

Перевод на английский язык <https://vavilov.elpub.ru/jour>

Пребридинговые исследования устойчивой к листовой ржавчине *Triticum aestivum*/*T. timopheevii* линии Л624

С.Н. Сибикеев¹✉, И.Г. Адонина^{2, 3}, А.Е. Дружин¹, О.А. Баранова⁴

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

² Федеральное исследовательское учреждение Института цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

³ Курчатовский геномный центр ИЦиГ СО РАН, Новосибирск, Россия

⁴ Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, Пушкин, Санкт-Петербург, Россия

✉ sibikeyev_sergey@mail.ru

Аннотация. Вид *Triticum timopheevii* Zhuk. привлекает внимание селекционеров мягкой пшеницы высоким иммунитетом к возбудителю листовой ржавчины. Однако интрогрессии от этого вида в *T. aestivum* L. мало используются в практической селекции. В представленном исследовании изучена агрономическая ценность *T. aestivum*/*T. timopheevii* линии Л624 по сравнению с родительскими сортами Саратовская 68, Добрыня и сортом-стандартом Фаворит в течение 2017–2022 гг. Интрогрессии от *T. timopheevii* у Л624 выявлены с помощью метода FISH с зондами pSc119.2, pAs1 и Spelt1, а также микросателлитных маркеров *Xgwm312*, *Xgpm4480* и *Xksum73*. Обнаружены транслокации 2AS.2AL-2A¹L и в длинном плече хромосомы 2D. Линия Л624 высокоустойчива к *Puccinia triticina* как на фоне естественной эпифитотии, так и в лабораторных условиях. С использованием ПЦР-анализа с ДНК-маркером гена *LrTt1* (*Xgwm312*) установлена его неидентичность *Lr*-гену(ам) у линии Л624. По данным пятилетнего изучения, урожайность зерна у Л624 была в среднем выше, чем у сортов Фаворит и Добрыня, но ниже, чем у сорта Саратовская 68. По массе 1000 зерен Л624 уступала реципиентам и была одного уровня с сортом-стандартом Фаворит. Интрогрессии от *T. timopheevii* у Л624 увеличили содержание белка в зерне по сравнению с сортами Саратовская 68 и Фаворит, но с сортом Добрыня оно было на одном уровне. В целом по показателям качества муки и хлеба линия Л624 не уступила сортам-реципиентам, а по объему и пористости хлеба превзошла Саратовскую 68. В то же время Л624 превышала сорт-стандарт Фаворит по упругости теста, отношению упругости теста к растяжимости и силе муки. Таким образом, полученные результаты позволяют сделать предположение, что интрогрессии в хромосомах 2A и 2D у линии Л624 не ухудшают хлебопекарные свойства.

Ключевые слова: *Triticum aestivum*/*T. timopheevii* линия; 2AS.2AL-2A¹L транслокация; устойчивость к листовой ржавчине; влияние на продуктивность и качество зерна.

Для цитирования: Сибикеев С.Н., Адонина И.Г., Дружин А.Е., Баранова О.А. Пребридинговые исследования устойчивой к листовой ржавчине *Triticum aestivum*/*T. timopheevii* линии Л624. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2023;27(6):623-632. DOI 10.18699/VJGB-23-73

Prebreeding studies of leaf rust resistant *Triticum aestivum*/*T. timopheevii* line L624

S.N. Sibikeev¹✉, I.G. Adonina^{2, 3}, A.E. Druzhin¹, O.A. Baranova⁴

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

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

³ Kurchatov Genomic Center of ICG SB RAS, Novosibirsk, Russia

⁴ All-Russian Research Institute of Plant Protection, Pushkin, St. Petersburg, Russia

✉ sibikeyev_sergey@mail.ru

Abstract. *Triticum timopheevii* Zhuk. attracts the attention of bread wheat breeders with its high immunity to the leaf rust pathogen. However, introgressions from this species in *Triticum aestivum* L. are little used in practical breeding. In the presented study, the agronomic value of *T. aestivum*/*T. timopheevii* line L624 was studied in comparison with the parent cultivars Saratovskaya 68, Dobrynya and the standard cultivar Favorit during 2017–2022. Introgressions from *T. timopheevii* in L624 were detected by the FISH method with probes pSc119.2, pAs1 and Spelt1, as well as microsatellite markers *Xgwm312*, *Xgpm4480* and *Xksum73*. Translocations of 2AS.2AL-2A¹L and on 2DL were detected as well. Line L624 is highly resistant to *Puccinia triticina* both under the background of natural epiphytotics and under laboratory conditions. PCR analysis with the DNA marker of the *LrTt1* gene (*Xgwm312*) revealed that it is not identical to the *Lr* gene(s) in L624. According to a five-year study, the grain yield of L624 was, on average, higher than that of Favorit and Dobrynya, but lower than that of Saratovskaya 68. Line L624 had a lower weight of 1000 grains than the recipients, and was at the same level with the standard cultivar Favorit. Introgressions from *T. timopheevii* in L624 increased the grain protein content by comparison with Saratovskaya 68 and Favorit, but it was at the same level as

in Dobrynya. As for parameters of flour and bread, L624 was not inferior to the recipient cultivars, but by volume and porosity of bread, it surpassed Saratovskaya 68. Moreover, L624 surpassed Favorit by the elasticity of the dough, the ratio of the elasticity of the dough to the extensibility and the strength of the flour. Thus, the results obtained suggest that introgressions in chromosomes 2A and 2D in L624 do not impair baking properties.

Key words: *Triticum aestivum*/*T. timopheevii* line; 2A5.2AL-2A⁴L translocation; leaf rust resistance; impact on productivity and grain quality.

For citation: Sibikeev S.N., Adonina I.G., Druzhin A.E., Baranova O.A. Prebreeding studies of leaf rust resistant *Triticum aestivum*/*T. timopheevii* line L624. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii* = *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2023;27(6):623-632. DOI 10.18699/VJGB-23-73

Введение

Листовая ржавчина пшеницы (возбудитель гриб *Puccinia triticina* Eriks.) остается одним из вредоносных заболеваний как в России, так и за рубежом. Несмотря на то что для ряда зерносеющих регионов России значение этой болезни снизилось, потери от нее достаточно велики (Gulyaeva et al., 2021). Создание устойчивых сортов мягкой пшеницы позволяет экологически безопасно избегать экономически значимого повреждения растений этим возбудителем болезни. Резистентность к *P. triticina* у мягкой пшеницы контролируется генами *Lr*. К настоящему времени идентифицировано 82 гена *Lr* (McIntosh et al., 2022), но большинство из них преодолены патогеном. В целом в российских сортах мягкой пшеницы используются гены: *Lr1*, *Lr3*, *Lr9*, *Lr10*, *Lr19*, *Lr20*, *Lr24*, *Lr26*, *Lr34*, *Lr37* и *Lr6Agi1*, *Lr6Agi2*, *LrSp*. Эти гены используются в различных комбинациях, но непреодоленные гены лишь *LrSp*, *Lr6Agi1*, *Lr6Agi2* (Gulyaeva et al., 2021).

Узость генетического разнообразия по эффективным генам устойчивости к возбудителю листовой ржавчины преодолевается привлечением в гибридизацию видов, родственных мягкой пшенице. Так, 39 из 82 идентифицированных генов *Lr* перенесены от «дикарей» (McIntosh et al., 2013, 2018, 2022). Среди видов, источников эффективных генов резистентности, особое место занимает *Triticum timopheevii* Zhuk. (A¹A⁴ GG, 2n = 28). Этот вид привлекает селекционеров своей уникальной высокой устойчивостью к комплексу заболеваний. Как в России, так и за рубежом предпринимались многочисленные попытки переноса генов устойчивости к патогенам от *T. timopheevii* в мягкую и твердую пшеницу путем прямой гибридизации с последующим беккроссированием на культурные виды (Allard, Shands, 1954; Jørgensen, Jensen, 1972; Скурыгина, 1984; Tomar et al., 1988; Козловская и др., 1990; Budashkina, Kalinina, 2001; Brown-Guedria et al., 2003; Singh et al., 2017).

