

Пятая международная научная конференция PlantGen2019

Создание и характеристика линии мягкой пшеницы с центрической транслокацией T2DL.2RL

Ю.Н. Иванова¹✉, Л.А. Соловей², Д.Б. Логинова¹, Е.Е. Мирошникова³, Н.И. Дубовец², О.Г. Силкова^{1, 3}¹ Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия² Институт генетики и цитологии Национальной академии наук Беларуси, Минск, Беларусь³ Новосибирский государственный аграрный университет, Новосибирск, Россия

✉ e-mail: kabanenko@bionet.nsc.ru

Создание интрогрессивных форм мягкой пшеницы с чужеродным генетическим материалом от культурных и диких видов трибы *Triticeae* является эффективным методом для расширения генофонда пшеницы, необходимого для селекционных работ. К настоящему времени получены многочисленные коллекции линий с интрогрессиями в виде замещений и модификаций хромосом, однако создание и изучение форм пшеницы с новыми ценными признаками остаются актуальным направлением современных научных разработок. Рожь *Secale cereale* L., чьи хромосомы несут гены, контролируемые ценные экономические и биологические характеристики и свойства, широко используется для получения новых форм. В данной работе охарактеризована линия пшеницы с транслоцированной хромосомой, которая была получена при беккроссировании дисомно-замещенной пшенично-ржаной линии 2R(2D)₁ сортом Новосибирская 67. С использованием флуоресцентной *in situ* гибридизации (FISH) и метода С-окрашивания изучен хромосомный состав кариотипов линий. Идентифицированы две центрические пшенично-ржаные транслоцированные хромосомы, образованные из двух длинных плеч хромосом 2D и 2R, T2DL.2RL. Остальные 40 хромосом пшеницы не подверглись структурным изменениям. Мейоз линий характеризовался стабильностью. Хромосомы T2DL.2RL формировали биваленты во всех мейоцитах, что подтверждает их гомологичность. По морфологическим признакам колоса линия T2DL.2RL не отличалась от сорта Новосибирская 67. Проведен сравнительный анализ показателей элементов продуктивности у линии с транслокацией T2DL.2RL и родительских форм, сорта Новосибирская 67 и дисомно-замещенной пшенично-ржаной линии 2R(2D)₁. По результатам сравнения, линия T2DL.2RL достоверно уступает сорту Новосибирская 67 по всем показателям с различной степенью достоверности. Показатели продуктивности линии 2R(2D)₁ превосходили либо не отличались от показателей линии с транслокацией T2DL.2RL, однако масса 1000 зерен была достоверно меньше. Обнаружено также влияние транслокации T2DL.2RL на признак «высота растения». Этот показатель был достоверно ниже, чем у Новосибирской 67, в условиях двух вегетаций. Следовательно, транслокация T2DL.2RL влияет на уменьшение высоты растений, а также вызывает отрицательный эффект на элементы продуктивности.

Ключевые слова: чужеродная интрогрессия; FISH; С-окрашивание; центрические транслокации; высота растений; продуктивность; рожь *Secale cereale* L.; мягкая пшеница *Triticum aestivum* L.

Для цитирования: Иванова Ю.Н., Соловей Л.А., Логинова Д.Б., Мирошникова Е.Е., Дубовец Н.И., Силкова О.Г. Создание и характеристика линии мягкой пшеницы с центрической транслокацией T2DL.2RL. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2019;23(7):846-855. DOI 10.18699/VJ19.558

The creation and characterization of the bread wheat line with a centric translocation T2DL.2RL

Yu.N. Ivanova¹✉, L.A. Solovey², D.B. Loginova¹, E.E. Miroshnikova³, N.I. Dubovets², O.G. Silkova^{1, 3}¹ Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia² Institute of Genetics and Cytology, NAS of Belarus, Minsk, Belarus³ Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russia

✉ e-mail: kabanenko@bionet.nsc.ru

The development of bread wheat introgressions with alien genetic material from cultural and wild *Triticeae* species is an effective method for expanding the wheat gene pool necessary for breeding. To date, numerous collections of introgressions as substitutions and chromosome modifications have been obtained; however, the creation and study of wheat with new valuable traits still remain an important line of research. Rye *Secale cereale* L., whose chromosomes carry genes that control valuable economic and biological characteristics and properties, is widely used to produce new wheat forms. In this study, a wheat-rye translocation obtained by backcrossing the wheat-rye disomic-substitution line 2R(2D)₁ with the variety Novosibirskaya 67 was characterized. The chromosomal composition of karyotypes was studied using fluorescent *in situ* hybridization and C-banding. Two centric translocations,

derived from two long arms of chromosomes 2D and 2R, T2DL.2RL, were identified, the remaining 40 wheat chromosomes did not undergo modifications. Meiosis in the lines was stable. Chromosomes T2DL.2RL formed bivalents in all meiocytes, which confirmed their homology. The morphological characteristics of the spike in the T2DL.2RL line and Novosibirskaya 67 did not differ. A comparative analysis of productivity between the T2DL.2RL translocation line and the parental forms, Novosibirskaya 67 and the 2R(2D)₁ line, was carried out. The T2DL.2RL line is inferior to Novosibirskaya 67 in all characters with different confidence levels. The productivity characters of the 2R(2D)₁ line exceeded or did not differ from those of T2DL.2RL, however, the mass of 1000 grains was significantly lower. The results showed the effect of the T2DL.2RL translocation on the trait "plant height". This character was significantly lower than that of Novosibirskaya 67 in two vegetation periods. Consequently, the T2DL.2RL translocation reduces plant height and productivity.

Key words: alien introgression; FISH; C-banding; centric translocations; plant height; productivity; rye *Secale cereale* L.; bread wheat *Triticum aestivum* L.

For citation: Ivanova Yu.N., Solovey L.A., Loginova D.B., Miroshnikova E.E., Dubovets N.I., Silkova O.G. The creation and characterization of the bread wheat line with a centric translocation T2DL.2RL. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2019;23(7):846-855. DOI 10.18699/VJ19.558 (in Russian)

Введение

Мягкая пшеница *Triticum aestivum* L. – это стратегическая продовольственная культура мирового значения, возделываемая более чем на 200 млн га и обеспечивающая питанием треть населения земного шара (Rasheed et al., 2018). Значимым периодом в селекции пшеницы была «зеленая революция» (1967–1970 гг.), во время которой удалось достигнуть значительного прогресса в увеличении урожайности этой культуры в развивающихся странах. Успех «зеленой революции» стал возможен благодаря использованию генов карликовости, нечувствительности к фотопериоду и устойчивости к стеблевой ржавчине. Ее последствием было значительное сокращение генетического разнообразия в сортах мягкой пшеницы. Отсутствие аллельного разнообразия ограничивало улучшение таких признаков, как урожайность, качество зерна, а также сделало пшеницу более уязвимой к биологическим и экологическим стрессам. В связи с этим возникла необходимость в более эффективном использовании в селекционных программах уникального генетического разнообразия, собранного в коллекциях пшениц и ее родственных видов (Rasheed et al., 2018).

