

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

Получение и характеристика линии мягкой пшеницы (Тулайковская 10 × Саратовская 29) с интрогрессией хромосомы пырея *Thinopyrum intermedium* 6Agi2

Ю.Н. Иванова¹✉, К.К. Розенфрид², А.И. Стасюк³, Е.С. Сколотнева¹, О.Г. Силкова¹

¹ Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

² Новосибирский государственный аграрный университет, Новосибирск, Россия

³ Курчатовский геномный центр ИЦиГ СО РАН, Новосибирск, Россия

✉ kabanenko@bionet.nsc.ru

Аннотация. Пырей промежуточный *Thinopyrum intermedium* является источником агрономически ценных признаков для мягкой пшеницы, для передачи которых используют частичные пшенично-пырейные амфидиплоиды и линии с замещением хромосомами пырея. С использованием линии Агис 1 создан сорт яровой мягкой пшеницы Тулайковская 5, который входит в родословную сорта Тулайковская 10. В геноме сорта хромосома пшеницы 6D замещена хромосомой пырея 6Agi2, несущей комплексную устойчивость к грибным заболеваниям в различных эколого-географических зонах. В данной работе изучен характер передачи хромосомы пырея 6Agi2 в гибридных популяциях сортов Саратовская 29 × Тулайковская 10 (C29 × T10) и Тулайковская 10 × Саратовская 29 (T10 × C29). Хромосома пырея 6Agi2 идентифицирована с помощью хромосомспецифичных праймеров и методом геномной *in situ* гибридизации. Согласно молекулярному анализу, хромосома 6Agi2 передавалась почти половине изученных растений в F₂ и F₃ поколениях. В F₅ поколении T10 × C29 с помощью GISH выделена и охарактеризована новая селекционная линия 49-14 (2n = 42) с парой хромосом 6Agi2. По результатам эксперимента в полевых условиях 2020 г. линия имела высокие показатели продуктивности. Масса зерен с растения (10.04 ± 0.93 г) и число зерен с растения (259.36 ± 22.49) достоверно не отличались от родительских сортов. Число зерен на колосок в главном колосе у линии 49-14 было достоверно выше, чем у сортов C29 (при p ≤ 0.001) и T10 (при p ≤ 0.05). Растения характеризовались способностью завязывать 3.77 ± 0.1 зерна на колосок, размах изменчивости признака варьировал от 2.93 до 4.62 у индивидуальных растений. Содержание белка в зерне составило 17.91 %, клейковины – 40.55 %. Согласно скринингу на устойчивость к грибным болезням, проведенному в полевых условиях 2018 и 2020 гг., хромосома 6Agi2 сохраняет у растений иммунитет к западносибирской популяции бурой ржавчины и к доминантным расам стеблевой ржавчины, а также обеспечивает средний устойчивый и средний восприимчивый типы реакции к возбудителям желтой ржавчины. Обсуждается возможность использования линий/сортов мягкой пшеницы, несущих хромосомы пырея 6Agi2, в селекции на увеличение содержания белка в зерне, на устойчивость к листовостебельным заболеваниям и на создание многоцветковых форм.

Ключевые слова: чужеродная интрогрессия; замещение хромосом; GISH; молекулярный анализ; стеблевая ржавчина; бурая ржавчина; желтая ржавчина; *Thinopyrum intermedium*; мягкая пшеница.

Для цитирования: Иванова Ю.Н., Розенфрид К.К., Стасюк А.И., Сколотнева Е.С., Силкова О.Г. Получение и характеристика линии мягкой пшеницы (Тулайковская 10 × Саратовская 29) с интрогрессией хромосомы пырея *Thinopyrum intermedium* 6Agi2. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2021;25(7):701-712. DOI 10.18699/VJ21.080

Raise and characterization of a bread wheat hybrid line (Tulaykovskaya 10 × Saratovskaya 29) with chromosome 6Agi2 introgressed from *Thinopyrum intermedium*

Yu.N. Ivanova¹✉, K.K. Rosenfread², A.I. Stasyuk³, E.S. Skolotneva¹, O.G. Silkova¹