Кроме того, в качестве промежуточной формы – «моста» – были созданы синтетические аллоплоидные формы от скрещивания *T. timopheevii* с *Aegilops tauschii* Coss. В итоге были получены формы с 2n = 42 и геномным составом A¹A⁴GGDD – *T. kiharae* Dorof. et Migusch. (Дорофеев и др., 1979) и синтетик д-ра Савова (Leonova et al., 2007). При схожей гибридизации с естественным мутантом *T. timopheevii* – *T. militinae* Zhuk. et Migusch. была создана синтетическая форма *Triticum miguschovae* (Жиров, Терновская, 1984).

В дальнейшем при скрещивании мягкой пшеницы с этими синтетиками был получен ряд линий, устойчивых к возбудителям листовой и стеблевой ржавчины. Так, в

Институте цитологии и генетики СО РАН (г. Новосибирск) получен набор устойчивых к патогенам линий в генотипе сорта Саратовская 29, так называемые С29 иммунные (С29им), а также сорт яровой мягкой пшеницы Памяти Майстренко (Laikova et al., 2013).

Но, несмотря на многочисленность исследований, идентифицировано всего лишь два гена *Lr* от *T. timopheevii*: *Lr18* в транслокации 5BS.5BL-5G#1L и *Lr50*, локализованный на 2BL (McIntosh et al., 2013). Кроме того, в “Catalogue of Genes Symbols for Wheat” (McIntosh et al., 2013) указаны три гена *Lr* со временным (лабораторным) обозначением *LrTt1*, локализованных в хромосоме 2A, *LrTt2* – в 5BL (Leonova et al., 2004, 2010), *LrSelG12* – в хромосоме 3BL (Singh et al., 2017). Таким образом, список генов *Lr* от *T. timopheevii* небольшой.

Эффективность этих генов различна. Так, к гену *Lr18* имеется вирулентность у возбудителя листовой ржавчины в Германии, Швейцарии, России (McIntosh et al., 1995; Sibikeev и др., 2020), этот ген больше используется в Австралии (McIntosh et al., 1995). К гену *Lr50* в стадии проростков вирулентны расы MBRL и PNMQ, но он защищен на стадии взрослых растений в Канзасе и Техасе (Brown-Guedria et al., 2003). Ген *LrTt1* эффективен в проростковой фазе развития (Leonova et al., 2004), а *LrTt2* и *LrSelG12* – как у проростков, так и у взрослых растений (Leonova et al., 2010; Singh et al., 2017).

Однако практическая селекция пшеницы показала малое использование этих генов в коммерческих сортах. Только *Lr18* нашел применение в Австралии в сорте Timbera и его производных и в сорте Sabikei и его производных (McIntosh et al., 2013). Одна из причин незначительного использования интрогрессий с генами устойчивости к листовой ржавчине от *T. timopheevii* – их недостаточное пребридинговое исследование, что приводит к осторожности в их применении селекционерами из-за опасения сцеплений с генами, отрицательно влияющими на хозяйственно ценные признаки.

Цель наших исследований – по результатам изучения яровой *T. aestivum*/*T. timopheevii* линии L624 выявить ее перспективность для практической селекции как по эффективности против *P. triticina*, так и по влиянию на продуктивность зерна и качество муки и хлеба.

Материалы и методы

Использованы следующие генотипы: 1) сорта-реципиенты яровой мягкой пшеницы Саратовская 68 (С68), Добрыня и сорт-стандарт Фаворит; 2) *T. aestivum*/*T. timopheevii* линия L624 = Саратовская 68 /*T. timopheevii* *4//Добрыня. Сорта Саратовская 68 и Добрыня различаются между со-

бой по морфотипу, наличию разных генов *Lr* и качеству муки и теста. Первый сорт – остистый, краснозерный, белоколосый, высокорослый, среднеспелый, восприимчив к возбудителю листовой ржавчины, содержит неэффективный ген *Lr10* (Гулятьева и др., 2020), по качеству муки и хлеба относится к категории ценных пшениц.

Второй сорт – безостый, краснозерный, белоколосый, высокорослый, среднеспелый, по качеству муки и хлеба относится к категории сильных пшениц. Сорт Добрыня содержит 7DS-7DL-7Ac#1L транслокацию от *Agropyron elongatum* (Host) Beauv. с генами устойчивости к листовой и стеблевой ржавчине *Lr19/Sr25*. Эти гены резистентности преодолены патогенами в Среднем и Нижнем Поволжье, Центральном и Центрально-Черноземном районах России (Sibikeev et al., 1996; Баранова и др., 2021).

Сорт-стандарт Фаворит – безостый, краснозерный, белоколосый, высокорослый, среднеспелый, по качеству муки и хлеба относится к категории ценных пшениц. Сорт устойчив к возбудителям листовой ржавчины и мучнистой росы и характеризуется замещением хромосомы 6D мягкой пшеницы на 6Ag¹ хромосому от *A. intermedium* (Host) Beauv. (Sibikeev et al., 2017).

При создании линии Л624 для скрещиваний использовали образец *T. timopheevii* неизвестного происхождения, любезно предоставленный д-ром С.А. Степановым (Саратовский национальный исследовательский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского, г. Саратов). *T. aestivum*/T. *timopheevii* линия Л624 получена от прямого скрещивания сорта С68 (материнская форма) с *T. timopheevii* с последующим четырехкратным беккроссированием на сорт Добрыня. Так как С68 восприимчив к возбудителю листовой ржавчины, а Добрыня несет преодоленный ген *Lr19*, то при беккроссировании основным критерием отбора была устойчивость к *P. triticina*. Для этого при искусственном заражении *P. triticina* использована популяция патогена с высоким присутствием патотипа *pp19*, вирулентного к *Lr19*. Стабильная по устойчивости к патогену линия была выделена из шестого поколения после последнего скрещивания.

Исследования можно условно разделить на три этапа. Первый этап – оценка на устойчивость линии Л624 к возбудителю листовой ржавчины в полевых условиях – в фазе молочно-восковой спелости (селекционный посев ФАНЦ Юго-Востока, условия сильной эпифитотии патогена в 2017 г. и средней – в 2022 г.) и в лабораторных условиях – в фазе проростков (третьего листа) в 2018–2020 гг. Основные различия в популяциях *P. triticina* 2017 и 2022 гг. в том, что у последней уменьшился процент присутствия патотипа *pp19*, вирулентного к гену *Lr19*. В полевых условиях степень устойчивости оценивалась по шкале А.Р. Roelfs с коллегами (1992), где R – устойчивость, MR – умеренная устойчивость, MS – умеренная восприимчивость и S – восприимчивость. Степень поражения ржавчиной (%) была оценена согласно шкале R.F. Peterson с коллегами (1948).

Для лабораторной оценки использовали сборные саратовские популяции *P. triticina* с искусственно увеличенным присутствием патотипа *pp19*, вирулентного к гену *Lr19*. Проростки (фаза трех листьев), выращенные в сосудах с почвой, опрыскивали водной суспензией спор

популяции с добавлением детергента Твин 80. Концентрация суспензии составляла 1 мг инокулюма на 1 мл воды. После заражения растений создавали темновую стадию на 20 ч со 100 % относительной влажностью, затем выращивали проростки при температуре 20–22 °С, фотопериод: 16 ч день/8 ч ночь.

Тип реакции пшеницы на патоген определяли по шкале Е.В. Mains и Н.С. Jackson (1926), где: 0 – отсутствие симптомов; 0; – некрозы без пустул; 1 – очень мелкие пустулы, окруженные некрозом; 2 – пустулы среднего размера, окруженные некрозом или хлорозом; 3 – пустулы среднего размера без некроза; 4 – крупные пустулы без некроза; X – пустулы на одном и том же листе разных типов, присутствуют хлорозы и некрозы. Растения, поражение которых составляло 0–2 балла, относили к устойчивым (R), а 3, 4 и X (S) – к восприимчивым.

Второй этап – цитогенетическая оценка *T. aestivum*/T. *timopheevii* линии Л624. Целью цитогенетического анализа интрогрессивной линии были выявление чужеродного генетического материала и определение его состояния в реконструированном геноме мягкой пшеницы в виде дополненных или замещенных хромосом, транслокаций. Это позволило оценить стабильность наследования целевого признака – устойчивости к *P. triticina*.

