Вавиловский журнал генетики и селекции
Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2026;30(7):1027-1034

doi 10.18699/vjgb-26-104

Изучение эффектов замены цитоплазмы дикого ячменя *Hordeum marinum* ssp. *gussoneanum* (4*x*) на цитоплазму *Triticum aestivum* у пшенично-ячменной замещенной линии 7H^{mar}(7D)

Н.В. Трубачеева, Е.В. Чуманова, Т.Т. Ефремова, Л.А. Першина

Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия
natas@bionet.nsc.ru

Аннотация. Дикий ячмень *Hordeum marinum* ssp. *gussoneanum* Hudson (2*n* = 4*x* = 28), характеризующийся высокой устойчивостью к абиотическим факторам, является ценным источником новых генов для пшеницы. Скрещивания этого вида ячменя с мягкой пшеницей удаются только при использовании ячменя в качестве материнской формы, что приводит к получению аллоплазматических генотипов пшеницы, носителей отдельных хромосом и цитоплазмы *H. marinum* ssp. *gussoneanum*. У таких генотипов эволюционно сложившиеся взаимодействия между ядерным и органельными геномами могут быть нарушены, что оказывает негативное влияние на проявление признаков, в том числе продуктивности. Чтобы подтвердить это предположение, мы провели исследование, целью которого была замена цитоплазмы дикого ячменя у ранее созданной пшенично-ячменной замещенной аллоплазматической линии (аллолинии) 7H^{mar}(7D) (*H. marinum*)–*T. aestivum* на цитоплазму пшеницы с получением эуплазматической линии (эулинии) 7H^{mar}(7D). Для этого выполнена гибридизация сорта мягкой пшеницы Пиротрикс 28 (П28) (материнский генотип) с аллолинией 7H^{mar}(7D) (опылитель), а гибриды F_1 бэккроссированы аллолинией 7H^{mar}(7D) для получения BC_1 поколения. На основании результатов анализа метафазы I мейоза у растений в F_3BC_1 поколении выделена 42-хромосомная цитогенетически стабильная фертильная линия. С использованием хромосом-специфичных SSR-маркеров у этой линии показано отсутствие хромосомы 7D мягкой пшеницы, а с помощью молекулярных маркеров, специфичных для хромосомы 7H^{mar}, – ее наличие в геноме выделенной линии. Таким образом, установлено, что данная эулиния имеет такой же тип пшенично-ячменного замещения – 7H^{mar}(7D), как и родительская аллолиния. Молекулярный анализ подтвердил наличие цитоплазмы дикого ячменя у аллолинии 7H^{mar}(7D) и цитоплазмы пшеницы у эулинии 7H^{mar}(7D). Проведен сравнительный анализ признаков продуктивности между двумя линиями с одним и тем же типом хромосомного замещения, но несущими цитоплазму разного происхождения, а также обеих линий с родительским сортом мягкой пшеницы П28. Показано, что замена цитоплазмы дикого ячменя на цитоплазму пшеницы у линии 7H^{mar}(7D) привела к достоверному увеличению значений показателей ряда агрономических признаков. Это указывает на негативное влияние цитоплазмы *H. marinum* ssp. *gussoneanum* на проявление признаков у аллолинии 7H^{mar}(7D). Замещение хромосомы пшеницы 7D на хромосому дикого ячменя 7H^{mar} у мягкой пшеницы П28 не затронуло проявление таких признаков, как число зерен в главном колосе, масса 1000 зерен, длина корня, но в условиях проведенного эксперимента у эулинии 7H^{mar}(7D) отмечено уменьшение высоты растений, продуктивной кустистости, длины главного колоса, числа колосков в главном колосе, числа зерен с растения, массы корня.

Ключевые слова: *Hordeum marinum*; мягкая пшеница; линия 7H^{mar}(7D); влияние цитоплазмы на признаки

Для цитирования: Трубачеева Н.В., Чуманова Е.В., Ефремова Т.Т., Першина Л.А. Изучение эффектов замены цитоплазмы дикого ячменя *Hordeum marinum* ssp. *gussoneanum* (4*x*) на цитоплазму *Triticum aestivum* у пшенично-ячменной замещенной линии 7H^{mar}(7D). *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2026;30(7):1027-1034. doi 10.18699/vjgb-26-104

Финансирование. Исследование выполнено в рамках бюджетного проекта FWNR-2026-0029.

Effects of replacing the cytoplasm of wild barley *Hordeum marinum* ssp. *gussoneanum* (4*x*) with the cytoplasm of *Triticum aestivum* in the wheat-barley substitution line 7H^{mar}(7D)

N.V. Trubacheeva, E.V. Chumanova, T.T. Efremova, L.A. Pershina

Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia
natas@bionet.nsc.ru

Abstract. Wild barley *Hordeum marinum* ssp. *gussoneanum* Hudson (2*n* = 4*x* = 28) is highly tolerant to abiotic stresses and is therefore a valuable source of new genes for wheat. This barley species hybridizes with bread wheat only when used as the maternal parent, resulting in alloplasmic wheat genotypes that carry individual barley chromosomes and the cytoplasm of *H. marinum* ssp. *gussoneanum*. In such genotypes, the coadapted cytonuclear interactions may be disrupted, which can

© Трубачеева Н.В., Чуманова Е.В., Ефремова Т.Т., Першина Л.А., 2026
Контент доступен под лицензией Creative Commons Attribution 4.0

affect agronomically important traits, including productivity. To test this hypothesis, we replaced the wild barley cytoplasm in the previously developed alloplasmic wheat–barley substitution line (alloline) 7H^{mar}(7D) (*H. marinum*)–*T. aestivum* with bread wheat cytoplasm, thereby generating the euplasmic line (euline) 7H^{mar}(7D). For this purpose, bread wheat variety Pyrotrix 28 (P28) was used as the maternal parent in crosses with alloline 7H^{mar}(7D) as the pollen donor, and the F_1 hybrids were backcrossed to alloline 7H^{mar}(7D) to obtain the BC_1 generation. Meiotic analysis at metaphase I of F_3BC_1 plants identified a cytogenetically stable, fertile line with 42 chromosomes. Chromosome-specific SSR markers revealed the absence of wheat chromosome 7D in this line, whereas 7H^{mar}-specific markers confirmed its presence. Thus, the euline carries the same wheat–barley substitution 7H^{mar}(7D) as the parental alloline. Molecular analysis confirmed the presence of wild barley cytoplasm in the alloline 7H^{mar}(7D) and of wheat cytoplasm in the euline 7H^{mar}(7D). We compared yield traits between the two lines, which carry the same chromosome substitution but differ in cytoplasmic origin, and between each line and the parental variety P28. Replacing the wild barley cytoplasm with wheat cytoplasm in line 7H^{mar}(7D) significantly increased the values of several agronomic traits, indicating that the *H. marinum* ssp. *gussoneanum* cytoplasm adversely affects these traits in the alloline. Substitution of wheat chromosome 7D by wild barley chromosome 7H^{mar} in bread wheat P28 did not affect grain number per main spike, 1,000-grain weight, or root length. However, under the conditions of this study, the euline 7H^{mar}(7D) showed reductions in plant height, productive tillering, main spike length, spikelet number per main spike, grain number per plant, and root weight.

