

ПЕРЕДАЧА ГЕНЕТИЧЕСКОГО МАТЕРИАЛА РЖИ В ГЕНОМ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ МЕТОДОМ МЕЖГЕНОМНОГО ЗАМЕЩЕНИЯ ХРОМОСОМ

О.Г. Силкова, А.И. Щапова, В.К. Шумный

Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, Россия, e-mail: silkova@bionet.nsc.ru

В селекционных программах востребована передача генетического материала ржи в геном мягкой пшеницы. Метод межгеномного замещения хромосом остается наиболее перспективным из-за легкой скрещиваемости пшеницы с рожью, возможности более широкого привлечения гетерогенного генетического материала ржи, а также наличия молекулярно-цитологических методов паспортизации хромосом у полученных пшенично-ржаных форм. С использованием скрещивания *Triticum aestivum* L. сорт Саратовская 29 × *Secale cereale* L. сорт Онохойская создана коллекция замещенных линий 1R(1A), 1R(1D), 2R(2D)₁, 2R(2D)₂, 2R(2D)₃, 3R(3B), 5R(5D), 5R(5A), 6R(6A)₁ и 6R(6A)₂. Линии, полученные от скрещивания *T. aestivum* сорт Саратовская 29 с сортами ржи *S. cereale* Вятка и Вьетнамская местная были идентифицированы как 1Rv(1A), 5Rviet(5A) соответственно. В результате проведенных исследований по семенной продуктивности и реакции линий на засоление выделены линии 1Rv(1A), 2R(2D)₁, 2R(2D)₃ как наиболее перспективные для передачи ценных признаков пшенице. Результаты, полученные при изучении поведения индивидуальных хромосом ржи и пшеницы в мейозе, позволяют прогнозировать способ передачи генетического материала ржи в геном пшеницы в виде сегментов и целых хромосом ржи.

Ключевые слова: пшенично-ржаные линии, межгеномное замещение хромосом, паспортизация геномов, селекционные программы.

Мягкая пшеница *Triticum aestivum* L. возникла как самостоятельный вид в результате двух межвидовых скрещиваний, сопровождающихся удвоением числа хромосом (Feldman, Levy, 2005). В дальнейшем большое влияние на ее эволюцию оказала селекция на необходимые для человека качества, в частности, такого признака, как «легкая обмолачиваемость». Многолетняя селекция превратила пшеницу в вид с невысоким генетическим разнообразием по сравнению со своими дикими сородичами, которые имели более длительное время для эволюции и адаптации к естественным условиям произрастания. Генотипы диких видов часто несут гены устойчивости к биотическим (болезни и вредители) и абиотическим стрессам (жара и холод, засуха и засоление) и являются важным источником для расширения генетического разнообразия мягкой пшеницы.

В условиях современной сельскохозяйственной системы возделывания популярные

сорта пшеницы могут быть культивированы на обширных территориях благодаря своей высокой пластичности. Однако их довольно ограниченное генетическое разнообразие делает их уязвимыми для новых рас патогенов. С целью снижения такой уязвимости и расширения генетического разнообразия возделываемой пшеницы гены, контролируемые многие хозяйственно важные признаки, вводятся в мягкую пшеницу от диких видов с использованием возможности скрещиваемости пшеницы с родственными видами.

Рожь посевная *Secale cereale* L. является одним из видов, используемых в скрещиваниях с пшеницей благодаря ее высокой адаптивности. В результате скрещивания пшеницы с рожью в первой половине XX в. были получены несколько сортов, в геноме которых пара хромосом пшеницы 1В была замещена хромосомами ржи 1R. В дальнейшем кариотипы ряда сортов претерпели преобразования – возникли транс-

лоцированные хромосомы 1BL.1RS (Zeller, 1973). Другие транслокации в сортах были обнаружены позднее, в них были включены хромосомы 1AL.1RS и 1DL.1RS (Shepherd, 1973; Zeller, Fuchs, 1983). На сегодняшний день в кариотипах почти 300 высокопродуктивных сортов мягкой пшеницы, устойчивых к биотическим и абиотическим факторам среды, обнаружены хромосомы 1BL.1RS (Rabinovich, 1998). Сорта, имеющие в своем геноме короткое плечо 1RS, занимают значительно большие посевные площади, чем те, которые имеют в своем кариотипе иные пшенично-чужеродные транслокации (Lukaszewski, 1990; Vanuelos *et al.*, 1998; Villareal *et al.*, 1998). Короткое плечо ржаной хромосомы 1R – наиболее широко используемый чужеродный хроматин в селекции пшеницы (Friebe *et al.*, 1996). Вместе с тем в геноме португальского сорта пшеницы местной селекции Barbella, выращиваемого на протяжении многих лет и характеризующегося повышенной устойчивостью к стрессовым факторам среды, обнаружен хроматин ржи, включенный в хромосому пшеницы 2D (Riberio-Carvalho *et al.*, 2001).

