

DOI 10.18699/vjgb-24-60

Использование генетического потенциала родов *Thinopyrum* и *Agropyron* для защиты пшеницы от болезней и абиотических стрессов

Л.Я. Плотникова  , В.В. Кнауб 

Омский государственный аграрный университет им. П.А. Столыпина, Омск, Россия

 lya.plotnikova@omgau.org

Аннотация. Мягкая пшеница – одна из важнейших продовольственных культур в мире. Сборы ее зерна можно увеличить, сократив потери от болезней и стрессов окружающей среды. Третичный генофонд, включая виды рода *Thinopyrum*, является ценным ресурсом для увеличения генетического разнообразия и повышения устойчивости пшеницы к грибным заболеваниям и абиотическим стрессам. Отдаленная гибридизация между пшеницей и *Thinopyrum* spp. была начата в 1920-х гг. в России и позднее продолжена в разных странах. Основные результаты получены с использованием видов *Th. ponticum* и *Th. intermedium*. Дополнительно был создан интрогрессивный материал на основе видов *Th. elongatum*, *Th. bessarabicum*, *Th. junceaeforme*, *Agropyron cristatum*. В статье приведен обзор результатов применения генетического материала видов рода *Thinopyrum* для повышения устойчивости пшеницы к болезням (бурой, стеблевой и желтой ржавчине, мучнистой росе, фузариозу колоса и септориозным пятнистостям) и абиотическим стрессам (засухе, экстремальным температурам и засолению). Описаны подходы к улучшению агрономических свойств интрогрессивного селекционного материала (применение радиации, *ph*-мутантов и компенсирующих робертсоновских транслокаций). Проанализирован опыт длительной защиты пшеницы от листовой и стеблевой ржавчины в мире с помощью ряда генов третичного генофонда. Вид *Th. ponticum* является нехозяином для *Puccinia triticina* (*Ptr*) и *P. graminis* f. sp. *tritici* (*Pgt*) и подавляет развитие ржавчинных грибов на поверхности растений. Образцы пшеницы с пырейными генами *Lr19*, *Lr38*, *Sr24*, *Sr25* и *Sr26* проявляют защитные механизмы, сходные с механизмами нехозяев, что приводит к нарушению развития поверхностных инфекционных структур и гибели грибов при попытке внедрения в устьица (прегаусториальная устойчивость или устьичный иммунитет). Очевидно, изменение химических свойств поверхностных структур рас, вирулентных к *Lr19*, *Lr24*, *Sr24*, *Sr25* и *Sr26*, приводит к снижению их приспособленности к среде, что влияет на длительность устойчивости сортов к ржавчинным болезням. Чужеродные гены с аналогичным эффектом представляют интерес для селекции сортов с длительной устойчивостью к ржавчинным заболеваниям, а также конструирования культуры с помощью молекулярных технологий.

Ключевые слова: селекция пшеницы; третичный генофонд; *Thinopyrum*; *Agropyron*; интрогрессия; устойчивость к болезням и абиотическим стрессам; устойчивость нехозяев; длительная устойчивость.

Для цитирования: Плотникова Л.Я., Кнауб В.В. Использование генетического потенциала родов *Thinopyrum* и *Agropyron* для защиты пшеницы от болезней и абиотических стрессов. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2024;28(5):536-553. DOI 10.18699/vjgb-24-60


Финансирование. Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект 22-24-20067), <https://rscf.ru/project/22-24-20067>.

Прозрачность финансовой деятельности. Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

Exploitation of the genetic potential of *Thinopyrum* and *Agropyron* genera to protect wheat from diseases and environmental stresses

L.Ya. Plotnikova  , V.V. Knaub 

Omsk State Agrarian University named after P.A. Stolypin, Omsk, Russia

 lya.plotnikova@omgau.org

Abstract. Common wheat is one of the most important food crops in the world. Grain harvests can be increased by reducing losses from diseases and environmental stresses. The tertiary gene pool, including *Thinopyrum* spp., is a valuable resource for increasing genetic diversity and wheat resistance to fungal diseases and abiotic stresses. Distant hybridization between wheat and *Thinopyrum* spp. began in the 1920s in Russia, and later continued in different countries. The main results were obtained using the species *Th. ponticum* and *Th. intermedium*. Additionally, introgression

material was created based on *Th. elongatum*, *Th. bessarabicum*, *Th. junceaforme*, *Agropyron cristatum*. The results of introgression for resistance to diseases (leaf, stem, and stripe rusts; powdery mildew; *Fusarium* head blight; and *Septoria* blotch) and abiotic stresses (drought, extreme temperatures, and salinity) to wheat was reviewed. Approaches to improving the agronomic properties of introgression breeding material (the use of irradiation, *ph*-mutants and compensating Robertsonian translocations) were described. The experience of long-term use in the world of a number of genes from the tertiary gene pool in protecting wheat from leaf and stem rust was observed. *Th. ponticum* is a nonhost for *Puccinia triticina* (*Ptr*) and *P. graminis* f. sp. *tritici* (*Pgt*) and suppresses the development of rust fungi on the plant surface. Wheat samples with the tall wheatgrass genes *Lr19*, *Lr38*, *Sr24*, *Sr25* and *Sr26* showed defence mechanisms similar to nonhosts resistance. Their influence led to disruption of the development of surface infection structures and fungal death when trying to penetrate the stomata (prehaustorial resistance or stomatal immunity). Obviously, a change in the chemical properties of fungal surface structures of races virulent to *Lr19*, *Lr24*, *Sr24*, *Sr25*, and *Sr26* leads to a decrease in their adaptability to the environment. This possibly determined the durable resistance of cultivars to leaf and stem rusts in different regions. Alien genes with a similar effect are of interest for breeding cultivars with durable resistance to rust diseases and engineering crops with the help of molecular technologies.

Key words: wheat breeding; tertiary gene pool; *Thinopyrum*; *Agropyron*; introgression; resistance for disease and abiotic stresses; nonhost resistance; durable resistance.

For citation: Plotnikova L.Ya., Knaub V.V. Exploitation of the genetic potential of *Thinopyrum* and *Agropyron* genera to protect wheat from diseases and environmental stresses. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii* = *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2024;28(5):536-553. DOI 10.18699/vjgb-24-60

Введение

Виды пшеницы *Triticum aestivum* L. и *T. durum* Desf. относятся к наиболее важным культурам для питания населения мира. Предполагается, что к 2050 г. население Земли превысит 9.7 миллиарда человек. Для обеспечения питанием такого населения необходимо увеличить производство зерна до 900 миллионов тонн (Baker et al., 2020; Kumar et al., 2022). Мягкая пшеница отличается высокой пластичностью, что позволяет выращивать ее в большинстве сельскохозяйственных зон мира. В связи с этим производство зерна пшеницы оказывает наиболее значимое влияние на глобальную продовольственную безопасность по сравнению с другими зерновыми культурами (Kuzmanović et al., 2020; Kumar et al., 2022).

В ходе многовековой селекции пшеницы основное внимание уделялось повышению урожайности и качества зерна. В результате была утрачена значительная доля генов, определяющих адаптивные способности к абиотическим и биотическим факторам. Стрессовые условия окружающей среды и болезни приводят к регулярным и значительным потерям урожая зерна, которые могут достигать 20–40 % (Curtis, Halford, 2014). Увеличение урожайности пшеницы может быть достигнуто за счет расширения посевных площадей, повышения потенциальной продуктивности при активизации фотосинтеза и снижения потерь от абиотических и биотических факторов (Savari et al., 2019; FAO Report, 2021). Расширение генетического разнообразия пшеницы актуально для стабильной защиты от болезней и стрессовых факторов среды. *Thinopyrum* и родственные ему роды являются перспективными источниками для обогащения генофонда пшеницы и выведения сортов с улучшенными свойствами.

Влияние основных болезней и абиотических стрессов на посевы пшеницы

В XX в. на различных континентах были созданы крупномасштабные монокультурные посевы пшеницы, нередко однородные по генам устойчивости к болезням. Такая ситуация способствовала ускорению коэволюции патогенов с растениями в агроценозах в последние 70 лет (Zhan J., McDonald, 2013). В результате отмечено появле-

Сокращения

АФК – активные формы кислорода
APR (adult plant resistance) – возрастная устойчивость растений

ASR (all stage resistance) – устойчивость на всех стадиях развития растений

Обозначения генов устойчивости к болезням

Bdv – вирусу желтой карликовости ячменя

Fhb – фузариозу колоса

Lr – бурой ржавчине

Pm – мучнистой росе

Sr – стеблевой ржавчине

Snb – септориозу, вызываемому *P. nodorum* (= *Septoria nodorum*)

Stb – септориозу, вызываемому *Z. tritici* (= *Septoria tritici*)

Wsm – вирусу полосатой мозаики (стрика)

Yr – желтой ржавчине

ние новых болезней, более частое возникновение вирулентных рас в популяциях патогенов, а также более частые вспышки заболеваний (Chen X., 2005; Singh R.P. et al., 2016). В мировом масштабе в 2010–2014 гг. ущерб от болезней и вредителей пшеницы оценивался в 21.5 %, из них 18 % определяли грибные заболевания (Savari et al., 2019). Основные потери (15.1 %) были вызваны распространенными по всему миру болезнями: видами ржавчины, септориозными пятнистостями, мучнистой росой, фузариозом колоса и желтой пятнистостью. Потери зерна значительно колеблются в разных регионах мира в зависимости от климатических условий, набора патогенов, разнообразия сортов и технологий растениеводства (McDonald, Stukenbrock, 2016; Singh R.P. et al., 2016).

Пшеницу поражают бурая (листовая), стеблевая (черная) и желтая ржавчина, возбудителями которых являются ржавчинные грибы *Puccinia triticina* Eriks., *P. graminis* Pers. f. sp. *tritici* Eriks. et Henn и *P. striiformis* Westend. f. sp. *tritici* Eriks. соответственно. Характерные особенности ржавчинных грибов – способность к интенсивному

размножению, высокая изменчивость и воздушное распространение урединиоспор на большие расстояния, часто в новые регионы и даже континенты (McDonald, Stukenbrock, 2016; Savari et al., 2019). *Puccinia triticina* – наиболее пластичный среди этих видов, он регулярно поражает пшеницу во многих регионах мира (Kolmer, 2013). В последнее десятилетие поражение посевов бурой ржавчиной усилилось в основных регионах выращивания пшеницы в Китае и Индии (Gao et al., 2019; Aravindh et al., 2020). Развитие стеблевой ржавчины пшеницы было значительно подавлено во второй половине XX в. благодаря широкому использованию сортов, несущих ген *Sr31* от ржи посевной *Secale cereale* L. (Singh R.P. et al., 2015). Однако в 1998 г. в Уганде возникла раса Ug99 (ТТКСК), преодолевшая ген *Sr31*, а позже появились дополнительные расы, не связанные с Ug99 (Дигалу и сицилийская). За два десятилетия усилилось поражение посевов стеблевой ржавчиной в Африке, на Ближнем Востоке и в Западной Европе (Singh R.P. et al., 2015; Patroux et al., 2022).

Желтая ржавчина ранее преимущественно поражала посевы пшеницы в зонах с прохладным и влажным климатом. Но после появления клонов *P. striiformis* f. sp. *tritici*, адаптированных к высоким температурам, произошло быстрое распространение патогена в новые регионы. С 2000-х гг. желтая ржавчина стала серьезной угрозой для производства зерна во многих странах. В настоящее время регулярные вспышки отмечены в Северной и Южной Америке, Африке, Северо-Западной Европе, Индии, Китае и России (Ali S. et al., 2017; Gulyaeva et al., 2022). По данным FAO, ржавчины являются наиболее разрушительными трансграничными болезнями пшеницы (FAO Report, 2021), что делает их серьезной угрозой продовольственной безопасности во всем мире (Singh R.P. et al., 2016).

Другое серьезное заболевание пшеницы – мучнистая роса, вызываемая *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* (DC.) Speer. Ранее мучнистая роса преобладала в регионах с влажным и прохладным климатом. Но в последние десятилетия интенсивность болезни выросла в более теплых регионах, особенно при использовании интенсивных технологий с высокими дозами азотных удобрений (Zhang R.Q. et al., 2020; Yang G. et al., 2023). Наибольшие потери урожая отмечены в Китае, Северо-Западной Европе и Индии (Savari et al., 2019).

Септориозные болезни вызывает комплекс грибов, из них наиболее распространенными являются *Zymoseptoria tritici* (Roberge ex Desm.) Quaedvl. & Crous. (= *Septoria tritici* Desm.) и *Parastagonospora nodorum* (Berk.) Quaedvl. (= *Septoria nodorum* (Berk.)). Значительное усиление вредоносности комплекса септориозных болезней в посевах пшеницы отмечено с 1980-х гг. Сначала развитие *Z. tritici* приводило к поражению листового аппарата и высоким потерям зерна во влажных прибрежных регионах Европы и Северной Америки (O'Driscoll et al., 2014; Fones, Gurr, 2015). В последние годы отмечено усиление поражения пшеницы *Z. tritici* в засушливых регионах Африки, Северного Казахстана и Западной Сибири (Babkenova et al., 2020; Tadesse et al., 2020; Plotnikova et al., 2023b). На территории России септориозные болезни листа и колоса пшеницы преимущественно вызывают два вида – *Z. tritici*

и *P. nodorum*, причем соотношение патогенов существенно меняется в зависимости от региона (Торопова и др., 2020).

Фузариоз колоса, вызываемый *Fusarium graminearum* Schwabe [телеоморфа *Gibberella zeae* (Schwein.)]. При поражении колосьев фузариозом происходит снижение урожая пшеницы, ухудшение качества зерна и загрязнение его микотоксинами, что вредит здоровью людей и животных (Alisaac, Mahlein, 2023). С 1990-х гг. частые эпифитотии фузариоза колоса отмечены в Северной и Южной Америке, а также в Китае (Zhu et al., 2019; Alisaac, Mahlein, 2023). Желтую пятнистость пшеницы (пиренофороз) вызывает некротрофный гриб *Pyrenophora tritici-repentis* (Died.) Dreches [анаморфа *Drechslera tritici-repentis* (Died.) Shoemaker]. Первые эпифитотии были зарегистрированы в 1970-х гг. в Северной Америке, Австралии и Южной Африке. Позже болезнь распространилась по всему миру (Carmona et al., 2006; Phuke et al., 2020).

Изменения климата представляют угрозу устойчивому развитию растениеводства. Согласно отчету FAO, число стихийных бедствий в год (климатологических, гидрологических, биологических и геофизических) выросло с 90 в 1970-х гг. до 360 в 2010-х гг. (FAO Report, 2021). Самый большой прирост отмечен для событий, вызванных погодными условиями, включая засухи, штормы и экстремальные температуры. Сельское хозяйство, по сравнению с другими отраслями экономики, особенно уязвимо к действию экстремальных погодных условий и изменению климата. Ущерб продукции сельского хозяйства за 2008–2018 гг. оценивался в 63 % (FAO Report, 2021). Среди абиотических стрессов наибольшее негативное влияние на производство зерна пшеницы оказывают засуха, экстремальные температуры и засоление почв (Kosová et al., 2014; Ali N., Mujeeb-Kazi, 2021). Около трети пригодных для сельского хозяйства территорий, расположенных в теплых регионах, становятся засушливыми (Гончаров, 2021). Потери сборов зерна в мире, связанные с недостатком осадков и экстремальными температурами, могут достигать 28 % (Kumar et al., 2022). Озимые сорта дают высокие урожаи по сравнению с яровыми, но для их продвижения в зоны рискованного земледелия необходимо повысить зимостойкость растений (Фисенко, Кузьмина, 2020). Площадь выращивания пшеницы можно также увеличить за счет засоленных земель. Однако для этого требуется выведение сортов пшеницы с высокой солеустойчивостью (Yang Z. et al., 2022). Использование широкого спектра новых генов в селекции является основой для надежной защиты мягкой и твердой пшеницы от стрессов (Ceoloni et al., 2014).