Key words: *Hordeum marinum*; bread wheat; line 7H^{mar}(7D); cytoplasmic effects on traits

For citation: Trubacheeva N.V., Chumanova E.V., Efremova T.T., Pershina L.A. Effects of replacing the cytoplasm of wild barley *Hordeum marinum* ssp. *gussoneanum* (4*x*) with the cytoplasm of *Triticum aestivum* in the wheat-barley substitution line 7H^{mar}(7D). *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Vavilov J Genet Breed*. 2026;30(7):1027-1034. doi 10.18699/vjgb-26-104

Введение

Необходимость обогащения генофонда мягкой пшеницы вызвана генетической однородностью современных сортов, утративших гены устойчивости к стрессовым факторам в результате целенаправленной селекции на продуктивность и качество (Molnár-Láng, Linc, 2015; Girma, 2017; Hao et al., 2020). Для мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. (2*n* = 6*x* = 42; BBAADD), как и других культурных аллополиплоидов, основным методом увеличения генетического разнообразия является интрогрессивная гибридизация, направленная на перенос и встраивание в ее геном генетического материала от культурных и диких сородичей (Rey et al., 2015; Лапочкина и др., 2016; Farooq et al., 2025).

К ценным генетическим ресурсам пшеницы относится род *Hordeum* L. (Garthwaite et al., 2005; Rubiales, Moral, 2011), который включает около 30 видов, распространенных в разных климатических зонах (von Bothmer et al., 1995). На основе таксономической принадлежности и геномной конституции виды ячменя по отношению к пшенице включены в третичный генофонд (Friebe et al., 1996), что подразумевает сложность в получении гибридов из-за эволюционной отдаленности, но возможность замещения хромосом пшеницы хромосомами ячменя при условии их компенсационной способности. С участием видов ячменя получено ограниченное число не только межродовых гибридных комбинаций, в том числе с пшеницей, но и межвидовых. Это связано с сильно выраженными механизмами несовместимости, ограничивающими отдаленные скрещивания этих видов и обеспечивающие их репродуктивную изоляцию. Так, для ряда видов *Hordeum* характерно крайнее проявление несовместимости – генетически детерминированное избавление от чужеродной ДНК путем ее уничтожения в гибридных клетках развивающихся зародышей (Houben et al., 2011), известное как элиминация хромосом чужеродного родителя. Однако в отсутствие такого механизма в экспериментальных условиях возможно преодоление пре- и постзиготической несовместимости и получение гибридных комбинаций (Kruse, 1973). На их основе созданы пшенично-ячменные дополненные, замещенные, транслокационные линии с хромосомами ячменей зернового типа *H. spontaneum* (Taketa, Takeda, 2001) и *H. vulgare* (Molnár-Láng et al., 2014), а также ячменных трав *H. californicum* (Fang et al., 2014) и *H. chilense* (Rey et al., 2015). Кроме того, создана новая зерновая культура тритордеум – амфиплоид, сочетающий геномы *H. chilense* и твердой пшеницы *T. durum* Desf. и характеризующийся рядом хозяйственно ценных признаков (Rodríguez-Suárez et al., 2024).

В качестве источников новых генов для пшеницы рассматривают и подвиды ячменя морского *H. marinum*: *H. marinum* Hudson ssp. *marinum* (2*x*) и *H. marinum* Hudson ssp. *gussoneanum* (Parl.) Thell. (2*x*, 4*x*) (von Bothmer et al., 1995), которые проявляют высокий уровень экологической пластичности (Malik et al., 2009), обладая устойчивостью к засолению (Garthwaite et al., 2005; Huang et al., 2018), затоплению (Garthwaite et al., 2008), резким перепадам температуры (Кобылянский, 1967). Помимо того, у однолетней ячменной травы *H. marinum* ssp. *gussoneanum* (4*x*) (= *H. geniculatum* All.) (von Bothmer et al., 1995) выделены образцы с высоким содержанием белка в семенах (Pershina et al., 2009). Получение гибридов пшеницы с травянистыми видами ячменя *H. marinum* имеет свои особенности. Из-за небольшого количества мелкой пыльцы у этих видов ячменя удаются только однонаправленные чужеродные скрещивания, в которых дикий ячмень является материнской формой. Это приводит к образованию аллоплазматических генотипов, несущих цитоплазму дикого ячменя, что подтверждает молекулярный анализ (Trubacheeva et al., 2012).

В результате таких скрещиваний были получены ячменно-пшеничные амфиплоиды с участием *H. marinum* (2*x*) (Islam S. et al., 2007), амфиплоиды и пшенично-ячменные замещенные и дополненные линии мягкой пшеницы с участием *H. marinum* ssp. *gussoneanum* (4*x*) (Pershina et al., 2009; Trubacheeva et al., 2019). По сравнению с роди-

тельскими сортами пшеницы амфиплоид *H. marinum* (2*x*)–*T. aestivum* имеет промежуточную солеустойчивость и пониженную продуктивность (Islam S. et al., 2007; Munns et al., 2011). Предполагается, что низкая продуктивность у амфиплоида *H. marinum* (2*x*)–*T. aestivum* обусловлена влиянием цитоплазмы дикого ячменя (Islam S. et al., 2007). Аналогичное предположение о негативном влиянии цитоплазмы дикого ячменя на проявление признаков мягкой пшеницы, включая продуктивность, было выдвинуто и в нашей предыдущей работе при изучении аллолинии с дисомным замещением хромосом 7H^{mar}(7D) (*H. marinum* subsp. *gussoneanum*)–*T. aestivum* (Pershina et al., 2009).