Получение высокопродуктивных сортов пшеницы с помощью передачи в ее геном генетического материала ржи путем межгеномного замещения хромосом показало целесообразность проведения работ по направленному созданию пшенично-ржаных замещенных форм. Метод получения замещенных форм стал более эффективным с применением цитологической идентификации хромосом. Дифференциальный метод окраски хромосом ржи по Гимза был разработан в 1974 г. (Щапова, 1974; Vosa, 1974; Gill, Kimber, 1974a), а затем был предложен вариант С-метода окраски для хромосом пшеницы (Gill, Kimber, 1974b). С-окрашивание позволило цитологически идентифицировать каждую хромосому ржи и пшеницы и установить их принадлежность к определенной гомеологической группе.

С помощью С-окрашивания был детально изучен процесс стабилизации кариотипов пшенично-ржаных гибридов (Shchapova, Kravtsova, 1982; Shchapova *et al.*, 1984). В результате этих исследований было установлено, что пшенично-ржаные гибриды F₁, полученные от скрещивания гексаплоидной пшеницы *Triticum aestivum* с диплоидной рожью *Secale cereale*, иногда

завязывают зерна от самоопыления. Кариологический анализ показал, что большинство этих амфиплоидов содержат неполный набор хромосом как пшеницы, так и ржи. Размах изменчивости по общему числу хромосом у этих растений составил 49–56, а у жизнеспособных гамет 22–27, из них 16–21 хромосом пшеницы и 5–7 хромосом ржи. Нуллисомия на каждый гаплоидный геном оказалась равной 0,25–1,50.

Вследствие анеуплоидии гамет пшенично-ржаных гибридов F₁ в потомстве этих гибридов после беккросса пшеницей формируются пшенично-ржаные замещенные формы, у которых одна и реже две гомологичные пары хромосом пшеницы замещены гомеологичными хромосомами ржи. Процесс стабилизации этих гибридов заканчивается в 5–7-м поколениях. На основании этих результатов была предложена схема создания пшенично-ржаных замещенных форм с идентификацией их с помощью С-окрашивания (рис. 1).

При использовании данной схемы создана коллекция пшенично-ржаных замещенных линий по различным хромосомам ржи и пшеницы. Методами телоцентрического анализа: GISH, С-окрашивания (рис. 2) и SSR-анализа охарактеризован их хромосомный состав (табл. 1).

Эти линии идентифицированы как 1R(1A), 1R(1D), 1Rv(1A), 2R(2D)₁, 2R(2D)₂, 2R(2D)₃, 3R(3B), 5R(5D), 5R(5A), 5Rviet(5A), 6R(6A)₁ и 6R(6A)₂. Изучение мейоза у созданных линий показало их высокую цитологическую стабильность (Силкова и др., 2006, 2007). Количество бивалентов на клетку у всех линий, кроме

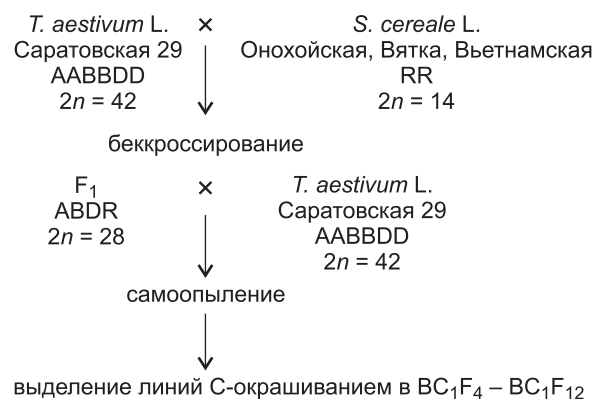


Рис. 1. Схема создания пшенично-ржаных замещенных линий (из: Щапова, Кравцова, 1990).

3R(3B), достоверно не отличалось от количества у исходного сорта пшеницы Саратовская 29. У линии 3R(3B) наблюдался асинаптический эффект, вызванный отсутствием хромосомы пшеницы 3B, однако наблюдаемый у этой линии асинапсис не приводил к нестабильности в передаче хромосомы ржи 3R через гаметы.