¹ Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

² Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russia

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

✉ kabanenko@bionet.nsc.ru

Abstract. Wheatgrass *Thinopyrum intermedium* is a source of agronomically valuable traits for common wheat. Partial wheat-wheatgrass amphidiploids and lines with wheatgrass chromosome substitutions are extensively used as intermediates in breeding programs. Line Agis 1 (6Agi2/6D) is present in the cultivar Tulaykovskaya 10 pedigree. Wheatgrass chromosome 6Agi2 carries multiple resistance to fungal diseases in various ecogeographical zones. In this work, we studied the transfer of chromosome 6Agi2 in hybrid populations Saratovskaya 29 × Tulaykov-

skaya 10 (S29×T10) and Tulaykovskaya 10×Saratovskaya 29 (T10×S29). Chromosome 6Agi2 was identified by PCR with chromosome-specific primers and by genomic *in situ* hybridization (GISH). According to molecular data, 6Agi2 was transmitted to nearly half of the plants tested in the F₂ and F₃ generations. A new breeding line 49-14 (2n = 42) with chromosome pair 6Agi2 was isolated and characterized in T10×S29 F₅ by GISH. According to the results of our field experiment in 2020, the line had high productivity traits. The grain weights per plant (10.04 ± 0.93 g) and the number of grains per plant (259.36 ± 22.49) did not differ significantly from the parent varieties. The number of grains per spikelet in the main spike was significantly higher than in S29 ($p \leq 0.001$) or T10 ($p \leq 0.05$). Plants were characterized by the ability to set 3.77 ± 0.1 grains per spikelet, and this trait varied among individuals from 2.93 to 4.62. The grain protein content was 17.91 %, and the gluten content, 40.55 %. According to the screening for fungal disease resistance carried out in the field in 2018 and 2020, chromosome 6Agi2 makes plants retain immunity to the West Siberian population of brown rust and to dominant races of stem rust. It also provides medium resistant and medium susceptible types of response to yellow rust. The possibility of using lines/varieties of bread wheat with wheatgrass chromosomes 6Agi2 in breeding in order to increase protein content in the grain, to confer resistance to leaf diseases on plants and to create multiflowered forms is discussed.

Key words: alien introgression; chromosome substitution; GISH; molecular analysis; stem rust; brown rust; yellow rust; *Thinopyrum intermedium*; bread wheat.

For citation: Ivanova Yu.N., Rosenfread K.K., Stasyuk A.I., Skolotneva E.S., Silkova O.G. Raise and characterization of a bread wheat hybrid line (Tulaykovskaya 10×Saratovskaya 29) with chromosome 6Agi2 introgressed from *Thinopyrum intermedium*. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii* = *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2021;25(7):701-712. DOI 10.18699/VJ21.080

Введение

Дикорастущие многолетние родственные виды мягкой пшеницы рода Пырей (*Thinopyrum*) обладают широчайшим полиморфизмом и являются источником комплекса хозяйственно ценных качеств: устойчивости к грибным и вирусным заболеваниям (Friebe et al., 1996; Li H., Wang, 2009; Крупин и др., 2013, 2019; Давоян и др., 2015; Леонова, 2018), толерантности к засоленным почвам, засухе, а также характеризуются высоким содержанием белка в зерне (Цицин, 1954; Упельник и др., 2012). К роду *Thinopyrum* относят около 20 видов с различной ploidy: ди-, аллотетра-, аллогекса-, окто- и декаплоиды (Wang R., 2011). Наиболее интенсивно используют генетический материал двух видов – пырея удлиненного *Th. elongatum* (*Agropyron elongatum*) и пырея промежуточного *Th. intermedium* (*Ag. glaucum*). От этих видов в геном мягкой пшеницы переданы гены устойчивости к бурой ржавчине (*Lr19*, *Lr24*, *Lr29*, *Lr38*), стеблевой ржавчине (*Sr24*, *Sr25*, *Sr26*, *Sr43*, *Sr44*), мучнистой росе (*Pm40*, *Pm43*), вирусу желтой карликовости ячменя (*Bdv2*), вирусу полосатой мозаики пшеницы (*Wsm1*) (Li H., Wang, 2009).