Препараты митотических хромосом готовили из меристемы корней проростков в соответствии с методикой (Badaeva et al., 2017). Для анализа кариотипа линии Л624 применили метод FISH (флуоресцентная *in situ* гибридизация) с помощью зондов на основе различных повторяющихся последовательностей. Зонд pSc119.2 (Bedbrook et al., 1980) локализуется в основном на хромосомах генома В мягкой пшеницы, а pAs1 (Rayburn, Gill, 1986) – главным образом на хромосомах генома D. Одновременное использование этих проб позволяет идентифицировать все хромосомы геномов В и D, некоторые хромосомы генома А (Schneider et al., 2003). Кроме того, по локализации сигналов гибридизации с зондом pSc119.2 можно идентифицировать хромосомы генома G *T. timopheevii* (Jiang, Gill, 1994).

Повторяющаяся последовательность Spelt1 выделена из геномной ДНК *A. speltoides* Tausch. (Салина и др., 1997), блоки повтора локализируются в субтеломерных районах хромосом данного вида. Отдельные сайты Spelt1 встречаются у некоторых образцов тетра- и гексаплоидных пшениц, в частности *T. timopheevii*, и могут служить маркерами этих хромосом (Salina et al., 2006). Флуоресцентную *in situ* гибридизацию проводили в соответствии с методикой (Salina et al., 2006) с незначительными модификациями. Работы выполняли в ЦКП микроскопического анализа биологических объектов СО РАН (г. Новосибирск).

В дополнение к цитогенетическому анализу был выполнен молекулярно-генетический анализ. Суммарную ДНК выделяли из 5–7-дневных проростков по методу J. Plaschke с коллегами (1995). В анализ были взяты микросателлитные маркеры: *Xgwm312* (Röder et al., 1998), наиболее близко расположенный к гену устойчивости *LrTt1* на длинном плече хромосомы 2A (Leonova et al., 2004); маркеры длинного плеча хромосомы 2D *Xgwm4480* (<http://www.graingenes.org>) и *Xksm73* (Yu et al., 2004). Проце-

дуру полимеразной цепной реакции (ПЦР) осуществляли согласно протоколам авторов. Продукты амплификации разделяли в двухпроцентном агарозном геле.

Третий этап – оценка показателей продуктивности зерна, физических и хлебопекарных свойств теста и хлеба у сортов-реципиентов С68, Добрыня, сорта-стандарта Фаворит и *T. aestivum*/*T. timopheevii* линии Л624. Исследования проводили в 2017–2022 гг.

Гидротермический коэффициент (ГТК) за период вегетации мягкой пшеницы в 2017 г. составил 1.0 (удовлетворительно увлажненные условия), в 2018 и в 2019 гг. – 0.6 (очень засушливые условия), в 2020 г. – 0.8 (засушливые условия), в 2021 г. – 0.9 (засушливые условия) и в 2022 г. – 0.8 (засушливые условия). Основными отличиями погодных условий 2018, 2019 и 2021 гг. были высокие температуры в период цветения (выше средней многолетней на 5.0, 4.2 и 8.0 °С соответственно) при пониженном количестве осадков (ниже среднего многолетнего на 13–15 мм), что резко снизило продуктивность зерна. Самым увлажненным при умеренной температуре был вегетационный сезон 2017 г., но в 2020 г., как и в 2017 г., в период цветения температура воздуха была ниже средне-многолетней, а именно, на 0.7 и 1.0 °С, при этом количество осадков на 23 и 48 мм выше в 2017 и 2020 гг. соответственно, что повысило урожайность зерна. Отличием погодных условий 2022 г. была повышенная температура воздуха в период цветения на 1.0 °С при пониженном количестве осадков на 12 мм, но в следующую декаду (начало июля) отмечалось повышение осадков на 16 мм при пониженной температуре на 1.0 °С, что в целом позволило нивелировать вредный эффект.

Экспериментальный материал рендомизированно высевали в 7 м² делянки в 3-кратной повторности. Норма высева – 400 зерен на 1 м². Качество муки и хлеба оценивали по содержанию сырой клейковины, крепость которой определялась на приборе ИДК-3, а также по показателям альвеографа Шопена с выпечкой опытных образцов хлебцев. Содержание белка в зерне урожая 2020–2022 гг. определяли на анализаторе зерна Infratec TM 1241. Полученные данные по *T. aestivum*/*T. timopheevii* линии Л624 и сортам-реципиентам С68, Добрыня и сорту-стандарту Фаворит подвергли однофакторному дисперсионному анализу со множественными сравнениями по Дункану с использованием пакета селекционно-генетических программ Agros-2.10 (Мартьянов и др., 2000).

Результаты

Фитопатологический анализ устойчивости к возбудителю листовой ржавчины

В условиях сильного инфекционного фона в вегетационный период 2017 г. и средней эпифитотии в 2022 г. линия Л624 проявила устойчивый тип реакции (R) (пораженность 0 %, тип реакции – IT = 0;), в то время как сорта-реципиенты: С68 – восприимчивость к патогену (S, IT = 3+ в 2017 г. и S, IT = 3 в 2022 г.) (пораженность 20–40 %) и Добрыня – восприимчивость к патогену (S, IT = 3 в 2017 г. и RS, IT = 0;/3 в 2022 г.). Сходные результаты получены при искусственной инокуляции линий в фазе проростков в тепличных условиях (табл. 1).

Таким образом, фитопатологический анализ устойчивости к возбудителю листовой ржавчины *T. aestivum*/*T. timopheevii* линии Л624 в полевых и лабораторных условиях показал ее высокий уровень по сравнению с родительскими сортами-реципиентами и видом-донором. Необходимо уточнить, что искусственное заражение сортов и Л624 проводили трижды в течение 2018–2020 гг. саратовскими популяциями патогена с добавлением патотипа *pp19*, собранного с инфицированного сорта Добрыня. Все три оценки (за 2018, 2019 и 2020 гг.) имели одинаковые результаты по типу реакции по всем исследуемым сортам и Л624. Высокая эффективность устойчивости к *P. triticina* Л624 на стадии как проростков (фаза трех листьев), так и взрослых растений (фаза молочной спелости) указывает на ювенильный характер резистентности.

Цитогенетическая оценка

T. aestivum/*T. timopheevii* линии Л624

В целом по результатам цитогенетического анализа линия Л624 является цитологически стабильной и характеризуется стандартным для гексаплоидной пшеницы числом хромосом – 42. Хромосомные замещения и транслокации с участием хромосом G генома *T. timopheevii* не обнаружены. Результаты FISH с зондами pSc119.2 и pAs1 на метафазных хромосомах линии Л624 представлены на рис. 1.

Гибридизация с зондами pSc119.2 и pAs1 не выявила изменений в хромосомах геномов В и D линии Л624, кроме хромосомы 2D. У хромосомы 2D отсутствует сигнал pAs1 на конце длинного плеча (Schneider et al., 2003) (см. рис. 1), что может указывать на транслокацию неустановленно-

Таблица 1. Устойчивость линии Л624, родительских сортов и сорта-стандарта к *P. triticina* в поле (естественные эпифитотии) и теплице (искусственное заражение)

Сорт, линия	Гены <i>Lr</i>	Тип реакции (IT, балл) и степень устойчивости		
		2017 г.	2022 г.	2018–2020 гг.
		Поле, стадия молочной спелости		Теплица, стадия трех листьев
Саратовская 68	10	3+, 40S	3, 20S	3
Добрыня	19	3, 15S	0;/3, RS*	3
Л624	?	0, R	0, R	0;
Фаворит	6Ag ¹	0;, R	0;, R	0;
<i>T. timopheevii</i>	?	0;, R	0;, R	0;

* Данный тип реакции и степень устойчивости вызваны низким присутствием в популяции *P. triticina* патотипа *pp19*.

го происхождения. Проведенный молекулярно-генетический анализ показал, что при использовании микросателлитных маркеров хромосомы 2DL (*Xgprw4480*, *Xksum73*) (рис. 2, б) фрагменты амплификации линии Л624 соответствуют по длине фрагментам контрольных образцов пшеницы. Таким образом, можно заключить, что обнаруженная транслокация от *T. timopheevii* в длинном плече хромосомы 2D не затрагивает район локализации маркеров *Xgprw4480* и *Xksum73*, т. е. является субтеломерной.