Дикие и культурные виды, а также местные сорта по-прежнему остаются неисчерпаемыми хранилищами генетического разнообразия, а отдаленная гибридизация является лучшим способом для передачи этого разнообразия (Jiang et al., 1994; Friebe et al., 1996; Feuillet et al., 2008; Mujeeb-Kazi et al., 2013). В качестве источника новых признаков широко применяют виды-доноры субгеномов мягкой пшеницы *Triticum monococcum*, *Aegilops tauschii* и *T. dicoccoides*, а также более отдаленные дикие виды родов *Triticum*, *Aegilops*, *Haynaldia*, *Thinopyrum* и вид культивируемой ржи *Secale cereale* L.

Использование форм пшеницы с интрогрессией чужеродного хроматина (амфидиплоиды, дополненные, замещенные и транслоцированные линии) для создания пребридингового материала имеет свои преимущества в сравнении с межвидовой и межродовой гибридизацией. Одно из них – это возможность объективно оценить эффект чужеродной интрогрессии в различных вариантах генотипической среды пшеницы (Jiang et al., 1994; Friebe et al., 1996; Rasheed et al., 2018). Известно, что негативные эффекты, наблюдаемые при интрогрессии генов, могут возникать не только в связи с присутствием фрагментов

чужеродного генома, но и в результате влияния генотипической среды сорта-реципиента (Леонова, 2018).

Линии пшеницы с интрогрессией чужеродного материала в виде фрагментов хромосом различной величины, включенных в хромосомы пшеницы (транслокации), были получены разными способами: путем воздействия радиоактивного излучения, индукцией гомеологичного спаривания с использованием системы *Ph* локуса, разделением унивалентом по центромере, а также спонтанно (Zhang et al., 2007). Таким образом в геном мягкой пшеницы был передан генетический материал видов *Aegilops*, *T. timopheevii*, *Thinopyrum*, *S. cereale* (Friebe et al., 1996; Fu et al., 2012; Liu et al., 2013; Timonova et al., 2013; Leonova, Budashkina, 2017). В обзоре (Friebe et al., 1996) описаны 57 транслокаций. Десять из них являются Робертсоновскими, у 45 транслокаций чужеродные сегменты хромосом расположены дистально на хромосомах пшеницы, и 2 транслокации имеют интеркалярные вставки. Для широкого использования форм пшеницы с транслокациями важно место локализации чужеродного фрагмента на хромосоме пшеницы, синтения хромосомы донора хромосоме реципиента, обеспечивающая хорошую компенсационную способность хромосомы донора, а также нормальная передача интрогрессированного материала потомству, желательна по законам Менделя. Несмотря на то что в генбанках мира в большом количестве созданы и хранятся линии пшеницы с транслокациями, лишь малая часть коллекции используется в качестве пребридингового материала (Friebe et al., 1996; Леонова, 2018). Во многих случаях это объясняется отсутствием компенсационной способности чужеродной интрогрессии. Одно из требований для линий с транслокациями – включение небольшого фрагмента чужеродного хроматина в хромосому пшеницы, что предполагает целевой перенос необходимого участка хромосомы. Однако спонтанные пшенично-ржаные транслокации 1BL.1RS and 1AL.1RS являются примером генетически сбалансированных Робертсоновских транслокаций, которые стали самыми успешными среди пшенично-чужеродных транслокаций, использованных в селекции пшеницы (Jiang et al., 1994; Rasheed et al., 2018). По-видимому, передача адаптивных сцепленных локусов в полиплоидный геном мягкой пшеницы может быть более подходящим способом, чем передача единичных генов. Пшенично-ржаная транслокация

1RS.1BL несет признаки устойчивости к мучнистой росе, бурой, желтой и стеблевой ржавчине, увеличивает урожайность и не ухудшает качество зерна в определенных сортовых генотипах (Friebe et al., 1996; Belan et al., 2015). Транслокация 1RS.1BL входит в геномы многих современных коммерческих сортов яровой и озимой мягкой пшеницы (Степочкин и др., 2012; Belan et al., 2015). Созданы аллоплазматические рекомбинантные линии (*H. vulgare*) – *T. aestivum* с транслокацией 1RS.1BL, которые показали преимущество по сравнению с сортами-стандартами по устойчивости к бурой и стеблевой ржавчине, урожайности, качеству зерна. На их основе получены сорта яровой мягкой пшеницы Сигма, Уралосибирская 2 и Ишимская 11 (Pershina et al., 2018).

Работы по передаче чужеродного генетического материала в геном пшеницы не теряют своей актуальности, формы пшеницы с новыми ценными признаками создаются во многих лабораториях мира, а потенциал генофонда ржи как источник хозяйственно ценных признаков далеко не исчерпан (An et al., 2013; Ren et al., 2017; Schlegel, 2019). В качестве источника важных признаков используются линии с пшенично-ржаным замещением хромосом 2R(2D)₁ и центрическими транслокациями, в структуру которых включено длинное плечо хромосомы ржи 2RL. Они характеризуются устойчивостью к гессенской мухе (Friebe et al., 1990), мучнистой росе, бурой, стеблевой и желтой ржавчинам (Heun, Friebe, 1990; McIntosh et al., 1995; Merker, Forsstrom, 2000; Hysing et al., 2007; Lei et al., 2011; Li et al., 2018). Присутствие 2RL увеличивает содержание арабиноксилана в зерне, который влияет на хлебопекарное и пищевое качество зерновых (Bogos et al., 2002). Хромосома 2R увеличивает эффективность использования воды и укоренения растений при выращивании их в засушливых условиях (Ehdaie et al., 2003).

Целью данной работы было изучить хромосомный состав, мейотическую стабильность у линий с интрогрессией хромосомы ржи 2R в сорте Новосибирская 67, а также описать морфобиологические признаки колоса и провести оценку элементов продуктивности растений.

Материал и методы

Растительный материал. В работе были использованы: линии сортов мягкой пшеницы *T. aestivum* L., Саратовская 29 (С29), Новосибирская 67 (Н67), пшенично-ржаная дисомно-замещенная линия 2R(2D)₁ ($2n = 42$) (Силкова и др., 2006). Ранее в ИЦиГ СО РАН получены дисомно-замещенные ($2n = 42$) пшенично-ржаные линии (Щапова, Кравцова, 1990). Все линии, кроме 2R(2D)₁, 2R(2D)₂, 2R(2D)₃, созданы на генетической основе сорта Саратовская 29 (Силкова и др., 2006). У линии 2R(2D)₁ процентное содержание локусов с аллелями, отличными от С29 и характерными для сорта Н67, составило 13.7% (Силкова и др., 2006). Для создания замещенной линии 2R(2D) на сорте Н67 проведено беккроссирование линии 2R(2D)₁ сортом Н67 (рис. 1). В потомстве BC₂ изучен хромосомный состав у 21 растения с помощью С-окрашивания, у трех растений 26-11, 26-12, 26-13 обнаружено по одной модифицированной хромосоме ржи, которая была идентифицирована как T2R.2DL (см. рис. 1) (Красилова и др., 2011). После последующего беккроссирования

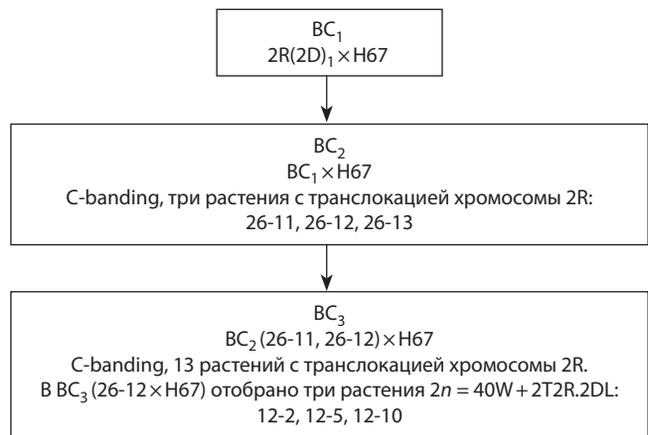


Рис. 1. Получение растений с транслокацией T2R.2DL.