Расширение генетического разнообразия пшеницы за счет чужеродных генофондов

Генетическая защита сортов считается наиболее экономически эффективным и экологически безопасным способом борьбы с болезнями (Singh R.P. et al., 2016; Gulyaeva et al., 2022). Дикие и культурные виды злаков являются основными резервуарами ценных генов для селекции пшеницы (Ceoloni et al., 2014; Kumar et al., 2022). В. Friebe предложил разделить виды злаков по доступности для селекции пшеницы на первичный, вторичный и третичный генофонды (Friebe et al., 1996). Виды первичного генофонда имеют гено-

мы, гомологичные субгеномам *T. aestivum* (AABBDD), а виды вторичного генофонда несут по крайней мере один субгеном, гомологичный пшеничному. Генетический материал первичного и вторичного генофондов может быть относительно легко перенесен в геном пшеницы в форме небольших фрагментов за счет рекомбинации гомологичных хромосом.

Виды третичного генофонда имеют геномы, которые отличаются от субгеномов мягкой пшеницы (гомеологичные). Интрогрессия генетического материала от видов третичного генофонда в пшеницу затруднена из-за различий в структуре гомеологичных хромосом и требует специальных приемов работы (Friebe et al., 1996; Li H., Wang, 2009). Третичный генофонд включает роды *Aegilops* L. (виды с геномами U, C, M, T, X), *Secale* L., *Hordeum* L., *Thinopyrum* Á. Löve, *Agropyron* Gaertn., *Leymus* Hochst., *Haynaldia* L. (= *Dasyphyrum*) и *Pseudoroegneria* (Nevski) Á. Löve (Friebe et al., 1996; Kroupin et al., 2019; Kumar et al., 2022). В XX в. наибольшее внимание ученые уделяли исследованиям видов рода *Thinopyrum*. Многолетние виды *Thinopyrum* являются компонентами природных экосистем и пастбищ в различных регионах Евразии (Tsvelev, 1984; Li H., Wang, 2009). В связи с этим они хорошо адаптированы к контрастным климатическим условиям и обладают широким спектром генов устойчивости к абиотическим и биотическим стрессам (Lammer et al., 2005; Li X. et al., 2017).

Научные исследования генетического потенциала *Thinopyrum* и родственных родов и внедрение полученных результатов в практику продолжают уже более столетия (табл. 1). Первая успешная работа по отдаленной гибридизации между пшеницей и видами рода *Thinopyrum* (ранее *Agropyron*) была проведена академиком Н.В. Цициным в России в 1920–1930 гг. (Цицин, 1979). При этом был протестирован набор видов, из которых два оказались наиболее перспективными для дальнейшей работы, а именно пырей промежуточный *Thinopyrum intermedium* Barkworth & D.R. Dewey и пырей удлиненный *Th. ponticum* (Podp.) Z.-W. Liu & R.-C. Wang. Следует отметить, что классификация данных видов неоднократно менялась и до сих пор находится в стадии формирования. В связи с этим в публикациях разных лет встречаются разные названия этих видов: *Th. intermedium* (= *Agropyron intermedium* (Host) Beauv., *Ag. glaucum*) и *Th. ponticum* (= *Th. ponticum* (Podp.) Barkworth et D.R. Dewey, *Ag. elongatum* (Host) Beauv., *Lophopyrum ponticum* (Popd.) Á. Löve, *Elytrigia pontica* (Popd.) Holub.). Вначале оба вида были отобраны по признакам многолетнего образа жизни и устойчивости к абиотическим стрессам (морозостойкости, зимостойкости и засухоустойчивости). Позже виды рода *Thinopyrum* были признаны ценными источниками генов устойчивости к болезням, и большинство исследований было посвящено этой проблеме (Friebe et al., 1996; Li H., Wang, 2009). На первом этапе были созданы межродовые амфилоиды, которые затем были скрещены с *T. aestivum*. Затем получены частичные амфилоиды с различными наборами пырейных хромосом – пшенично-пырейные гибриды (ППГ). Среди них были отобраны стабильные формы, которые послужили основой для создания коммерческих сортов отрастающих и многолетних ППГ (Цицин, 1979).

Позже с использованием ППГ были выведены зимостойкие сорта пшеницы для европейской части России (Упелниек и др., 2012). В настоящее время наследие Н.В. Цицина поддерживается в виде коллекции частичных октоплоидных амфилоидов ($2n = 56$, включая 42 хромосомы *T. aestivum* и 14 хромосом из разных субгеномов видов *Thinopyrum*) (Главный ботанический сад Российской академии наук, Москва, Россия) (Упелниек и др., 2012; Kroupin et al., 2019).

Работы по интрогрессии генетического материала видов *Thinopyrum* в генофонд пшеницы были продолжены в России в 1980–2010-х гг. Селекционный материал на основе амфилоида Аврокум был создан в Национальном центре зерна им. П.П. Лукьяненко (г. Краснодар). Аврокум получен путем гибридизации тетраплоидной формы тетра-Аврора (мягкая пшеница сорта Аврора без генома D) с *Th. intermedium* (Давоян и др., 2015). Кроме того, получены амфилоиды с использованием *Th. intermedium*, а позднее – линии мягкой пшеницы с 6D хромосомами, замещенными одной из гомеологичных хромосом 6Ag1 (6Ag1 или 6Ag12). Позже были выведены сорта яровой мягкой пшеницы с чужеродными хромосомами 6Ag1 для Поволжья (Самарский научно-исследовательский институт сельского хозяйства им. Н.М. Тулайкова, г. Самара, и Федеральный центр сельскохозяйственных исследований Юго-Восточного региона, г. Саратов) (Salina et al., 2015; Сибикеев и др., 2017). В Омском государственном аграрном университете на основе *Th. ponticum* были выведены новые интрогрессивные линии яровой мягкой пшеницы, устойчивые к ржавчинным болезням и септориозу (Плотникова и др., 2014, 2021; Plotnikova et al., 2023b).

Интрогрессию генетического материала видов *Thinopyrum* проводили независимо в разных странах мира (см. табл. 1). В 1930–1940 гг. W.J. Sando в США провел гибридизацию *T. aestivum* с *Th. intermedium* и *Th. ponticum*, в результате чего была получена коллекция частичных амфилоидов (коллекция Sando, USDA, National Small Grains Germplasm Research Facility, Абердин, Айдахо, США) (Hang et al., 2005). Аналогичные работы проведены в Германии и Канаде (Peto, 1936; Smith D.C., 1943). Большое внимание было уделено переносу генетического материала рода *Thinopyrum* в геном пшеницы в Китае в 1950-х гг. и позднее. S.C. Sun получил частичные амфилоиды с *Th. intermedium* (серия Zhong). Позже на их основе были выведены сорта мягкой пшеницы (Sun, 1981). Z.S. Li создал набор частичных амфилоидов на основе *Th. ponticum*, устойчивых к бурой и желтой ржавчине (серия Xiaoyan, включая Xiaoyan 68, Xiaoyan 693, Xiaoyan 7430, Xiaoyan 7631 и Xiaoyan 784) (Li Z.S. et al., 2008). Со временем в разных странах были получены другие серии частичных амфилоидов: Agrotana (Chen Q. et al., 1995), PMV (Fedak et al., 2000), SS (Oliver et al., 2006), BE-1 (Sepsi et al., 2008), SN (He F. et al., 2017). Частичные амфилоиды послужили исходным материалом для многочисленных дополненных, замещенных линий и линий с транслокациями различного размера.

Международная классификация видов рода *Thinopyrum* находится в стадии формирования и уточняется с помощью методов молекулярной цитогенетики. Согласно современным представлениям, род *Thinopyrum* включает

Таблица 1. Основные этапы интрогрессии генетического материала *Thinopyrum* и родственных родов в генофонд пшеницы

Период, годы	Страна	Научный результат	Практический результат	Литературный источник
1920–1970	Россия	Изучение рода <i>Thinopyrum</i> . Определение перспективных видов. Создание амфиплоидов на основе <i>Th. ponticum</i> и <i>Th. intermedium</i> , частичных амфиплоидов – ППГ Коллекция ППГ ($2n = 56$)	Сорта фуражных отрастающих и многолетних ППГ. Зимостойкие сорта мягкой пшеницы	Цицин, 1979; Упелник и др., 2012; Kroupin et al., 2019
1930–1940	США	Амфиплоиды на основе <i>Th. ponticum</i> и <i>Th. intermedium</i> . Частичные амфиплоиды – коллекция Sando	–	Hang et al., 2005
	ФРГ	Амфиплоиды на основе <i>Th. ponticum</i> и <i>Th. intermedium</i> . Коллекция частичных амфиплоидов	–	Peto, 1936
	Канада	Амфиплоиды на основе <i>Th. ponticum</i> и <i>Th. intermedium</i> . Коллекция частичных амфиплоидов	–	Smith D.C., 1943
1950–1970	Китай	Частичные амфиплоиды на основе <i>Th. intermedium</i> , серия Zhong. Частичные амфиплоиды на основе <i>Th. ponticum</i> , серия Xiaoyan	Сорта мягкой пшеницы	Sun, 1981; Li Z.S. et al., 2008
1950–1980	США	Разработка методов эффективной интрогрессии с использованием γ -радиации, <i>ph</i> -мутантов, Робертсоновских транслокаций. Интрогрессивные линии. Перенос генов <i>Lr19/Sr25</i> , <i>Sr24/Lr24</i> , <i>Sr26</i>	Сорта мягкой пшеницы	Sears, 1956, 1976; Knott, 1968; Smith E.L. et al., 1968; Friebe et al., 1994, 1996, 2000
1980–2010	США, Китай, ФРГ, Франция	Амфиплоиды на основе <i>Th. ponticum</i> и <i>Th. intermedium</i> . Коллекции частичных амфиплоидов Agrotana, PMV, SS, BE-1, SN	Селекционный материал	Chen Q. et al., 1995; Fedak et al., 2000; Oliver et al., 2006; Sepsi et al., 2008; He F. et al., 2017
1990–2010	США, Китай	Перенос генов <i>Lr38</i> , <i>Sr43</i> , <i>Sr44</i> , <i>Pm40</i> , <i>Pm43</i> , <i>Bdv2</i> , <i>Bdv3</i>	Сорта мягкой пшеницы	McIntosh et al., 1995, 2018
1980–2010	Россия	Частичные амфиплоиды на основе <i>Th. intermedium</i> , линии с замещенными 6D-6Ag1 хромосомами. Частичные амфиплоиды на основе <i>Th. ponticum</i> , интрогрессивные линии	Сорта мягкой пшеницы. Селекционный материал	Давоян и др., 2015; Salina et al., 2015; Сибикеев и др., 2017; Plotnikova et al., 2023b, c
1990–2010	США, Китай	Изучение геномного состава видов <i>Thinopyrum</i> и родственных родов. Линии с дополненными, замещенными хромосомами и различными транслокациями	Сорта мягкой пшеницы. Селекционный материал	McIntosh et al., 1995, 2018; Zhang X. et al., 1996; Chen Q. et al., 1998; Chen S. et al., 2013; Mo et al., 2017; Guo X. et al., 2023
1990–2010	США, Китай	Интрогрессия генетического материала из видов <i>Th. bessarabicum</i> , <i>Th. elongatum</i> , <i>Th. junceaforme</i> , <i>Th. distichum</i> , <i>A. cristatum</i>	Селекционный материал	Qi et al., 2010; Chen S. et al., 2013; Zhang Z. et al., 2017; Jiang et al., 2018; Li W. et al., 2019
1980–2010	США, Россия	Одомашнивание <i>Th. intermedium</i>	Фуражные сорта пырея промежуточного	Pugliese et al., 2019; Bajgain et al., 2020; Потоцкая и др., 2022
2010–2020-е	США, Китай, ФРГ	Секвенирование геномов. Клонирование генов <i>Sr26</i> , <i>Sr61</i> , <i>Fbh7</i>	Селекционный материал	Arora et al., 2019; Wang H. et al., 2020; Frailie, Innes, 2021; Zhang J. et al., 2021

Примечание. ППГ – пшенично-пырейные гибриды.

виды с различным сочетанием геномов и плоидностью (от диплоидов $2n$ до декаплоидов $10n$). Диплоидные образцы ($2n = 2x = 14$) были идентифицированы у видов *Th. elongatum* D.R. Dewey и *Th. bessarabicum* (Savul & Rayss) Á. Löve. Тетраплоиды определены у *Th. junceaforme* Á. Löve ($2n = 4x = 28$), а гексаплоиды – у *Th. interme-*

dium и *Th. junceaum* ($2n = 6x = 42$). Декаплоиды выявлены среди образцов *Th. ponticum* (Chen S. et al., 2013; Mo et al., 2017). На основе цитогенетических и молекулярно-генетических исследований геномный состав гексаплоидного *Th. intermedium* был определен как JJJ^{*}J^{*}StSt (Chen Q. et al., 1998) или EEE^{*}E^{*}StSt (Wang R.R.-C., 2011). Декаплоидный

вид *Th. ponticum* имеет геномный состав JJJJ^sJ^sJ^sJ^sJ^s (Chen Q. et al., 1998) или EEE^bE^bE^xE^xStStStSt (Zhang X. et al., 1996). Наиболее часто употребляется классификация геномов, предложенная R.R.-C. Wang (2011), но в ряде статей используют обозначение геномов J. Субгеномы J или J^s в высокой степени гомологичны геномам E^c и E^b видов *Th. elongatum* и *Th. bessarabicum* соответственно. Субгеном St родственен геному *Pseudoroegneria strigosa* (Chen Q. et al., 1998; Wang L. et al., 2017). Виды рода *Agropyron* имеют разное число геномов P (от двух до шести) (Wang R.R.-C., 2011).

Разработка методов эффективной интрогрессии чужеродного генетического материала и улучшения свойств селекционного материала

При переносе генетического материала от видов третичного генофонда в пшеницу возникают препятствия на разных этапах работы. Общими являются сложности при межродовом скрещивании, стерильность гибридов F₁ и отсутствие конъюгации гомеологичных хромосом. Из-за нарушения конъюгации между гомеологичными хромосомами в линии обычно переносят крупные чужеродные фрагменты: целые хромосомы, хромосомные плечи или большие концевые транслокации (Liu J. et al., 2013; Леонова, 2018). Как правило, материал, полученный путем отдаленной гибридизации, значительно уступает по хозяйственным свойствам коммерческим сортам (Friebe et al., 1996; Li H., Wang, 2009). Основными причинами ухудшения свойств интрогрессивного материала являются тесное сцепление между целевыми и нежелательными генами (linkage drag) или недостаточная генетическая комплементация между чужеродным фрагментом и геномом пшеницы (Wulff, Moscou, 2014; Hao et al., 2020). Во многих случаях ухудшение свойств происходит из-за того, что большой чужеродный фрагмент не компенсирует потерю важного генетического материала пшеницы (Friebe et al., 2005).

В 1950–1970-х гг. были разработаны методы, которые повысили эффективность интрогрессии от родственных видов в пшеницу. Впервые процедура была реализована при переносе генетического материала от *Ae. umbellulata* (UU) в геном *T. aestivum* (Sears, 1956). На первом этапе был создан межвидовой гибрид, затем его хромосомы были удвоены с помощью колхицина. Этот амфидиплоид был включен в серию возвратных скрещиваний с мягкой пшеницей. Затем была получена дополненная линия с хромосомой из генома U, которую использовали в качестве генетического мостика для передачи пшенице признака устойчивости к бурой ржавчине. Для облегчения переноса генетического материала пыльцу замещенной линии подвергли рентгеновскому облучению, что вызвало множественные разрывы хромосом с последующей рекомбинацией фрагментов. В результате работы был создан сорт Трансфер, несущий ген устойчивости к бурой ржавчине *Lr9* (Sears, 1956).

Позже, после изучения генетического контроля мейоза пшеницы, было установлено, что хромосома пшеницы 5B несет ген *Ph*, который подавляет гомеологичную конъюгацию хромосом. Мутантный ген *ph1b* (и аналогичные *ph2a* и *ph2b*) облегчает обмен локусами между гомеологичными

хромосомами (Sears, 1976). Для индукции конъюгации между гомеологичными хромосомами использовали скрещивание между интрогрессивными линиями и анеуплоидами по хромосоме 5B, а также с мутантами с генами *ph*. Аналогичные эффекты могут оказывать хромосома 5P *A. cristatum* (PPPP) и некоторые образцы *Ae. speltooides* (SS) (Friebe et al., 2000; Han et al., 2023).