У одной из хромосом генома А на конце длинного плеча выявлен слабый сигнал рSc119.2 (см. рис. 1, рис. 3, а). Гибридизация одновременно с двумя зондами, рSc119.2 и Spelt1 (см. рис. 3), показала, что эта хромосома несет также блок повтора Spelt1 на конце длинного плеча (см. рис. 3, б). Поскольку ранее подобная локализация этих проб была найдена на хромосомах 2A^t у отдельных образцов *T. araraticum* Jakubz. [син. *T. timopheevii* (Zhuk.) Zhuk. subsp. *armeniicum* (Jakubz.) van Slageren)] (Salina et al., 2006), можно было предположить наличие у линии Л624 целой хромосомы 2A^t *T. timopheevii* или транслокации в длинном плече хромосомы 2A (T2AS.2AL-2A^tL).

Однако молекулярно-генетический анализ с использованием маркера *Xgwm312* (см. рис. 2, а) выявил, что фрагмент амплификации у линии Л624 отличается по длине

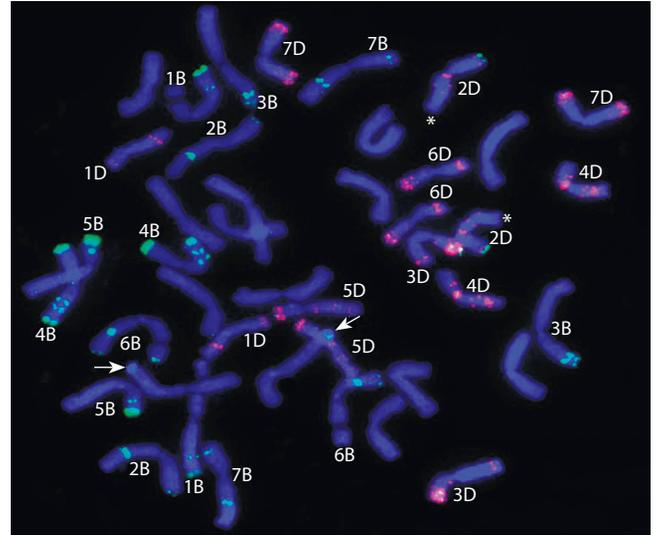


Рис. 1. Флуоресцентная *in situ* гибридизация на метафазных хромосомах линии яровой мягкой пшеницы Л624 = Саратовская 68/*T. timopheevii* *4//Добрыня с зондами рSc119.2 (зеленый сигнал) и рAs1 (красный сигнал).

Стрелками указаны сайты гибридизации с зондом рSc119.2 на длинных плечах одной из хромосом генома А. Звездочками обозначены длинные плечи хромосом 2D.

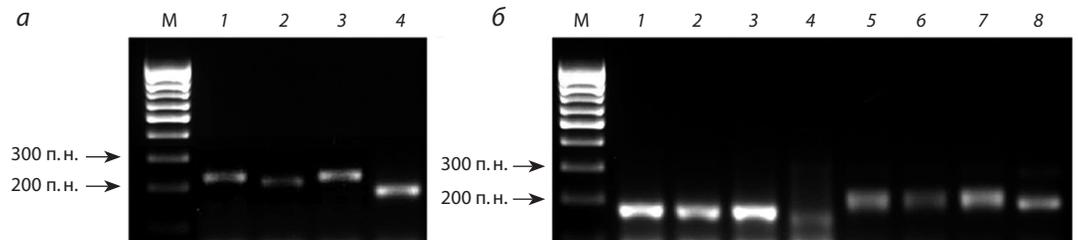


Рис. 2. Электрофореграмма результатов ПЦР-амплификации микросателлитных маркеров с ДНК линии Л624 и родительских форм.

а – *Xgwm312*; б – *Xgprw4480* (1–4), *Xksum73* (5–8): 1, 5 – *T. aestivum* (сорт Саратовская 68), 2, 6 – *T. aestivum* (сорт Добрыня), 3, 7 – линия Л624, 4, 8 – *T. timopheevii*. М – маркер длины фрагментов.

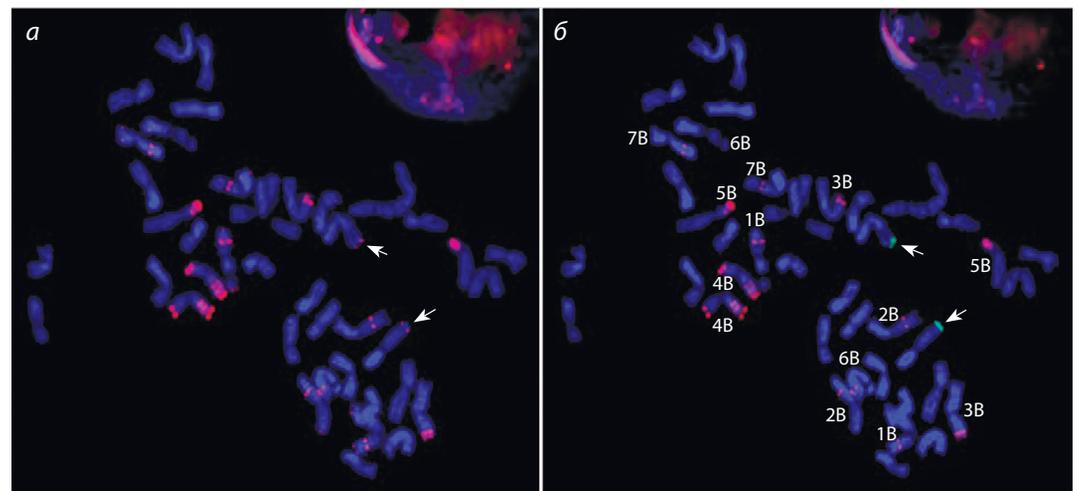


Рис. 3. Флуоресцентная *in situ* гибридизация на метафазных хромосомах линии яровой мягкой пшеницы Л624 = Саратовская 68/*T. timopheevii* *4//Добрыня с зондами рSc119.2 (красный сигнал) и Spelt1 (зеленый сигнал).

На одной и той же метафазной пластинке (а) отмечена локализация только зонда рSc119.2, стрелками указаны сигналы рSc119.2 на длинных плечах, предположительно, хромосом 2A; (б) стрелками показаны сигналы Spelt1 на 2AL.

Таблица 2. Показатели продуктивности зерна у *T. aestivum*/*T. timopheevii* линии Л624

Сорт, линия	Всходы– колошение, сут., среднее за 2018–2022 гг.	Урожайность зерна, кг/га						Масса 1000 зерен, г за 2018–2022 гг.	Белок, % за 2020–2022 гг.
		2018 г.	2019 г.	2020 г.	2021 г.	2022 г.	Среднее		
С68	42.0	1427	668	3485	797	2699	1815	31.12	16.2
Добрыня	41.6	852	670	2805	651	2829	1561	30.32	17.1
Л624	44.2	1095	590	2873	759	2797	1623	27.96	16.9
Фаворит (St)	43.8	861	602	2631	519	2401	1403	28.48	16.2
НСР ₀₅	1.3	188	NS	240	193	343	240	2.05	0.5

от фрагмента *T. timopheevii* и соответствует фрагменту одного из родительских сортов пшеницы (Саратовская 68). Это свидетельствует об отсутствии хромосомного замещения 2A¹(2A) у линии Л624 и указывает на терминальную транслокацию в длинном плече хромосомы 2A (T2AS.2AL-2A¹L), не затрагивающую район локализации маркера *Xgwm312*. Кроме того, есть основание предполагать неидентичность гена(ов) *Lr* в линии Л624 гену *LrTt1*, близко расположенному к микросателлитному маркеру *Xgwm312*.

Пребридинговые исследования

T. aestivum/*T. timopheevii* линии Л624

Результаты изучения продуктивности зерна у *T. aestivum*/*T. timopheevii* линии Л624, устойчивой к возбудителю листовой ржавчины, продемонстрировали, что в среднем за период с 2018 по 2022 г. нет значимых различий по урожайности у линии по сравнению с сортами-реципиентами Саратовская 68 и Добрыня, а также с сортом-стандартом Фаворит, что ожидаемо, так как показатели по продуктивности в 2020 и 2022 гг. в три-пять раз превышают урожайность 2019 и 2021 гг. (табл. 2).