Таблица 1. Изученный растительный материал

Номер растения		Номер делянки (число растений BC ₃ F ₂)		
BC ₂	BC ₃	BC ₃ F ₁ , осень–зима 2017 г.	Лето 2018 г.	Зима–весна 2019 г.
26-12	12-2	16-1	1 (20)	13 (26)
		16-2	2 (20)	14 (29)
		16-4	3 (20)	15 (29)
	12-5	17-3	4 (20)	16 (28)
		17-4	5 (20)	17 (25)
		17-5	6 (20)	18 (27)
	12-10	18-3	7 (20)	19 (29)
		18-6	8 (20)	20 (15)
		18-9	9 (20)	21 (28)

этих растений проведен анализ кариотипов у потомков. В потомстве BC₃ (26-12 × H67) выявлено три растения с двумя модифицированными хромосомами 2R (см. рис. 1). Потомство этих трех растений изучалось в настоящей работе (табл. 1).

Растения выращивали в условиях гидропонной теплицы вегетации осень–зима 2017 г., зима–весна 2019 г. (лаборатория искусственного выращивания растений ФИЦ ИЦиГ СО РАН), режим освещения день:ночь – 16:8, а также летом 2018 г. на экспериментальном поле Селекционно-генетического комплекса ФИЦ ИЦиГ СО РАН.

Флуоресцентная *in situ* гибридизация (FISH). Митотические и мейотические препараты для FISH готовили по описанной ранее методике (Silkova et al., 2018). Митотические препараты готовили из корешков вегетирующих растений BC₃F₁. Колосья для мейотического анализа фиксировали у растений BC₃F₂. Анализировали мейоциты на стадиях диакинеза, метафазы I, анафазы I и телофазы II. В работе использовали: пробу *Aegilops tauschii* pAet6-09, специфичную для центромерных повторов хромосом риса, пшеницы, ржи и ячменя (Zhang et al.,

2004); pAWRc, специфичную для центромерного повтора хромосом ржи (Fgancki, 2001), и геномную ДНК ржи. Образцы ДНК повторов pAet6-09 и pAWRc любезно предоставлены д-ром А. Lukaszewski (Университет Риверсайд, Калифорния, США). Центромеро-специфичные пробы метили биотином 16-dUTP или дигоксигенином 11-dUTP при помощи полимеразной цепной реакции (ПЦР). Суммарную ДНК ржи метили ник-трансляцией с биотином 16-dUTP или дигоксигенином 11-dUTP. Пробы использовали совместно в различных пропорциях и смешивали с блокирующей пшеничной ДНК. Препараты заключали в среду Vectashield antifade solution (Vector Laboratories), замедляющую выцветание флуоресценции, содержащую 1 мкг/мл DAPI (4',6-diamidino-2-phenylindol, Sigma-Aldrich, США) для окрашивания хроматина. Все препараты анализировали при помощи микроскопа Axio ImagerM1 (KarlZeiss, Германия). Изображения регистрировали камерой ProgRes MF (Meta Systems, Jenoptic) в ЦКП микроскопического анализа биологических объектов СО РАН и обрабатывали с использованием программного обеспечения Adobe Photoshop CS2.

С-дифференциальное окрашивание (C-banding) кариотипов BC_3F_2 проводили по ранее опубликованной методике (Badaeva et al., 1990). Митотические препараты готовили из корешков пророщенных зерновок. Препараты анализировали с помощью микроскопа Amplival (Karl Zeiss, Германия). Идентификацию индивидуальных хромосом геномов А, В, D и R осуществляли согласно обобщенной видовой идиограмме дифференциально окрашенных хромосом (Badaeva et al., 1990).

Анализ хозяйственно ценных признаков. Проанализированы следующие элементы продуктивности: высота растения, длина соломины, продуктивная кустистость, длина главного колоса, количество зерен главного колоса, масса зерен главного колоса, количество зерен с растения, масса зерен с растения, масса 1000 зерен. Статистический анализ проведен по *t*-критерию Стьюдента.

Результаты и обсуждение

Молекулярно-цитогенетический анализ состава хромосом и мейотического деления у линий с транслоцированной хромосомой

Для идентификации модифицированной хромосомы и анализа хромосомного состава у линий проведено окрашивание хромосом с использованием FISH и C-banding. FISH-анализ кариотипов с зондом общей ДНК ржи и центромеро-специфичными повторами pAWRc и pAet6-09 выявил две транслоцированные хромосомы (рис. 2).

На одном плече хромосомы локализован зонд общей ДНК ржи (см. рис. 2, а, б), а в центромерном районе – повторы pAWRc (а) и pAet6-09 (б). Следовательно, одно плечо вместе с центромерным районом у этих хромосом принадлежит хромосоме ржи 2R (а). Таким образом, в результате разрывов хромосом 2R и 2D в прицентромерном районе и последующего слияния плеч хромосом ржи и пшеницы была образована центрическая транслокация T2DL.2R.

С помощью окрашивания хромосом у кариотипов растений BC_3F_2 (см. табл. 1) методом C-banding выявлен полный набор хромосом пшеницы, кроме хромосомы 2D. Изученные кариотипы оказались идентичными. Модифицированная хромосома идентифицирована как центрическая пшенично-ржаная транслокация, состоящая из двух длинных плеч хромосом 2D и 2R – T2DL.2RL (рис. 3).

Известно, что центрические или Робертсоновские транслокации часто образуются в потомстве двойных пшенично-ржаных моносомиков (Lukaszewski, 1993; Marais G.F., Marais A.S., 1994; Liu et al., 2013). Механизм формирования центрических транслокаций выявлен в мейозе двойных моносомиков 1A-1H¹ (мягкая пшеница – *Elymus trachycaulus*) (Friebe et al., 2005). Хромосомы 1A и 1H¹ не являются гомологами, поэтому в мейозе они не формировали бивалент и из-за аномального расхождения