Первые жизнеспособные пшенично-пырейные гибриды были получены Н.В. Цициным в период с 1930 по 1933 г. при скрещивании диплоидной, тетраплоидной и гексаплоидной пшеницы с *Ag. elongatum* и *Ag. glaucum* (Цицин, 1954). В результате этих работ были созданы октоплоидные формы многолетних и отрастающих пшениц (промежуточных пшенично-пырейных гибридов – ПППГ) (Цицин, 1954; Упельник и др., 2012). Гибридизация пшеницы и растений видов рода *Thinopyrum* проводилась также в США, Германии, Канаде, Китае. Получены и охарактеризованы различные гибридные формы: частичные амфилоиды, дополненные, замещенные и транслоцированные линии с высоким содержанием белка, а также устойчивые к вирусу желтой карликовости ячменя и полосатой мозаики пшеницы, мучнистой росе, желтой, бурой, стеблевой ржавчине (Friebe et al., 1996; Fedak, Han, 2005; Li H., Wang, 2009; Chang et al., 2010; Hu L. et al., 2011; Fu et al., 2012; Zeng J. et al., 2013; Bao et al., 2014; Zheng et al., 2014; Danilova et al., 2017; Li D. et al., 2018).

В мировой практике для передачи ценных признаков мягкой пшенице широко используются частичные пшенично-пырейные амфидиплоиды (Jiang et al., 1993; Fedak, Han, 2005). В России в НИИСХ Юго-Востока и Самарском НИИСХ с использованием ПППГ созданы две устойчивые к грибным заболеваниям группы коммерческих сортов мягкой пшеницы, в геноме которых хромосома пшеницы 6D замещена хромосомой пырея *Th. intermedium* 6Agi. Хромосомы 6Agi1 и 6Agi2 не идентичны, так как имеют различный характер локализации С-бэндов при окрашивании Гимзой (Сибикеев и др., 2017). Источником хромосомы 6Agi1 в первом случае послужили замещенная линия С29-Агро139-М2-2, полученная от скрещивания сорта яровой мягкой пшеницы Саратовская 29 с ПППГ 139, и Многолетка 2 с дальнейшей рекомбинацией дополненных пырейных хромосом между собой (Сибикеев и др., 2017). Для сортов самарской селекции (Тулайковская 5, Тулайковская 10, Тулайковская 100) источником хромосомы пырея 6Agi2 была замещенная линия Агис 1, полученная от скрещивания сорта Саратовская 29 с ПППГ 644 (Синиговец, 1976, 1988).

С 1984 г., когда сорт Тулайковская 5 был включен в Государственный реестр селекционных достижений, сорта самарской селекции с интрогрессией хромосомы пырея сохраняют комплексную устойчивость к бурой ржавчине и мучнистой росе в различных эколого-географических регионах России (Salina et al., 2015; Leonova et al., 2017). Показано, что *Lr*-гены у хромосомы 6Agi2 не аллельны генам *Lr9*, *Lr19*, *Lr24*, *Lr29*, *Lr47*, а по типу реакции на заражение изолятами *Puccinia triticina* Eriks. подтверждена неаллельность генам *Lr19* и *Lr38* (Сибикеев и др., 2017). Тест на устойчивость к бурой ржавчине у гибридов F₂ и F₃ восприимчивых сортов с сортом Тулайковская 10 установил, что хромосома 6Agi2 несет локус устойчивости к западно-сибирской расе бурой ржавчины (Salina et al., 2015). Однако на сегодняшний день не известно количество копий генов устойчивости на хромосоме 6Agi2, как и не определена локализация генных локусов на этой хромосоме.

Для выявления генетического материала видов пырея в геноме мягкой пшеницы разрабатываются молекулярные

и цитогенетические маркеры (Han F. et al., 2004; Li G. et al., 2016; Cseh et al., 2019; Kroupin et al., 2019). Существует ряд молекулярных маркеров, специфичных для генома *Th. intermedium*, таких как микросателлиты (SSR) (Ayala-Navarrete et al., 2010), маркеры на основе экспрессирующихся последовательностей (EST) (Wang M.J. et al., 2010; Danilova et al., 2017), маркеры амплифицированных фрагментов специфичного локуса (SLAF) (Li G. et al., 2016). Известно несколько специфичных для вида *Pseudoroegneria spicata* (St-геном) RFLP (Zhang Z.Y. et al., 2001), SCAR (Liu et al., 2007) и ISSR (Zeng Z.-X. et al., 2008) маркеров, разработанных для идентификации отдельных хромосом St-генома. Для определения соответствия пырейных хромосом гомеологичной группе мягкой пшеницы используют уникальные генные ПЦР (PLUG) маркеры (Ishikawa et al., 2009; Hu L. et al., 2014), а также SNP маркеры (Cseh et al., 2019; Ma et al., 2019). Е.А. Салиной с коллегами (2016) разработаны маркеры, специфичные к длинному и короткому плечам хромосомы пырея *Th. intermedium* 6Agi2.