Тем не менее анализ продуктивности зерна по годам выявил, что из пяти лет изучения два года (2018 и 2020) урожайность зерна была значимо ниже, чем у сорта-реципиента Саратовская 68, и три года (2019, 2021 и 2022) – на одном уровне. По сравнению с сортом Добрыня продуктивность зерна у Л624 четыре года (2019–2022) была на одном уровне и превзошла сорт-реципиент Добрыня в 2018 г. По сравнению с сортом-стандартом Фаворит урожайность зерна *T. aestivum*/*T. timopheevii* линии Л624 превысила Фаворит – четыре года (2018, 2020–2022) и только в 2019 г. была одного уровня (см. табл. 2).

Как упоминалось выше, вегетационные сезоны 2018, 2019 и 2021 гг. характеризовались острой засухой, а сезон 2020 г. выделялся избытком влаги и умеренной температурой воздуха от всходов до начала цветения, а затем до полного созревания отмечалась засуха с высокими температурами. В то же время сезон 2022 г. отличался противоположным распределением осадков, т. е. от всходов до начала цветения – недостаток влаги, и во время налива зерна (июль) – избыток влаги. Однако весь период 2018–2022 гг. относится в разной степени к засушливым условиям. Таким образом, есть основания констатировать высокую засухоустойчивость Л624 и нейтральное влия-

ние в этой линии интрогрессивного материала от *T. timopheevii* на важный селекционный признак – засухоустойчивость.

В среднем за 2018–2022 гг. анализ массы 1000 зерен как одного из важных элементов продуктивности зерна выявил значимое понижение у линии Л624 (27.96 г) по сравнению с сортами Саратовская 68 (31.12 г) и Добрыня (30.32 г), но незначимое снижение по сравнению с сортом-стандартом Фаворит (28.48 г) (см. табл. 2).

По показателю «период всходы–колошение» за вегетационные сезоны 2018–2022 гг. у Л624, по сравнению с сортами-реципиентами, наблюдались значимые различия, а именно: 44.2 против 42.0 сут у С68 и 41.6 сут у Добрыни, НСР₀₅ = 1.3 сут. При этом значимых различий с сортом-стандартом Фаворит (43.8 сут) не было.

По высоте растений Л624 не отличалась как от сортов С68 и Добрыня, так и от сорта Фаворит. Однако по устойчивости к полеганию различия были между Л624 (4.24 балла) и сортом Добрыня (4.60 балла), но линия не отличалась от сорта С68 (4.22 балла) и сорта-стандарта Фаворит (4.26 балла), НСР₀₅ = 0.15.

Изучение влияния хромосом или транслокаций от родственных видов на качество конечной продукции, муки и хлеба у интрогрессивных линий мягкой пшеницы – важный этап оценки их селекционной ценности. В целом по ряду исследований *T. aestivum*/*T. timopheevii* линий (Тимонова и др., 2012), а также линий, полученных на сорте яровой мягкой пшеницы Саратовская 29 с использованием синтетика д-ра Савова (A¹A¹GGDD), выявлено положительное или нейтральное влияние генного материала *T. timopheevii* на показатели муки и хлеба (Лайкова и др., 2007; Laikova et al., 2013).

По оценке содержания белка в зерне за 2020–2022 гг. *T. aestivum*/*T. timopheevii* линия Л624 значимо превысила сорта С68 и Фаворит (16.9 против 16.2 % у сортов), но была на одном уровне с сортом Добрыня (17.1 %) (см. табл. 2). По параметрам клейковины – содержанию и крепости клейковины – по показателям прибора ИДК-3 получены следующие результаты: линия Л624 значимо уступила по содержанию клейковины сортам-реципиентам С68 и Добрыня, а именно: 38.7 и 39.7 % против 36.4 % у Л624, при НСР₀₅ = 2.0. При этом линия была на одном уровне с сортом-стандартом Фаворит (37.2 %). По крепости клейковины Л624 значимо превзошла как сорта-реципиенты, так и сорт-стандарт Фаворит, а именно:

Таблица 3. Показатели качества муки и хлеба у *T. aestivum*/*T. timopheevii* линии Л624 в 2018–2022 гг.

Сорт, линия	Альвеограф*			Хлеб**		
	P, мм	P/L	W, ед. а.	V, см ³	Пористость, балл	Цвет мякиша
Саратовская 68	88.8	1.75	195	761	4.50	Белый
Добрыня	84.4	1.68	204	814	4.88	Желтый
Л624	84.7	1.51	203	799	4.85	Белый
Фаворит	69.1	1.20	170	780	4.75	Кремовый
НСР ₀₅	8.0	0.3	25	30	0.26	

* Показатели альвеографа: P – упругость теста; P/L – отношение упругости теста к растяжимости; W – сила муки.

** Показатели оценки хлеба: V – объем хлеба, пористость.

78.1 ед. п. у линии Л624 против 85.8 (С68), 83.5 (Добрыня) и 91.3 ед. п. (Фаворит), НСР₀₅ = 4.0.

При изучении показателей альвеографа (табл. 3) было выявлено, что линия Л624 по упругости теста, отношению упругости теста к растяжимости и силе муки незначимо отличалась от сортов-реципиентов. Однако по всем вышеуказанным показателям отмечено существенное повышение у *T. aestivum*/*T. timopheevii* линии Л624 по сравнению с сортом-стандартом Фаворит. По пористости мякиша и объему хлеба Л624 была одного уровня с сортами Добрыня и Фаворит, но значимо превысила сорт С68. Наблюдались различия в цвете мякиша хлеба. Так, у С68 и Л624 мякиш белый, у Фаворита – кремовый и у Добрыни – желтый, что связано с присутствием 7DS-7DL-7Ae#1L транслокации, которая несет гены повышенного содержания каротиноидов (Prins et al., 1996) (см. табл. 3).

Обсуждение

Как уже отмечалось выше, вид *T. timopheevii* привлекает селекционеров высоким иммунитетом к комплексу грибных заболеваний. Получен набор *T. aestivum*/*T. timopheevii* линий с генами устойчивости к различным заболеваниям: к возбудителю листовой ржавчины – *Lr18*, *Lr50*, *LrTt1*, *LrTt2*, *LrSelG12*; к возбудителю стеблевой ржавчины (*P. graminis* Pers.) – *Sr36*, *Sr37*, *Sr40*; к возбудителю мучнистой росы (*Blumeria graminis* DC.) – *Pm6*, *Pm27* (Adonina et al., 2021). Резистентные к патогенам *T. aestivum*/*T. timopheevii* линии в основном несут интрогрессивный материал от хромосом 6G, 2G, 5G, кроме того, от хромосом 1A^t, 2A^t, 3A^t, 5A^t, 7A^t, 3G, 4G, 7G (Badaeva et al., 2010).

В наших исследованиях интрогрессии от *T. timopheevii* затронули хромосому 2A (транслокация T2AS.2AL-2A^tL), и у хромосомы 2D отсутствует сигнал rAs1 на конце длинного плеча, что может указывать на транслокацию неустановленного происхождения. Ранее в длинном плече хромосомы 2A (транслокация 2AS-2A^tS.2A^tL-2AL) линии 842 = Saratovskaya 29 *2/*T. timopheevii* spp. *viticulosum* между маркерами *Xgwm817* и *Xgwm312* был картирован ген *LrTt1* (Leonova et al., 2004, 2011; Леонова и др., 2008). Установлено, что этот ген наследуется рецессивно моногенным образом (Leonova et al., 2004). У Л624 ген устойчивости к листовой ржавчине (по данным расщепления в семьях F₂ Саратовская 68/*T. timopheevii* *4//Добрыня) также наследуется рецессивно моногенным образом (Сибикеев, неопубл. данные).

Однако в наших исследованиях с помощью ПЦР-анализа с ДНК-маркером гена *LrTt1* (*Xgwm312*) установлена его неидентичность гену(ам) *Lr* у линии Л624. Кроме того, *LrTt1* эффективен к европейской популяции *P. triticina* в стадии проростков, но обладает лишь сдерживающим эффектом (тип реакции IT = 3) на стадии взрослых растений к западносибирской популяции патогена (Leonova et al., 2004; Тимонова и др., 2012). К тому же транслокация с *LrTt1* не сцеплена с устойчивостью к возбудителю стеблевой ржавчины в Западной Сибири, степень поражения 80 % (Тимонова и др., 2012).