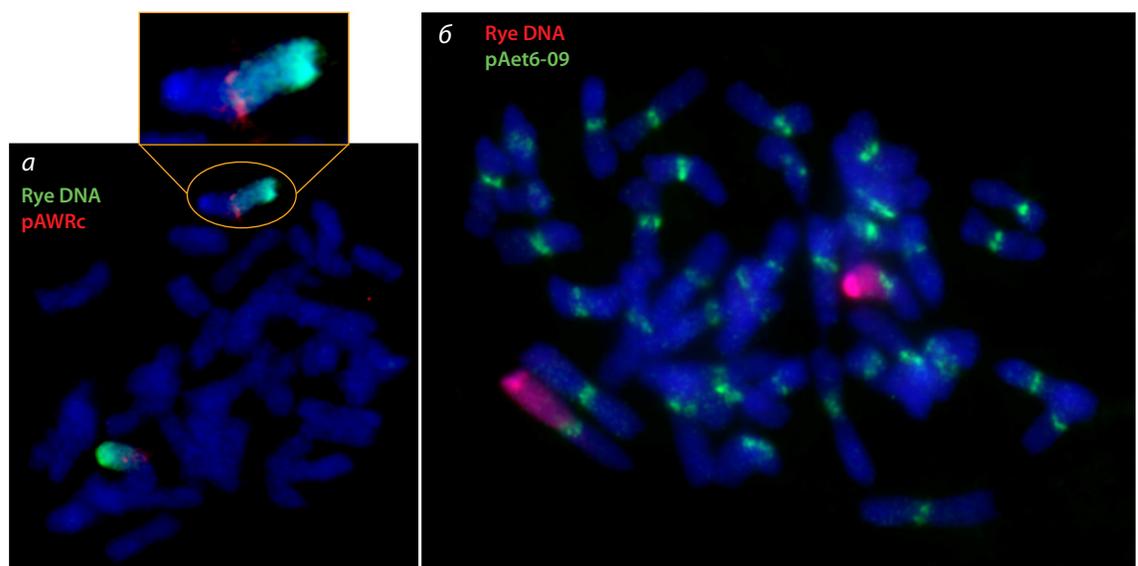


Рис. 2. Кариотипы растений с центрической пшенично-ржаной транслокацией 16-1 (а) и 17-4 (б). ДНК ржи окрашена зеленым (а) и красным (б), ДНК хромосом – синим (DAPI).

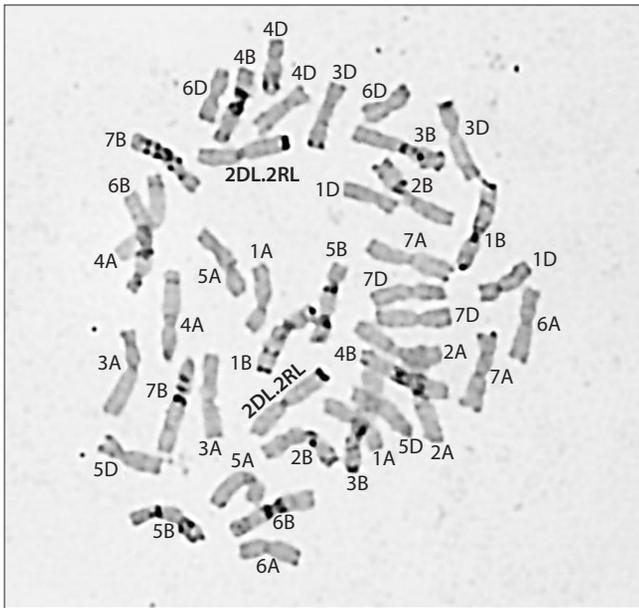


Рис. 3. С-окрашивание хромосом кариотипа линии с транслокацией T2DL.2RL.

в первом делении мейоза могли разрываться в центромерном районе. Объединение плеч хромосом происходило во время интеркинеза, так как уже во втором делении мейоза идентифицировалась транслокация T1A.1H^t. Хромосома 2R с измененной структурой в моносомном состоянии была обнаружена нами в кариотипах растений BC₂, которые были получены в результате беккроста растений BC₁, являющихся двойными моносомиками 2R-2D. Анализ мейоза у двойных моносомиков 2R-2D с использованием геномной *in situ* гибридизации показал, что в результате разрыва в центромере хромосомы 2R телоцентрики могут образовываться не только во втором, но и в первом делении мейоза (Силкова и др., 2014). Следовательно, механизм формирования центрической транслокации T2DL.2RL может быть аналогичным описанному в работе (Friebe et al., 2005).

Исследования по передаче чужеродного материала в геном мягкой пшеницы показывают, что созданные формы и линии могут характеризоваться низкой фертильностью и потерей интрогрессий (Jiang et al., 1994). Одной из причин является мейотическая нестабильность из-за генетической несовместимости генома мягкой пшеницы с чужеродными интрогрессиями. В связи с этим нами изучено поведение хромосом в мейозе у линий с транслокацией. Для анализа поведения непосредственно транслоцированных хромосом использовался FISH с зондами общей ДНК ржи и центромеро-специфичного повтора рAet6-09. Основной характеристикой стабильности мейоза является формирование бивалентов на стадии метафазы I. По результатам анализа, во всех мейоцитах на стадиях диакинеза (рис. 4) и метафазы I (рис. 5, а, б) биваленты формируются как хромосомами пшеницы, так и транслоцированными хромосомами (табл. 2). Гомологичная природа хромосом T2DL.2RL подтверждается тем, что они формировали биваленты во всех мейоцитах.

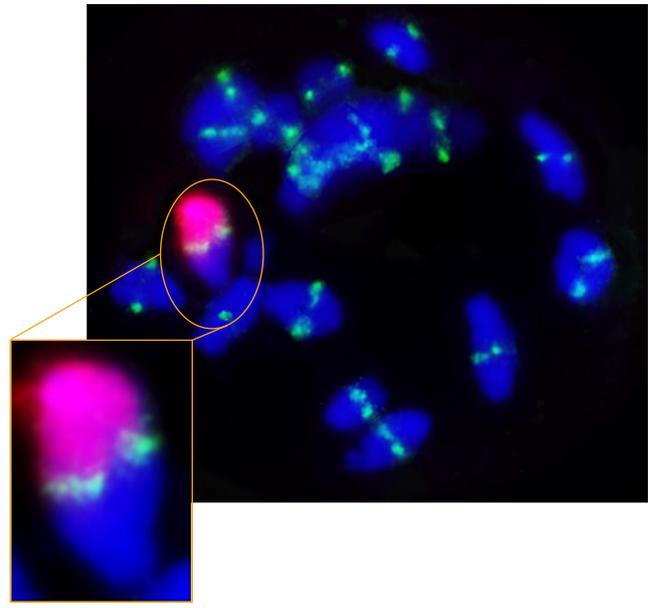


Рис. 4. Формирование закрытого (кольцевого) бивалента транслоцированными хромосомами на стадии диакинеза.

Здесь и на рис. 5: красным окрашены плечи хромосом ржи 2RL, синим – плечи хромосом пшеницы 2DL, зеленым – центромерные районы хромосом.

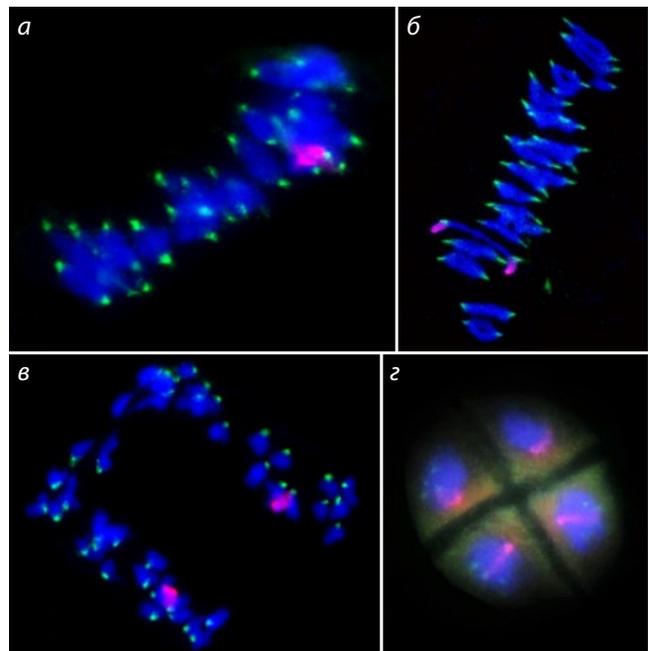


Рис. 5. Поведение транслоцированных хромосом в мейозе. Формирование закрытого (кольцевого) (а) и открытого (б) бивалента в метафазе I. Правильное расхождение транслоцированных хромосом в анафазе I (в). Транслоцированные хромосомы включены в каждую из четырех микроспор на стадии тетрады (г).

