of Resistance Genes*. CSIRO Australia, 1995. Available: https://bgri.cornell.edu/wp-content/uploads/2021/01/wheat_rust_atlas_full.pdf
- McIntosh R.A., Yamazaki Y., Dubcovsky J., Rogers W.J., Morris C., Appels R., Xia X.C. Catalogue of Gene Symbols for Wheat. 12th International Wheat Genetics Symposium. 8-13 September 2013. Yokohama, Japan, 2013. Available: <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/2013/GeneCatalogueIntroduction.pdf>

- McIntosh R.A., Dubcovsky J., Rogers W.J., Xia X.C., Raupp W.J. Catalogue of Gene Symbols for Wheat: 2018 Supplement. *Annu Wheat Newsl.* 2018;64:73-93
- McIntosh R.A., Dubcovsky J., Rogers W.J., Xia X.C., Raupp W.J. Catalogue of Gene Symbols for Wheat: 2022 Supplement. *Annu Wheat Newsl.* 2022;68:68-81
- Murray M.G., Thompson W.F. Rapid isolation of high molecular weight plant DNA. *Nucleic Acids Res.* 1980;8(19):4321-4325. doi 10.1093/nar/8.19.4321
- Naranjo T., Lacadena J.R., Giraldez R. Interaction between wheat and rye genomes on homologous and homoeologous pairing. *Z. Pflanzenzuchtg.* 1979;82:289-305
- Peterson R.F., Campbell A.B., Hannah A.E. A diagrammatic scale for estimating rust intensity on leaves and stems of cereals. *Can J Res.* 1948;26(5):496-500. doi 10.1139/cjr48c-033
- Prins R., Groenewald J.Z., Marais G.F., Snape J.W., Koeber R.M.D. AFLP and STS tagging of *Lr19*, a gene conferring resistance to leaf rust in wheat. *Theor Appl Genet.* 2001;103(4):618-624. doi 10.1007/PL00002918
- Rahmatov M., Rouse M.N., Steffenson B.J., Anderson S.C., Wanyera R., Pretorius Z.A., Houben A., Kumarse N., Bhavani S., Johanson E. Sources of stem rust resistance in wheat-alien introgression lines. *Plant Dis.* 2016;100(6):1101-1109. doi 10.1094/PDIS-12-15-1448-RE
- Rayburn A.L., Gill B.S. Isolation of a D-genome specific repeated DNA sequence from *Aegilops squarrosa*. *Plant Mol Biol Rep.* 1986; 4:104-109. doi 10.1007/BF02732107
- Rouse M.N., Nava I.C., Chao S., Anderson J.A., Jin Y. Identification of markers linked to the race Ug99 effective stem rust resistance gene *Sr28* in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet.* 2012; 125(5):877-885. doi 10.1007/s00122-012-1879-6
- Salina E., Borner A., Leonova I., Korzun V., Laikova L., Maystrenko O., Roder M.S. Microsatellite mapping of the induced sphero-coid mutation genes in *Triticum aestivum*. *Theor Appl Genet.* 2000; 100:686-689. doi 10.1007/s001220051340
- Salina E.A., Lim Y.K., Badaeva E.D., Scherban A.B., Adonina I.G., Amosova A.V., Samatadze T.E., Vatolina T.Y., Zoshchuk S.A., Leitch 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., Graner A. 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.x
- Schubert I., Shi F., Fuchs J., Endo T.R. An efficient screening for terminal deletions and translocations of barley chromosomes added to common wheat. *Plant J.* 1998;14(4):489-495. doi 10.1046/j.1365-313X.1998.00125.x
- Singh S.J., McIntosh R.A. Allelism of two genes for stem rust resistance in triticale. *Euphytica.* 1988;38:185-189. doi 10.1007/BF00040190
- Stakman E.C., Stewart D.M., Loegering W.Q. Identification of Physiologic Races of *Puccinia graminis* var. *tritici*. Washington, DC, USA: United States Department of Agriculture – Agricultural Research Service, 1962. Available: https://www.ars.usda.gov/ARSUserFiles/50620500/Cerealarusts/Pgt/Stakman_code_Pgt.pdf
- Tsilo T.J., Jin Y., Anderson J.A. Diagnostic microsatellite markers for detection of stem rust resistance gene *Sr36* in diverse genetic backgrounds of wheat. *Crop Sci.* 2008;48(1):253-261. doi 10.2135/cropsci2007.04.0204
- Wan H., Yang M., Li J., Wang Q., Liu Z., Zhang J., Li S., Yang N., Yang W. Cytological and genetic effects of rye chromosomes 1RS and 3R on the wheat-breeding founder parent Chuanmai 42 from southwestern China. *Mol Breed.* 2023;43(5):40. doi 10.1007/s11032-023-01386-0
- Weng Y., Azhaguvel P., Devkota R.N., Rudd J.C. PCR-based markers for detection of different sources of 1AL.1RS and 1BL.1RS wheat-rye translocations in wheat background. *Plant Breed.* 2007;126(5): 482-486. doi 10.1111/j.1439-0523.2007.01331.x

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 30.01.2025. После доработки 10.04.2025. Принята к публикации 19.05.2025.