В настоящей работе стояла задача проверить это предположение. С этой целью произведена замена цитоплазмы ячменя *H. marinum* у аллолинии 7H^{mar}(7D) на цитоплазму мягкой пшеницы и создана эулиния 7H^{mar}(7D), а также выполнен сравнительный анализ признаков продуктивности между этими линиями, имеющими одинаковый тип хромосомного замещения, но несущими цитоплазму разного происхождения.

Материалы и методы

Растительный материал. В работе использованы сорт яровой мягкой пшеницы П28 (материнский генотип) и пшенично-ячменная аллолиния с дисомным замещением 7H^{mar}(7D) (отцовский генотип), носитель цитоплазмы и хромосомы 7H^{mar} дикого ячменя *H. marinum* subsp. *gussoneanum* (4*x*) (Trubacheeva et al., 2008). Растения выращивали в условиях гидропонной теплицы ИЦиГ СО РАН в зимне-весенний период. Каждый из генотипов высевали в одной ванне, заполненной керамзитом, по четыре ряда, размещенных в рандомизированном порядке. В каждом ряду по 15 растений, расстояние между рядами 20 см.

Цитологический анализ мейоза и молекулярные методы исследований. Характер конъюгации хромосом в MI мейоза материнских клеток пыльцы (МКП) изучали на временных давленых препаратах при окрашивании 2 % ацетокармином. Анализ проводился с использованием микроскопа проходящего света Nexcope NE620, регистрация изображений – с помощью камеры True-Chroma Huawei P50 Pro. Для подтверждения наличия в геноме растений хромосомы дикого ячменя 7H^{mar} применялись EST-маркер k4783, эффективность которого для выявления этой хромосомы была показана ранее (Trubacheeva et al., 2019), а также разработанный нами ПЦР-маркер к локусу Vrn-H3 ячменя, расположенный на хромосоме 7HS седьмой гомеологичной группы. Праймеры к локусу Vrn-H3 имели следующую последовательность: прямой (5′-TCGGGCTCTCTATAGTACG-3′) и обратный (5′-CCAGTATAAAGCATGCACATC-3′). Отсутствие хромосомы 7D мягкой пшеницы у эуплазматической и аллоплазматической пшенично-ячменных замещенных линий 7H^{mar}(7D) подтверждали с помощью хромосомно-специфичных SSR-маркеров *Xcfd69* и *Xgwm295* с известной локализацией в геноме мягкой пшеницы (Röder et al., 1998).

Для определения типа цитоплазмы был использован молекулярный маркер 18S/5S повтора митохондриальной ДНК (мтДНК), позволяющий идентифицировать наличие мтДНК ячменного или пшеничного типа (Coulthart et al., 1993). Структура праймеров и условия ПЦР описаны в соответствующих работах. Полимеразную цепную реакцию проводили на амплификаторе Bio-Rad T-100 Thermal Cycler, разделение продуктов ПЦР – в 1.5–2.5 % агарозном геле, содержащем бромистый этидий. Визуализацию продуктов амплификации осуществляли с помощью системы гель-документирования Gel Doc XR+ (Bio-Rad, США).

Анализ растений по признакам продуктивности. У растений определяли высоту, число побегов и продуктивных колосьев, длину главного колоса, число колосков в главном колосе, число зерен в главном колосе и растении, массу 1000 зерен, а также длину корней. Массу корней определяли после высушивания при комнатной температуре в течение суток.

Статистическую обработку данных выполняли с помощью программы Statistica. Статистическую значимость различий между средними значениями независимых групп оценивали с использованием однофакторного дисперсионного анализа с последующим вычислением наименьшей существенной разности НСР (Доспехов, 2011).

Результаты

Получение дисомной пшенично-ячменной эулинии 7H^{mar}(7D)

Последовательность получения пшенично-ячменной замещенной эулинии 7H^{mar}(7D) представлена на рис. 1. Растения F_1 (П28 × аллолиния 7H^{mar}(7D)) были бэккроссированы аллолинией 7H^{mar}(7D). Среди самоопыленных потомков растений BC_1 в поколении F_2BC_1 выделены два растения с наиболее высокой завязываемостью зерен в главном колосе. Из семян главных колосьев этих растений были сформированы две линии: линия 1 и линия 2.

У растений обеих линий в F_3BC_1 было изучено поведение хромосом в мейозе на стадии метафазы I (MI) с целью определения их цитологической стабильности. Анализ MI мейоза в МКП показал, что линия 1 цитогенетически нестабильна. Из семи изученных растений

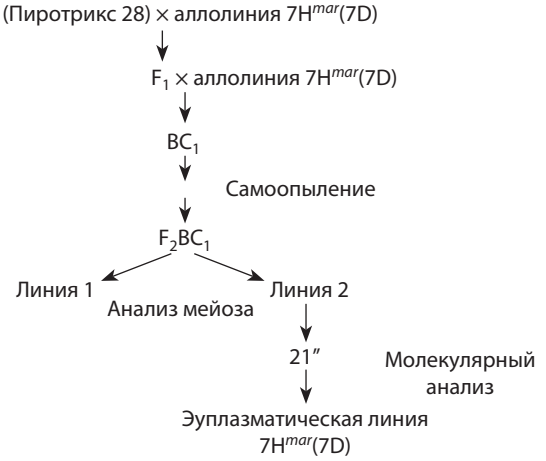


Рис. 1. Схема получения пшенично-ячменной дисомной замещенной эулинии 7H^{mar}(7D).

Таблица 1. Цитологическая характеристика линий, выделенных из гибридной комбинации (П28 × аллолиния 7H^{mar}(7D)) F_3BC_1

Линия	Изучено растений	Из них с конфигурацией хромосом в MI мейоза		
		21″	20″+1′	20″+t′
Линия 1	7	1 (14.29 %)	5 (71.42 %)	1 (14.29 %)
Линия 2	12	11 (91.67 %)	1 (8.33 %)	–

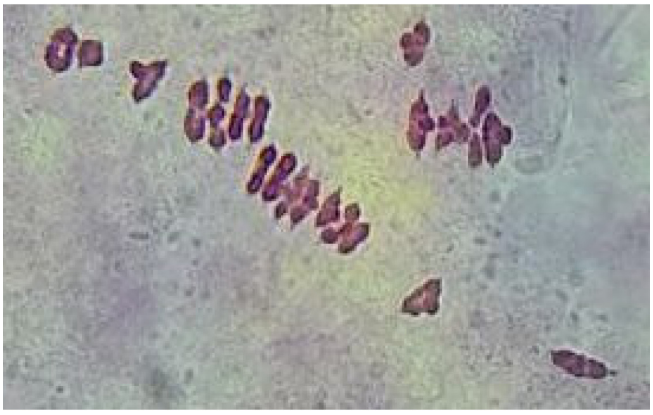


Рис. 2. Формирование 21 бивалента в MI мейоза цитологически стабильной 42-хромосомной эулинии 7H^{mar}(7D) (линия 2).