Сорта самарской селекции используют в отечественных селекционных программах (Мартынов и др., 2016; Леонова, 2018). В связи с этим целью нашей работы было получить селекционный материал с интрогрессией хромосомы пырея и изучить его по хозяйственно ценным признакам, а также проанализировать особенности передачи хромосомы пырея *Th. intermedium* 6Agi2 сорта Тулайковская 10 на примере гибридной популяции с сортом пшеницы Саратовская 29, который является стандартом качества зерна. Для идентификации хромосомы 6Agi2 применялись ДНК маркеры, специфичные к длинному и короткому плечам этой хромосомы, а также геномная *in situ* гибридизация.

Материалы и методы

Растительный материал. Использованы сорта яровой мягкой пшеницы Саратовская 29 (С29) и Тулайковская 10 (Т10), а также гибриды С29 × Т10 F₂, F₃ поколений и Т10 × С29 F₂–F₆ поколений, полученные от самоопыления гибридов F₁. Сорта С29 и Т10 относятся к группе среднеспелых. Сорт С29 сильно восприимчив к листовым заболеваниям. Сорт Т10 характеризуется иммунитетом к листовой бурой ржавчине, в средней степени поражается мучнистой росой (<https://samniish.ru/pshenica-myagkaya-yarovaya-sort-tulajkovskaya-10.html>).

Гибриды F₂, F₃ С29 × Т10 и F₂, F₃ и F₅ поколений Т10 × С29 выращивали в условиях гидропонной теплицы ЦКП «Лаборатория искусственного выращивания растений» ФИЦ ИЦиГ СО РАН осенью 2017 и весной 2019 и 2020 гг. соответственно. Температурный режим: 22 °С – день, 16 °С – ночь, продолжительность периодов день/ночь – 16 ч/8 ч. Гибриды Т10 × С29 F₄ и F₆ выращивали в полевых условиях Мошковского района Новосибирской области летом 2018 и 2020 гг. соответственно, координаты местоположения 55.14° с. ш., 83.63° в. д.

Флуоресцентная *in situ* гибридизация (FISH). Митотические и мейотические препараты для FISH готовили по описанной ранее методике (Иванова и др., 2019). Анализировали мейоциты на стадии метафазы I (MI).

В работе использовали: пробу *Aegilops tauschii* pAet6-09, специфичную для центромерных повторов хромосом риса, пшеницы, ржи и ячменя (Zhang P. et al., 2004), и геномную ДНК пырея, выделенную из образца растений вида *Th. intermedium*. Образец ДНК повтора pAet6-09 любезно предоставлен Dr. A. Lukaszewski (Университет Риверсайд, Калифорния, США). Все препараты анализировали при помощи микроскопа Axio Imager M1 (Carl Zeiss, Германия). Изображения регистрировали камерой ProgRes MF (Meta Systems, Jenoptic) в ЦКП микроскопического анализа биологических объектов СО РАН и обрабатывали в программе Adobe Photoshop CS2.

ДНК растений выделяли из молодых листьев гибридов и контрольных растений при помощи набора Genomic DNA Purification Kit (Thermo Scientific, No. K0512) по методике производителя.

ПЦР-анализ проводили с помощью праймеров MF2/MR1r2 (длина ПЦР-фрагмента 347 п. н.) к длинному плечу хромосомы 6Agi2L *Th. intermedium*, Te6HS476 (длина ПЦР-фрагмента 200 п. н.) к короткому плечу хромосомы 6Agi2S *Th. intermedium* и MF2/MR4 (длина ПЦР-фрагмента 328 п. н.) к длинному плечу хромосомы 6DL, разработанных в лаборатории молекулярной генетики и цитогенетики растений ФИЦ ИЦиГ СО РАН (Салина и др., 2016). ПЦР проводили на амплификаторе Bio-Rad T-100 Thermal Cycler, разделение продуктов ПЦР – в 1.5 % агарозном геле в присутствии бромистого этидия, визуализацию – с помощью системы гель-документирования Gel Doc XR+ (Bio-Rad, США).