Гексаплоид *Th. intermedium* относительно легко скрещивается с мягкой пшеницей (средняя завязываемость семян около 24 %), и амфиплоиды могут быть получены прямым скрещиванием (Mo et al., 2017). Для переноса генетического материала от декаплоидного *Th. ponticum* необходимо создать амфиплоиды с тетраплоидной пшеницей *T. turgidum* (AABB) (Цицин, 1979). Частичные амфиплоиды с комбинациями хромосом из различных субгеномов видов *Thinopyrum* были получены после беккроссов с мягкой пшеницей (Friebe et al., 2000; Li H., Wang, 2009). В редких случаях перенос гомеологичного фрагмента происходит путем спонтанной транслокации (Knott, 1968). Но для переноса небольших локусов в геном пшеницы более эффективна стимуляция транслокаций с помощью облучения или индуцированной мутантами *ph1b* гомеологической рекомбинации (Sears, 1978). С использованием этих методов был осуществлен перенос по меньшей мере 134 локусов от *Th. ponticum* в геном мягкой пшеницы (Baker et al., 2020). В результате было создано большое количество линий с пырейными интрогрессиями различного размера (Mo et al., 2017; Kroupin et al., 2019).

В ходе интрогрессии возможен перенос множественных чужеродных фрагментов и локализация их в различных хромосомах или плечах (табл. 2). Например, при создании линий на основе *Th. intermedium* ген *Lr38* был локализован в четырех хромосомах пшеницы (2A, 5A, 3D и 6D) (Friebe et al., 1996). Транслокации с генами *Sr24/Lr24* от *Th. ponticum* идентифицированы в двух хромосомах (1B и 3D). Локусы с генами *Lr19/Sr25* выявлены в разных плечах хромосомы 7D (McIntosh et al., 1995; Friebe et al., 1996). При создании устойчивых к болезням сортов были отобраны интрогрессивные линии с лучшими хозяйственно ценными свойствами.

Улучшение свойств некоторых интрогрессивных линий было достигнуто за счет уменьшения размера чужеродных фрагментов. Ограниченное применение локуса с генами *Lr19/Sr25* в селекции было связано с его сцеплением с геном *Y*, определяющим желтый цвет муки. Гены *Lr19/Sr25* и *Y* были разделены с использованием делеционной по *Ph1* линии (Zhang W. et al., 2005). Ценный пырейный ген *Fhb7*, придающий устойчивость к фузариозу колоса и к корневой гнили, тесно связан с геном *PSY-E2*, определяющим желтый цвет муки. Благодаря включению в скрещивания мутанта *ph1b* были получены линии с укороченной транслокацией, лишенной гена *PSY-E2* (Li M.Z. et al., 2022). С помощью *ph1*-индуцированной гомеологической рекомбинации осуществлен межвидовой перенос генов от *T. durum* к *T. durum*. Три локуса с чужеродными генами *Lr19/Sr25* и *Pm13* (исходно от *Th. ponticum* и *Ae. longissima* соответственно) и *Gli-D1/Glu-D3* (влияющий на свойства клейковины) были перенесены из хромосом 7D, 1D и 3B мягкой пшеницы в плечи 7AL, 3BS и 1AS твердой пшеницы (Kuzmanović et al., 2020).

Таблица 2. Результаты интрогрессии генетического материала рода *Thinopyrum* и родственных видов в генофонд пшеницы

Вид-донор	Ген, признак	Транслокация, замещенная хромосома	Сорт, линия	Литературный источник
<i>Th. ponticum</i>	<i>Lr19/Sr25</i>	7DL-7Ae#1L	Agatha	Knott, 1968
		7D-7Ag no.1	Линии Sears	Sears, 1978
	<i>Sr24/Lr24</i>	3DL-3Ae#1L	Agent	Smith E.L. et al., 1968
		3D-3Ag#1	Sears transfer	Sears, 1978
		T1BL-1BS-3Ae#1L	Amigo	McIntosh et al., 1995
	<i>Sr26</i>	T6AS.6AL-6Ae#1L	<i>Sr26/9*LMPG</i>	Friebe et al., 1994; McIntosh et al., 1995
		6A-6Ae#1L	Thatcher	McIntosh et al., 1995
	<i>Sr</i> неизвестный	T5DS-5DL	WTT34	Yang G. et al., 2021
	<i>Yr69</i>	2AS	CH7086	Hou et al., 2016
	<i>YrTp1, YrTp2</i>	2BS, 7BS	A-3	Yin et al., 2006
	<i>Yr</i> неизвестный APR	5A-St	ES-7	Mo et al., 2017
	<i>Yr</i> неизвестный	1B-1J ^s	SN19647	Wang Y.Z. et al., 2020
	<i>Pm51</i>	2BL	CH7086	Zhan H.X. et al., 2014; Hou et al., 2016
	<i>Pm</i> неизвестный	T5DL-5AgS	11-20-1	Li X. et al., 2017
	<i>Pm</i> неизвестный	T1BL-1RS	SN0293-7	Li M.Z. et al., 2022
	<i>Pm</i> неизвестный	1B-1J ^s	SN19647	Li M.Z. et al., 2021
	<i>Pm</i> неизвестный	1D-1J ^s	CH10A5	Wang Y.Z. et al., 2020
	<i>Pm</i> неизвестный APR	4D-4AgS	Blue 58	Yang G. et al., 2023
	<i>Fhb7</i>	7DL-7Ae#1L	SDAU1881	Ceoloni et al., 2017; Wang H. et al., 2020
	<i>Stb</i> неизвестный	?	2/2015, 337/2017	Plotnikova et al., 2023b
<i>Snb</i> неизвестный	?	6/2015, 322/2017		
<i>Th. intermedium</i>	<i>Lr38</i>	T1DS-1DL-7Ai#2L	T25	McIntosh et al., 1995
		T2AS-2AL-7Ai#2L	W49 (=T33)	
		T3DL-3DS-7Ai#2L	T4	
		T5AL-5AS-7Ai#2L	T24	
		T6DS-6DL-7Ai#2L	RL6097	McIntosh et al., 2018
	<i>Lr6Agi</i>	6D-6Agi	Мульти 6R	Salina et al., 2015;
		6D-6Agi2	Тулайковская 5	Сибикеев и др., 2017
	<i>Sr43</i>	7D,7DS-7e ₁ ,S,7e ₂ L	KS10-2, KS23, KS24, KS24-2	Niu et al., 2014
	<i>Sr44</i>	T7DS-7Ai#1L-7Ai#1S	Линии 86.187, TA5657	McIntosh et al., 2018
	<i>Yr50</i>	4BL	CH233	Liu J. et al., 2013; McIntosh et al., 2018
	<i>YrYu25</i>	?	Yu25	Wang S. et al., 2022
	<i>Yr</i> неизвестный	J или J ^s	Z4	Huang et al., 2014
	<i>YrT14</i>	7J или 7J ^s	Zhongke 15, Zhongke 78	Guo X. et al., 2023
	<i>YrL693</i>	?	L693	Huang et al., 2014
	<i>YrCH-1BS</i>	T1BL-1BS-3Ai	CH-1BS	Zheng X. et al., 2020
	<i>Pm40</i>	7BS	GRY19	Luo et al., 2009b
	<i>Pm43</i>	2DL	CH5025	He R.L. et al., 2009
	<i>Pm/Yr</i> неизвестные	T6BS.6AiL	CH13-21	Zhan H. et al., 2015
	<i>Bdv2</i>	T7DS-7DL-7Ai#1L	TC14, TC5, TC6, TC8, TC9, TC7	Hohmann et al., 1996; McIntosh et al., 2018
		7DS-7Ai#1S-7Ai#1L		
		T1BS-7Ai#1S-7Ai#1L		
	<i>Bdv3</i>	7DS-7DL-7EL	P961341	Ohm et al., 2005
	<i>Wsm1</i>	T4DL-4Ai#2S	CI 17884	Wells et al., 1982
T4AL-4Ai#2S		KS93WGRC27	Gill et al., 1995	
A29-1-13-2		CI 17766	McIntosh et al., 2018	
<i>Th. bessarabicum</i>	Солеустойчивость	T2JS-2BS-2BL	TJ04	Qi et al., 2010
<i>Th. elongatum</i>	<i>Fhb-7EL</i>	?	DS7E	Chen S. et al., 2013
	<i>Pm</i>	?	?	
<i>Th. junceiforme</i>	Солеустойчивость	?	Интрогрессивные линии	Li W. et al., 2019; Singh D. et al., 2019
	<i>Fhb</i> неизвестный			
	<i>Wsm</i> неизвестный			

В некоторых случаях в интрогрессивном материале происходит образование некомпенсированных транслокаций в геноме пшеницы. Это связано с участием в мейозе гомеологичных плеч хромосом, которые различаются наборами генов и их порядком. Некомпенсированные транслокации провоцируют геномные дубликации или дефекты, что приводит к генетической нестабильности линий и препятствует использованию ценных генов в селекции (Friebe et al., 1996). Компенсирующие Робертсоновские транслокации (RobT) используются для функциональной замены утраченных фрагментов и коррекции генотипов пшеницы (Friebe et al., 2005). С помощью этого метода были улучшены свойства линии с геном *Sr44* от *Th. intermedium*. После скрещивания с Робертсоновской компенсирующей линией была получена линия с компенсирующей RobT рекомбинацией T7DL×7J#1S, состоящей из пшеничного плеча 7DL, транслоцированного в пырейное плечо 7J#1S (Liu W. et al., 2013). Аналогичные работы проведены при улучшении линий с генами *Sr51*, *Sr52* и *Sr53* (от *Ae. searsii* Feldman & Kislev ex Hammer и *Ae. geniculata* Roth соответственно) (Liu W. et al., 2011a, b).

В очень редких случаях замена пшеничных хромосом чужеродными не снижает агрономических свойств растений. Это проявилось в сортах яровой мягкой пшеницы с хромосомой 6D, замещенной на 6Ai или 6Ai2 (гомологичные) из субгенома J(=E) *Th. intermedium*. В Поволжье был выведен ряд сортов с этими хромосомами (Мульти 6R, Белянка, Воевода, Лебедушка, Тулайковская 5, Тулайковская 100, Тулайковская Золотистая и др.). Данные сорта показали устойчивость широкого спектра к бурой и стеблевой ржавчине, высокую урожайность, засухоустойчивость и хорошее качество зерна (Salina et al., 2015; Сибикеев и др., 2017). В Китае большим достижением селекции стало выведение сорта Хяоуан 6 с двойными транслокациями на хромосомах 2A и 7D от *Th. ponticum*. Хяоуан 6 обладал устойчивостью к набору грибных болезней, высокой урожайностью и экологической пластичностью, а также хорошим качеством зерна. Этот сорт культивировали на больших площадях в 1980–1990-х гг., а также использовали в качестве родительской формы при создании более 60 сортов пшеницы (Zhang X. et al., 2011).

Использование *Th. ponticum* и *Th. intermedium* в качестве источников полезных генов

При интрогрессии генетического материала видов *Thinopyrum* основные усилия были направлены на борьбу с усиливающимися или вновь возникающими болезнями, и в последние десятилетия внимание к этим исследованиям возросло. В течение 1960–2020 гг. от *Th. ponticum* к *T. aestivum* был перенесен набор идентифицированных генов устойчивости к бурой, стеблевой и желтой ржавчине. Часть генов тесно сцеплены и присутствуют в сложных транслокациях (*Lr19/Sr25*, *Sr24/Lr24*), а в других локусах выявлены одиночные гены (*Lr29*, *Sr26*, *Sr43*, *Sr61* (= *SrB*), *Yr69*) (см. табл. 2) (McIntosh et al., 1995, 2018).

После резкого усиления вредоносности стеблевой и желтой ржавчины в 2000-х гг. был проведен скрининг коллекций видов злаков и амфилоидов на устойчивость к болезням. Изучение пяти видов *Thinopyrum* (242 образ-

ца) показало, что *Th. ponticum* и *Th. intermedium* обладают высокой устойчивостью к расе Ug99 (Zheng Q. et al., 2014a, b). Частичные амфилоиды, созданные в Китае в 1950-х гг. (Хяоуан 68, Хяоуан 7430, Хяоуан 784), продемонстрировали высокую устойчивость к расам группы Ug99 (Zheng Q. et al., 2014b). На основе амфилоида Хяоуан 784 была создана линия ES-7 с 5A-St замещенными хромосомами, проявляющая возрастную устойчивость (adult plant resistance, APR) к желтой ржавчине (Mo et al., 2017). Ген *Yr69* был перенесен из амфилоида Хяоуан 7430 в плечо 2AS хромосомы пшеницы (Hou et al., 2016). Интрогрессивная линия WTT34 несет по меньшей мере один новый ген *Sr* в транслокации T5DS·5DL (Yang G. et al., 2021). В линии А-3 выявлены два предположительно новых гена устойчивости к желтой ржавчине – *YrTp1* и *YrTp2* в плечах хромосом 2BS и 7BS соответственно (Yin et al., 2006). Дополнительные гены устойчивости к ржавчинным болезням определены в других интрогрессивных линиях (Zheng Q. et al., 2014a; Wang Y.Z. et al., 2020).

Потенциал рода *Thinopyrum* мало использован для защиты пшеницы от мучнистой росы. Из 65 идентифицированных генов только *Pm51* был перенесен из *Th. ponticum* (McIntosh et al., 2018). *Pm51* придает устойчивость к мучнистой росе широкого спектра на всех стадиях развития растений (all stage resistance, ASR) (Zhan H.X. et al., 2014). Новые неидентифицированные гены *Pm* были выявлены в линиях SN19647 и CH10A5, в которых хромосомы 1B и 1D были замещены хромосомами 1J^s (Wang Y.Z. et al., 2020; Li M.Z. et al., 2021). Линии 11-20-1 (с транслокацией T5DL·5AgS) и SN0293-2 показали устойчивость ASR-типа к набору рас (Li X. et al., 2017; Li M.Z. et al., 2022). Линия синезерной пшеницы Blue 58 сохраняет устойчивость к мучнистой росе более сорока лет. В этой линии пшеничная хромосома 4D была замещена на пырейную 4Ag. В коротком плече хромосомы 4Ag присутствуют гены, определяющие высокоэффективную устойчивость APR-типа к болезни (Yang G. et al., 2023).

Помимо ржавчин и мучнистой росы, отмечено усиление вредоносности гембиотрофных, некротрофных и вирусных патогенов. Септориозные болезни пшеницы приводят к значительным потерям урожая в различных регионах мира, при этом генетическая защита сортов реализована слабо (Fones, Gurr, 2015). В настоящее время среди идентифицированных нет генов устойчивости к септориозным болезням, перенесенных из видов *Thinopyrum*. У межвидового гибрида, созданного скрещиванием *Th. ponticum* и *Th. intermedium*, определена устойчивость к септориозу, вызываемому *P. nodorum* (= *S. nodorum*), фузариозу колоса и желтой пятнистости (Oliver et al., 2006). Среди интрогрессивных линий, созданных на основе *Th. ponticum* в Западной Сибири, выявлены высокоустойчивые к поражению листа и колоса линии с неизвестными генами *Stb* и *Snb* (Plotnikova et al., 2023b). Кроме того, от *Th. ponticum* переданы некоторые гены устойчивости к фузариозу колоса (*Fhb7*), корневой гнили, вирусу желтой карликовости ячменя (*Bdv*) и вирусу полосатой мозаики пшеницы (*Wsm*) (Ceoloni et al., 2017; Kumar et al., 2022).

Пырей удлинненный также является источником таких ценных для селекции пшеницы признаков, как устойчи-

вость к прорастанию зерна в колосе (Kocheshkova et al., 2017), синий алейроновый слой (Liu L.Q. et al., 2018), морозоустойчивость, зимостойкость (Упелниек и др., 2012) и толерантность к засухе (Kuzmanović et al., 2016; Plotnikova et al., 2023c).