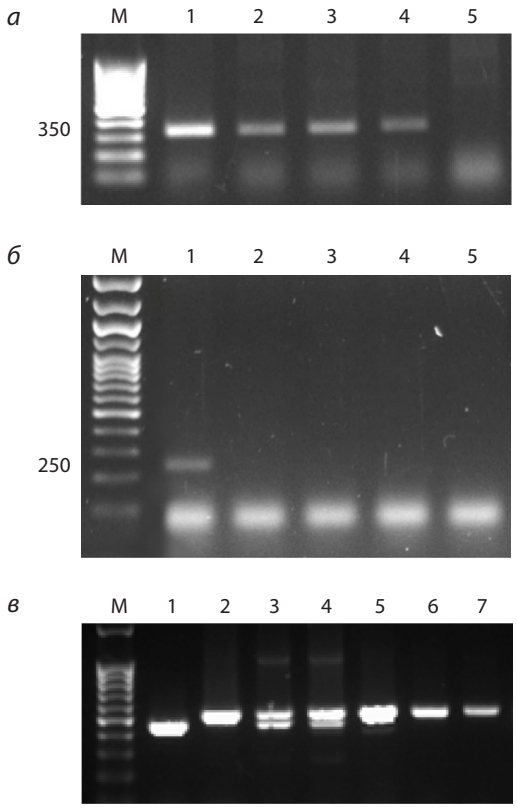


Рис. 3. Электрофореграмма ПЦР-продуктов, полученных с использованием молекулярных маркеров.

а – ПЦР-маркер к локусу Vrn-H3: 1 – *H. marinum*; 2–4 – растения эулинии 7H^{mar}(7D); 5 – *T. aestivum*; *б* – SSR-маркер *Xcfd69*: 1 – *T. aestivum*; 2 – *H. marinum*; 3 – аллолиния 7H^{mar}(7D); 4, 5 – растения эулинии 7H^{mar}(7D); *в* – маркер мтДНК 18S/5S: 1 – *H. marinum*; 2 – *T. aestivum*; 3, 4 – растения аллолинии 7H^{mar}(7D); 5–7 – растения эулинии 7H^{mar}(7D). Цифрами указана длина фрагмента (п. н.).

только одно (14.29 %) формировало 21 бивалент (табл. 1), т. е. было 42-хромосомным. Другие шесть растений были с цитогенетическими нарушениями: пять растений (71.42 %) – моносомики (20″+1′), одно растение (14.29 %) с телоцентрической хромосомой (20″+t′).

У линии 2, напротив, основная часть растений – одиннадцать из двенадцати изученных (91.67 %), формировала 21 бивалент (рис. 2), т. е. характеризовалась стабильным мейозом. И только одно растение (8.33 %) было моносомным (20″+1′).

Идентификация хромосом ячменя у пшенично-ячменной дисомной замещенной эулинии 7H^{mar}(7D)

В данную часть работы были включены 42-хромосомные растения линии 2. Поскольку в генотипическую среду пшеницы П28 от аллолинии 7H^{mar}(7D) целенаправленно переносили хромосому дикого ячменя 7H^{mar}, то у выделенных дисомных растений с помощью хромосом-специфичных ПЦР-маркеров выявляли эту же хромосому. Результаты исследования показали, что 42-хромосомные растения линии 2, так же как использованная для скрещивания аллолиния 7H^{mar}(7D), содержат хромосому дикого ячменя 7H^{mar} (рис. 3).

С помощью SSR-маркеров *Xcfd69* и *Xgwm295*, разработанных для мягкой пшеницы, у 42-хромосомных растений, имеющих хромосому ячменя 7H^{mar}, было обнаружено отсутствие хромосомы мягкой пшеницы 7D (см. рис. 3). Таким образом, как и у аллолинии 7H^{mar}(7D), использованной при скрещивании с мягкой пшеницей П28 (Trubacheeva et al., 2019), у выделенных эуплазматических 42-хромосомных растений среди беккроссных потомков гибридов произошло замещение хромосомы мягкой пшеницы 7D на гомеологичную хромосому ячменя *H. marinum* ssp. *gussoneanum* 7H^{mar}. ПЦР-анализ мтДНК подтвердил наличие цитоплазмы дикого ячменя у аллолинии 7H^{mar}(7D) и цитоплазмы мягкой пшеницы у полученной в настоящей работе эулинии 7H^{mar}(7D) (см. рис. 3).

Изучение показателей признаков продуктивности у пшенично-ячменной дисомно замещенной эулинии 7H^{mar}(7D), сорта П28 и дисомно замещенной аллолинии 7H^{mar}(7D)

В результате замещения хромосомы пшеницы 7D на хромосому 7H^{mar} дикого ячменя *H. marinum* ssp. *gussoneanum* (4*x*) у эулинии мягкой пшеницы сорта П28 получены жизнеспособные фертильные растения (рис. 4), которые по ряду признаков отличались от исходного сорта. Так, значения высоты растений, продуктивной кустистости, длины



Рис. 4. Колосья и корни линии сорта мягкой пшеницы П28, эулинии (эу) и аллолинии (алло) 7H^{mar}(7D).

Таблица 2. Характеристика эулинии (эу) и аллолинии (алло) 7H^{mar}(7D) по признакам продуктивности

Генотип	Высота растений, см	Продуктивная кустистость, шт.	Длина главного колоса, см	Число колосков в главном колосе, шт.	Число зерен, шт.		Масса 1000 зерен, г	Масса корня, г	Длина корня, см
					в главном колосе	с растения			
эу-7H^{mar}(7D)	110.9^{b}	6.2^{b}	9.4^{b}	14.9^{b}	44.7^{a}	210.2^{b}	29.8^{a}	28.5^{b}	20.1^{a}
алло-7H^{mar}(7D)	93.15^{c}	4.2^{c}	8.3^{c}	13.1^{c}	29.7^{b}	137.9^{c}	22.2^{b}	12.6^{c}	13.8^{b}
П28	131.8^{a}	8.3^{a}	11.1^{a}	17.9^{a}	48.0^{a}	353.22^{a}	31.8^{a}	36.5^{a}	21.7^{a}
НСР$_{05}$	6.14	0.9	0.5	0.88	4.97	77.54	3.21	6.3	2.8

Примечание. Разными буквами (a, b, c) в одном и том же столбце указаны статистически значимые различия между сравниваемыми генотипами при $p < 0.05$.