С целью возможного использования замещенных линий в селекционном процессе были оценены семенная продуктивность и переносимость линиями различной концентрации соляного раствора на стадии прорастания зерновок. Семенная продуктивность была изучена при выращивании каждой линии в трех повторностях в течение двух вегетаций (2005 и 2006 гг.) (табл. 2). По таким показателям, как число зерен и масса зерен с главного колоса, линии 3R(3B) и 5Rviet(5A) оказались достоверно менее продуктивными, чем сорт Саратовская 29, в то время как масса 1000 зерен у линий с замещением по хромосомам 2R–2R(2D)₁ и 2R(2D)₃ достоверно превосходила сорт.

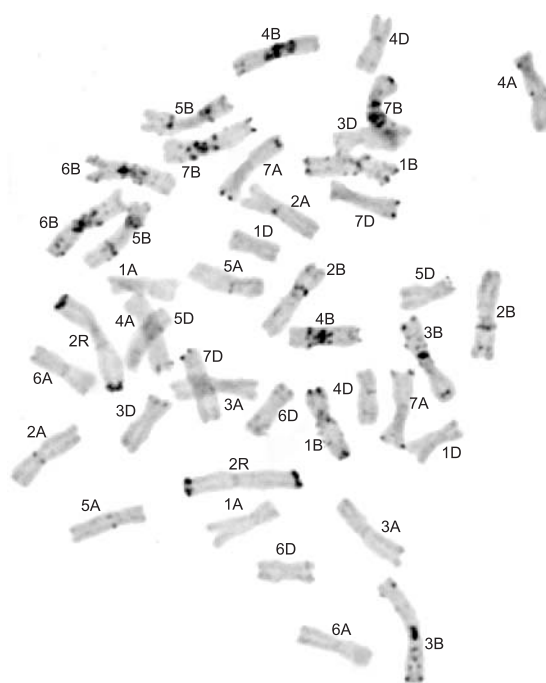


Рис. 2. С-окрашивание кариотипа пшенично-ржаной замещенной линии 2R(2D)₁ (из: Силкова и др., 2006).

Таблица 1

Молекулярно-цитологический анализ пшенично-ржаных замещенных линий
(из: Силкова и др., 2006, 2007)

| Линии | Телоцентрический анализ | С-окрашивание | GISH | SSR-анализ |
|--|-------------------------|--------------------------------|--------|--|
| <i>Triticum aestivum</i> L. сорт Саратовская 29/ <i>Secale cereale</i> L. сорт Онохойская | | | | |
| 1R(1A) | 1R(1A) | 1R(1A) (3DS.3DLdel и 4AL.W) | 40W+2R | 1R(1A) (амплификация маркеров плеч 3DL и 4AS) |
| 1R(1D) | – | 1R(1D) | 40W+2R | 1R(1D) |
| 2R(2D) ₁ | 2R(2D) | 2R(2D) | 40W+2R | 2R(2D) ₁ |
| 2R(2D) ₂ | – | 2R(2D) | 40W+2R | 2R(2D) ₂ |
| 2R(2D) ₃ | – | 2R(2D) | 40W+2R | 2R(2D) ₃ |
| 3R(3B) | – | 3R(3B) | 40W+2R | 3R(3B) |
| 5R(5D) | 5R(5D) | 5R(5D) | 40W+2R | 5R(5D) |
| 5R(5A) | – | 5R(5A) | 40W+2R | 5R(5A) |
| 6R(6A) ₁ | 6R(6A) | 6R(6A) | 40W+2R | 6R(6A) ₁ |
| 6R(6A) ₂ | – | 6R(6A) | 40W+2R | 6R(6A) ₂ |
| <i>Triticum aestivum</i> L. сорт Саратовская 29/ <i>Secale cereale</i> L. сорт Вятка | | | | |
| 1Rv(1A) | – | 1R(1A) | 40W+2R | 1R(1A) |
| <i>Triticum aestivum</i> L. сорт Саратовская 29/ <i>Secale cereale</i> L. сорт Вьетнамская местная | | | | |
| 5Rviet(5A) | – | 5R(5A) | 40W+2R | 5R(5A) |

Примечание. W – хромосомы пшеницы, R – хромосомы ржи; v – сорт Вятка, viet – сорт Вьетнамская местная.