Thinopyrum intermedium послужил источником генов устойчивости к ржавчинным болезням и мучнистой росе, включая *Lr38*, *Sr43*, *Sr44*, *Yr50*, *Pm40* и *Pm43* (McIntosh et al., 1995, 2018; Friebe et al., 1996; He R.L. et al., 2009; Luo et al., 2009a, b; Liu J. et al., 2013; Niu et al., 2014). Дополнительные гены устойчивости к бурой и стеблевой ржавчине *Lr6Agi* и *Sr6Agi* были идентифицированы в замещенных хромосомах 6Agi и 6Agi2 (Salina et al., 2015; Сибикеев и др., 2017). Линии с геном устойчивости к желтой ржавчине *YrYu25* получены на основе амфилоида ТА17047 (Luo et al., 2009a). Четыре гена устойчивости к желтой ржавчине определены в субгеноме St *Th. intermedium* (хромосомы 1St, 2St, 3St и 7St) (Wang S. et al., 2022) и один ген – в субгеноме J или J^s (в коротком плече замещенной хромосомы линии Z4) (Lang et al., 2018). В Китае созданы линии Zhongke 78 и Zhongke 15 с геном *YrT14* в транслокации из чужеродной хромосомы 7J или 7J^s (Guo X. et al., 2023). Ген *YrL693* установлен в интрогрессивной линии L693 (Huang et al., 2014). Потенциально новые гены устойчивости к желтой ржавчине (*YrCH-1BS*) и мучнистой росе выявлены в линиях с транслокациями T1BL.1BS-3Ai и T6BS.6AiL (Zhan H. et al., 2015; Zheng X. et al., 2020). *Th. intermedium* послужил также источником генов устойчивости к вирусу желтой карликовости ячменя (*Bdv2*, *Bdv3*) и полосатой мозаики пшеницы (*Wsm1*) (Wells et al., 1982; Gill et al., 1995; Hohmann et al., 1996; Ohm et al., 2005; Li H., Wang, 2009; McIntosh et al., 2018).

Thinopyrum intermedium может быть использован не только как резервуар генов для улучшения пищевой ценности мягкой пшеницы, но и как пастбищная и кормовая культура. В 1980-х гг. были начаты работы по одомашниванию пырея промежуточного (Bajgain et al., 2020; Потоцкая и др., 2022). Для кормовых культур ценны такие признаки, как многолетний образ жизни, быстрое отрастание после скашивания или выпаса скота, хорошие кормовые свойства, морозостойкость и устойчивость к болезням, а также улучшенное качество кормов (Hassani et al., 2000; Lammer et al., 2005). В результате длительной работы были выведены многолетние сорта пырея промежуточного (Kernza, MN-Clearwater, Sova) для получения фуражного зерна или двойного назначения (на зерно и сено) (Hassani et al., 2000; Bajgain et al., 2020; Потоцкая и др., 2022). Эти сорта представляют интерес в качестве резервуара генов для различных направлений селекции пшеницы.

Интрогрессия генетического материала диплоидных и тетраплоидных видов родов *Thinopyrum* и *Agropyron* в геном пшеницы

Несмотря на большие достижения в области отдаленной гибридизации, интрогрессия материала от полиплоидных гетерогеномных видов остается сложной проблемой. В связи с этим в качестве дополнительных резервуаров ценных генов были использованы диплоидные и тетраплоидные виды с геномами, сходными с субгеномами

Th. intermedium и *Th. ponticum*: *Th. bessarabicum*, *Th. elongatum*, *Th. junceiforme*.

Вид *Th. bessarabicum* (JJ или E^bE^b) отличается высокой толерантностью к засолению почвы (Gorham et al., 1986). Для облегчения переноса генов из *Th. bessarabicum* были созданы гекса- и октоплоидные амфилоиды ($2n = 4x = 42$, AABVJJ = AABVE^bE^b, или $2n = 8x = 56$, AABVDDJJ) (Qi et al., 2010). На их основе получены линии с хромосомами 5A и 5D, замененными на 5J. Позже была создана улучшенная линия с транслокацией T2JS-2BS-2BL от *Th. bessarabicum* (см. табл. 2) (Guo J. et al., 2016).

Геномный состав вида *Th. elongatum* в настоящее время уточняется. С использованием методов молекулярной цитогенетики в нем выявлены ди-, тетра-, гекса- и декаплоидные формы (Colmer et al., 2006; Chen S. et al., 2013; Chen C. et al., 2023; Shi et al., 2023). Однако при исследовании декаплоидов с помощью дифференцирующей субгеномы GISH с меченой ДНК *Pseudoroegneria* (St) у них выявлены два St-подобных и три E-подобных субгенома (Wang L. et al., 2017; Baker et al., 2020). В связи с этим декаплоидные формы, вероятно, относятся к пырею понтийскому. Вид *Th. elongatum* обладает устойчивостью к болезням, засолению, засухе, подтоплению и экстремальным температурам (Li Z.S. et al., 2008; Ceoloni et al., 2014; Li X. et al., 2017; Yang Z. et al., 2022). В гибридизацию были включены ди- и тетраплоидные образцы. На их основе получены линии с дополненными, замещенными хромосомами и транслокациями разного размера. Линии с коротким плечом хромосомы 4Ag *Th. elongatum* несут locus с геном/генами *Pm*, отвечающим за устойчивость широкого спектра к мучнистой росе (Yang G. et al., 2023).

Тетраплоидный вид *Th. junceiforme* ($2n = 4x = 28$, J₁J₁J₂J₂) распространен в морских прибрежных зонах и адаптирован к заболачиванию, засолению, низкому содержанию азота и тепловому стрессу (Singh D., 2019). Для переноса генетического материала *Th. junceiforme* был получен амфилоид, а затем созданы дополненные и интрогрессивные линии с транслокациями разной величины. Эти линии, наряду с устойчивостью к абиотическим факторам, проявили высокую устойчивость к фузариозу колоса и вирусу полосатой мозаики пшеницы (Singh D., 2019).

Помимо видов рода *Thinopyrum*, были проведены работы по отдаленной гибридизации с родом *Agropyron*. Вид *A. cristatum* ($2n = 4x = 28$, PPPP) устойчив к мучнистой росе, бурой и желтой ржавчине. На основе *A. cristatum* получены интрогрессивные линии с ценными генами в транслокациях из хромосом 2P, 5P, 6P и 7P (Zhang Z. et al., 2017; Jiang et al., 2018). Локусы хромосом 2P и 6P контролируют компактный тип растения с большим колосом и крупным зерном (Zhang Z. et al., 2017; Xu S. et al., 2023). Фрагмент хромосомы 5P индуцирует множественные структурные перестройки, включая транслокации между хромосомами различных субгеномов. Этот фрагмент потенциально может быть новым инструментом для усиления рекомбинации гомеологичных хромосом (Li W. et al., 2019).

В последние годы накапливается информация о наличии у видов с родственными субгеномами одинаковых или

сходных генов. В частности, диплоидный вид *Th. elongatum* был источником гена устойчивости к фузариозу колоса *Fhb-7EL*, аналогичного идентифицированному гену *Fhb7*, перенесенному из *Th. ponticum* (образец el2). В обоих видах гены *Fhb* были сцеплены с известным геном *Lr19* (Ceoloni et al., 2017; Ma et al., 2018; Kuzmanović et al., 2020). Эти факты подчеркивают необходимость тщательного изучения и сравнения интрогрессивного материала, полученного на основе видов *Thinopyrum*, для идентификации новых генов устойчивости к различным стрессам.

Опыт долгосрочного использования генов третичного генофонда для защиты пшеницы от болезней

В настоящее время идентифицировано более 100 генов устойчивости к каждому из видов ржавчины и мучнистой росы пшеницы, включая идентифицированные, неизвестные новые гены и локусы количественных признаков (QTL) (McIntosh et al., 2018). Значительная часть генов устойчивости была достаточно быстро преодолена в результате эволюционных процессов в популяциях патогенов (Kolmer, 2013; Patpour et al., 2022). Использование генетических ресурсов третичного генофонда в селекции пшеницы началось в 1960-х гг., когда были созданы подходящие донорные линии. Несмотря на большой набор интрогрессивных линий, малое число чужеродных генов интенсивно применяли в селекционных программах в мире. Такие результаты были обусловлены тем, что одни гены обладали слабым защитным эффектом, а другие значительно снижали хозяйственно ценные свойства растений (Friebe et al., 2000). В частности, некоторые из известных генов, перенесенных из видов *Thinopyrum* (*Lr29*, *Lr38*, *Sr43*), практически не вовлекались в селекцию из-за негативного влияния на агрономические признаки (Zhang W. et al., 2005).

Опыт интенсивного использования чужеродных генов на протяжении нескольких десятилетий дает представление об их эффективности и воздействии на популяции патогенов. R. Johnson (1983), основываясь на анализе опыта растениеводства, предложил концепцию «длительной устойчивости», т. е. устойчивости, которая остается эффективной в течение длительного периода выращивания сорта на обширной территории в условиях, благоприятных для развития заболевания. Одним из наиболее значимых достижений в применении третичного генофонда была селекция сортов с транслокацией 1BL/1RS от ржи посевной сорта *Petkus*, несущей гены устойчивости к набору ржавчинных болезней и мучнистой росе (*Lr26/Sr31/Yr9/Pm8*). Широкое распространение сортов, защищенных геном *Sr31*, привело к подавлению популяций *P. graminis* f. sp. *tritici* по всему миру в течение нескольких десятилетий, вплоть до появления расы Ug99 в Уганде в 1998 г. (Singh R.P. et al., 2015). В результате распространения рас группы Ug99 ген *Sr31* стал неэффективным в Африке и на Ближнем Востоке (Singh R.P. et al., 2015; Patpour et al., 2022), но остается эффективным в США, Канаде, Индии, Китае и России (Brag et al., 2019; Сколотнева и др., 2020; Wu et al., 2023). История использования сортов

с геном *Sr31* показывает, что он обеспечивал длительную устойчивость пшеницы к стеблевой ржавчине.

Опыт возделывания сортов, созданных в СИММУТ, в различных регионах мира показал, что наиболее ценными для защиты от прогрессирующей стеблевой ржавчины были 12 генов. Из них три гена были получены из мягкой пшеницы (*Sr2*, *Sr23*, *SrTmp*), а два – перенесены из первичного генофонда (*Sr33* и *Sr45*). Остальные *Sr* гены были перенесены из третичного и вторичного генофондов преимущественно в составе сложных локусов: из *Th. ponticum* (*Sr24/Lr24*, *Lr19/Sr25*), *S. cereale* (*Sr31/Lr26/Yr9/Pm8*, *Sr1RS^{Amigo}/Pm17* и *Sr50*), *T. timopheevii* (*Sr36/Pm6*), *Ae. ventricosa* (*Sr38/Lr37/Yr17*) (Singh R.P. et al., 2015). Принимая во внимание высокий риск распространения рас группы Ug99, большое внимание было уделено эффективности против нее известных *Sr* генов. В настоящее время эффективны против расы группы Ug99 гены *Sr25*, *Sr26*, *Sr43*, *Sr61* из *Th. ponticum*, а также *Sr44* из *Th. intermedium* (Zhang J. et al., 2021; Pathotype Tracker, 2023). До появления расы Ug99 вирулентность к *Sr24* была редкой в популяциях *P. graminis* f. sp. *tritici* во всем мире, однако к 2006 г. вирулентность появилась у пяти рас группы Ug99 в Африке (Jin et al., 2008; Bhavani et al., 2019). В Австралии ген *Sr24* был эффективен около 20 лет, а *Sr26* остается эффективным уже несколько десятилетий, что можно рассматривать как длительную устойчивость к стеблевой ржавчине (Park et al., 2015; Zhang J. et al., 2021).

В период 1983–2012 гг. в мире было создано около 12.5 тысячи сортов и линий мягкой пшеницы. Генетический материал видов *Thinopyrum*, преимущественно *Th. ponticum* (93 %), активно использовали для защиты сортов (Martynov et al., 2016). Распределение пырейных генов в сортах значительно варьирует в зависимости от региона. Это может быть обусловлено адаптацией сортов к климату, технологическими требованиями к качеству продукции и популяциями патогенов. Более половины североамериканских сортов имели интрогрессии от *Th. ponticum*, реже они присутствовали в сортах Австралии (12.6 %), Азии (14.8 %) и Южной Америки (8.5 %) (Martynov et al., 2016). В США большинство озимых сортов были защищены генами *Lr24/Sr24* (Kolmer et al., 2007), а *Lr19/Sr25* присутствовали у 12 % сортов. В Австралии для защиты пшеницы от ржавчины в основном использовали *Lr24/Sr24* (82 %), реже – *Lr19/Sr25* и *Sr26*. В Южной Африке и Египте около 5 % сортов несли гены *Lr24/Sr24*. В России и Китае преимущественно включали в сорта гены *Lr19/Sr25* (Martynov et al., 2016; Xu X. et al., 2018; Gulyaeva et al., 2021). Со временем в некоторых регионах устойчивость сортов с пырейными генами была преодолена ржавчинными грибами. Так, ген *Lr19* был преодолен в Мексике и Индии (Huerta-Espino, Singh, 1994; Bhardwaj et al., 2005). Расы *P. triticea*, вирулентные к *Lr24*, появились в Северной и Южной Америке, а также в Южной Африке, где транслокацию с генами *Lr24/Sr24* применяли в течение длительного времени (Park et al., 2002; Kolmer et al., 2007; Li H., Wang, 2009). На примерах популяций *P. triticea* в США показано, что доли вирулентных к *Lr19* и *Lr24* аллелей были выше в регионах, где преимущественно культивировали сорта с комплементарными генами, но

снижались в других зонах (Kolmer et al., 2007; Kolmer, 2013). В других регионах мира, где сорта с транслокацией *Sr24/Lr24* были мало распространены, гены *Sr24* и *Lr24* остаются эффективными (Xu X. et al., 2018; Gulyaeva et al., 2021).

Посевы мягкой пшеницы в России представляют собой интересную модель для оценки действия генов устойчивости к листовая и стеблевой ржавчине. Основные посевы расположены в европейской (Северо-Кавказский, Центрально-Черноземный, Центральный и Поволжский регионы) и азиатской (Южный Урал и Западная Сибирь) частях страны. На посевах существуют различающиеся европейские и азиатские популяции *P. graminis* f. sp. *tritici* и *P. triticina* (Сколотнева и др., 2020; Gulyaeva et al., 2021). Поволжье и Южный Урал являются зонами контакта между популяциями благодаря переносу спор патогенов воздушными потоками (Gulyaeva et al., 2021).

В 1970–2020 гг. в регионах России были созданы сорта, защищенные различными генами *Lr* и *Sr* из третичного генофонда. Поволжские сорта (в разные годы от 15 до 30 %) несли транслокации *Lr19/Sr25* и *Lr6Agi/Sr6Agi* (Сибикеев и др., 2017; Gulyaeva et al., 2021). В южноуральские сорта были введены гены *Lr9* и *LrSp* от *Ae. umbellulata* и *Ae. speltoides* соответственно, а в западносибирские – *Lr9*. Гены *Lr26/Sr31* и комбинации менее эффективных генов *Lr* и *Sr* присутствовали в сортах всех регионов, а *Sr24/Lr24* были редки (менее 1 % сортов) (Gulyaeva et al., 2021; Baranova et al., 2023). Долговременное изучение популяций *P. triticina* показало, что вирулентность к *Lr19* преобладала в поволжской популяции до 2010 г., но по мере расширения спектра генов устойчивости частота аллелей вирулентности к *Lr19* снизилась. Аллели вирулентности к *Lr19* и *Lr9* не накапливались в популяциях *P. triticina*, если в регионах отсутствовали (или были мало распространены) сорта с комплементарными генами. Так, в Центральном и Северо-Западном регионах, близких к Поволжью, аллели вирулентности к *Lr19* и *Lr9* были редкими в 2001–2010 гг., а позже исчезли из популяций (Gulyaeva et al., 2023). В Южно-Уральском и Западно-Сибирском регионах ген *Lr9* был преодолен в 2008 г. (Мешкова и др., 2012), но *Lr19* остается эффективным (Gulyaeva et al., 2021). Во всех популяциях вирулентность к *Lr24* была чрезвычайно редкой, а вирулентность к *Lr6Agi* и *LrSp* полностью отсутствовала. Также не обнаружено патотипов, вирулентных к комбинациям *Lr19 + Lr26* и *Lr9 + Lr26* (Gulyaeva et al., 2021).