главного колоса, числа колосков в главном колосе, числа зерен в растении и массы корня у эулинии 7H^{mar}(7D) достоверно ниже, чем у П28 (табл. 2). По числу зерен в главном колосе, массе 1000 зерен и длине корня эулиния 7H^{mar}(7D) не отличается от линии П28.

Выявлено статистически значимое превышение средних значений всех изученных показателей (высота растений, длина колоса, число колосков в колосе, число зерен в главном колосе и растении, масса 1000 зерен, длина и масса корня) у эулинии 7H^{mar}(7D) по сравнению с аллолинией 7H^{mar}(7D) и сорта П28 (см. табл. 2). Эти результаты указывают на негативное влияние цитоплазмы дикого ячменя на проявление изученных признаков.

Обсуждение

Одной из задач настоящей работы было определить, оказывает ли влияние цитоплазма дикого ячменя *H. marinum* ssp. *gussoneanum* (4*x*) на проявление признаков у пшенично-ячменной аллолинии с дисомным замещением хромосом 7H^{mar}(7D). С этой целью у пшенично-ячменной замещенной аллолинии 7H^{mar}(7D) сорта П28 проведена замена цитоплазмы дикого ячменя на цитоплазму мягкой пшеницы П28 с получением пшенично-замещенной эулинии 7H^{mar}(7D). Тип замещения хромосом и наличие цитоплазмы мягкой пшеницы у цитогенетически стабильных эуплоидных растений этой линии были подтверждены результатами молекулярного анализа.

Сравнительный анализ признаков продуктивности линий мягкой пшеницы П28 с одним и тем же типом хромосомного замещения – 7H^{mar}(7D), но разным происхождением цитоплазмы позволил оценить эффект цитоплазмы *H. marinum* ssp. *gussoneanum* (4*x*) на проявление признаков. Значения показателей всех изученных признаков, включая высоту растений, длину колоса, длину и массу корня, а также признаков, определяющих продуктивность растений, – число продуктивных колосьев, число колосков в колосе, число зерен в главном колосе и растении, масса 1000 зерен, у аллолинии 7H^{mar}(7D) достоверно ниже по сравнению со значениями этих же показателей у эулинии 7H^{mar}(7D). Следовательно, цитоплазматический геном дикого ячменя *H. marinum* ssp. *gussoneanum* оказывает супрессирующий эффект на проявление изученных признаков, в том числе на признаки, определяющие продуктивность растений, у аллолинии 7H^{mar}(7D). Эти результаты подтверждают предположение о негативном влиянии цитоплазмы ячменя *H. marinum* на продуктивность аллоплазматических генотипов мягкой пшеницы. Негативное воздействие цитоплазмы на признаки было характерно и для фертильных

аллолиний, сочетающих ядерный геном мягкой пшеницы и цитоплазму дикого ячменя *H. chilense* (Atienza et al., 2007).

Скоординированные взаимодействия между ядерным и органельными геномами, известные как «ядерно-цитоплазматические взаимодействия» (Michalak de Jimenez et al., 2013), у отдаленных гибридов и их потомков могут быть нарушены. Это связано с тем, что у отдаленных гибридов в одном ядре объединяются два разных по происхождению родительских генома, внедренных в материнскую цитоплазму. При возвратных скрещиваниях отдаленных гибридов с отцовским генотипом материнские хромосомы вытесняются, что приводит к восстановлению ядерного генома отцовского вида и образованию аллолиний, сочетающих цитоплазму одного вида, а ядерный геном – другого (Tsunewaki, 1996). В ряде случаев в ядерный геном аллолиний может интрогрессироваться генетический материал материнского вида, что и произошло при получении аллолинии 7H^{mar}(7D) (Pershina et al., 1998).

Наиболее хорошо изученным следствием ядерно-цитоплазматической несовместимости является формирование стерильной пыльцы при цитоплазматической мужской стерильности (ЦМС) (Bentolila et al., 2002; Fujii, Toriyama, 2008). В зависимости от видового происхождения ядерных и цитоплазматических геномов у аллолиний может проявиться ядерно-цитоплазматический конфликт с выраженной ЦМС (Bentolila et al., 2002), либо при ядерно-цитоплазматической совместимости у потомков гибридов мягкой пшеницы с *T. longissimum* может наблюдаться восстановление фертильности (Hossain et al., 2004), а у аллолиний мягкой пшеницы с цитоплазмой *Aegilops crassa* – ядерно-цитоплазматический гетерозис (Liu et al., 2002).

В наших работах показано, что процесс беккроссирования мягкой пшеницей ячменно-пшеничных гибридов *H. marinum* ssp. *gussoneanum* (4*x*) × *T. aestivum* сопровождался встраиванием отдельных хромосом дикого ячменя в ядерный геном мягкой пшеницы с образованием фертильных пшенично-ячменных замещенных и дополненных аллолиний (Trubacheeva et al., 2019). Хотя в настоящем исследовании и подтверждается негативное влияние цитоплазмы *H. marinum* ssp. *gussoneanum* на проявление изученных признаков, в том числе на продуктивность растений, однако сохранение фертильности у ранее полученных аллолиний указывает на определенную степень ядерно-цитоплазматической совместимости между цитоплазмой *H. marinum* ssp. *gussoneanum* и ядерным геномом мягкой пшеницы. Ранее при изучении аллоплазматических линий пшеницы с цитоплазмой *H. chilense* было обнаружено, что мужская фертильность варьирует в зависимости от используемого образца *H. chilense* (Crossati et al., 2013). Авторы предполагают, что механизмы, приводящие к ЦМС, у таких линий могут изменяться в разной степени: от частичной без фенотипического эффекта до более сильного нарушения регуляции генов, которое приводит к мужской стерильности (Crossati et al., 2013).