Хромосомы T2DL.2RL правильно распределялись между полюсами в первом делении (см. рис. 5, в), а в конце мейотического деления включались в микроспоры (см. рис. 5, г). Таким образом, линии характеризовались стабильностью.

Таблица 2. Частота формирования закрытых и открытых бивалентов транслоцированными хромосомами T2DL.2RL в мейозе линий

Номер растения, лето 2018 г.	Изученные мейоциты, шт.	Число бивалентов, %	
		закрытых	открытых
3-2	380	92.13	7.87
5-2	222	81.64	18.36
6-1	142	85.91	14.09
9-1	381	94.11	5.89
9-2	556	91.21	8.79



Рис. 6. Колосья сорта Новосибирская 67, линии с транслокацией T2DL.2RL и пшенично-ржаной замещенной линии 2R(2D)₁.

Морфологическая характеристика колоса растений линии T2DL.2RL

Колосья пшенично-ржаной замещенной линии 2R(2D)₁, сорта Н67 и линии с транслокацией T2DL.2RL имеют одинаковые морфологические признаки: колос веретеновидный, безостый, белый; плотность колоса средняя; колосковая чешуя яйцевидная, среднего размера, со слабой нервацией; зубец короткий, тупой, слегка клювовидный; плечо широкое, прямое, в верхней части приподнятое; киль широкий, хорошо выраженный. Особенностью колоса у линии 2R(2D)₁ было более плотное расположение колосков на вершине колоса, эти колоски характеризовались пониженной фертильностью (рис. 6).

Анализ элементов продуктивности

Родительские формы транслоцированных линий (BC₃) выращены в условиях гидропонной теплицы 2017 г., вегетация осень–зима. У растений были изучены элементы продуктивности: высота растения, длина главного колоса, продуктивная кустистость, количество зерен с растения,

масса зерен с растения, масса 1000 зерен (табл. 3). Растения характеризовались низкорослостью (высота варьировала от 85.5 до 93 см), хорошей продуктивной кустистостью (формировали от трех до семи стеблей с вызревшим зерном в колосьях), высокими значениями массы 1000 зерен (33.14–37.89 г).

Сравнение элементов продуктивности у линии T2DL.2RL и сортов Н67 и С29, выращенных в полевых условиях 2018 г., показало, что транслоцированная линия достоверно уступает сорту Н67 по всем показателям, но не отличается от сорта С29 (табл. 4). Показатели продуктивности у растений линии T2DL.2RL также оказались ниже, чем у родительских растений, выращенных в условиях гидропонной теплицы (см. табл. 3).

По таким признакам, как число колосков и число колосков в главном колосе, достоверных различий между транслоцированной линией и сортом Н67 не выявлено. В большей степени различались значения по количеству зерен с главного колоса и с растения, а также по массе зерен с растения и массе 1000 зерен. Сравнительный анализ

Таблица 3. Характеристика родительских растений по элементам продуктивности (осень–зима 2017 г.)

Признак	Номер растения								
	16-1	16-2	16-4	17-3	17-4	17-5	18-3	18-6	18-9
Высота растения, см	89	87	93	85.5	91	93	90.5	87	91
Продуктивная кустистость, шт.	6	3	6	4	5	3	7	3	7
Длина главного колоса, см	6	7	6	8.5	6	8	7.5	7	8
Число зерен с растения, шт.	118	66	128	89	102	52	136	68	156
Масса зерен с растения, г	4.02	2.31	4.54	3.25	3.38	1.97	4.97	2.53	5.36
Масса 1000 зерен, г	34.07	35.00	35.47	36.52	33.14	37.89	36.54	37.21	34.36

Таблица 4. Сравнительный анализ линии T2DL.2RL с сортами Саратовская 29 и Новосибирская 67 по признакам продуктивности (лето 2018 г.)

Признак	T2DL.2RL	C29	H67
Высота растения, см	97.71 ± 2.37	126.30 ± 2.33***	121.36 ± 1.16***
Длина главного колоса, см	9.09 ± 0.35	9.10 ± 0.18	10.07 ± 0.24*
Число колосьев, шт.	4.60 ± 0.43	4.23 ± 0.34	4.73 ± 0.23
Число спелых колосьев, шт.	3.30 ± 0.35	3.03 ± 0.24	4.10 ± 0.23*
Число колосков в главном колосе, шт.	15.68 ± 0.50	14.73 ± 0.16	15.90 ± 0.29
Число зерен в главном колосе, шт.	23.16 ± 1.63	27.70 ± 1.37	37.23 ± 1.19***
Масса зерен главного колоса, г	0.69 ± 0.08	0.86 ± 0.07	1.32 ± 0.07***
Число зерен с растения, шт.	56.53 ± 6.56	58.23 ± 4.25	135.10 ± 9.01***
Масса зерен с растения, г	1.48 ± 0.20	1.53 ± 0.14	4.61 ± 0.34***
Масса 1000 зерен, г	24.65 ± 1.40	25.37 ± 1.14	33.71 ± 0.78***
Число растений (всего), шт.	173	30	30

* $p \leq 0.05$; *** $p \leq 0.001$.

элементов продуктивности линии T2DL.2RL с сортами H67 и C29, а также с замещенной линией 2R(2D)₁, проведенный в условиях гидропонной теплицы во время вегетации зима–весна 2019 г., показал, что линия T2DL.2RL достоверно уступает сорту H67 по всем показателям с различной степенью достоверности (см. табл. 4).

Наиболее достоверные отличия ($p \leq 0.001$) линии T2DL.2RL от сорта H67 получены для признаков «число колосков на главном колосе», «число зерен с растения», «масса зерен с растения» (табл. 5). Растения сорта C29 достоверно ($p \leq 0.001$) превосходили растения линии T2DL.2RL только по четырем показателям: число зерен с главного колоса и с растения, масса зерен с главного колоса и с растения. Замещенная линия 2R(2D)₁ с высокой достоверностью превосходила линии с транслокацией T2DL.2RL по признакам «длина главного колоса», «плотность колоса», «число колосков в главном колосе», «масса зерен с главного колоса», однако масса 1000 зерен была достоверно меньше (см. табл. 5).