Оценка хозяйственно ценных признаков. Потомство F₄ Т10 × С29, отобранное с помощью молекулярных маркеров, оценивали в полевых условиях 2018 г. по признакам «устойчивость к бурой ржавчине *Puccinia triticina* Eriks.» и «устойчивость к стеблевой ржавчине *P. graminis* Pers.». Потомство F₆, отобранное с помощью молекулярно-цитогенетического анализа, оценивали в полевых условиях 2020 г. по признакам: «устойчивость к бурой ржавчине *P. triticina* Eriks.», «устойчивость к стеблевой ржавчине *P. graminis* Pers.», «устойчивость к желтой ржавчине *P. glumarum* Eriks. et Henn.», «период всходы–цветение», «высота растения», «продуктивная кустистость», «длина главного колоса», «число колосков главного колоса», «число зерен главного колоса», «масса зерен главного колоса», «число зерен на колосок главного колоса», «число зерен с растения», «масса зерен с растения», «масса 1000 зерен», «содержание белка и клейковины в зерне». Посев был проведен 9 мая 2020 г. Делянки шириной 70 см, по 15 зерен в ряду, расстояние между рядами 25 см.

Степень поражения растений грибными заболеваниями оценивали по шкале СИММУТ (Койшыбаев и др., 2014). Содержание белка и клейковины в зерне определяли на инфракрасном экспресс-анализаторе зерна OmegaAnalyzer G (Bruins, Германия). Периодом «всходы–цветение» считали время от массовых всходов до появления первых желтых пыльников в средних колосках колоса. Дату цветения отмечали у индивидуальных колосьев. При определении достоверности различий между средними значениями двух выборочных совокупностей использовали *t*-критерий Стьюдента.

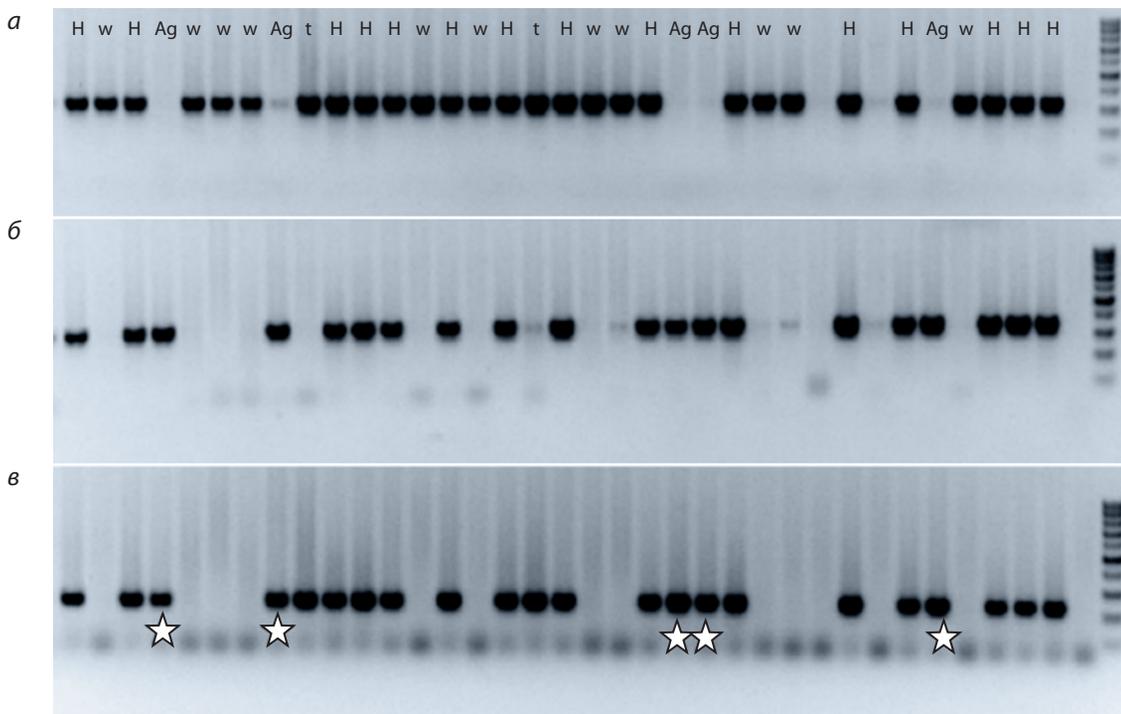


Рис. 1. Электрофореграмма амплификации маркеров к длинному плечу хромосомы 6DL (а), к короткому (б) и длинному (в) плечам хромосомы пырея 6Agi у растений F₂ поколения скрещивания C29 × T10.

Звездочкой выделены растения с замещением 6Agi2/6D. Пояснения см. в тексте и в табл. 1.