Более явно ядерно-цитоплазматическая несовместимость проявляется между цитоплазмой культурного ячменя и ядерным геномом мягкой пшеницы, в итоге препятствуя образованию амфиплоидов при удвоении числа хромосом у ячменно-пшеничных гибридов *H. vulgare* × *T. aestivum* (Islam A. et al., 1975) и встраиванию хромосом культурного ячменя в ядерный геном мягкой пшеницы у аллолиний (*H. vulgare*)–*T. aestivum* (Pershina et al., 2014). Вывод о негативном влиянии цитоплазмы культурного ячменя на восстановление фертильности у ячменно-пшеничных гибридов подтверждается и тем, что при наличии цитоплазмы пшеницы у беккроссных потомков пшенично-ячменных гибридов *T. aestivum* × *H. vulgare* может происходить неполное вытеснение хромосом ячменя, что приводит к образованию фертильных пшенично-ячменных замещенных и дополненных эулиний (Molnár-Láng et al., 2014).

Изменение проявления признаков у аллоплазматических линий, вероятно, связано с тем, что экспрессия ядерного генома модифицируется чужеродным цитоплазматическим геномом, как, например, было показано при анализе транскриптома аллоплазматической пшеницы с цитоплазмой *Ae. uniaristata*, *Ae. tauschii* или *H. chilense* (Crossati et al., 2013). Изучение линий мягкой пшеницы с цитоплазмой *Ae. mutica* выявило сниженный уровень экспрессии гена *VRN1* по сравнению с эуплазматическими линиями, в результате чего растения зацветали позже (Matsumura et al., 2024).

Изучение проявления признаков у полученной в настоящей работе эулинии 7H^{mar}(7D) по сравнению с родительской линией мягкой пшеницы П28 показало, что замещение хромосомы 7D мягкой пшеницы на хромосому дикого ячменя 7H^{mar} привело к достоверному уменьшению высоты растений, числа колосьев в растении, длины колоса, числа колосков в колосе, числа зерен в растении и массы корня. По числу зерен в главном колосе, массе 1000 зерен и длине корня значимых отличий между эулинией 7H^{mar}(7D) и контролем – сортом пшеницы П28 – не обнаружено. Известно, что на хромосоме 7D кластер QTL ассоциирован с признаками урожайности зерна, количества фертильных колосков в колосе, массы 1000 зерен (Isham et al., 2021). Таким образом, тип замещения хромосом 7H^{mar}(7D) у эулинии не приводит к изменению такого элемента продуктивности, как масса 1000 зерен, но влияет на такой признак, как количество колосков в колосе. Цитогенетическая стабильность и фертильность полученной эулинии дополнительно подтверждают высокую компенсационную способность хромосомы 7H^{mar} ячменя по отношению к хромосоме 7D мягкой пшеницы. В другой нашей работе, где была изучена эулиния с другим типом замещения хромосом – 4H^{mar}(4B), обнаружено, что показатели признаков, определяющих продуктивность, у нее достоверно выше, чем у родительской линии П28, за исключением признака «масса 1000 зерен» (Pershina et al., 2023).

В данном исследовании получение эулинии 7H^{mar}(7D) продемонстрировало эффективность использования пшенично-ячменных замещенных аллолиний в качестве доноров хромосом для интрогрессии их в генотипическую среду мягкой пшеницы с целью преодоления супрессирующего влияния цитоплазмы дикого ячменя на проявление признаков растений. Ранее были описаны и другие

пути передачи хромосом дикого ячменя *H. marinum* ssp. *gussoneanum* от аллолиний. Так, на примере создания пшенично-ячменной замещенной дисомной эулинии 4H^{mar}(4B) установлена эффективность использования ранее полученного неполного амфиплоида (*H. marinum* ssp. *gussoneanum*–*T. aestivum*) (2*n* = 54) в качестве донора хромосом дикого ячменя этого вида (Pershina et al., 2023). В результате скрещивания моносомных по хромосомам 7A, 7B и 7D линий мягкой пшеницы Саратовская 29 с пшенично-ячменной дополненной дителоцентрической аллолинией (*H. marinum* ssp. *gussoneanum*)–*T. aestivum* (П28) (2*n* = 44 = 42w + 2t (7HL^{mar})) проведено направленное замещение хромосом мягкой пшеницы с получением фертильных дителоцентрических эулиний ДТ7HL^{mar}(7D) (Efremova et al., 2013), ДТ7HL^{mar}(7A) и ДТ7HL^{mar}(7B) (Efremova et al., 2018).

Заключение

В настоящей работе разработана схема скрещивания и отбора растений, которая позволила заменить цитоплазму дикого ячменя *H. marinum* ssp. *gussoneanum* у ранее созданной пшенично-замещенной аллолинии 7H^{mar}(7D) на цитоплазму мягкой пшеницы. В результате была создана новая генетическая модель – пшенично-ячменная замещенная эулиния 7H^{mar}(7D), сравнение которой с аллолинией позволило установить негативный эффект цитоплазмы дикого ячменя на проявление ряда изученных признаков (высоты растений, продуктивной кустистости, длины главного колоса, числа колосков в главном колосе, числа зерен с растения, массы корня). Обнаружено, что при замещении хромосомы 7D пшеницы на хромосому 7H^{mar} ячменя у эулинии некоторые признаки оказались супрессированы, а показатели других признаков не изменились.

Список литературы / References

Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М.: Альянс, 2011
[Dospekhov B.A. Methodology of Field Experience (with the basics of statistical processing of research results). Moscow: Alliance Publ., 2011 (in Russian)]

Кобылянский В.Д. Биологические особенности диких видов ячменя применительно к задачам селекции. *Биологический журнал Армении*. 1967;20(10):41-51
[Kobylyanskii V.D. Biological characters of wild barley species in relation to aims of breeding. *Biologicheskiy Zhurnal Armenii.* 1967; 20(10):41-51 (in Russian)]

Лапочкина И.Ф., Баранова О.А., Шаманин В.П., Волкова Г.В., Гайнуллин Н.Р., Анисимова А.В., Галингер Д.Н., Лазарева Е.Н., Гладкова Е.В., Ваганова О.Ф. Создание исходного материала яровой мягкой пшеницы для селекции на устойчивость к стеблевой ржавчине (*Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici*), в том числе и к расе Ug99, в России. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2016;20(3):320-328. doi 10.18699/VJ16.167
[Lapochkina I.F., Baranova O.A., Shamanin V.P., Volkova G.V., Gainullin N.R., Anisimova A.V., Galinger D.N., Lazareva E.N., Gladkova E.V., Vaganova O.F. The development of the initial material of spring common wheat for breeding for resistance to stem rust (*Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici*), uncluding the Ug99 race, in Russia. *Russ J Genet Appl Res*. 2017;7(3):308-317. doi 10.1134/S207905971703008X]