Таблица 2

Озерненность главного колоса и масса 1000 зерен у пшенично-ржаных замещенных линий (Новосибирск, 2005 и 2006 гг.)

| Линия | Год | Число изученных растений | Число зерен с главного колоса | Масса зерен с главного колоса, г | Масса 1000 зерен, г |
|---------------------------|------|--------------------------|-------------------------------|----------------------------------|---------------------|
| 1R(1A) | 2005 | 196 | 34 ± 0,71 | 1,06 ± 0,0025 | 28,55 |
| | 2006 | 228 | 32 ± 0,83 | 0,88 ± 0,005 | 23,05 |
| 1R(1D) | 2005 | 165 | 33 ± 0,87 | 1,01 ± 0,06 | 26,99 |
| | 2006 | 188 | 32 ± 0,78 | 0,89 ± 0,05 | 22,83 |
| 1Rv(1A) | 2005 | 137 | 38 ± 0,41 | 1,02 ± 0,03 | 25,23 |
| | 2006 | 184 | 32 ± 0,88 | 0,75 ± 0,04 | 20,04 |
| 2R(2D) ₁ | 2005 | 222 | 28 ± 0,46 | 0,92 ± 0,027 | 39,7** |
| | 2006 | 179 | 29 ± 0,95 | 0,84 ± 0,05 | 33,73** |
| 2R(2D) ₂ | 2005 | 166 | 29 ± 0,37 | 0,94 ± 0,02 | 28,24 |
| | 2006 | 166 | 32 ± 0,85 | 0,95 ± 0,05 | 24,76 |
| 2R(2D) ₃ | 2005 | 168 | 31 ± 0,99 | 1,09 ± 0,07 | 31,96** |
| | 2006 | 176 | 34 ± 1,25 | 0,95 ± 0,06 | 27,45** |
| 3R(3B) | 2005 | 223 | 20 ± 0,66* | 1,02 ± 0,065 | 16,28* |
| | 2006 | – | – | – | – |
| 5R(5D) | 2005 | 229 | 26 ± 0,72 | 0,65 ± 0,027 | 22,32 |
| | 2006 | 176 | 27 ± 0,71 | 0,67 ± 0,03 | 20,29 |
| 5R(5A) | 2005 | 163 | 33 ± 0,61 | 0,97 ± 0,03 | 26,97 |
| | 2006 | 176 | 31 ± 1,18 | 0,74 ± 0,05 | 20,74 |
| 5Rviet (5A) | 2005 | 168 | 12 ± 0,68* | 0,31 ± 0,02* | 24,69 |
| | 2006 | – | – | – | – |
| 6R(6A) ₁ | 2005 | 151 | 31 ± 1,27 | 0,94 ± 0,047 | 27,25 |
| | 2006 | 184 | 27 ± 0,99 | 0,68 ± 0,05 | 21,29 |
| Саратовская 29 (контроль) | 2005 | 152 | 31 ± 0,58 | 0,97 ± 0,035 | 26,46 |
| | 2006 | 252 | 30 ± 0,77 | 0,81 ± 0,04 | 21,81 |

* Значения достоверно ниже контроля при $P \geq 0,001$; ** значения достоверно выше контроля при $P \geq 0,001$; v – сорт Вятка, viet – сорт Вьетнамская местная.

Предварительная оценка солеустойчивости проведена в трех повторностях по 9-балльной системе (табл. 3) при проращивании по 15 зерен каждой линии при 20 °С и 12-часовом фотопериоде (Mano *et al.*, 1996). Оценка переносимости линий различной концентрации солевого раствора на стадии прорастания зерновок позволила выявить устойчивые и чувствительные к засолению генотипы (табл. 4).

Все линии за исключением двух, 3R(3B) и 5Rviet(5A), характеризовались большей толерантностью к условиям засоления по сравнению с родительскими формами. Наиболее ярко по полученным результатам выделились три линии, 3R(3B) и 5Rviet(5A) оказались восприимчивыми к NaCl достоверно больше, чем

сорт Саратовская 29 и рожь сорта Онохойская, а 2R(2D)₁ – достоверно устойчивее.

Показано, что две линии, 2R(2D)₁ и 2R(2D)₃, с разными хромосомами ржи 2R сорта Онохойская различаются по устойчивости к условиям засоления. Данное различие особенно проявилось при прорастании зерен при концентрации раствора NaCl 1,5 % и 2 % (табл. 4).

Согласно балльной классификации по устойчивости растений к засолению (концентрация соляного раствора 2 %), линии (сорты), соответствующие 3 или 4 баллам, относятся к умеренно устойчивым, 5–6 баллам – устойчивым, а 1–2 баллам – к восприимчивым (Mano *et al.*, 1996). Из этих результатов следует, что линия 2R(2D)₁ умеренно устойчива к соли.