Стеблевая ржавчина в течение длительного времени существенно не поражала посевы пшеницы в большинстве регионов России. Первые сильные вспышки болезни были отмечены в Поволжье в 2013 и 2014 гг., а также в Западной Сибири и соседнем Северном Казахстане в 2015 г. (Сибикеев и др., 2016; Shamanin et al., 2016). Сорта с геном *Sr31* были поражены в обоих регионах (Сибикеев и др., 2016; Plotnikova et al., 2022), но новые патотипы не принадлежали к расе Ug99 (Patrou et al., 2022). В следующие годы вирулентные патотипы исчезли из популяций, и ген *Sr31* остается эффективным в России (Сколотнева и др., 2020; Baranova et al., 2023). К концу эписитотии стеблевой ржавчины в Западной Сибири в 2015 г. сорта и линии с генами *Sr24*, *Sr25* и *Sr26* были умеренно поражены, однако затем

их устойчивость восстановилась (Plotnikova et al., 2023a). В Поволжье линии с генами *Sr25* проявили восприимчивость к стеблевой ржавчине в 2022 г., но гены *Sr24* и *Sr26* остались высокоэффективными (Baranova et al., 2023).

После преодоления отдельных генов устойчивости к ржавчинным болезням сорта начали защищать с комбинациями генов. Комбинации пырейных генов (*Sr24/Lr24* или *Lr19/Sr25*) с ржаными *Lr26/Sr31* или *Sr36/Pm6* от *T. timopheevii*, а также *Lr9 + Lr26/Sr31* были высокоэффективными против ржавчины в разных регионах мира (Park et al., 2002; Martynov et al., 2016; Gulyaeva et al., 2021). В Поволжье также были эффективны комбинации *Lr19/Sr25 + Lr6Agi/Sr6Agi* или *Lr19/Sr25 + Sr22* (от *T. monococcum*) (Сибикеев и др., 2017, 2021). Высокую устойчивость к бурой и стеблевой ржавчине показали сорта с комбинациями пырейных генов *Lr19/Sr25* или *Sr24/Lr24* с любым из APR генов, представленных в сложных локусах: *Lr34/Sr57/Yr18/Pm38*, *Sr2/Lr27/Yr30*, *Lr46/Sr58/Yr29*, *Lr67/Sr55/Yr46* (Aravindh et al., 2020).

Цена вирулентности к генам третичного генофонда и проявление механизмов устойчивости видов-нехозяев в интрогрессивных образцах пшеницы

В агроэкосистемах постоянно происходит сопряженная эволюция патогенов с растениями, направленная на преодоление устойчивости сортов. На примере *P. triticina* было показано, что в популяциях регулярно появляются новые патотипы, но более половины из них встречаются однократно, а затем исчезают (Gulyaeva et al., 2023). Для закрепления в популяции новая форма должна приобрести набор признаков, усиливающих ее приспособленность. Приспособленность (fitness) определяют как относительную способность генотипа существовать во времени и вносить вклад в генофонд популяции. Приспособленность зависит как от жизнеспособности генотипа, так и от интенсивности его размножения (Park et al., 2002). Новые гены вирулентности позволяют расширять круг пораженных растений, но могут иметь разное влияние (цену) на приспособленность патогенов (virulence cost, fitness penalty). При благоприятных условиях среды новый патотип может накапливать гены-модификаторы, повышающие его адаптивные свойства. Однако в стрессовых условиях новые гены могут снизить жизнеспособность и размножение, что проявляется в снижении приспособленности паразита, а в некоторых случаях приводит к летальному эффекту и быстрому исчезновению новой формы из популяции (Antonovics, Alexander, 1989; Zhan J., McDonald, 2013).

Растения играют роль среды обитания для паразитических грибов, поэтому генотипы сортов и разнообразие культур оказывают большое влияние на популяции патогенов. Цена вирулентности может отрицательно коррелировать с длительностью устойчивости сортов к болезням. Наблюдавшееся в 1960–1990 гг. подавление популяций *P. graminis* f. sp. *tritici* в большинстве регионов мира после распространения сортов пшеницы с геном *Sr31*, а также исчезновение вирулентных к *Sr31* клонов из российских популяций в 2020-х гг. показывают, что цена вирулентности к этому гену велика, что резко снижает при-

способленность патогена. В то же время появление расы Ug99 продемонстрировало возможность повышения приспособленности в условиях Африки при адаптации к сортам с геном *Sr31*. Отмечено увеличение частоты вирулентных рас в регионах со значительной долей сортов с *Lr19*, *Lr24*, *Sr24* и *Sr25*, но снижение их частоты в регионах с другим набором сортов (Kolmer, 2013; Gultyaeva et al., 2021; Varanova et al., 2023). Это свидетельствует о том, что вирулентные к пырейным генам патотипы получили некоторое конкурентное преимущество на соответствующих сортах, но их приспособленность снизилась в других зонах. О высокой цене вирулентности к генам *Lr28* и *LrSp* от *Ae. speltooides* (вплоть до летальности) свидетельствует то, что вирулентные патотипы в российских популяциях *P. triticina* не выявлены в течение десятилетий (Gultyaeva et al., 2021). В Западной Сибири в 2015 г. отмечено резкое повышение частоты вирулентности к *Lr47* (от *Ae. speltooides*) – до 70 %, но в следующие годы вирулентные клоны исчезли из популяции (Плотникова и др., 2018). Вероятно, вирулентность к гену *Lr47* значительно снижает приспособленность гриба.

Патогенные грибы не способны существовать на видах, к которым они не были специализированы, так называемых нехозяевах. Устойчивость видов-нехозяев редко преодолевается, поэтому ее генетический контроль и защитные механизмы представляют большой интерес (Niks, 2014). Для создания сортов с длительной устойчивостью к болезням считается перспективным перенос защитных механизмов видов-нехозяев в культурные растения. Согласно сформулированной в 2010-х гг. гипотезе, устойчивость к патогенам нехозяев и хозяев контролируется различными генетическими системами (PTI и ETI соответственно) (Peng et al., 2018).

При изучении взаимодействия *P. graminis* f. sp. *tritici* с видами-нехозяевами *S. cereale* и *Th. ponticum* было установлено, что развитие патогена прекращалось на ранних стадиях развития, до внедрения в ткани (прегаусториальная устойчивость). Нарушение взаимодействия проявлялось в нарушении ориентации инфекционных структур на поверхности растений и подавлении образования аппрессориев, обеспечивающих проникновение в устьица (Plotnikova et al., 2022, 2023a). При заражении *P. graminis* f. sp. *tritici* линий и сортов пшеницы с ржаными и пырейными генами (*Sr31*, *Sr24*, *Sr25* и *Sr26*) были выявлены сходные признаки нарушения развития на поверхности растений. Кроме того, в растениях с этими генами установлена генерация активных форм кислорода (АФК) защитными клетками устьиц при контакте с аппрессориями. Генерация АФК приводила к гибели ржавчинного гриба до проникновения в ткани растений (Plotnikova et al., 2022, 2023a). Очевидно, гены пырея и ржи распознают разные компоненты клеточных стенок патогена.

Сходные защитные механизмы были определены при взаимодействии *P. triticina* с видами-нехозяевами и линиями пшеницы с пырейными генами *Lr19* и *Lr38* (Плотникова, 2008, 2009). Аналогичная генерация АФК защитными клетками устьиц, названная устьичным иммунитетом, была обнаружена при инфицировании модельного вида *Arabidopsis thaliana* непатогенными бактериями *Escherichia coli* и *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* (Zeng, He,

2010; Melotto et al., 2017). Это указывает на то, что отдельные гены третичного генофонда могут обеспечивать сходные с нехозяйскими защитные механизмы, которые подавляют развитие гриба на ранних стадиях и предотвращают проникновение в ткани. При возникновении вирулентности химический состав и иммунологические свойства клеточной стенки гриба могут изменяться. Вероятно, такие изменения влияют на жизнеспособность и приспособленность мутантных клонов, что приводит к исчезновению их из популяций. Можно предположить, что появление у патогенов вирулентности к двум генам (*Sr24 + Sr31* или *Lr19 + Lr26* и т. д.) вызывает потерю/изменение набора важных компонентов клеток, что вредно или летально для патотипов. Это объясняет высокую устойчивость сортов с сочетаниями транслокаций от пырея и ржи к стеблевой и бурой ржавчине в разных регионах мира.

Благодаря прогрессу в области молекулярной генетики появилась возможность переноса в сорта набора генов устойчивости в форме кассет (до пяти генов). Для конструирования сортов с длительной устойчивостью к биотрофным патогенам особый интерес представляют гены, контролирующие устойчивость РТИ-типа (нехозяев) (Liu X. et al., 2021). В связи с этим гены *Thinopyrum* и родственных родов, обеспечивающие защиту, сходную с нехозяйской, перспективны для создания эффективных генных кассет.

Заключение

Увеличение производства зерна пшеницы является стратегической задачей для обеспечения продовольствием растущего населения мира. Расширение генетического разнообразия сортов необходимо для организации устойчивого зернового производства. Виды вторичного и третичного генофондов с гомеологичными геномами, включая род *Thinopyrum*, признаны важными источниками генов устойчивости к болезням и абиотическим факторам. Наиболее ценны для селекции полиплоидные виды *Th. ponticum* и *Th. intermedium*. Исследования, проведенные в последние десятилетия, показали, что родственные виды *Th. elongatum*, *Th. bessarabicum*, *Th. junceiforme* и *A. cristatum* также могут быть донорами полезных признаков для улучшения свойств пшеницы. В настоящее время создано большое число интрогрессивных линий пшеницы, устойчивых к заболеваниям (включая виды ржавчины, мучнистую росу, септориозы, фузариоз колоса, желтую пятнистость и вирусные болезни) и толерантных к абиотическим факторам (засухе, экстремальным температурам, засолению и т. д.). Однако в селекции использовали небольшое число интрогрессий, что связано с негативным воздействием остальных чужеродных фрагментов на агрономические признаки пшеницы. Для улучшения свойств интрогрессивных линий были проведены работы по уменьшению размеров локусов или использованию компенсирующих Робертсоновских транслокаций (RobTs), восстанавливающих утраченные функции пшеничной хромосомы.

Опыт длительного культивирования сортов с генами, интрогрессированными от *S. cereale* и *Th. ponticum*, показал, что они существенно влияют на популяции *P. graminis* f. sp. *tritici* и *P. triticina*. Вероятно, аллели вирулент-

ности к ржаным и пырейным генам снижают приспособленность ржавчинных грибов, что приводит к частичному или полному устранению новых патотипов из популяций грибов. Сорты с комбинациями транслокаций от пырея удлиненного и ржи сохраняют высокую устойчивость к стеблевой и бурой ржавчине в различных регионах мира. Виды *Th. ponticum* и *S. cereale* являются видами-нехозяевами для *P. graminis* f. sp. *tritici* и *P. triticina*, и их защитные механизмы обеспечивают подавление развития патогенов на поверхности растений или при попытке внедрения в устьица. Гены устойчивости, интрогрессированные от *Th. ponticum* и *S. cereale* (*Sr24*, *Sr25*, *Sr26*, *Sr31*, *Lr19*, *Lr38*), контролируют проявления устойчивости, сходные с защитными механизмами нехозяев. Такие особенности делают эти гены (и гены с аналогичным действием) перспективными для создания сортов с длительной устойчивостью, что может быть ускорено с помощью молекулярных технологий.

Список литературы / References

Гончаров Н.П. Научное обеспечение селекции и семеноводства Сибири в XXI в. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2021;25(4):448-459. DOI 10.18699/VJ21.050

[Goncharov N.P. Scientific support to plant breeding and seed production in Siberia in the XXI century. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii* = *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2021;25(4):448-459. DOI 10.18699/VJ21.050]

Давоян Р.О., Бебякина И.В., Давоян Э.Р., Зинченко А.С., Зубанова Ю.С., Миков Д.С. Интрогрессивные линии мягкой пшеницы с генетическим материалом *Agropyron glaucum*. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2015;19(1):83-90. DOI 10.18699/VJ15.010

[Davoyan R.O., Bebyakina I.V., Davoyan E.R., Zinchenco A.N., Zubanova Y.S., Mikov D.S. Introgression of common wheat lines with genetic material of *Agropyron glaucum*. *Russ. J. Genet. Appl. Res.* 2016;6(1):54-61. DOI 10.1134/S2079059716010056]

Леонова И.Н. Влияние чужеродного генетического материала на проявление хозяйственно важных признаков мягкой пшеницы (*T. aestivum* L.). *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2018;22(3):321-328. DOI 10.18699/VJ18.367

[Leonova I.N. Influence of alien genetic material on the manifestation of agronomically important traits of common wheat (*T. aestivum* L.). *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii* = *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2018;22(3):321-328. DOI 10.18699/VJ18.367 (in Russian)]

Мешкова Л.В., Россеева Л.П., Кореньюк Е.А., Белан И.А. Динамика распространения патотипа возбудителя бурой ржавчины, вирулентного к сортам пшеницы с геном *Lr9* в Омской области. *Микология и фитопатология*. 2012;46(6):397-400

[Meshkova L.V., Rosseeva L.P., Korenyuk E.A., Belan I.A. Dynamics of distribution of the wheat leaf rust pathotypes virulent to the cultivars with *Lr9* gene in Omsk region. *Mikologiya i Fitopatologiya* = *Mycology and Phytopathology*. 2012;46(6):397-400 (in Russian)]

Плотникова Л.Я. Влияние свойств поверхности и физиологических реакций растений-нехозяев на развитие клеточных структур ржавчинных грибов. *Цитология*. 2008;50(5):439-446

[Plotnikova L.Ya. Influence of the surface features and physiological reactions of non-host species on the development of cellular structures of rust fungi. *Tsitologiya* = *Cytology*. 2008;50(5):439-446 (in Russian)]

Плотникова Л.Я. Участие активных форм кислорода в защите линий пшеницы с генами устойчивости видов рода *Agropyron* от бурой ржавчины. *Физиология растений*. 2009;56(2):181-189

[Plotnikova L.Ya. The involvement of reactive oxygen species in defense of wheat lines with the genes introgressed from *Agropy-*

ron species contributing the resistance against brown rust. *Russ. J. Plant Physiol.* 2009;56(2):181-189. DOI 10.1134/S102144370902006X]

Плотникова Л.Я., Айдосова А.Т., Рыспекова А.Н., Мясников А.Ю. Интрогрессивные линии мягкой пшеницы с генами пырея *Agropyron elongatum*, устойчивые к листовым болезням, на юге Западной Сибири. *Вестн. ОмГАУ*. 2014;4(16):3-7

[Plotnikova L.Ya., Aidosova A.T., Rispekova A.N., Myasnikov A.Yu. Introgressive lines of common wheat with genes of wheat grass *Agropyron elongatum* resistant to leaf diseases in the South West Siberia. *Vestnik OmGAU* = *OmskSAU Bull.* 2014;4(16):3-7 (in Russian)]

Плотникова Л.Я., Мешкова Л.В., Гульяева Е.И., Митрофанова О.П., Лапочкина И.Ф. Тенденция преодоления устойчивости к бурой ржавчине интрогрессивных линий мягкой пшеницы с генетическим материалом *Aegilops speltoides* Tausch. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2018;22(5):560-567. DOI 10.18699/VJ18.395

[Plotnikova L.Ya., Meshkova L.V., Gulyaeva E.I., Mitrofanova O.P., Lapochkina I.F. A tendency towards leaf rust resistance decrease in common wheat introgression lines with genetic material from *Aegilops speltoides* Tausch. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii* = *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2018;22(5):560-567. DOI 10.18699/VJ18.395 (in Russian)]

Плотникова Л.Я., Сагендыкова А.Т., Игнатъева Е.Ю. Защита мягкой пшеницы с помощью генов пырея удлиненного при ускорении физиологической специализации возбудителя стеблевой ржавчины. *Вестн. ОмГАУ*. 2021;4:35-44. DOI 10.48136/2222-0364_2021_4_35

[Plotnikova L.Ya., Sagendykova A.T., Ignatyeva E.Y. Defence of bread wheat with the tall wheatgrass genes while accelerating the physiological specialization of the causative agent of stem rust. *Vestnik OmGAU* = *OmskSAU Bull.* 2021;4:35-44. DOI 10.48136/2222-0364_2021_4_35 (in Russian)]

Потоцкая И.В., Шаманин В.П., Айдаров А.Н., Моргунюв А.И. Использование пырея среднего (*Thinopyrum intermedium*) в селекции. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2022;26(5):413-421. DOI 10.18699/VJGB-22-51

[Pototskaya I.V., Shamanin V.P., Aydarov A.N., Morgounov A.I. The use of wheatgrass (*Thinopyrum intermedium*) in breeding. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii* = *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2022;26(5):413-421. DOI 10.18699/VJGB-22-51 (in Russian)]