Atienza S.G., Martin A.C., Ramirez M.C., Martin A., Ballesteros J. Effect of *Hordeum chilense* cytoplasm on agronomic traits in common wheat. *Plant Breed.* 2007;126(1):5-8. doi 10.1111/j.1439-0523.2007.01319.x

Bentolila S., Alfonso A.A., Hanson M.R. A pentatricopeptide repeat containing gene restores fertility to cytoplasmic male sterile plants. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2002;99(16):10887-10892. doi 10.1073/pnas.102301599

Coulthart M.B., Spencer D.F., Gray M.W. Comparative analysis of a recombining-repeat-sequence family in the mitochondrial genomes of wheat (*Triticum aestivum* L.) and rye (*Secale cereale* L.). *Curr Genet.* 1993;23(3):255-264. doi 10.1007/BF00351504

Crosatti C., Quansah L., Maré C., Giusti L., Roncaglia E., Atienza S.G., Cattivelli L., Fait A. Cytoplasmic genome substitution in wheat affects the nuclear-cytoplasmic cross-talk leading to transcript and metabolite alterations. *BMC Genomics*. 2013;14:868. doi 10.1186/1471-2164-14-868

Efremova T., Arbuzova V., Trubacheeva N., Osadchaya T., Chumanova E., Pershina L. Substitution of *Hordeum marinum* ssp. *gussoneanum* chromosome 7HL into wheat homoelogous group-7. *Euphytica.* 2013;2:251-257. doi 10.1007/s10681-012-0843-5

Efremova T.T., Chumanova E.V., Trubacheeva N.V., Pershina L.A. Compensation ability between the chromosomes of homoeologous group 7 of *Triticum aestivum* L. and *Hordeum marinum* ssp. *gussoneanum* Hudson (2*n* = 28) and analysis of the transmission frequency of alien 7H^{1}L^{mar} chromosome through gametes in the progeny of wheat–barley substitution lines. *Russ J Genet*. 2018;54:1050-1058. doi 10.1134/S1022795418090065

Fang Y., Yuan J., Wang Z., Wang H., Xiao J., Yang Z. Development of *T. aestivum* L.–*H. californicum* alien chromosome lines and assignment of homoeologous groups of *Hordeum californicum* chromosomes. *J Gene Genomics.* 2014;41(8):439-477. doi 10.1016/j.jgg.2014.06.004

Farooq M., Frei M., Zeibig F., Pantha S., Özkan H., Kilian B., Siddique K.H.M. Back into the wild: harnessing the power of wheat wild relatives for future crop and food security. *J Exp Bot*. 2025; 77(9):2645-2665. doi 10.1093/jxb/eraf141

Friebe B., Yiang J., Raupp W.J. Characterization of wheat-alien translocations conferring resistance to diseases and pests: current status. *Euphytica.* 1996;91:59-87. doi 10.1007/BF00035277

Fujii S., Toriyama K. Genome barriers between nuclei and mitochondria exemplified by cytoplasmic male sterility. *Plant Cell Physiol*. 2008;49(10):1484-1494. doi 10.1093/pcp/pcn102

Garthwaite A.J., von Bothmer R., Colmer T.D. Salt tolerance in wild *Hordeum* species is associated with restricted entry of Na^+ and Cl^- into the shoots. *J Exp Bot*. 2005;56(419):2365-2378. doi 10.1093/jxb/eri229

Garthwaite A.J., Armstrong W., Colmer T.D. Assessment of the O_2 diffusivity across the barrier to radial O_2 loss in adventitious roots of *Hordeum marinum*. *New Phytologist*. 2008;179:405-416. doi 10.1111/j.1469-8137.2008.02467.x

Girma E. Genetic erosion of wheat (*Triticum* spp.): concept, research results and challenges. *J Nat Sci Res*. 2017;7(23):72-81

Hao M., Zhang L., Ning S., Huang L., Yuan Z., Wu B., Yan Z., Dai S., Jiang B., Zheng Y., Liu D. The resurgence of introgression breeding, as exemplified in wheat improvement. *Front Plant Sci*. 2020;11:252. doi 10.3389/fpls.2020.00252

Hossain K.G., Riera-Lizarazu O., Kalavacharia V., Vales M.I., Rust J.L., Maan S.S., Kianian S.F. Molecular cytogenetic characterization of an alloplasmic durum wheat line with a portion of chromosome 1D of *Triticum aestivum* carrying the *scs*^{ae} gene. *Genome*. 2004;47(1): 206-214. doi 10.1139/g03-090

Houben A., Sanei M., Pickering R. Barley doubled-haploid production by uniparental chromosome elimination. *Plant Cell Tiss Organ Cult*. 2011;104:321-327. doi 10.1007/s11240-010-9856-8

Huang L., Kuang L., Li X., Wu L., Wu D., Zhang G. Metabolomic and transcriptomic analyses reveal the reasons why *Hordeum marinum* has higher salt tolerance than *Hordeum vulgare*. *Environ Exp Bot*. 2018;156:48-61. doi 10.1016/j.envexpbot.2018.08.019

Isham K., Wang R., Zhao W., Wheeler J., Klassen N., Akhunov E., Chen J. QTL mapping for grain yield and three yield components in a population derived from two high-yielding spring wheat cultivars. *Theor Appl Genet*. 2021;134:2079-2095. doi 10.1007/s00122-021-03806-1

Islam A.K.M.R., Shepherd K.W., Sparrow D.H.B. Addition of individual barley chromosome to wheat. In: Barley Genetics III. Proc. 3th Int. Barley Genet. Symp. Garching, 1975;260-270

Islam S., Malik A.I., Islam A.K.M.R., Colmer T.D. Salt tolerance in a *Hordeum marinum–Triticum aestivum* amphiploid, and its parents. *J Exp Bot.* 2007;58(5):1219-1229. doi 10.1093/jxb/erl293

Kruse A. *Hordeum* × *Triticum* hybrids. *Hereditas*. 1973;73(1):157-161. doi 10.1111/j.1601-5223.1973.tb01078.x

Liu C.G., Wu Y.W., Hou H., Zhang C., Zhang Y., McIntosh R.A. Value and utilization of alloplasmic common wheats with *Aegilops crassa* cytoplasm. *Plant Breed*. 2002;121(5):407-410. doi 10.1046/j.1439-0523.2002.755374.x