Таблица 3
Система определения устойчивости к засолению у пшеницы на стадии прорастания зерновок (из: Mano *et al.*, 1996)

| Балл | Характеристика прорастания зерновок |
|------|---|
| 0 | Отсутствие прорастания |
| 1 | Наличие одного корня |
| 2 | Наличие двух корней или большее количество корней с коричневыми чехликами |
| 3 | 3 и более корней, нормальное развитие корней |
| 4 | Наличие проростка длиной менее 10 мм зеленого цвета |
| 5 | Наличие проростка длиной от 10 до 25 мм |
| 6 | Первый лист выше coleoptilya на 1 см |
| 7 | Первый лист выше coleoptilya на 3 см |
| 8 | Первый лист выше coleoptilya на 6 см |
| 9 | Первый лист выше coleoptilya более чем на 6 см |

Полученные данные предполагают возможность использования пшенично-ржаных замещенных линий в селекционных программах по мягкой пшенице. Однако для более эффективной передачи хозяйственно ценных

признаков необходимы выяснение закономерностей поведения чужеродных хромосом в мейозе пшенично-ржаных гибридов и изучение характера передачи хромосом ржи через гаметы пшенично-ржаных анеуплоидных форм в последующие поколения.

Введение хромосомы ржи в геном пшеницы путем скрещивания с замещенными линиями приводит к анеуплоидии как для хромосомы ржи, так и для ее пшеничного гомеолога (рис. 3, а). Хромосома, находясь в унивалентном состоянии, не имеет возможности делиться, расщепиться к полюсам и включаться в гаметы, как это происходит при наличии гомолога. В первом делении мейоза унивалентная хромосома может подвергнуться эквационному делению – делению на сестринские хроматиды (рис. 3, б), что может привести к разрыву хроматид в районе центромеры во втором делении мейоза, в результате чего возникают различного рода транслоцированные хромосомы, либо хроматиды, теряя связь с полюсами, остаются не включенными во вновь образованные ядра.

В селекционных программах отдают предпочтение формам с транслоцированными хромосомами с небольшой вставкой чужеродного хроматина. Получение такого рода материала

Таблица 4
Характеристика линий по их устойчивости к различным концентрациям засоления

| Линии, исходные формы | Оценка прорастания зерен по баллам в воде и при различных концентрациях раствора NaCl, % | | | |
|-----------------------|--|--------------------|--------------------|------------------------|
| | Вода | 1 % | 1,5 % | 2 % |
| Саратовская 29 | 8,53 ± 0,52 | 3,16 ± 0,76 | 1,57 ± 0,16 | 0,12 ± 0,05 |
| 1R(1A) | 8,6 ± 0,29 | 6,42 ± 0,21 | 1,75 ± 0,32 | 1,9 ± 0,12* |
| 1R(1D) | 8,5 ± 0,41 | 7,08 ± 0,48 | 3,07 ± 0,4 | 1,41 ± 0,11* |
| 1Rv(1A) | 8,72 ± 0,13 | 7,71 ± 0,21 | 4,53 ± 0,35 | 1,79 ± 0,13* |
| 2R(2D) ₁ | 8,6 ± 0,2 | 6,88 ± 0,41 | 4,11 ± 0,73 | 3,71 ± 0,26* |
| 2R(2D) ₃ | 8,85 ± 0,21 | 7,25 ± 0,51 | 2,12 ± 0,34 | 1,72 ± 0,27* |
| 3R(3B) | 8,18 ± 0,4 | 0,78 ± 0,36 | 0,42 ± 0,42 | 0,015 ± 0,004** |
| 5R(5D) | 8,85 ± 0,2 | 6,4 ± 0,41 | 3,12 ± 0,41 | 1,57 ± 0,16* |
| 5R(5A) | 8,52 ± 0,14 | 6,17 ± 0,45 | 2,92 ± 0,21 | 1,58 ± 0,32* |
| 5Rviet(5A) | 8,29 ± 0,33 | 1,41 ± 0,51 | 0,445 ± 0,1 | 0,05 ± 0,007** |
| 6R(6A) | 8,61 ± 0,22 | 5,15 ± 0,53 | 4,21 ± 0,12 | 1,31 ± 0,23* |
| Рожь Онохойская | 8,64 ± 0,23 | 5,39 ± 0,92 | 2,23 ± 0,47 | 0,62 ± 0,11 |

* Значения достоверно выше, чем у исходных сортов при $P \geq 0,001$; ** значения достоверно ниже, чем у исходных сортов при $P \geq 0,001$; v – сорт Вятка, viet – сорт Вьетнамская местная.