Сибикеев С.Н., Марклова Т.С., Баукунова Е.А., Дружин А.Е. Вероятная угроза распространения расы Ug99 *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* пшеницы на Юго-Востоке России. *Рос. с.-х. наука*. 2016;1:18-20

[Sibikeev S.N., Markelova T.S., Baukenova E.A., Druzhin A.E. Likely threat of the spread of race Ug99 of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* on wheat in Southeastern Russia. *Russ. Agric. Sci.* 2016;42(2):145-148. DOI 10.3103/S1068367416020154]

Сибикеев С.Н., Бадаева Е.Д., Гульяева Е.И., Дружин А.Е., Шишкина А.А., Драгович А.Ю., Крупин П.Ю., Карлов Г.И., Кхуат Т.М., Дивашук М.Г. Сравнительный анализ хромосом 6Ag¹ и 6Ag² *Agropyron intermedium* (Host) Beauv в сортах мягкой пшеницы и линиях с пшенично-пырейными замещениями. *Генетика*. 2017;53(3):298-309. DOI 10.7868/S0016675817030110

[Sibikeev S.N., Badaeva E.D., Gulyaeva E.I., Druzhin A.E., Shishkina A.A., Dragovich A.Y., Kroupin P.Y., Karlov G.I., Khuat T.M., Divashuk M.G. Comparative analysis of *Agropyron intermedium* (Host) Beauv 6Ag¹ and 6Ag² chromosomes in bread wheat cultivars and lines with wheat-pyrene grass substitutions. *Russ. J. Genet.* 2017;53(3):314-324. DOI 10.1134/S1022795417030115]

Сибикеев С.Н., Баранова О.А., Дружин А.Е. Пребридинговое изучение интрогрессивных линий яровой мягкой пшеницы, несущих комбинации *Sr22+Sr25* и *Sr35+Sr25* генов устойчивости к стеблевой ржавчине. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2021;25(7):713-722. DOI 10.18699/VJ21.081

- [Sibikeev S.N., Baranova O.A., Druzhin A.E. A prebreeding study of introgression spring bread wheat lines carrying combinations of stem rust resistance genes, *Sr22+Sr25* and *Sr35+Sr25*. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2021;25(7):713-722. DOI 10.18699/VJ21.081]
- Сколотнева Е.С., Кельбин В.Н., Моргунов А.И., Бойко Н.И., Шаманин В.П., Салина Е.А. Расовый состав Новосибирской популяции *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*. *Микология и фитопатология*. 2020;54(1):49-58. DOI 10.31857/s0026364820010092
- [Skolotneva E.S., Kelbin V.N., Morgunov A.I., Boiko N.I., Shamanin V.P., Salina E.A. Races composition of the Novosibirsk population of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*. *Biol. Bull. Rev.* 2023;13(1):S114-S122. DOI 10.1134/S2079086423070125]
- Торопова Е.Ю., Казакова О.А., Пискарев В.В. Эпифитотический процесс септориоза на сортах яровой пшеницы. *Вавилровский журнал генетики и селекции*. 2020;24(2):139-148. DOI 10.18699/VJ20.609
- [Торопова Е.Ю., Казакова О.А., Пискарев В.В. *Septoria* blotch epidemic process on spring wheat varieties. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2020; 24(2):139-148. DOI 10.18699/VJ20.609]
- Упельник В.П., Белов В.И., Иванова Л.П., Долгова С.П., Демидов А.С. Наследие академика Н.В. Цицина – современное состояние и перспективы использования коллекции промежуточных пшенично-пырейных гибридов. *Вавилровский журнал селекции и генетики*. 2012;16(3):667-674
- [Upelniek V.P., Belov V.I., Ivanova L.P., Dolgova S.P., Demidov A.S. Heritage of academician N.V. Tsitsin: state-of-the-art and potential of the collection of intermediate wheat × couch grass hybrids. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2012;16(3):667-674 (in Russian)]
- Фисенко А.В., Кузмина Н.П. Отдаленная гибридизация в селекции озимой пшеницы на зимостойкость. *Аграр. Россия*. 2020;5:3-8. DOI 10.30906/1999-5636-2020-5-3-8
- [Fisenko A.V., Kuzmina N.P. Remote hybridization of wheat in winter hardiness selection. *Agrarnaya Rossiya = Agricultural Russia*. 2020;5:3-8. DOI 10.30906/1999-5636-2020-5-3-8 (in Russian)]
- Цицин Н.В. Проблемы отдаленной гибридизации. В: Проблемы отдаленной гибридизации. М.: Колос, 1979;5-20
- [Tsitsin N.V. Issues of remote hybridization. In: Issues of Remote Hybridization. Moscow: Kolos Publ., 1979;5-20 (in Russian)]
- Ali N., Mujeeb-Kazi A. Food production: global challenges to mitigate climate change. In: Physiological, Molecular, and Genetic Perspectives of Wheat Improvement. 2021;1-13. DOI 10.1007/978-3-030-59577-7_1
- Ali S., Rodriguez-Algaba J., Thach T., Sorensen C.K., Hansen J.G., Lassen P., Nazari K., Hodson D.P., Justesen A.F., Hovmøller M.S. Yellow rust epidemics worldwide were caused by pathogen races from divergent genetic lineages. *Front. Plant Sci.* 2017;8:1057. DOI 10.3389/fpls.2017.01057
- Alisaac E., Mahlein A.-K. *Fusarium* head blight on wheat: biology, modern detection and diagnosis and integrated disease management. *Toxins*. 2023;15(3):192. DOI 10.3390/toxins15030192
- Antonovics J., Alexander H.M. The concept of fitness in plant-fungal pathogen systems. In: Leonard K.J., Fry W.E. (Eds.) *Plant Disease Epidemiology*. New York: McGraw-Hill, 1989;2:185-214
- Aravindh R., Sivasamy M., Ganesamurthy K., Jayaprakash P., Gopalakrishnan C., Geetha M., Nisha R., Shajitha P., Peter J., Sindhu P.A., Vikas V.K. Marker assisted stacking/pyramiding of stem rust, leaf rust and powdery mildew disease resistance genes (*Sr2/Lr27/Yr30*, *Sr24/Lr24* and *Sr36/Pm6*) for durable resistance in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Electron. J. Plant Breed.* 2020;11(3):907-991. DOI 10.37992/2020.1103.148
- Arora S., Steuernagel B., Gaurav K., Chandramohan S., Long Y., Matny O., Johnson R., Enk J., Periyannan S., Singh N., ... Bentley A.R., Ayliffe M., Olson E., Xu S.S., Steffenson B.J., Lagudah E., Wulff B.B.H. Resistance gene cloning from a wild crop relative by sequence capture and association genetics. *Nat. Biotechnol.* 2019; 37(2):139-143. DOI 10.1038/s41587-018-0007-9
- Babkenova S.A., Babkenov A.T., Pakholkova E.V., Kanafin B.K. Pathogenic complexity of *Septoria* spot disease of wheat in northern Kazakhstan. *Plant Sci. Today*. 2020;7(4):601-606. DOI 10.14719/pst.2020.7.4.798
- Bajgain P., Zhang X., Jungers J.M., DeHaan L.R., Heim B., Sheaffer C.C., Wyse D.L., Anderson J.A. 'MN-Clearwater', the first food-grade intermediate wheatgrass (*Kernza* perennial grain) cultivar. *J. Plant Regist.* 2020;14(3):288-297. DOI 10.1002/plr.2.20042
- Baker L., Grewal S., Yang C., Hubbart-Edwards S., Scholefield D., Ashling S., Burridge A., Przewieslik-Allen A., Wilkinson P., King I., King J. Exploiting the genome of *Thinopyrum elongatum* to expand the gene pool of hexaploid wheat. *Theor. Appl. Genet.* 2020;133(7): 2213-2226. DOI 10.1007/s00122-020-03591-3
- Baranova O., Solyanikova V., Kyrova E., Konkova E., Gaponov S., Sergeev V., Shevchenko S., Mal'chikov P., Dolzhenko D., Bepalova L., Ablova I., Tarhov A., Vasilova N., Askhadullin D., Askhadullin D., Sibikeev S.N. 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
- Bhardwaj S.C., Prashar M., Kumar M., Jain S.K., Datta D. *Lr19* resistance in wheat becomes susceptible to *Puccinia triticina* in India. *Plant Dis.* 2005;89(12):1360. DOI 10.1094/PD-89-1360A
- Bhavani S., Hodson D.P., Huerta-Espino J., Randhawa M.S., Singh R.P. Progress in breeding for resistance to Ug99 and other races of the stem rust fungus in CIMMYT wheat germplasm. *Front. Agric. Sci. Eng.* 2019;6(3):210-224. DOI 10.15302/J-FASE-2019268
- Brar G.S., Fetch T., McCallum B.D., Hucl P.J., Kutcher H.R. Virulence dynamics and breeding for resistance to stripe, stem, and leaf rust in Canada since 2000. *Plant Dis.* 2019;103(12):2981-2995. DOI 10.1094/PDIS-04-19-0866-FE
- Carmona M.A., Ferrazini M., Barreto D.E. Tan spot of wheat caused by *Drechslera tritici-repentis*: detection, transmission, and control in wheat seed. *Cereal Res. Commun.* 2006;34(2-3):1043-1049. DOI 10.1556/CRC.34.2006.2-3.236
- Ceoloni C., Kuzmanović L., Forte P., Gennaro A., Bitti A. Targeted exploitation of gene pools of alien *Triticeae* species for sustainable and multi-faceted improvement of the durum wheat crop. *Crop Pasture Sci.* 2014;65(1):96-111. DOI 10.1071/CP13335
- Ceoloni C., Forte P., Kuzmanović L., Tundo S., Moscetti I., De Vita P., Virili M.E., D'Ovidio R. Cytogenetic mapping of a major locus for resistance to *Fusarium headblight* and crown rot of wheat on *Thinopyrum elongatum* 7EL and its pyramiding with valuable genes from a *Th. ponticum* homoeologous arm onto bread wheat 7DL. *Theor. Appl. Genet.* 2017;130(10):2005-2024. DOI 10.1007/s00122-017-2939-8
- Chen C., Han Y., Xiao H., Zou B., Wu D., Sha L., Yang C., Liu S., Cheng Y., Wang Y., Kang H., Fan X., Zhou Y., Zhang T., Zhang H. Chromosome-specific painting in *Thinopyrum* species using bulked oligonucleotides. *Theor. Appl. Genet.* 2023;136(8):177. DOI 10.1007/s00122-023-04423-w
- Chen Q., Conner R.L., Laroche A. Identification of the parental chromosomes of the wheat-alien amphiploid agrotana by genomic in situ hybridization. *Genome*. 1995;38(6):1163-1169. DOI 10.1139/g95-154
- Chen Q., Conner R.L., Laroche A., Thomas J.B. Genome analysis of *Thinopyrum intermedium* and *Thinopyrum ponticum* using genomic in situ hybridization. *Genome*. 1998;41(4):580-586. DOI 10.1139/g98-055
- Chen S., Huang Z., Dai Y., Qin Y., Zhang L., Gao Y., Chen J. The development of 7E chromosome-specific molecular markers for *Thinopyrum elongatum* based on SLAF-seq technology. *PLoS One*. 2013;8(6):e65122. DOI 10.1371/journal.pone.0065122
- Chen X.M. Epidemiology and control of stripe rust [*Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*] on wheat. *Can. J. Plant Pathol.* 2005;27:314-337. DOI 10.1080/07060660509507230

- Colmer T.D., Flowers T.J., Munns R. Use of wild relatives to improve salt tolerance in wheat. *J. Exp. Bot.* 2006;57(5):1059-1078. DOI 10.1093/jxb/erj124
- Curtis T., Halford N.G. The challenge of increasing wheat yield and the importance of not compromising food safety. *Ann. Appl. Biol.* 2014;164(3):354-372. DOI 10.1111/aab.12108
- FAO Report. The impact of disasters and crises on agriculture and food security. Rome: FAO, 2021. DOI 10.4060/cb3673en
- Fedak G., Chen Q., Conner R.L., Laroche A., Petroski R., Armstrong K.W. Characterization of wheat-*Thinopyrum* partial amphiploids by meiotic analysis and genomic in situ hybridization. *Genome*. 2000;43(4):712-719. DOI 10.1139/g00-027
- Fones H., Gurr S. The impact of *Septoria tritici* Blotch disease on wheat: an EU perspective. *Fungal Genet. Biol.* 2015;79:3-7. DOI 10.1016/j.fgb.2015.04.004
- Frailie T.B., Innes R.W. Engineering healthy crops: molecular strategies for enhancing the plant immune system. *Curr. Opin. Biotechnol.* 2021;70:151-157. DOI 10.1016/j.copbio.2021.04.006
- Friebe B., Jiang J., Knott D.R., Gill B.S. Compensation indices of radiation-induced wheat-*Agropyron elongatum* translocations conferring resistance to leaf rust and stem rust. *Crop Sci.* 1994;34(2):400-404. DOI 10.2135/cropsci1994.0011183X003400020018x
- Friebe B., Jiang J., Raupp W.J., McIntosh R.A., Gill B.S. Characterization of wheat-alien translocations resistance to diseases and pest: current status. *Euphytica*. 1996;91:59-87. DOI 10.1007/BF00035277
- Friebe B., Raupp W.J., Gill B.S. Wheat alien translocation lines. *Ann. Wheat Newslett.* 2000;46:198-202
- 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(1-3):293-297. DOI 10.1159/000082412
- Gao P., Zhou Y., Gebrewahid T.W., Zhang P., Yan X., Li X., Yao Z., Li Z., Liu D. Identification of known leaf rust resistance genes in common wheat cultivars from Sichuan province in China. *Crop Protect.* 2019;115:122-129. DOI 10.1016/j.cropro.2018.09.012
- Gill B.S., Friebe B., Wilson D.L., Cox T.S. Registration of KS93WGRC27 wheat streak mosaic virus-resistant T4DL-4Ai#2S wheat germplasm. *Crop Sci.* 1995;35(4):1236-1237. DOI 10.2135/cropsci1995.0011183X003500040100x
- Gorham J., Forster B.P., Budrewicz E., Wyn J.R.G., Miller T.E., Law C.N. Salt tolerance in the Triticeae: solute accumulation and distribution in an amphidiploid derived from *Triticum aestivum* cv. Chinese Spring and *Thinopyrum bessarabicum*. *J. Exp. Bot.* 1986;37(10):1435-1449. DOI 10.1093/jxb/37.10.1435
- Gulyaeva E., Shaydayuk E., Gannibal P. Leaf rust resistance genes in wheat cultivars registered in Russia and their influence on adaptation processes in pathogen populations. *Agriculture*. 2021;11(4):319. DOI 10.3390/agriculture11040319
- Gulyaeva E., Shaydayuk E., Kosman E. Virulence diversity of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in common wheat in Russian regions in 2019–2021. *Agriculture*. 2022;12(11):1957. DOI 10.3390/agriculture12111957
- Gulyaeva E., Gannibal P., Shaydayuk E. Long-term studies of wheat leaf rust in the north-western region of Russia. *Agriculture*. 2023;13(2):255. DOI 10.3390/agriculture13020255
- Guo J., Yu X., Yin H., Liu G., Li A., Wang H., Kong L. Phylogenetic relationships of *Thinopyrum* and *Triticum* species revealed by SCoT and CDDP markers. *Plant Syst. Evol.* 2016;302:1301-1309. DOI 10.1007/s00606-016-1332-4
- Guo X., Huang Y., Wang J., Fu S., Wang C., Wang M., Zhou C., Hu X., Wang T., Yang W., Han F. Development and cytological characterization of wheat-*Thinopyrum intermedium* translocation lines with novel stripe rust resistance gene. *Front. Plant Sci.* 2023;14:1135321. DOI 10.3389/fpls.2023.1135321
- Han H., Ma X., Wang Z., Qi K., Yang W., Liu W., Zhang J., Zhou S., Lu Y., Yang X., Li X., Li L. Chromosome 5P of *Agropyron cristatum* induces chromosomal translocation by disturbing homologous chromosome pairing in a common wheat background. *Crop J.* 2023;11(1):228-237. DOI 10.1016/j.cj.2022.06.002
- Hang A., Bockelman H.E., Burton C.S. Cytological and seed morphological investigation of 250 accessions from the W.J. Sando collection. Agronomy Society of America, Crop Science Society of America, Soil Science Society of America meeting, November 6–10, 2005. Salt Lake City, Utah, 2005
- 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
- Hassani H.S., King I.P., Reader S.M., Caligari P.D.S., Miller T.E. Can tritipyrum, a new salt tolerant potential amphiploid, be a successful cereal like tritica? *J. Agric. Sci. Technol.* 2000;2(3):177-195
- He F., Wang Y.H., Bao Y.G., Ma Y.X., Wang X., Li X.F., Wang X. Chromosomal constitutions of five wheat-*Elytrigia elongata* partial amphiploids as revealed by GISH, multicolor GISH and FISH. *Comp. Cytogen.* 2017;11(3):525-540. DOI 10.3897/CompCytogen.v11i3.11883
- He R.L., Chang Z.J., Yang Z.J., Yuan Z.Y., Zhan H.X., Zhang X.J., Liu J.X. Inheritance and mapping of powdery mildew resistance gene *Pm43* introgressed from *Thinopyrum intermedium* into wheat. *Theor. Appl. Genet.* 2009;118(6):1173-1180. DOI 10.1007/s00122-009-0971-z
- Hohmann U., Badaeva K., Busch W., Friebe B., Gill B.S. Molecular cytogenetic analysis of *Agropyron chromatin* specifying resistance to barley yellow dwarf virus in wheat. *Genome*. 1996;39(2):336-347. DOI 10.1139/g96-044
- Hou L., Jia J., Zhang X., Li X., Yang Z., Ma J., Guo H., Zhan H., Qiao L., Chang Z. Molecular mapping of the stripe rust resistance gene *Yr69* on wheat chromosome 2AS. *Plant Dis.* 2016;100(8):1717-1724. DOI 10.1094/PDIS-05-15-0555-RE
- Huang Q., Li X., Chen W., Xiang Z., Zhong S., Chang Z., Zhang M., Zhang H.Y., Tan F.Q., Ren Z.L., Luo P.G. Genetic mapping of a putative *Thinopyrum intermedium*-derived stripe rust resistance gene on wheat chromosome 1B. *Theor. Appl. Genet.* 2014;127(4):843-853. DOI 10.1007/s00122-014-2261-7
- Huerta-Espino J., Singh R.P. First report on virulence in wheat with leaf rust resistance gene *Lr19* in Mexico. *Plant Dis.* 1994;78:640. DOI 10.1094/PD-78-0640C
- Jiang B., Liu T., Li H., Han H., Li L., Zhang J., Yang X., Zhou S., Li X., Liu W. Physical mapping of a novel locus conferring leaf rust resistance on the long arm of *Agropyron cristatum* chromosome 2P. *Front. Plant Sci.* 2018;9:817. DOI 10.3389/fpls.2018.00817
- Jin Y., Szabo L.J., Pretorius Z.A., Singh R.P., Ward R., Fetch T., Jr. Detection of virulence to resistance gene *Sr24* with in race TTKS of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*. *Plant Dis.* 2008;92(6):923-926. DOI 10.1094/PDIS-92-6-0923
- Johnson R. Genetic background of durable resistance. In: Lamberti F., Waller J.M., Vander Graaff N.A. (Eds.) Durable Resistance in Crops. New York: Plenum Press, 1983;152-163
- Knott D.R. Translocations involving *Triticum* chromosomes and *Agropyron* chromosomes carrying rust resistance. *Can. J. Genet. Cytol.* 1968;10(3):695-696. DOI 10.1139/g68-087
- Kocheshkova A.A., Kroupin P.Y., Bazhenov M.S., Karlov G.I., Pochtovy A.A., Upelnik V.P., Belov V.I., Divashuk M.G. Pre-harvest sprouting resistance and haplotype variation of ThVp-1 gene in the collection of wheat-wheatgrass hybrids. *PLoS One.* 2017;12(11):e0188049. DOI 10.1371/journal.pone.0188049
- Kolmer J. Leaf rust of wheat: pathogen biology, variation and host resistance. *Forests.* 2013;4(1):70-84. DOI 10.3390/f4010070
- Kolmer J.A., Jin Y., Long D.L. Wheat leaf and stem rust in the United States. *Aust. J. Agric. Res.* 2007;58(6):631-638. DOI 10.1071/AR07057
- Kosová K., Vítámvás P., Urban M.O., Kholová J., Prášil I.T. Breeding for enhanced drought resistance in barley and wheat – drought-associated traits, genetic resources and their potential utilization in