Интрогрессии от *T. timopheevii* в Л624 защищали от саратовской популяции *P. triticina* как на стадии проростков (фаза три листа), так и в полевых условиях в стадии взрослых растений (фаза молочной спелости), тип инфекции IT = 0;. Линия Л624 поражалась возбудителем стеблевой ржавчины в стадии проростков при искусственном заражении как саратовской, так и омской популяцией, IT = 3.

При попытке идентификации у Л624 генов устойчивости к *P. graminis* (гены *Sr*: *Sr2*, *22*, *24*, *25*, *26*, *31*, *32*, *35*, *36*, *38*, *39*, *57*) с помощью ДНК-маркеров не было выявлено ни одного из указанных генов (Баранова, неопубл. данные). В то же время ранее в наших исследованиях была показана эффективность Л624 (в этих исследованиях Л624 обозначена порядковым номером 49) в стадии проростков против саратовской, краснодарской, дагестанской и челябинской популяций *P. triticina*, собранных в 2018 г., а также к тест-клонам патогена с вирулентностью к генам устойчивости к возбудителю листовой ржавчины – *Lr9*, *Lr19*, *Lr26*, тип реакции Л624 на патоген был IT = 0.

Кроме того, использование ДНК-маркеров к генам *Lr1*, *3*, *9*, *10*, *19*, *20*, *21*, *22a*, *24*, *25*, *28*, *29*, *34*, *35*, *37*, *39* = *41*, *47*, *50*, *53*, *66*, *6Agi* позволило идентифицировать у Л624 гены *Lr10* и *Lr28*. Ген *Lr19* от сорта Добрыня не выявили. Обнаружение маркера SCS421 для гена *Lr28* указывает на наличие у образца генетического материала *T. timopheevii* (*LrTtim*), так как этот маркер не строго специфичен для определения гена *Lr28*, переданного от *Ae. speltoides*, и присутствует также у образцов *T. timopheevii* (Gulyaeva et al., 2014). Среди генов *Lr* от *T. timopheevii* ген *Lr18* относится к группе неэффективных в условиях Поволжья и имеет отличный тип реакции на патоген (IT = 3) от IT = 0 у Л624.

Тип реакции линии с *Lr50* (второй ген *Lr* от *T. timopheevii*) при инокуляции саратовской популяцией возбу-

теля листовой ржавчины варьировал от 0–1 до 2+ баллов и отличался от такового у линии Л624. Маркер *Xgwm382* гена *Lr50* указывал на отсутствие *Lr50* у этой линии (Гульгяева и др., 2020). Таким образом, есть основания предполагать, что у Л624 в транслокации T2AS.2AL-2A¹L присутствует ген устойчивости к возбудителю листовой ржавчины, отличный от *Lr18*, *Lr50* и, возможно, не аллельный гену *LrTt1*.

При анализе влияния интрогрессивного материала с генами устойчивости к патогенам от *T. timopheevii* на агрономически важные показатели необходимо отметить его разнонаправленное действие (Леонова, 2018). Однако данных о конкретном влиянии интрогрессий с участием 2A¹ хромосомы на показатели продуктивности крайне мало.

Известно об изучении *T. aestivum*/T. *timopheevii* линий 5352-104 и 5360-191/5, полученных путем трех возвратных скрещиваний гибридных родительских линий 744 и 832 (*T. aestivum*–*T. timopheevii*, 2n = 42) с сортом Саратовская 29 и последующего самоопыления (Тимонова и др., 2012). Линия 5352-104 содержит интрогрессивные фрагменты хромосом 1A¹ и 2A¹, а линия 5360-191/5 – 2A¹ и 5GL. По высоте растений эти линии не отличались от сорта Саратовская 29 (С29), а по длине колоса линия 5352-104 превосходила сорт С29. По числу колосков в колосе не обнаружено отличий от С29, но по числу и массе зерен с колоса показатели у линии были выше, чем у сорта-реципиента. По массе зерна с растения и массе 1000 зерен линия 5352-104 не отличалась от С29.

Линия Л 5360-191/5 как возможный носитель генов *LrTt1*(2A¹) и *LrTt2* (5GL) не отличалась от сорта-реципиента С29 по всем параметрам продуктивности колоса, а также массе зерна с растения и массе 1000 зерен и высоте растений (Тимонова и др., 2012).

В наших исследованиях интрогрессии в Л624 затронули хромосомы 2A и 2D, что привело к высокоэффективной устойчивости к листовой ржавчине. Из пяти лет изучения Л624 два года (2018 и 2020) урожайность зерна была значимо ниже, чем у сорта-реципиента Саратовская 68, и три года (2019, 2021 и 2022) – на одном уровне. По сравнению с сортом Добрыня продуктивность зерна у Л624 четыре года (2019–2022) была на одном уровне и превосходила сорт-реципиент Добрыня в 2018 г. По сравнению с сортом-стандартом Фаворит урожайность зерна *T. aestivum*/T. *timopheevii* линии Л624 превосходила Фаворит – четыре года (2018, 2020–2022) и только в 2019 г. была одного уровня. В целом можно предполагать, что Л624 не понижает продуктивность зерна. Однако по массе 1000 зерен Л624 уступила обоим реципиентам и была одного уровня с сортом-стандартом Фаворит. По влиянию на этот признак Л624 отличается от линий Л5352-104 и 5360-191/5.

К сожалению, работы других исследователей по изучению влияния интрогрессий с участием хромосомы 2A¹ от *T. timopheevii* на показатели качества муки и хлеба нам не известны. Можно констатировать, что интрогрессии на хромосомах 2A и 2D у Л624 повысили содержание белка в зерне по сравнению с сортом-реципиентом С68 и стандартом Фаворит, но эти показатели остались на одном уровне с сортом Добрыня. По показателям муки и хлеба Л624 не уступила сортам-реципиентам, более того,

по объему и пористости хлеба превосходила сорт С68. В то же время она превосходила сорт-стандарт Фаворит по всем параметрам альвеографа: упругости теста, отношению упругости теста к растяжимости и силе муки. Таким образом, интрогрессии в хромосомах 2A и 2D у Л624 не ухудшают хлебопекарные свойства. Однако следует отметить уменьшение количества клейковины по сравнению с сортами-реципиентами. Например, интрогрессии от *T. timopheevii* в сорте Памяти Майстренко – 2В(2G), 6В(6G) и 1D(1D¹) – повышали содержание белка и клейковины, а также показатели силы муки и объема хлеба (Laikova et al., 2013).

У Л624 = Саратовская 68/T. *timopheevii* *4//Добрыня, несмотря на четыре беккросса на сорт Добрыня, содержащего транслокацию 7DS-7DL-7Ae#1L от *Ag. elongatum* с генами *Lr19/Sr25*, сцепленными с желтым цветом муки, эта транслокация была потеряна. Как следствие, у Л624 – белый цвет муки и хлеба. Отсутствие транслокации 7DS-7DL-7Ae#1L у Л624 было подтверждено с помощью ДНК-маркера на *Lr19/Sr25-SCS265* (Гульгяева и др., 2020). Возможная причина этого факта – то, что при создании Л624 проводили постоянный отбор устойчивых растений на фоне инфицирования популяцией *P. triticina* с высоким присутствием патотипа *pp19*, вирулентного к *Lr19*.

Заключение

По всему изучаемому комплексу хозяйственно ценных признаков *T. aestivum*/T. *timopheevii* линия Л624 является перспективной по сравнению как с сортами-реципиентами, так и с сортом-стандартом Фаворит. Линия Л624 не снижала урожайность зерна в течение пяти лет изучения, что, по всей видимости, связано с достаточно высоким уровнем засухоустойчивости. Ген устойчивости к возбудителю листовой ржавчины у Л624 высокоэффективен как в проростковой фазе, так и у взрослых растений. Для дальнейшего использования линии Л624 в селекционных программах требуется проведение дополнительных исследований по комбинированию устойчивости к *P. triticina* с генами устойчивости к возбудителю стеблевой ржавчины, что стало необходимым для зоны Нижнего Поволжья.