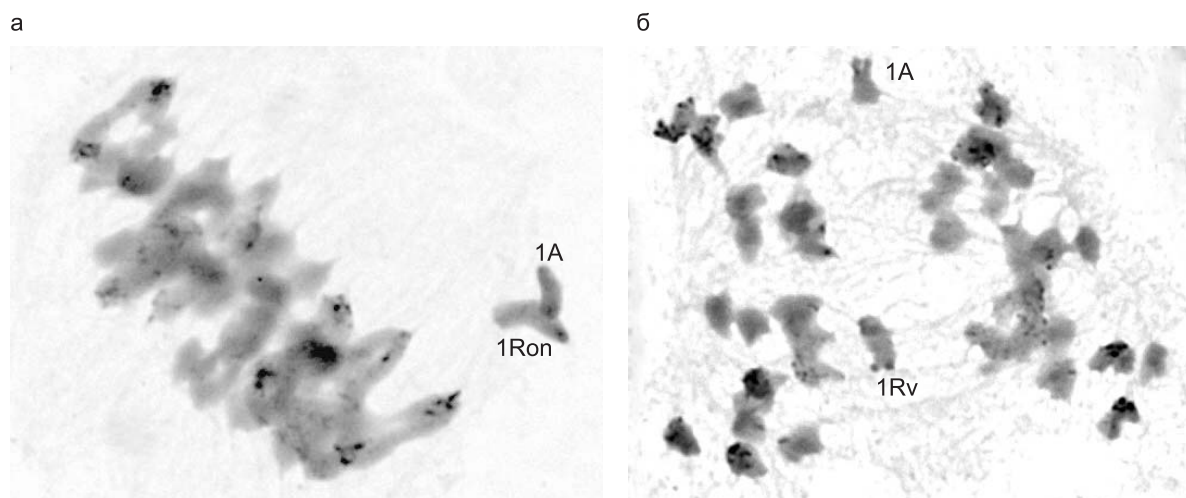


Рис. 3. С-окрашивание хромосом в первом делении мейоза у димносомиков.

а – метафаза I у димносомика 1Rop-1A; б – анафаза I – биполярная ориентация хромосом 1Rv и 1A, предшествующая делению на сестринские хроматиды.

можно проводить поэтапно. Возможность деления унивалентных хромосом ржи и пшеницы на сестринские хроматиды в AI, а затем разделение хроматид на плечи в AII целесообразно использовать для получения пшенично-ржаных Робертсоновских транслокаций. Как показали наши исследования, хромосомы ржи 1R сорта Вятка и 5R, 6R сорта Онохойская делятся на хроматиды в AI в более чем 70 % клеток (Силкова и др., 2008), что предопределяет образование большого количества транслокаций, более того, показано, что хромосома ржи 5R индуцирует эквационный тип деления унивалентной хромосомы пшеницы в мейозе димносомиков (Щапова и др., 1995). Передача хромосом ржи может сопровождаться образованием различного рода транслокаций (Дубовец и др., 2005). В потомстве димносомиков 5D-5R у 56,25 % изученных растений выявлены транслокации хромосомы 5R: изохромосомы по короткому плечу T5RS.5RS, хромосомы с крупной делецией длинного плеча T5RS.5RL-del. Показано, что генотип данных растений обуславливает разрывы по центромере (misdivision) и нецентрическую активность хромосомы 5R. В дальнейшем для получения различных по размеру вставок чужеродного хроматина можно использовать гаметоцидную систему, как это было сделано при диссекции хромосомы ржи 1R в геноме мягкой пшеницы (Tsuchida *et al.*, 2008), либо

использовать в скрещивании мутанты пшеницы *ph1b* (Sears, 1983). Вместе с тем при стабилизации пшенично-ржаных гибридов возможно спонтанное образование транслоцированных хромосом без участия гаметоцидной системы, как это было показано при идентификации хромосом линии 1R(1A), в кариотипе которой обнаружены хромосомы 3DS.3DL-del. и 4AL.W (Силкова и др., 2006).