- breeding programmes. *Czech J. Gen. Pl. Breed.* 2014;50(4):247-261. DOI 10.17221/118/2014-CJGPB
- Kroupin P.Y., Kuznetsova V.M., Nikitina E.A., Martirosyan Y.T., Karlov G.I., Divashuk M.G. Development of new cytogenetic markers for *Thinopyrum ponticum* (Podp.) Z.-W. Liu & R.-C. Wang. *Comp. Cytogenet.* 2019;13(3):231-243. DOI 10.3897/CompCytogen.v13i3.36112
- Kumar A., Choudhary A., Kaur H., Mehta S. A walk towards wild grasses to unlock the clandestine of gene pools for wheat improvement: a review. *Plant Stress.* 2022;3:100048. DOI 10.1016/j.stress.2021.100048
- Kuzmanović L., Ruggeri R., Virili M.E., Rossini F., Ceoloni C. Effects of *Thinopyrum ponticum* chromosome segments transferred into durum wheat on yield components and related morpho-physiological traits in Mediterranean rain-fed conditions. *Field Crops Res.* 2016; 186:86-98. DOI 10.1016/j.fcr.2015.11.007
- Kuzmanović L., Rossini F., Ruggeri R., Pagnotta M.A., Ceoloni C. Engineered durum wheat germplasm with multiple alien introgressions: agronomic and quality performance agronomy. *Agronomy.* 2020;10(4):486. DOI 10.3390/agronomy10040486
- Lammer D., Cai X.W., Li H., Arterburn M., Chatelain J., Greco A., Lyon S., Gollnick M., Murrar T.D., Jones S.S. Utilization of *Thynopyrum* spp. in breeding winter wheat for disease resistance, stress tolerance, and perennial habit. In: Increasing Wheat Production in Central Asia through Science and International Cooperation. Proc. 1st Central Asian Wheat Conf. Almaty, Kazakhstan, 10–13 June, 2003. Almaty, 2005;147-151
- Lang T., La S., Li B., Yu Z., Chen Q., Li J., Yang E., Li G., Yang Z. Precise identification of wheat-*Thinopyrum intermedium* translocation chromosomes carrying resistance to wheat stripe rust in line Z4 and its derived progenies. *Genome.* 2018;61(3):177-185. DOI 10.1139/gen-2017-0229
- Li H., Wang X. *Thinopyrum ponticum* and *Th. intermedium*: the promising source of resistance to fungal and viral diseases of wheat. *J. Genet. Genomics.* 2009;36(9):557-565. DOI 10.1016/S1673-8527(08)60147-2
- Li H., Boshoff W.H.P., Pretorius Z.A., Zheng Q., Li B., Li Z. Establishment of wheat-*Thinopyrum ponticum* translocation lines with resistance to *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* Ug99. *J. Genet. Genom.* 2019;46(8):405-407. DOI 10.1016/j.jgg.2019.07.005
- Li M.Z., Wang Y.Z., Liu X.J., Li X.F., Wang H.G., Bao Y.G. Molecular cytogenetic identification of a novel wheat-*Th. ponticum* 1Js (1B) substitution line resistant to powdery mildew and leaf rust. *Front. Plant Sci.* 2021;12:727734. DOI 10.3389/fpls.2021.727734
- Li M.Z., Yuan Y.Y., Ni F., Li X.F., Wang H.G., Bao Y.G. Characterization of two wheat-*Thinopyrum ponticum* introgression lines with pyramiding resistance to powdery mildew. *Front. Plant Sci.* 2022; 13:943669. DOI 10.3389/fpls.2022.943669
- Li W., Zhang Q., Wang S., Langham M.A., Singh D., Bowden R.L., Xu S.S. Development and characterization of wheat-sea wheatgrass (*Thinopyrum junceiforme*) amphiploids for biotic stress resistance and abiotic stress tolerance. *Theor. Appl. Gen.* 2019;132(1):163-175. DOI 10.1007/s00122-018-3205-4
- Li X., Jiang X., Chen X., Song J., Ren C., Xiao Y., Gao X., Ru Z. Molecular cytogenetic identification of a novel wheat-*Agropyron elongatum* chromosome translocation line with powdery mildew resistance. *PLoS One.* 2017;12(9):e0184462. DOI 10.1371/journal.pone.0184462
- Li Z.S., Li B., Tong Y.P. The contribution of distant hybridization with decaploid *Agropyron elongatum* to wheat improvement in China. *J. Genet. Genomics.* 2008;35(8):451-456. DOI 10.1016/S1673-8527(08)60062-4
- Liu J., Chang Z., Zhang X., Yang Z., Li X., Jia J., Zhan H., Guo H., Wang J. Putative *Thinopyrum intermedium*-derived stripe rust resistance gene *Yr50* maps on wheat chromosome arm 4BL. *Theor. Appl. Genet.* 2013;126(1):265-274. DOI 10.1007/s00122-012-1979-3
- Liu L.Q., Luo Q.L., Li H.W., Li B., Li Z.S., Zheng Q. Physical mapping of the blue-grained gene from *Thinopyrum ponticum* chromosome 4Ag and development of blue-grain-related molecular markers and a FISH probe based on SLAF-seq technology. *Theor. Appl. Genet.* 2018;131(11):2359-2370. DOI 10.1007/s00122-018-3158-7
- Liu W., Jin Y., Rouse M., Friebe B., Gill B., Pumphrey M.O. Development and characterization of wheat-*Ae. searsii* Robertsonian translocations and a recombinant chromosome conferring resistance to stem rust. *Theor. Appl. Genet.* 2011a;122(8):1537-1545. DOI 10.1007/s00122-011-1553-4
- Liu W., Rouse M., Friebe B., Jin Y., Gill B., Pumphrey M.O. Discovery and molecular mapping of a new gene conferring resistance to stem rust, *Sr53*, derived from *Aegilops geniculata* and characterization of spontaneous translocation stocks with reduced alien chromatin. *Chromosome Res.* 2011b;19(5):669-682. DOI 10.1007/s10577-011-9226-3
- 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(5):1167-1177. DOI 10.1007/s00122-013-2044-6
- Liu X., Ao K., Yao J., Zhang Y., Li X. Engineering plant disease resistance against biotrophic pathogens. *Curr. Opin. Plant Biol.* 2021;60: 101987. DOI 10.1016/j.pbi.2020.101987
- Luo P., Hu X., Chang Z., Zhang M., Zhang H., Ren Z. A new stripe rust resistance gene transferred from *Thinopyrum intermedium* to hexaploid wheat (*Triticum aestivum*). *Phytoprotection.* 2009a;90(2): 57-63. DOI 10.7202/044023ar
- Luo P.G., Luo H.Y., Chang Z.J., Zhang H.Y., Zhang M., Ren Z.L. Characterization and chromosomal location of *Pm40* in common wheat: a new gene for resistance to powdery mildew derived from *Elytrigia intermedium*. *Theor. Appl. Genet.* 2009b;118(6):1059-1064. DOI 10.1007/s00122-009-0962-0
- Ma F.F., Xu Y.F., Ma Z.Q., Li L.H., An D.G. Genome-wide association and validation of key loci for yield-related traits in wheat founder parent Xiaoyan 6. *Mol. Breed.* 2018;38:91. DOI 10.1007/s11032-018-0837-7 158
- Martynov S.P., Dobrotvorskaya T.V., Krupnov V.A. Genealogical analysis of the use of two wheatgrass (*Agropyron*) species in common wheat (*Triticum aestivum* L.) breeding for disease resistance. *Russ. J. Genet.* 2016;52(2):154-163. DOI 10.1134/S1022795416020071
- McDonald B.A., Stukenbrock E.H. Rapid emergence of pathogens in agro-ecosystems: global threats to agricultural sustainability and food security. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 2016; 371(1709):20160026. DOI 10.1098/rstb.2016.0026
- McIntosh R.A., Wellings C.R., Park R.F. (Eds.) Wheat Rusts. An Atlas of Resistance Genes. Springer Dordrecht, 1995. DOI 10.1071/9780643101463
- McIntosh R.A., Dubcovsky J., Rogers W.J., Xia X.C., Raupp W.J. Catalogue of gene symbols for wheat: 2018 Supplement. *Ann. Wheat Newsllett.* 2018;64:73-93
- Melotto M., Zhang L., Oblessuc P.R., He S.Y. Stomatal defense a decade later. *Plant Physiol.* 2017;174(2):561-571. DOI 10.1104/pp.16.01853
- Mo Q., Wang C.Y., Chen C.H., Wang Y.J., Zhang H., Liu X.L., Ji W.Q. Molecular cytogenetic identification of a wheat *Thinopyrum ponticum* substitution line with stripe rust resistance. *Cereal Res. Commun.* 2017;45(4):564-573. DOI 10.1556/0806.45.2017.037
- Niks R.E. How specific is non-hypersensitive host and nonhost resistance of barley to rust and mildew fungi? *J. Integr. Agric.* 2014; 13(2):244-254. DOI 10.1016/S2095-3119(13)60648-6
- Niu Z., Klindworth D.L., Yu G., Friessen T.L., Chao S., Jin Y., Cai X., Ohm J.-B., Rasmussen J.B., Xu S.S. Development and characterization of wheat lines carrying stem rust resistance gene *Sr43* derived from *Thinopyrum ponticum*. *Theor. Appl. Genet.* 2014;127(4):969-980. DOI 10.1007/s00122-014-2272-4
- O'Driscoll A., Kildea S., Doohan F., Spink J., Mullins E. The wheat-*Septoria* conflict: a new front opening up? *Trends Plant Sci.* 2014; 19(9):602-610. DOI 10.1016/j.tplants.2014.04.011