Список литературы / References

- Баранова О.А., Сибикеев С.Н., Дружин А.Е., Созина И.Д. Потеря эффективности генов устойчивости к стеблевой ржавчине *Sr25* и *Sr6Ag1* на территории Нижнего Поволжья. *Вестн. защиты растений*. 2021;104(2):105-112. DOI 10.31993/2308-6459-2021-104-2-14994.
- [Baranova O.A., Sibikeev S.N., Druzhin A.E., Sozina I.D. Loss of effectiveness of stem rust resistance genes *Sr25* and *Sr6Ag1* in the Lower Volga region. *Vestnik Zashchity Rasteniy = Plant Protection News*. 2021;104(2):105-112. DOI 10.31993/2308-6459-2021-104-2-14994. (in Russian)]
- Гульгяева Е.И., Сибикеев С.Н., Дружин А.Е., Шайдаюк Е.Л. Расширение генетического разнообразия сортов яровой мягкой пшеницы по устойчивости к бурой ржавчине (*P. triticina* Eriks.) в Нижнем Поволжье. *С.-х. биология*. 2020;55(1):27-44. DOI 10.15389/agrobiology.2020.1.27rus.
- [Gulyaeva E.I., Sibikeev S.N., Druzhin A.E., Shaydayuk E.L. Enlargement of genetic diversity of spring bread wheat resistance to leaf rust (*Puccinia triticina* Erics.) in Lower Volga region. *Selskokozyaystvennaya Biologiya = Agricultural Biology*. 2020;55(1):27-44. DOI 10.15389/agrobiology.2020.1.27rus. (in Russian)]

- Дорофеев В.Ф., Филатенко А.А., Мигушова Е.Ф., Удачин Р.А., Якубцинер М.М. Культурная флора СССР. Т. 1. Пшеница. Л., 1979.
[Dorofeev V.F., Filatenko A.A., Migushova E.F., Udachin R.A., Yakubtsiner M.M. Cultural Flora of the USSR. Vol. 1. Wheat. Leningrad, 1979. (in Russian)]
- Жиров Е.Г., Терновская Т.К. Геномная инженерия у пшеницы. *Вестн. с.-х. науки*. 1984;10:58-66.
[Zhirov E.G., Ternovskaya T.K. Genome engineering in wheat. *Vestnik Selskokhozyaystvennoy Nauki = Herald of Agricultural Sciences*. 1984;10:58-66. (in Russian)]
- Козловская В.Ф., Григорьева Л.П., Шатилова Н.В. Использование межвидовой гибридизации для создания новых источников устойчивости пшеницы к стеблевой ржавчине. *С.-х. биология*. 1990;1:65-71.
[Kozlovskaya V.F., Grigoryeva L.P., Shatilova N.V. Using interspecific hybridization for the development of new sources for stem rust resistance of wheat. *Selskokhozyaystvennaya Biologiya = Agricultural Biology*. 1990;1:65-71. (in Russian)]
- Лайкова Л.И., Арбузова В.С., Ефремова Т.Т., Попова О.М., Ермакова М.Ф. Оценка продуктивности и качества зерна у иммунных линий мягкой пшеницы Саратовская 29. *С.-х. биология*. 2007;42(5):75-85.
[Laikova L.I., Arbuzova V.S., Efremova T.T., Popova O.M., Ermakova M.F. Estimation productivity and quality of the grain in immune introgressive lines of soft wheat of Saratovskaya 29 variety. *Selskokhozyaystvennaya Biologiya = Agricultural Biology*. 2007;42(5):75-85. (in Russian)]
- Леонова И.Н. Влияние чужеродного генетического материала на проявление хозяйственно важных признаков мягкой пшеницы (*T. aestivum* L.). *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2018;22(3):321-328. DOI 10.18699/VJ18.367.
[Leonova I.N. Influence of alien genetic material on the manifestation of agronomically important traits of common wheat (*T. aestivum* L.). *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2018;22(3):321-328. DOI 10.18699/VJ18.367. (in Russian)]
- Леонова И.Н., Родер М.С., Калинина Н.П., Будашкина Е.Б. Генетический анализ и локализация локусов, контролирующих устойчивость интрогрессивных линий *Triticum aestivum* × *Triticum timopheevii* к листовой ржавчине. *Генетика*. 2008;44:1652-1659.
[Leonova I.N., Kalinina N.P., Budashkina E.B., Röder M.S. Genetic analysis and localization of loci controlling leaf rust resistance of *Triticum aestivum* × *Triticum timopheevii* introgression lines. *Russ. J. Genet.* 2008;44(12):1431-1437. DOI 10.1134/S1022795408120077.]
- Мартынов С.П., Мусин Н.Н., Кулагина Т.В. Пакет программ статистического биометрико-генетического анализа "Agros" версия 2.10. Российская академия сельскохозяйственных наук. Отдел статистического анализа, 2000.
[Martynov S.P., Musin N.N., Kulagina T.V. The Agros software package for statistical biometric and genetic analysis, version 2.10. Russian Academy of Agricultural Sciences. Department of Statistical Analysis, 2000. (in Russian)]
- Салина Е.А., Песцова Е.Г., Вершинин А.В. «Spelt1» – новое семейство тандемных повторов злаков. *Генетика*. 1997;33(4):437-442.
[Salina E.A., Pestsova E.G., Vershinin A.V. "Spelt1" a novel family of tandemly repeated DNA in cereals. *Russ. J. Genet.* 1997;33(4):352-357.]
- Сибикеев С.Н., Конькова Э.А., Салмова М.Ф. Характеристика вирулентности бурой ржавчины мягкой пшеницы в условиях Саратовской области. *Аграр. науч. журнал*. 2020;9:40-44. DOI 10.28983/asj.y2020i9pp40-44.
[Sibikeev S.N., Konkova E.A., Salmova M.F. Characteristic of the bread wheat leaf rust pathogen virulence in the Saratov region conditions. *Agrarnyy Nautchnyy Zhurnal = Agrarian Scientific Journal*. 2020;9:40-44. DOI 10.28983/asj.y2020i9pp40-44. (in Russian)]
- Скурыгина Н.А. Высокоэффективные гены устойчивости к популяции бурой ржавчины и мучнистой росы у линий мягкой пшеницы, производных *T. timopheevii* Zhuk., и их идентификация. *Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции*. 1984;85:5-13.
[Skurygina N.A. Highly effective genes for resistance to the population of leaf rust and powdery mildew in bread wheat lines derived from *T. timopheevii* Zhuk., and their identification. *Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Seleksii = Proceedings on Applied Botany, Genetics, and Breeding*. 1984;85:5-13. (in Russian)]
- Тимонова Е.М., Леонова И.Н., Белан И.А., Россеева Л.П., Салина Е.А. Влияние отдельных участков хромосом *Triticum timopheevii* на формирование устойчивости к болезням и количественные признаки мягкой пшеницы. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2012;16(1):142-159.
[Timonova E.M., Leonova I.N., Belan I.A., Rosseeva L.P., Salina E.A. Effect of certain chromosome regions of *Triticum timopheevii* on the formation on pest resistance and quantitative traits in common wheat. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2012;16(1):142-159. (in Russian)]
- Adonina I.G., Timonova E.M., Salina E.A. Introgressive hybridization of common wheat: results and prospects. *Russ. J. Genet.* 2021;57(4):390-407. DOI 10.1134/S1022795421030029.
- Allard R.W., Shands R.G. Inheritance of resistance to stem rust and powdery mildew in cytologically stable spring wheats derived from *Triticum timopheevii*. *Phytopathology*. 1954;44:266-274.
- Badaeva E.D., Budashkina E.B., Bilinskaya E.N., Pukhalskiy V.A. Intergenic chromosome substitutions in wheat interspecific hybrids and their use in the development of a genetic nomenclature of *Triticum timopheevii* chromosomes. *Russ. J. Genet.* 2010;46(7):769-785. DOI 10.1134/S102279541007001X.
- Badaeva E.D., Ruban A.S., Aliyeva-Schnorr L., Muncio C., Hesse S., Houben A. *In situ* hybridization to plant chromosomes. In: Liehr T. (Ed.). Fluorescence in Situ Hybridization (FISH). Berlin; Heidelberg, Germany: Springer, 2017;477-494. DOI 10.1007/978-3-662-52959-1_49.
- Bedbrook R.J., Jones J., O'Dell M., Thompson R.J., Flavell R.B. A molecular description of telomeric heterochromatin in *Secale* species. *Cell*. 1980;19(2):545-560. DOI 10.1016/0092-8674(80)90529-2.
- Brown-Guedira G.L., Singh S., Fritz A.K. Performance and mapping of leaf rust resistance transferred to wheat from *Triticum timopheevii* subsp. *armeniicum*. *Phytopathology*. 2003;93(7):784-789. DOI 10.1094/PHYTO.2003.93.7.784.
- Budashkina E.B., Kalinina N.P. Development and genetic analysis of common wheat introgressive lines resistant to leaf rust. *Acta Phytopathol. Entomol. Hung.* 2001;36(1-2):61-65. DOI 10.1556/aphyt.36.2001.1-2.8.
- Gulyaeva E.I., Orina A.S., Gannibal P.B., Mitrofanova O.P., Odintsova I.G., Laikova L.I. The effectiveness of molecular markers for the identification of *Lr28*, *Lr35* and *Lr47* genes in common wheat. *Russ. J. Genet.* 2014;50(2):131-139. DOI 10.7868/S0016675814020064.
- Gulyaeva E.I., Shaydayuk E.L., Gannibal P.B. 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.
- Jiang J., Gill B.S. Different species-specific chromosome translocation in *Triticum timopheevii* and *T. turgidum* support dipyletic origin of polyploid wheats. *Chromosome Res.* 1994;2(1):59-64. DOI 10.1007/BF01539455.
- Jørgensen J.H., Jensen C.J. Genes for resistance to wheat powdery mildew in derivatives of *Triticum timopheevii* and *T. carthlicum*. *Euphytica*. 1972;21:121-128. DOI 10.1007/BF00040557.
- Laikova L.I., Belan I.A., Badaeva E.D., Rosseeva L.P., Shepelev S.S., Shumny V.K., Pershina L.A. Development and study of spring bread wheat variety Pamyati Maystrenko with introgression of genetic material from syntetic hexaploid *Triticum timopheevii* Zhuk. × *Aegi-*