В данной работе выявлены линии с замещением 1Rv(1A), 2R(2D)₁, 2R(2D)₃ как наиболее перспективные по продуктивности и устойчивости к засолению для использования их в селекционных программах. Ранее проведенные исследования мейоза показали, что можно прогнозировать образование Робертсоновских транслокаций с участием хромосомы 1Rv сорта Вятка в последующих поколениях (Силкова и др., 2008), как это произошло с известной хромосомой 1R, внедренной в геном большого числа сортов пшеницы от сорта ржи Петкус (Rabinovich, 1998). Этого нельзя сказать о хромосоме ржи 2R, характеризующейся преобладанием редукционного деления и, следовательно, хорошо передающейся в поколения и не способной образовывать транслокации. Следовательно, для введения данной хромосомы в сорта пшеницы не требуется в качестве обязательного условия осуществления ее рекомбинации с хромосомами пшеницы. Дальнейшее

изучение поведения хромосом ржи и пшеницы в мейозе покажет, что, вероятно, наравне с созданием транслоцированных хромосом пшеницы с небольшими вставками хроматина ржи, размеры которого трудно определить для соблюдения всех требований к будущему сорту (передача устойчивости с одновременным сохранением высокой урожайности и качества зерна), можно будет осуществлять передачу целых хромосом ржи либо их плеч путем получения Робертсоновских транслокаций. Многолетнее возделывание сортов пшеницы с транслоцированными хромосомами 1BL.1RS, 1AL.1RS и 1DL.1RS показывает высокую компенсационную способность короткого плеча хромосомы ржи 1RS.

Таким образом, пшенично-ржаные замещенные линии с проведенной идентификацией хромосом, с изучением эффекта замещения и установлением хромосомной локализации гена, контролирующего интересующий селекционера признак, являются ценным источником для селекции.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы Президиума РАН «Динамика генофондов и биоразнообразие» и федеральной целевой программы РФ (Госконтракт 02.512.11.2256).

Литература

- Дубовец Н.И., Силкова О.Г., Щапова А.И. и др. Особенности трансмиссии унивалентной хромосомы 5R через гаметы димносомика 5D-5R // Информ. вестник ВОГиС. 2005. Т. 9. № 4. С. 495–498.
- Силкова О.Г., Добровольская О.Б., Дубовец Н.И. и др. Создание пшенично-ржаных замещенных линий с идентификацией хромосомного состава кариотипов методами С-бэндинга, GISH и SSR-маркеров // Генетика. 2006. Т. 42. № 6. С. 793–802.
- Силкова О.Г., Добровольская О.Б., Дубовец Н.И. и др. Получение пшенично-ржаных замещенных линий на основе озимых сортов ржи с идентификацией кариотипов методами С-бэндинга, GISH и SSR-маркеров // Генетика. 2007. Т. 43. № 8. С. 1149–1152.
- Силкова О.Г., Перемыслова Е.Э., Щапова А.И., Шумный В.К. Генетическая регуляция деления центромерных районов унивалентных хромосом ржи и пшеницы в анафазе I мейоза ди-моносомиков // Генетика. 2008. Т. 44. № 1. С. 85–93.
- Щапова А.И. Дифференциальная окраска хромосом у растений I. *Secale cereale* L. // Цитология. 1974. Т. 16. С. 370–372.
- Щапова А.И., Кравцова Л.А. Цитогенетика пшенично-ржаных гибридов. Новосибирск: Наука, 1990. 164 с.
- Щапова А.И., Силкова О.Г., Кравцова Л.А. Роль хромосом пятой гомеологической группы пшеницы и ржи в регуляции эквационного деления унивалентов // Генетика. 1995. Т. 31. № 3. С. 390–395.
- Banuelos O., Mujeeb-Kazi A., Rajaram S. Agronomic performance of chromosome 1B and 1BL.1RS near-isolines in the spring bread wheat Seri M82 // Euphytica. 1998. V. 103. P. 195–202.
- Feldman M., Levy A.A. Allopolyploidy – a shaping force in the evolution of wheat genomes // Cytogenet. Genome Res. 2005. V. 109. P. 250–258.
- Friebe B., Jiang J., Raupp W.J. et al. Characterization of wheat-alien translocations conferring resistance to diseases and pests: current status // Euphytica. 1996. V. 91. P. 59–87.
- Gill B.S., Kimber G. The Giemsa C-banding karyotype of rye // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 1974a. V. 71. P. 1247–1249.
- Gill B.S., Kimber G. Giemsa C-banding and evolution of wheat // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 1974b. V. 71. P. 4086–4090.
- Lukaszewski A.J. Frequency of 1RS.1AL and 1RS.1BL translocations in United States wheats // Crop Sci. 1990. V. 30. P. 1151–1153.
- Mano Y., Nakazumi H., Takeda K. Varietal variation in and effects of some major genes on salt tolerance at the germination stage in barley // Breeding Sci. 1996. V. 46. P. 227–233.
- Rabinovich S.V. Importance of wheat-rye translocations for breeding modern cultivars of *Triticum aestivum* L. // Euphytica. 1998. V. 100. P. 323–340.
- Riberio-Carvalho C., Guedes-Pinto H., Heslop-Harrison J.S., Schwarzacher T. Introgression of rye chromatin on chromosome 2D in the Portuguese wheat landrace «Barbela» // Genome. 2001. V. 44. P. 1122–1128.
- Sears E.R. The transfer to wheat of interstitial segment of alien chromosomes // Proc. 6th Intern. Wheat Genet. Symp. Kyoto, Japan, 1983. P. 5–12.
- Shchapova A.I., Kravtsova L.A. The production of wheat-rye substitution lines by using the Giemsa staining technique // Cereal Res. Commun. 1982. V. 1/2. P. 33–39.
- Shchapova A.I., Potapova T.A., Kravtsova L.A., Numerova O.M. Karyotype stabilization in intergeneric hybrids of the subtribe Triticinae. I. The effect of genome structure // Theor. Appl. Genet. 1984. V. 68. P. 289–296.
- Shepherd K.W. Homoeology of wheat and alien chro-