Malik A.I., English J.P., Colmer T.D. Tolerance of *Hordeum marinum* accessions to O_2 deficiency, salinity and these stresses combined. *Ann Bot*. 2009;103(2):237-248. https://doi.org/10.1093/aob/mcn142

Matsumura M., Watanabe Y., Tada H., Murai K. Cytoplasm of the wild species *Aegilops mutica* reduces *VRN1* gene expression in early growth of cultivated wheat: prospects for using alloplasmic lines to breed varieties adapted to global warming. *Plants*. 2024;13(23):3346. doi 10.3390/plants13233346

Michalak de Jimenez M.K., Bassi F.M., Ghavami F., Simons K., Dizon R., Seetan R.I., Alnemer L.M., … Seth K., Luo M.-C., Dvorak J., Gu Y.Q., Kianian S.F. A radiation hybrid map of chromosome 1D reveals synteny conservation at a wheat speciation locus. *Funct Integr Genomics.* 2013;13:19-32. doi 10.1007/s10142-013-0318-3

Molnár-Láng M., Linc G. Wheat-barley hybrids and introgression lines. In: Alien Introgression in Wheat. Springer, 2015;315-346. doi 10.1007/978-3-319-23494-6_12

Molnár-Láng M., Linc G., Szakács É. Wheat-barley hybridization: the last 40 years. *Euphytica*. 2014;195:315-329. doi 10.1007/s10681-013-1009-9

Munns R., James R.A., Islam A.K.M.R., Colmer T.D. *Hordeum marinum*-wheat amphiploids maintain higher leaf K^+:Na^+ and suffer less leaf injury than wheat parents in saline conditions. *Plant Soil*. 2011;348:365-377. doi 10.1007/s11104-011-0934-4

Pershina L.A., Numerova O.M., Belova L.I., Devyatkina E.P. Biotechnological and cytogenetic aspects of producing new wheat genotypes using hybrids. *Euphytica*. 1998;100(1-3):239-244. doi 10.1007/978-94-011-4896-2_41

Pershina L.A., Deviatkina E.P., Belova L.I., Trubacheeva N.V., Arbuzova V.S., Kravtsova L.A. Features of alloplasmic wheat-barley substitution and addition lines (*Hordeum marinum* subsp. *gussoneanum*)–*Triticum aestivum*. *Russ J Genet.* 2009;45:1223-1229. doi 10.1134/S102279540910010X

Pershina L.A., Trubacheeva N.V., Sinyavskaya M.G., Devyatkina E.P., Kravtsova L.A. Nuclear-cytoplasmic compatibility and the state of mitochondrial and chloroplast DNA regions in alloplasmic recombinant and introgressive lines (*H. vulgare*)–*T. aestivum*. *Russ J Genet*. 2014;50(10):1017-1024. doi 10.1134/S102279541410010X

Pershina L.A., Trubacheeva N.V., Shumny V.K., Badaeva E.D. Development and characterization of a line with substitution of chromosome 4B of wheat *Triticum aestivum* L. on chromosome $4H^{mar}$ of wild barley *Hordeum marinum* ssp. *gussoneanum* (4*x*). *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Vavilov J Genet Breed.* 2023;27(6):545-552. doi 10.18699/VJGB-23-66

Rey M.-D., Calderón M.-C., Rodrigo M.J., Zacarías L., Alós E., Prieto P. Novel bread wheat lines enriched in carotenoids carrying *Hordeum chilense* chromosome arms in the *ph1b* background. *PLoS One.* 2015;10(8):e0134598. doi 10.1371/journal.pone.0134598

Röder M.S., Korzun V., Wendehake K., Plaschke J., Tixier M.H., Leroy P., Ganal M.W. A microsatellite map of wheat. *Genetics*. 1998;149:2007-2023. doi 10.1093/genetics/149.4.2007

Rodríguez-Suárez C., Requena-Ramírez M.D., Mazzucotelli E., Mastrangelo A.M., Marcotuli I., Gadaleta A., Martín A., Hornero-Méndez D., Atienza S.G. Prospects for tritordeum (×*Tritordeum martinii* A. Pujadas, Nothosp. Nov.) cereal breeding: key points for future challenges. *Plant Breed.* 2024;143(6):763-772. doi 10.1111/pbr.13207

Rubiales D., Moral A. Resistance of *Hordeum chilense* against loose smuts of wheat and barley (*Ustilago tritici* and *U. nuda*) and its expression in amphiploids with wheat. *Plant Breed*. 2011;130(1):101-103. doi 10.1111/j.1439-0523.2010.01818.x

Taketa S., Takeda K. Production and characterization of a complete set of wheat–wild barley (*Hordeum vulgare* ssp. *spontaneum*) chromosome addition lines. *Breed Sci*. 2001;51:199-206. doi 10.1270/jsbbs.51.199

Trubacheeva N.V., Badaeva E.D., Adonina I.G., Devyatkina E.P., Pershina L.A. Production and molecular and cytogenetic analyses of euploid ($2n = 42$) and telocentric addition ($2n = 42 + 2t$) alloplasmic lines (*Hordeum marinum* subsp. *gussoneanum*)-*Triticum aestivum*. *Russ J Genet*. 2008;44:67-73. doi 10.1134/S1022795408010092

Trubacheeva N.V., Kravtsova L.A., Devyatkina E.P., Efremova T.T., Sinyavskaya M.G., Shumny V.K., Pershina L.A. Heteroplasmic and homoplasmic states of mitochondrial and chloroplast DNA regions in progenies of distant common wheat hybrids of different origins. *Russ J Genet Appl Res*. 2012;2(6):494-500. doi 10.1134/S2079059712060147

Trubacheeva N.V., Badaeva E.D., Osadchaya T.S., Pershina L.A. Use of *H. vulgare* EST markers, GISH and C-banding to study bread wheat–*H. marinum* subsp. *gussoneanum* ($2n = 28$) introgression lines. *Cereal Res Commun*. 2019;47(4):593-603. doi 10.1556/0806.47.2019.37

Tsunewaki K. Plasmon analysis as the counterpart of genome analysis. In: Jauhar P.P. (Ed.) Methods of Genome Analysis in Plant. New York, London, Tokyo: CRC Press, 1996;271-299

von Bothmer R., Jacobsen N., Baden C., Jorgensen R.B., Linde-Laursen I. An Ecogeographical Study of the Genus *Hordeum*. Rome, 1995

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 26.03.2026. После доработки 29.05.2026. Принята к публикации 11.06.2026.