Таким образом, линия T2DL.2RL по элементам продуктивности достоверно уступала сорту H67 в обеих вегетациях, а также сорту C29 при выращивании в гидропонной теплице. Особенно эти различия были выражены у растений, выращенных в полевых условиях. Одним из

факторов, отрицательно повлиявших на показатели продуктивности колоса (число и массу зерен), могут быть генетические особенности сортов H67 и C29, а также линии T2DL.2RL. Вероятно, в полевую вегетацию условия произрастания (температурный и водный режимы) растений на 8–11-м этапах органогенеза, когда происходит закладка генеративных органов, опыление, завязывание и налив зерновки (Батыгина, 2014), были неблагоприятными для сорта C29 и линии T2DL.2RL в сравнении с сортом H67. На продуктивность пшеницы может повлиять и реакция растений на длину светового дня (Шульгин и др., 2015). У сорта C29 обнаружен рецессивный ген *Ppd-D1b*, обуславливающий чувствительность к фотопериоду (Файт и др., 2014), а отсутствие плеча 2DS, на котором локализован ген *Ppd-D1*, могло повлиять на интенсивность процессов онтогенеза у линии T2DL.2RL, приведя к потере продуктивности. Растения пшеницы сорта H67, районированного в лесостепной зоне юга Западной Сибири, напротив, являются растениями длинного дня. Однако в условиях выращивания в гидропонной теплице с фиксированной продолжительностью светового дня, постоянной интенсивностью фотосинтетически активной радиации и одинаковым спектром излучения света достоверных различий по элементам продуктивности между сортами C29 и H67

Таблица 5. Сравнительный анализ линии T2DL.2RL с сортами Новосибирская 67, Саратовская 29 и замещенной линией 2R(2D)₁ по признакам продуктивности (зима–весна 2019 г.)

Признак	T2DL.2RL	H67	C29	2R(2D) ₁
Высота растения, см	106.03 ± 1.34	111.0 ± 1.31**	121.22 ± 1.51***	138.8 ± 1.38***
Продуктивная кустистость, шт.	4.75 ± 0.29	5.6 ± 0.34*	4.89 ± 0.3	4.8 ± 0.30
Длина главного колоса, см	8.42 ± 0.23	8.9 ± 0.15*	8.4 ± 0.11	9.5 ± 0.15***
Плотность главного колоса	2.01 ± 0.02	2.1 ± 0.04**	1.7 ± 0.02***	2.2 ± 0.03***
Число колосков главного колоса, шт.	16.8 ± 0.42	18.9 ± 0.25***	14.4 ± 0.12***	20.4 ± 0.32***
Число зерен главного колоса, шт.	27.1 ± 0.81	30.5 ± 1.23*	35.7 ± 0.98***	30.5 ± 0.66**
Масса зерен главного колоса, г	1.2 ± 0.04	1.4 ± 0.06**	1.8 ± 0.06***	1.3 ± 0.03**
Число зерен с растения, шт.	114.2 ± 5.38	163.6 ± 12.46***	154.0 ± 8.92***	133.3 ± 8.69
Масса зерен с растения, г	4.8 ± 0.25	7.2 ± 0.58***	6.8 ± 0.4***	5.2 ± 0.32
Масса 1000 зерен, г	42.2 ± 0.51	43.7 ± 0.42*	43.9 ± 0.6*	38.9 ± 0.62***
Число растений (всего), шт.	236	23	28	28

* $p \leq 0.05$; ** $p \leq 0.01$; *** $p \leq 0.001$.

не было получено, но показатели продуктивности у линии T2DL.2RL также были достоверно ниже.

На основании полученных результатов сделан вывод об отрицательном влиянии транслокации T2DL.2RL на признаки продуктивности. В других работах показано, что на изменение/сохранение агрономических признаков у пшеницы влияют конкретные хромосомы, образующие транслокацию, и происхождение родительских форм транслоцированных линий (May, Appels, 1984; Hysing et al., 2007). Растения линий с транслокацией T2BS.2RL характеризуются схожими с родительской линией показателями продуктивности (Hysing et al., 2007), а транслокация T2RS.2BL вызывает летальность проростков в определенных генотипах доноров пшеницы (May, Appels, 1984).

Отличительной характеристикой линий с транслокацией T2DL.2RL стала низкорослость. В полевых условиях средняя высота растений была на 23.65 и 28.6 см ниже растений сорта H67 и C29 соответственно (см. табл. 4). В условиях выращивания в гидропонной теплице растения с транслокацией также имели достоверно более низкую высоту в сравнении с H67 и C29 и с замещенной линией 2R(2D)₁ (см. табл. 5). Высота растений линии 2R(2D)₁ была достоверно выше по сравнению с сортами. Эти данные предполагают иную регуляцию признака «высота растения» у линий T2DL.2RL и 2R(2D)₁, чем у сортов.

Признак короткостебельности у пшеницы и ржи контролируется генами карликовости. Наибольшее распространение в сортах пшеницы получили гены «зеленой революции» *Rht-B1b* (*Rht1*) и *Rht-D1b* (*Rht2*), локализованные на хромосомах 4В и 4D соответственно, а также ген *Rht8*, локализованный на хромосоме 2DS (Börner et al., 1996). Ген *Ppd-D1a*, обуславливающий нечувствительность растений к фотопериоду и локализованный тоже на 2DS, независимо от *Rht8* оказывает влияние на снижение высоты (Börner et al., 1993). Однако молекулярный анализ низкорослых образцов гексаплоидных тритикале с замещением хромосом 2R/2D не выявил амплификации праймеров к аллелям *Rht8c* и *Ppd-D1a*, на основании чего

был сделан вывод о влиянии хромосомы 2D на уменьшение высоты растений (Коршунова, 2015). Участие хромосомы 2D в регуляции высоты растений показано также в работе по анализу агрономических признаков у озимой гексаплоидной тритикале (Bazhenov et al., 2015). У линий с замещением хромосомы 2R хромосомой 2D обнаружен обратный эффект: снижение высоты растений (Bazhenov et al., 2015).

Заключение

Таким образом, увеличение высоты растений у линии 2R(2D)₁ может быть следствием замещения хромосом 2R/2D. В данном случае хромосома ржи 2R не компенсирует отсутствие хромосомы 2D, возможно потому, что на хромосоме 2R расположен рецессивный ген карликовости *dw2* (Börner et al., 1996). Снижение высоты растений у линии с транслокацией T2DL.2RL, вероятно, может быть вызвано другими неизвестными в настоящее время генами, находящимися на хромосомах 2DL и 2RL или других хромосомах пшеницы. Для выявления истинной причины необходимы дальнейшие исследования.

Список литературы / References

- Батыгина Т.Б. Биология развития растений. Симфония жизни. СПб.: Изд-во ДЕАН, 2014.
[Batygina T.B. Developmental Biology of Plants. Symphony of Life. St. Petersburg: DEAN Publ., 2014. (in Russian)]
- Коршунова А.Д. Влияние генов короткостебельности на хозяйственно ценные признаки яровой тритикале: Дис. ... канд. биол. наук. М., 2015.
[Korshunova A.D. The influence of short-stem genes on economically valuable traits of spring triticale. Cand. Sci. (Biol.) Diss. Moscow, 2015. (in Russian)]
- Красилова Н.М., Адонина И.Г., Силкова О.Г., Шумный В.К. Особенности передачи хромосомы ржи 2R при беккроссировании пшенично-ржаных замещенных линий 2R(2D) различными сортами мягкой пшеницы. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2011;15(3):554-562.
[Krasilova N.M., Adonina I.G., Silkova O.G., Shumny V.K. Transmission of rye chromosome 2R in backcrosses of wheat-rye 2R(2D)