- lops tauschii* Coss. *Russ. J. Genet.* 2013;49(1):89-97. DOI 10.1134/S1022795413010067.
- Leonova I.N., Borner A., Budashkina E.B., Kalinina N.P., Unger O., Roder M.S., Salina E.A. Identification of microsatellite markers for a leaf rust resistance gene introgressed into common wheat from *Triticum timopheevii*. *Plant Breed.* 2004;123(1):93-95. DOI 10.1046/j.0179-9541.2003.00906.x.
- Leonova I.N., Laikova L.I., Popova O.M., Unger O., Borner A., Roder M.S. Detection of quantitative trait loci for leaf rust resistance in wheat – *T. timopheevii*/*T. tauschii* introgression lines. *Euphytica.* 2007;155:79-87. DOI 10.1007/s10681-006-9303-4.
- Leonova I.N., Budashkina E.B., Flath K., Weidner A., Börner A., Röder M.S. Microsatellite mapping of a leaf rust resistance gene transferred to common wheat from *Triticum timopheevii*. *Cereal Res. Commun.* 2010;38(2):212-220. DOI 10.1556/CRC.38.2010.2.7.
- Leonova I.N., Budashkina E.B., Kalinina N.P., Röder M.S., Börner A., Salina E.A. *Triticum aestivum*–*Triticum timopheevii* introgression lines as a source of pathogen resistance genes. *Czech J. Genet. Plant Breed.* 2011;47:S49-S55.
- Mains E.B., Jackson H.S. Physiological specialization in the leaf rust of wheat *Puccinia triticina* Erikss. *Phytopathology.* 1926;16: 89-120.
- McIntosh R.A., Wellings C.R., Park R.F. Wheat Rusts. An Atlas of Resistance Genes. Springer Dordrecht, 1995.
- McIntosh R.A., Yamazaki Y., Dubcovsky J., Rogers W.J., Morris C., Appels R., Xia X.C. Catalogue of gene symbols for wheat. In: Proceedings of the 12th International Wheat Genetics Symposium; 8-13 September 2013; Yokohama, Japan. Springer Open, 2013. <https://host170.sedici.unlp.edu.ar/server/api/core/bitstreams/bc9e00ea-92ac-4d4a-8df7-a9f51111a8e0/content>.
- McIntosh R.A., Dubcovsky J., Rogers W.J., Xia X.C., Raupp W.J. Catalogue of Gene Symbols for Wheat: 2018 Supplement. *Annu. Wheat Newsl.* 2018;64:73-93.
- McIntosh R.A., Dubcovsky J., Rogers W.J., Xia X.C., Raupp W.J. Catalogue of Gene Symbols for Wheat: 2022 Supplement. *Annu. Wheat Newsl.* 2022;68:68-82.
- Peterson R.F., Campbell A.B., Hannah A.E. A diagrammatic scale for estimating rust intensity on leaves and stems of cereals. *Can. J. Res.* 1948;26(5):496-500. DOI 10.1139/cjr48c-033.
- Plaschke J., Ganal M.W., Röder M.S. Detection of genetic diversity in closely related bread wheat using microsatellite markers. *Theor. Appl. Genet.* 1995;91(6-7):1001-1007. DOI 10.1007/BF00223912.
- Prins R., Marais G.F., Janse B.J.H., Pretorius Z.A., Marais A.S. A physical map of the *Thinopyrum*-derived *Lr19* translocation. *Genome.* 1996;39(5):1013-1019. DOI 10.1139/g96-126.
- Rayburn A.L., Gill B.S. Isolation of a *D*-genome specific repeated DNA sequence from *Aegilops squarrosa*. *Plant Mol. Biol. Report.* 1986;4: 104-109. DOI 10.1007/BF02732107.
- Roelfs A.P., Singh R.P., Saaru E.E. Rust Diseases of Wheat: Concepts and Methods of Disease Management. Mexico, D.F.: CIMMYT, 1992.
- Röder M.S., Korzun V., Wendehake K., Plaschke J., Tixier M.H., Leroy P., Ganal M.W. A microsatellite map of wheat. *Genetics.* 1998; 149(4):2007-2023. DOI 10.1093/genetics/149.4.2007.
- Salina E.A., Lim Y.K., Badaeva E.D., Scherban A.B., Adonina I.G., Amosova A.V., Samatadze T.E., Vatolina T.Y., Zoshchuk S.A., Leitch A. Phylogenetic reconstruction of *Aegilops* section *Sitopsis* and the evolution of tandem repeats in the diploids and derived wheat polyploids. *Genome.* 2006;49(8):1023-1035. DOI 10.1139/g06-050.
- Schneider A., Linc G., Molnar-Lang M. Fluorescence *in situ* hybridization polymorphism using two repetitive DNA clones in different cultivars of wheat. *Plant Breed.* 2003;122(5):396-400. DOI 10.1046/j.1439-0523.2003.00891.x.
- Sibikeev S.N., Krupnov V.A., Voronina S.A., Elesin V.A. First report of leaf rust pathotypes virulent to highly effective *Lr*-genes transferred from *Agropyron* species to bread wheat. *Plant Breed.* 1996;115(4): 276-278. DOI 10.1111/j.1439-0523.1996.tb00917.x.
- Sibikeev S.N., Druzhin A.E., Badaeva E.D., Shishkina A.A., Dragovich A.Y., Gulyaeva E.I., 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–wheatgrass substitutions. *Russ. J. Genet.* 2017;53(3):314-324. DOI 10.1134/S1022795417030115.
- Singh A.K., Sharma J.B., Vinod, Singh P.K., Singh A., Mallick N. Genetics and mapping of a new leaf rust resistance gene in *Triticum aestivum* L. × *Triticum timopheevii* Zhuk. derivative ‘Selection G12’. *J. Genet.* 2017;96:291-297. DOI 10.1007/s12041-017-0760-4.
- Tomar S.M.S., Joshi B.C., Kochumadhavan M., Shrivastava K.D. Transfer of leaf rust resistance into bred wheat from *Triticum timopheevii* Zhuk. *Current Sci.* 1988;57(1):17-19.
- Yu J.-K., Dake T.M., Singh S., Benschel D., Li W., Gill B., Sorrells M.E. Development and mapping of EST-derived simple sequence repeat markers for hexaploid wheat. *Genome.* 2004;47(5):805-818. DOI 10.1139/G04-057.

ORCID ID

S.N. Sibikeev orcid.org/0000-0001-8324-9765
I.G. Adonina orcid.org/0000-0002-8460-6119
A.E. Druzhin orcid.org/0000-0002-3968-2470
O.A. Baranova orcid.org/0000-0001-9439-2102

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

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 28.03.2023. После доработки 02.05.2023. Принята к публикации 12.05.2023.