- Ohm H.W., Anderson J.M., Sharma H.C., Ayala L., Thompson N., Uphaus J.J. Registration of yellow dwarf viruses resistant wheat germplasm line P961341. *Crop Sci.* 2005;45(2):805-806. DOI 10.2135/cropsci2005.0805
- Oliver R.E., Xu S.S., Stack R.W., Friesen T.L., Jin Y., Cai X. Molecular cytogenetic characterization of four partial wheat-*Thinopyrum ponticum* amphiploids and their reactions to *Fusarium* head blight, tan spot, and *Stagonospora nodorum* blotch. *Theor. Appl. Genet.* 2006;112(8):1473-1479. DOI 10.1007/s00122-006-0250-1
- Park R.F., Bariana H.S., Wellings C.R., Wallwork H. Detection and occurrence of a new pathotype of *Puccinia triticina* with virulence for *Lr24* in Australia. *Aust. J. Agric. Res.* 2002;53(9):1069-1076. DOI 10.1071/AR02018
- Park R.F., Golegaonkar P.G., Derevnina L., Sandhu K.S., Karaoglu H., Elmansour H.M., Dracatos P.M., Singh D. Leaf rust of cultivated barley: pathology and control. *Annu. Rev. Phytopathol.* 2015;53:565-589. DOI 10.1146/annurev-phyto-080614-120324
- Pathotype Tracker – Where is Ug99? 2023. [Available at: https://rusttracker.cimmyt.org/?page_id=22]
- Patpour M., Hovmöller M.S., Rodriguez-Algaba J., Randazzo B., Villegas D., Shamanin V.P., Berlin A., Flath K., Czembor P., Hanzalova A., Sliková S., Skolotneva E.S., Jin Y., Szabo L., Meyer K.J.G., Valade R., Thach T., Hansen J.G., Justesen A.F. Wheat stem rust back in Europe: diversity, prevalence and impact on host resistance. *Front. Plant Sci.* 2022;13:882440. DOI 10.3389/fpls.2022.882440
- Peng Y., Wersch R., Zhang Y. Convergent and divergent signaling in pamp-triggered immunity and effector-triggered immunity. *Mol. Plant Microbe Interact.* 2018;31(4):403-409. DOI 10.1094/MPMI-06-17-0145-CR
- Peto F.H. Hybridization of *Triticum* and *Agropyron*. II. Cytology of the male parents and F₁ generation. *Can. J. Res.* 1936;14(5):203-214. DOI 10.1139/cjr36c-017
- Phuke R.M., He X., Juliana P., Bishnoi S.K., Singh G.P., Kabir M.R., Roy K.K., Joshi A.K., Singh R.P., Singh P.K. Association mapping of seedling resistance to tan spot (*Pyrenophora tritici-repentis* Race 1) in CIMMYT and South Asian wheat germplasm. *Front. Plant Sci.* 2020;11:1309. DOI 10.3389/fpls.2020.01309
- Plotnikova L.Ya., Pozherukova V., Knaub V., Kashuba Y. What was the reason for the durable effect of *Sr31* against wheat stem rust? *Agriculture.* 2022;12(12):2116. DOI 10.3390/agriculture12122116
- Plotnikova L.Ya., Knaub V., Pozherukova V. Nonhost resistance of *Thinopyrum ponticum* to *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* and the effects of the *Sr24*, *Sr25*, and *Sr26* genes introgressed to wheat. *Int. J. Plant Biol.* 2023a;14(2):435-457. DOI 10.3390/ijpb14020034
- Plotnikova L.Ya., Sagendykova A., Pozherukova V. The use of genetic material of tall wheatgrass to protect common wheat from *Septoria* blotch in Western Siberia. *Agriculture.* 2023b;13(1):203. DOI 10.3390/agriculture13010203
- Plotnikova L.Ya., Sagendykova A.T., Kuzmina S.P. Drought resistance of introgressive spring common wheat lines with genetic material of tall wheatgrass. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding.* 2023c;184(2):38-50. DOI 10.30901/2227-8834-2023-2-38-50
- Pugliese J.Y., Culman S.W., Sprunger C.D. Harvesting forage of the perennial grain crop Kernza (*Thinopyrum intermedium*) increases root biomass and soil nitrogen cycling. *Plant Soil.* 2019;437(2):241-254. DOI 10.1007/s11104-019-03974-6
- Qi Z.J., Du P., Qian B.L., Zhuang L., Chen H., Chen T., Shen J., Guo J., Feng Y., Pei Z. Characterization of a wheat-*Thinopyrum bessarabicum* (T2JS-2BS-2BL) translocation line. *Theor. Appl. Genet.* 2010;121(3):589-597. DOI 10.1007/s00122-010-1332-7
- Salina E.A., Adonina I.G., Badaeva E.D., Kroupin P.Yu., Stasyuk A.I., Leonova I.N., Shishkina A.A., Divashuk M.G., Starikova E.V., Khuat T.M.L., Syukov V.V., Karlov G.I. A *Thinopyrum intermedium* chromosome in bread wheat cultivars as a source of gene conferring resistance to fungal diseases. *Euphytica.* 2015;204:91-101. DOI 10.1007/s10681-014-1344-5
- Savari S., Willocquet L., Pethybridge S.J., Esker P., McRoberts N., Nelson A. The global burden of pathogens and pests on major food crops. *Nat. Ecol. Evol.* 2019;3(3):430-439. DOI 10.1038/s41559-018-0793-y
- Sears E.R. The transfer of leaf rust resistance from *Aegilops umbellulata* to wheat. *Brookhaven Sympos. Biol.* 1956;9:1-21
- Sears E.R. Genetic control of chromosome pairing in wheat. *Annu. Rev. Genet.* 1976;10:31-51. DOI 10.1146/annurev.ge.10.120176.000335
- Sears E.R. Analysis of wheat-*Agropyron* recombinant chromosomes. In: Proceedings of the 8th Eucarpia Congress, Madrid, Spain, 23–25 May 1977. 1978;63-72
- Sepsi A., Molnar I., Szalay D., Molnar-Lang M. Characterization of a leaf rust resistant wheat-*Thinopyrum ponticum* partial amphiploid BE-1, using sequential multicolor GISH and FISH. *Theor. Appl. Genet.* 2008;116(6):825-834. DOI 10.1007/s00122-008-0716-4
- Shamanin V.P., Salina E., Wanyera R., Zelenskiy Y., Olivera P., Morgunov A. Genetic diversity of spring wheat from Kazakhstan and Russia for resistance to stem rust Ug99. *Euphytica.* 2016;212:287-296. DOI 10.1007/s10681-016-1769-0
- Shi Q., Guo X., Su H., Zhang Y., Hu Z., Zhang J., Han F. Autopolloid origin and rapid diploidization of the tetraploid *Thinopyrum elongatum* revealed by genome differentiation and chromosome pairing in meiosis. *Plant J.* 2023;113(3):536-545. DOI 10.1111/tpj.16066
- Singh D. Development and Characterization of Wheat-*Thinopyrum Junceaiforme* chromosome addition lines. Thesis. South Dakota State Univ., 2019 [<https://openprairie.sdstate.edu/etd/3368>]
- Singh R.P., Hodson D.P., Jin Y., Ldaaguh E.S., Ayliffe M.A., Bhavani S., Rouse M.N., Pretorius Z.A., Szabo L.J., Huerta-Espino J., Basnet B.R., Lan C., Hovmöller M.S. Emergence and spread of new races of wheat stem rust fungus: continued threat to food security and prospects of genetic control. *Phytopathology.* 2015;105(7):872-884. DOI 10.1094/PHYTO-01-15-0030-FI
- Singh R.P., Singh P.K., Rutkoski J., Hodson D.P., He X., Jørgensen L.N., Hovmöller M.S., Huerta-Espino J. Disease impact on wheat yield potential and prospects of genetic control. *Annu. Rev. Phytopathol.* 2016;54:303-322. DOI 10.1146/annurev-phyto-080615-095835
- Smith D.C. Intergeneric hybridization of *Triticum* and other grasses, principally *Agropyron*. *J. Hered.* 1943;34(7):219-224. DOI 10.1093/oxfordjournals.jhered.a105291
- Smith E.L., Schlehner A.M., Young H.C., Edwards L.H. Registration of Agent wheat. (Reg. No. 471). *Crop Sci.* 1968;8(4):511-512. DOI 10.2135/cropsci1968.0011183X000800040039x
- Sun S.C. The approach and methods of breeding new varieties and new species from *Agrotriticum* hybrids. *Acta Agron. Sin.* 1981;7(1):51-58
- Tadesse Y., Chala A., Kassa B. Yield loss due to *Septoria tritici blotch* (*Septoria tritici*) of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) in the central highlands of Ethiopia. *J. Biol. Agric. Healthc.* 2020;10(10):1-7. DOI 10.7176/JBAH/10-10-01
- Tsvelev N.N. Grasses of the Soviet Union (Russian translations series, 8). Abingdon, UK: Routledge, 1984
- Wang H.W., Sun S.L., Ge W.Y., Zhao L.F., Hou B.Q., Wang K., Lyu Z.F., Chen L.Y., Xu S.S., Guo J., ... Li A.F., Xu S.S., Bai G.H., Nevo E., Gao C.X., Ohm H., Kong L.R. Horizontal gene transfer of *Fhb7* from fungus underlies *Fusarium* head blight resistance in wheat. *Science.* 2020;368(6493):eaba5435. DOI 10.1126/science.aba5435
- Wang L., Shi Q., Su H., Wang Y., Sha L., Fan X., Kang H., Zhang H., Zhou Y. St₂-80: a new FISH marker for St genome and genome analysis in Triticeae. *Genome.* 2017;60(7):553-563. DOI 10.1139/gen-2016-0228
- Wang R.R.-C. *Agropyron* and *Psathyrostachys*. In: Kole C. (Ed.) Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources. Berlin, Heidelberg: Springer, 2011;77-108. DOI 10.1007/978-3-642-14228-4_2
- Wang S., Wang C., Feng X., Zhao J., Deng P., Wang Y., Zhang H., Liu X., Li T., Chen C., Wang B., Ji W. Molecular cytogenetics and development of St-chromosome-specific molecular markers of novel stripe rust resistant wheat-*Thinopyrum intermedium* and wheat-

- Thinopyrum ponticum* substitution lines. *BMC Plant Biol.* 2022; 22(1):111. DOI 10.1186/s12870-022-03496-x
- Wang Y.Z., Cao Q., Zhang J.J., Wang S.W., Chen C.H., Wang C.Y., Zhang H., Wang Y., Ji W. Cytogenetic analysis and molecular marker development for a new wheat–*Thinopyrum ponticum* 1J^s (1D) disomic substitution line with resistance to stripe rust and powdery mildew. *Front. Plant Sci.* 2020;11:1282. DOI 10.3389/fpls.2020.01282
- Wells D.G., Kota R.S., Sandhu H.S., Gardner W.A.S., Finney K.F. Registration of one disomic substitution line and five translocation lines of winter wheat germ plasm resistant to wheat streak mosaic virus. *Crop Sci.* 1982;22(6):1277-1278. DOI 10.2135/cropsci1982.0011183X002200060083x
- Wu X., Zang C., Zhang Y., Xu Y., Wang S., Li T., Gao L. Characterization of wheat monogenic lines with known *Sr* genes and wheat cultivars for resistance to three new races of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* in China. *J. Integr. Agric.* 2023;22(6):1740-1749. DOI 10.1016/j.jia.2022.08.125
- Wulff B.B.H., Moscou M.J. Strategies for transferring resistance into wheat: from wide crosses to GM cassettes. *Front Plant Sci.* 2014;5:692. DOI 10.3389/fpls.2014.00692
- Xu S., Jiang B., Han H., Ji X., Zhang J., Zhou S., Yang X., Li X., Li L., Liu W. Genetic effects of *Agropyron cristatum* 2P chromosome translocation fragments in a wheat background. *J. Integr Agr.* 2023; 22(1):52-62. DOI 10.1016/j.jia.2022.08.094
- Xu X., Yuan D., Li D., Gao Y., Wang Z., Liu Y., Wang S., Xuan Y., Zhao H., Li T., Wu Y. Identification of stem rust resistance genes in wheat cultivars in China using molecular markers. *PeerJ.* 2018;6:e4882. DOI 10.7717/peerj.4882
- Yang G., Boshoff W., Li H., Pretorius Z., Luo Q., Li B., Li Z., Zheng Q. Chromosomal composition analysis and molecular marker development for the novel Ug99-resistant wheat–*Thinopyrum ponticum* translocation line WTT34. *Theor. Appl. Genet.* 2021;134(5):1587-1599. DOI 10.1007/s00122-021-03796-0
- Yang G., Deng P., Ji W., Fu S., Li H., Li B., Li Z., Zheng Q. Physical mapping of a new powdery mildew resistance locus from *Thinopyrum ponticum* chromosome 4AgS. *Front. Plant Sci.* 2023;14:1131205. DOI 10.3389/fpls.2023.1131205
- Yang Z., Mu Y., Wang Y., He F., Shi L., Fang Z., Zhang J., Zhang Q., Geng G., Zhang S. Characterization of a novel TtLEA2 gene from *Tritipyrum* and its transformation in wheat to enhance salt tolerance. *Front. Plant Sci.* 2022;13:830848. DOI 10.3389/fpls.2022.830848
- Yin X., Shang X., Pang B., Song J., Cao S., Li J., Zhang X. Molecular mapping of two novel stripe rust resistant genes *YrTp1* and *YrTp2* in A-3 derived from *Triticum aestivum* × *Thinopyrum ponticum*. *Agric. Sci. China.* 2006;5(7):483-490. DOI 10.1016/S1671-2927(06)60081-3
- Zeng W., He S.Y. A prominent role of the flagellin receptor FLAGELLIN-SENSING2 in mediating stomatal response to *Pseudomonas syringae* pv *tomato* DC3000 in Arabidopsis. *Plant Physiol.* 2010;153(3):1188-1198. DOI 10.1104/pp.110.157016
- Zhan H.X., Li G.R., Zhang X.J., Li X., Guo H.J., Gong W.P., Jia J., Qiao L., Ren Y., Yang Z., Chang Z. Chromosomal location and comparative genomics analysis of powdery mildew resistance gene *Pm51* in a putative wheat–*Thinopyrum ponticum* introgression line. *PLoS One.* 2014;9:e113455. DOI 10.1371/journal.pone.0113455
- Zhan H., Zhang X., Li G., Pan Z., Hu J., Li X., Qiao L., Jia J., Guo H., Chang Z., Yang Z. Molecular characterization of a new wheat–*Thinopyrum intermedium* translocation line with resistance to powdery mildew and stripe rust. *Int. J. Mol. Sci.* 2015;16(1):2162-2173. DOI 10.3390/ijms16012162
- Zhan J., McDonald B.A. Experimental measures of pathogen competition and relative fitness. *Annu. Rev. Phytopathol.* 2013;51:131-153. DOI 10.1146/annurev-phyto-082712-102302
- Zhang J., Hewitt T.C., Boshoff W.H.P., Dundas I., Upadhyaya N., Li J., Patpour M., Chandramohan S., Pretorius Z.A., Hovmöller M., Schnippenkoetter W., Park R.F., Mago R., Periyannan S., Bhatt D., Hoxha S., Chakraborty S., Luo M., Dodds P., Steuernagel B., Wulff B.B.H., Ayliffe M., McIntosh R.A., Zhang P., Lagudah E.S. A recombined *Sr26* and *Sr61* disease resistance gene stack in wheat encodes unrelated NLR genes. *Nat. Commun.* 2021;12:3378. DOI 10.1038/s41467-021-23738-0
- Zhang R.Q., Xiong C.X., Mu H.Q., Yao R.N., Meng X.R., Kong L.N., Xing L., Wu J., Feng Y., Cao A. *Pm67*, a new powdery mildew resistance gene transferred from *Dasyphyrum villosum* chromosome IV to common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Crop J.* 2020;9(4):882-888. DOI 10.1016/j.cj.2020.09.012
- Zhang W., Lukaszewski A.J., Kolmer J., Soria M.A., Goyal S., Dubcovsky J. Molecular characterization of durum and common wheat recombinant lines carrying leaf rust resistance (*Lr19*) and yellow pigment (Y) genes from *Lophopyrum ponticum*. *Theor. Appl. Genet.* 2005;111(3):573-582. DOI 10.1007/s00122-005-2048-y
- Zhang X., Dong Y., Wang R.R.C. Characterization of genomes and chromosomes in partial amphiploids of the hybrid *Triticum aestivum* × *Thinopyrum ponticum* by in situ hybridization, isozyme analysis, and RAPD. *Genome.* 1996;39(6):1062-1071. DOI 10.1139/g96-133
- Zhang X., Shen X., Hao Y., Cai J., Ohm H.W., Kong L. A genetic map of *Lophopyrum ponticum* chromosome 7E, harboring resistance genes to *Fusarium* head blight and leaf rust. *Theor. Appl. Genet.* 2011;122(2):263-270. DOI 10.1007/s00122-010-1441-3
- Zhang Z., Song L., Han H., Zhou S., Zhang J., Yang X., Li X., Liu W., Li L. Physical localization of a locus from *Agropyron cristatum* conferring resistance to stripe rust in common wheat. *Int. J. Mol. Sci.* 2017;18(11):2403. DOI 10.3390/ijms18112403
- Zheng Q., Klindworth D.L., Friesen T.L., Liu A., Li Z., Zhong S., Jin Y., Xu S.S. Characterization of *Thinopyrum* species for wheat stem rust resistance and ploidy level. *Crop Sci.* 2014a;54(6):2663-2672. DOI 10.2135/CROPCSCI2014.02.0093
- Zheng Q., Lv Z., Niu Z., Li B., Li H., Xu S.S., Han F., Li Z. Molecular cytogenetic characterization and stem rust resistance of five wheat–*Thinopyrum ponticum* partial amphiploids. *J. Genet. Genomics.* 2014b;41(11):591-599. DOI 10.1016/j.jgg.2014.06.003
- Zheng X., Tang C., Han R., Zhao J., Qiao L., Zhang S., Qiao L., Ge C., Zheng J., Liu C. Identification, characterization, and evaluation of novel stripe rust resistant wheat–*Thinopyrum intermedium* chromosome translocation lines. *Plant Dis. Publ.* 2020;104(3):875-881. DOI 10.1094/PDIS-01-19-0001-RE
- Zhu Z., Hao Y., Mergoum M., Bai G., Humphreys G., Cloutier S., Xia X., He Z. Breeding wheat for resistance to *Fusarium* head blight in the global north: China, USA, and Canada. *Crop J.* 2019;7(6):730-738. DOI 10.1016/j.cj.2019.06.003

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 14.02.2024. После доработки 22.03.2024. Принята к публикации 26.03.2024.