- substitution lines to various common wheat varieties. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2011;15(3):554-562. (in Russian)]
- Леонова И.Н. Влияние чужеродного генетического материала на проявление хозяйственно важных признаков мягкой пшеницы (*T. aestivum* L.). Вавиловский журнал генетики и селекции. 2018;22(3):321-328. DOI 10.18699/VJ18.367.
- [Leonova I.N. Influence of alien genetic material on the manifestation of agronomically important traits of common wheat (*T. aestivum* L.). Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2018;22(3):321-328. DOI 10.18699/VJ18.367. (in Russian)]
- Силкова О.Г., Добровольская О.Б., Дубовец Н.И., Адонина И.Г., Кравцова Л.А., Родер М.С., Салина Е.А., Щапова А.И., Шумный В.К. Создание пшенично-ржаных замещенных линий с идентификацией хромосомного состава кариотипов методами С-бэндинга, GISH и SSR-маркеров. Генетика. 2006;42(6):793-802.
- [Silkova O.G., Dobrovolskaya O.B., Dubovets N.I., Adonina I.G., Kravtsova L.A., Roder M.S., Salina E.A., Shchapova A.I., Shumny V.K. Production of wheat-rye substitution lines and identification of chromosome composition of karyotypes using C-banding, GISH, and SSR markers. Russ. J. Genet. 2006;42(6):645-653. DOI 10.1134/S1022795406060093.]
- Силкова О.Г., Кабаненко Ю.Н., Логинова Д.Б. Влияние пшенично-ржаного замещения на элиминацию хромосом: анализ поведения унивалентов в мейозе пшеницы с димносомией и тетрамономосомией. Генетика. 2014;50(3):282-290.
- [Silkova O.G., Kabanenko Yu.N., Loginova D.V. The effect of wheat-rye substitution on chromosome elimination: an analysis of univalents' behavior in wheat meiosis with dimonosomy and tetramonosomy. Russ. J. Genet. 2014;50(3):245-252. DOI 10.1134/S102279541402015X.]
- Степочкин П.И., Пономаренко В.И., Першина Л.А., Осадчая Т.С., Трубочеева Н.В. Использование отдаленной гибридизации для создания селекционного материала озимой пшеницы. Достижения науки и техники АПК. 2012;6:37-38.
- [Stepochkin P.I., Ponomarenko V.I., Pershina L.A., Osadchaya T.S., Trubacheeva N.V. Utilization of distant hybridization for development of breeding material of winter wheat. Dostizheniya Nauki i Tekhniki APK = Achievements of Science and Technology of AIC. 2012;6:37-38. (in Russian)]
- Файт В.И., Балашова И.А., Федорова В.Р., Бальвинская М.С. Идентификация генотипов *Ppd-1* сортов мягкой пшеницы методами генетического и STS-ПЦР анализа. Физиология растений и генетика. 2014;46:325-336.
- [Fayt V.I., Balashova I.A., Fedorova V.R., Balvinskaya M.S. Identification of bread wheat *Ppd*-genotypes by genetic and STS-PCR analysis. Fiziologiya Rasteniy i Genetika = Plant Physiology and Genetics. 2014;46:325-336. (in Russian)]
- Шульгин И.А., Вильфанд Р.М., Страшная А.И., Береза О.В. Энергобалансовая оценка урожайности яровых культур. Изв. ТСХА. 2015;5:61-80.
- [Shul'gin I.A., Vil'fand R.M., Strashnaya A.I., Bereza O.V. Energy-balance approach to evaluation of spring crops yield. Izvestiya Timiryazevskoy Selskokhozyaystvennoy Akademii = Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy. 2015;5:61-80. (in Russian)]
- Щапова А.И., Кравцова Л.А. Цитогенетика пшенично-ржаных гибридов. Новосибирск: Наука, 1990.
- [Shchapova A.I., Kravtsova L.A. Cytogenetic of Wheat-Rye Hybrids. Novosibirsk: Nauka Publ., 1990. (in Russian)]
- An D., Zheng Q., Zhou Y., Ma P., Lv Z., Li L., Li B., Luo Q., Xu H., Xu Y. Molecular cytogenetic characterization of a new wheat-rye 4R chromosome translocation line resistant to powdery mildew. Chromosome Res. 2013;21:419-432. DOI 10.1007/s10577-013-9366-8.
- Badaeva E.D., Sozinova L.F., Badaev N.S., Muravenko O.V., Zelenin A.V. "Chromosomal passport" of *Triticum aestivum* L. em Thell. cv. Chinese Spring and standartization of chromosomal analysis of cereals. Cereal Res. Commun. 1990;18:273-281. Available at: <https://www.jstor.org/stable/23783638>
- Bazhenov M.S., Divashuk M.G., Kroupin P.Yu., Pylnev V.V., Karlov G.I. The effect of 2D(2R) substitution on agronomical traits of triticale in early generations of two connected crosses. Cereal Res. Commun. 2015;43:504-514. DOI 10.1556/0806.43.2015.002.
- Belan I.A., Rosseeva L.P., Rosseev V.M., Badaeva E.D., Zelenskiy Y.I., Blokhina N.P., Shepelev S.S., Pershina L.A. Study of adaptive and agronomic characters in lines of common wheat Omskaya 37 carrying 1RS.1BL and 7DL-7Ai translocations. Russ. J. Genet.: Appl. Res. 2015;5(1):41-47. DOI 10.1134/S2079059715010037.
- Börner A., Plaschke J., Korzun V.A., Worland J. The relationships between the dwarfing genes of wheat and rye. Euphytica. 1996;89:69-75. DOI 10.1007/BF00015721.
- Börner A., Worland A.J., Plaschke J., Schumann E., Law C.N. Pleiotropic effects of genes for reduced height (*rht*) and day-length insensitivity (*ppd*) on yield and its components for wheat grown in middle Europe. Plant Breed. 1993;111:204-216. DOI 10.1111/j.1439-0523.1993.tb00631.x.
- Boros D., Lukaszewski A.J., Aniol A., Ochodzki P. Chromosome location of genes controlling the content of dietary fibre and arabinoxylans in rye. Euphytica. 2002;128:1-8. DOI 10.1023/A:1020639601959.
- Ehdaie B., Whitkus R.W., Waines J.G. Root biomass, water use efficiency, and performance of wheat-rye translocations of chromosomes 1 and 2 in spring bread wheat 'Pavon'. Crop Sci. 2003;43:710-717. DOI 10.2135/cropsci2003.0710.
- Feuillet C., Langridge P., Waugh R. Cereal breeding takes a walk on the wild side. Trends Genet. 2008;24:24-32. DOI 10.1016/j.tig.2007.11.001.
- Francki M.G. Identification of Bilby, a diverged centromeric T1-copia retrotransposon family from cereal rye (*Secale cereale* L.). Genome. 2001;44:266-274. DOI 10.1139/g00-112.
- Friebe B., Hatchett J.H., Sears R.G., Gill B.S. Transfer of Hessian fly resistance from Chaupon rye to hexaploid wheat via a 2BS/2RL wheat-rye chromosome translocation. Theor. Appl. Genet. 1990;79:385-389. DOI 10.1007/BF01186083.
- Friebe B., Jiang J., Raupp W.J., McIntosh R.A., Gill B.S. Characterization of wheat-alien translocations conferring resistance to diseases and pests: current status. Euphytica. 1996;91:59-87. DOI 10.1007/BF00035277.
- Friebe B., Zhang P., Linc G., Gill B.S. Robertsonian translocations in wheat arise by centric misdivision of univalents at anaphase I and rejoining of broken centromeres during interkinesis of meiosis II. Cytogenet. Genome Res. 2005;109:293-297. DOI 10.1159/000082412.
- Fu S., Lv Z., Qi B., Guo X., Li J., Liu B., Han F. Molecular cytogenetic characterization of wheat - *Thinopyrum elongatum* addition, substitution and translocation lines with a novel source of resistance to wheat fusarium head blight. J. Genet. Genomics. 2012;39:103-110. DOI 10.1016/j.jgg.2011.11.008.
- Heun M., Friebe B. Introgression of powdery mildew resistance from rye into wheat. Phytopathology. 1990;80:242-245. DOI 10.1094/phyto-80-242.
- Hysing S.-C., Hsam S.L.K., Singh R.P., Huerta-Espino J., Boyd L.A., Koeber R.M.D., Cambron S., Johnson J.W., Bland D.E., Liljeroth E., Merker A. Agronomic performance and multiple disease resistance in T2BS.2RL wheat-rye translocation lines. Crop Sci. 2007;47:254-260. DOI 10.2135/cropsci2006.04.0269.
- Jiang J.M., Friebe B., Gill B.S. Recent advances in alien gene transfer in wheat. Euphytica. 1994;73:199-212. DOI 10.1007/BF00036700.
- Lei M., Li G., Zhang S., Liu C., Yang Z. Molecular cytogenetic characterization of a new wheat *Secale africanum* 2R^(a)(2D) substitution line for resistance to stripe rust. J. Genet. 2011;90:283-287. DOI 10.1007/s12041-011-0081-y.
- Leonova I.N., Budashkina E.B. The study of agronomical traits determining productivity of *Triticum aestivum*/*Triticum timopheevii* introgression lines with resistance to fungal diseases. Russ. J. Genet.: Appl. Res. 2017;7(3):299-307. DOI 10.1134/S2079059717030091.