- mosomes controlling endosperm protein phenotypes // Proc. 4th Intern. Wheat Genet. Symp. Columbia, Missouri, USA. 1973. P. 745–760.
- Tsuchida M., Fukushima T., Nasuda S. *et al.* Dissection of rye chromosome 1R in common wheat // Genes Genet. Syst. 2008. V. 83. P. 43–53.
- Villareal R.L., Banuelos O., Mujeeb-Kazi A., Rajaram S. Agronomic performance of chromosome 1B and T1BL.1RS near-isolines in the spring bread wheat Seri M82 // Euphytica. 1998. V. 103. P. 195–202.
- Vosa C.G. The basis karyotype of rye (*Secale cereale* L.) analyzed with Giemsa and fluorescence methods // Heredity. 1974. V. 33. P. 403–408.
- Zeller F.J. 1B/1R wheat-rye chromosome substitutions and translocations // Proc. 4th Intern. Wheat Genet. Symp. Columbia, Missouri, USA, 1973. P. 209–221.
- Zeller F.J., Fuchs E. Cytology and disease resistance of a 1A/1R and some 1B/1R wheat-rye translocation cultivars // J. Plant Breed. 1983. V. 90. P. 285–296.

TRANSFER OF RYE GENETIC MATERIAL INTO THE COMMON WHEAT GENOME BY INTERGENOMIC CHROMOSOME SUBSTITUTION

O.G. Silkova, A.I. Shchapova, V.K. Shumny

Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia, e-mail: silkova@bionet.nsc.ru

Summary

Rye genetic material is an important reservoir for transfer into the common wheat genome. The intergenomic chromosome substitution approach remains promising, because of good crossability of wheat with rye relative, feasibility of involvement of the heterogeneous rye agronomic potential, also because of the availability of molecular-cytogenetic methods for the passportisation of chromosomes in the developed wheat-rye lines. Based on the cross (*Triticum aestivum* L. cultivar Saratovskaya 29 × *Secale cereale* L. cultivar Onokhoiskaya) × *T. aestivum* L. cultivar Saratovskaya 29 we have established a collection of substitution lines with identified chromosomal constitution 1R(1A), 1R(1D), 2R(2D)₁, 2R(2D)₂, 2R(2D)₃, 3R(3B), 5R(5D), 5R(5A), 6R(6A)₁, and 6R(6A)₂. Based on the cross (*Triticum aestivum* L. Saratovskaya 29 × *Secale cereale* L. cultivars Vyatka and Vietnamskaya Mestnaya) × *Triticum aestivum* L. Saratovskaya 29 we have established substitution lines 1Rv(1A) and 5Rviet(5A), respectively. We have analyzed the grain yield of these lines and their tolerance to salinity. We have identified 1Rv(1A), 2R(2D)₁, 2R(2D)₃ as promising lines for transmission of desirable agronomic traits of wheat. In our previous experiments, we have demonstrated how the types of division and segregation of rye and wheat chromosomes may affect their transmission to subsequent generations. The results of our studies on the behavior of individual rye and wheat chromosomes in meiosis allowed us to differentially predict how the rye material may be transmitted into wheat genome, as a translocated rye chromosome or as an entire rye chromosome.