- Li F., Li Y., Cao L., Liu P., Geng M., Zhang Q., Qiu L., Sun Q., Xie C. Simultaneous transfer of leaf rust and powdery mildew resistance genes from hexaploid Triticale cultivar Sorento into bread wheat. *Front. Plant Sci.* 2018;9:85. DOI 10.3389/fpls.2018.00085.
- Liu W., Danilova T.V., Rouse M.N., Bowden R.L., Friebe B., Gill B.S., Pumphrey M.O. Development and characterization of a compensating wheat-*Thinopyrum intermedium* Robertsonian translocation with *Sr44* resistance to stem rust (Ug99). *Theor. Appl. Genet.* 2013; 126:1167. DOI 10.1007/s00122-013-2044-6.
- Lukaszewski A.J. Reconstruction in wheat of complete chromosomes 1B and 1R from the 1RS.1BL translocation of "Kavkas" origin. *Genome.* 1993;36:821-824. DOI 10.1139/g93-109.
- Marais G.F., Marais A.S. The derivation of compensating translocations involving homoeologous group 3 chromosomes of wheat and rye. *Euphytica.* 1994;79:75-80. DOI 10.1007/BF00023578.
- May C.E., Appels R. Seedling lethality in wheat: a novel phenotype associated with a 2RS/2BL translocation chromosome. *Theor. Appl. Genet.* 1984;68:163-168. DOI 10.1007/BF00252333.
- McIntosh R.A., Friebe B., Jiang J., The D., Gill B.S. Cytogenetical studies in wheat XVI. Chromosome location of a new gene for resistance to leaf rust in a Japanese wheat-rye translocation line. *Euphytica.* 1995;82:141-147. DOI 10.1007/BF00027060.
- Merker A., Forsstrom P.O. Isolation of mildew resistant wheat-rye translocations from a double substitution line. *Euphytica.* 2000;115: 167-172. DOI 10.1023/A:1004018500970.
- Mujeeb-Kazi A., Kazi A.G., Dundas I., Rasheed A., Ogonnaya F., Kishi M., Bonnett D., Wang R.R.-C., Xu S., Chen P., Mahmood T., Bux H., Farrakh S. Genetic diversity for wheat improvement as a conduit to food security. *Adv. Agron.* 2013;122:179-257. DOI 10.1016/B978-0-12-417187-9.00004-8.
- Pershina L.A., Belova L.I., Trubacheeva N.V., Osadchaya T.S., Shumny V.K., Belan I.A., Rosseeva L.P., Nemchenko V.V., Abakumov S.N. Alloplasmic recombinant lines (*H. vulgare*)-*T. aestivum* with 1RS.1BL translocation: initial genotypes for production of common wheat varieties. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding.* 2018;22(5):544-552. DOI 10.18699/VJ18.393.
- Rasheed A., Mujeeb-Kazi A., Ogonnaya F.C., He Z., Rajaram S. Wheat genetic resources in the post-genomics era: promise and challenges. *Ann. Bot.* 2018;121:603-616. DOI 10.1093/aob/mcx148.
- Ren T., Tang Z., Fu S., Yan B., Tan F., Ren Z., Li Z. Molecular cytogenetic characterization of novel wheat-rye T1RS.1BL translocation lines with high resistance to diseases and great agronomic traits. *Front. Plant Sci.* 2017;8:799. DOI 10.3389/fpls.2017.00799.
- Schlegel R. Current List of Wheats with Rye and Alien Introgression. Version 08.19. 2019. Available at: <http://www.rye-gene-map.de/rye-introgression>
- Silkova O.G., Ivanova Y.N., Krivosheina E.A., Bondarevich E.B., Solovey L.A., Sycheva E.A., Dubovets N.I. Wheat chromosome instability in the selfed progeny of the double monosomics 1Rv-1A. *Biol. Plant.* 2018;62:241-249. DOI 10.1007/s10535-017-0757-0.
- Timonova E.M., Leonova I.N., Röder M.S., Salina E.A. Marker-assisted development and characterization of a set of *Triticum aestivum* lines carrying different introgressions from the *T. timopheevii* genome. *Mol. Breed.* 2013;31:123-136. DOI 10.1007/s11032-012-9776-x.
- Zhang P., Friebe B., Gill B., Park R.F. Cytogenetics in the age of molecular genetics. *Crop Pasture Sci.* 2007;58:498-506. DOI 10.1071/AR07054.
- Zhang P., Wanlong L., Fellers J., Friebe B., Gill B.S. BAC-FISH in wheat identifies chromosome landmarks consisting of different types of transposable elements. *Chromosoma.* 2004;112:288-299. DOI 10.1007/s00412-004-0273-9.

ORCID ID

Yu.N. Ivanova orcid.org/0000-0002-9655-4539
D.B. Loginova orcid.org/0000-0002-1207-1514

Благодарности. Работа в ЦКП Микроскопического анализа биологических объектов СО РАН и ЛИВР ИЦиГ СО РАН проведена при финансовой поддержке бюджетного проекта ИЦиГ СО РАН № 0324-2018-0018. Анализ кариотипов и поведения хромосом в мейозе с помощью FISH выполнен при финансовой поддержке Российского научного фонда (РНФ), проект № 16-16-00011. Работа по C-banding митотических хромосом поддержана Белорусским республиканским фондом фундаментальных исследований (БРФФИ В15СО-030).

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 30.07.2019. После доработки 27.09.2019. Принята к публикации 30.09.2019.