Таблица 1. Наличие хромосом или отдельных плечей хромосомы в F₂₋₃ поколениях гибридов C29 × T10 и T10 × C29 по данным ПЦР

Поколение гибридов	Изучено образцов ДНК	Только 6AgiL (t-тип)	Только 6AgiS (t-тип)	Присутствует 6Agi (Ag-тип или H-тип)	Отсутствует 6Agi (w-тип)
		число/%			
F ₂ C29 × T10	116	9/7.56	7/5.88	50/41.8	48/40.34
F ₃ C29 × T10	20	2/10	4/20	3/15	11/55
F ₂ T10 × C29	45	0	14/31.1	12/26.7	19/42.2
F ₃ T10 × C29	35	1/2.86	4/11.43	14/40	16/45.71

Результаты

Идентификация хромосомы пырея 6Agi2 в F₂₋₃ поколениях гибридов C29 × T10 и T10 × C29 с помощью хромосомоспецифичных праймеров

В F₁ поколении гибридов C29 × T10 и T10 × C29 хромосомы пырея 6Agi2 и пшеницы 6D находились в унивалентном состоянии. Поэтому, согласно ПЦР-анализу с использованием специфичных праймеров к хромосоме пырея, в F₂ поколении были обнаружены образцы ДНК с отсутствием или амплификацией ДНК. Среди 116 и 45 образцов ДНК из растений поколения F₂ C29 × T10 и T10 × C29 соответственно были выделены образцы с отсутствием фрагментов амплификации с использованием двух пар праймеров к короткому и длинному плечам хромосомы 6Agi2 и амплификацией маркера к хромосоме 6D, что указывало на отсутствие замещения 6Agi2/6D

в изученных образцах (пшеничный тип – w-тип) (рис. 1, табл. 1).

У образцов с амплификацией маркеров только к короткому или только к длинному плечу было также показано присутствие хромосомы 6D, что свидетельствовало о присутствии телоцентриков (t-тип, см. рис. 1, табл. 1). Всего в изученных образцах второго и третьего поколения было выявлено 12 телоцентриков по длинному плечу и 29 телоцентриков по короткому плечу. Соотношение телоцентриков по короткому и длинному плечу существенно отличалось от направления скрещивания. В случае комбинации T10 × C29 телоцентрики по длинному плечу встречались очень редко.

Наличие фрагментов амплификации с двумя маркерами к короткому и длинному плечу указывало на присутствие целой хромосомы 6Agi2, причем в зависимости от присутствия хромосомы 6D можно говорить или о полном

замещении 6Agi2/6D (Ag-тип), или о гетерозиготном состоянии хромосомы у данных образцов (H-тип).

Для дальнейшего анализа были отобраны растения с амплификацией маркеров к короткому и длинному плечам хромосомы пырея.

Анализ кариотипов у растений T10 × C29 поколения F₅

Чтобы уточнить присутствие в кариотипах одной или двух хромосом пырея, а также подтвердить стабильность наследования замещения, проведено окрашивание митотических хромосом с помощью геномной *in situ* гибридизации на различных этапах самоопыления. Анализ кариотипов растений, несущих замещение согласно ПЦР-анализу, выявил 42 хромосомы, среди которых обнаружены две целые хромосомы пырея (рис. 2), на длинном плече которых расположен крупный субтеломерный гетерохроматиновый блок, что соответствует распределению С-блоков на хромосоме 6Agi2 в кариотипе сорта Тулайковская 10 (Сибикеев и др., 2017). Локализация центромероспецифичного повтора рAct6-09 на хромосомах пырея характеризовалась слабой интенсивностью сигналов, что демонстрирует плохую гибридизацию повтора с центромерной ДНК хромосом пырея.

Метод *in situ* гибридизации подтвердил стабильность наследования замещения 6Agi2/6D в поколениях.

Изучение хозяйственно ценных признаков у растений T10 × C29 поколений F₅ и F₆

Сорт T10 входит в родословные современных сортов мягкой пшеницы. Он используется в создании новых форм благодаря наличию локуса устойчивости к листовой бурой ржавчине, который расположен на хромосоме пырея 6Agi2. Несмотря на замещение хромосомы 6D чужеродной хромосомой 6Agi2, T10 характеризуется высокими показателями урожайности, засухоустойчивостью и хорошими хлебопекарными качествами (<https://samniish.ru/pshenica-myagkaya-yarovaya-sort-tulajkovskaya-10.html>).

Из потомства F₄ растений T10 × C29, у которых идентифицированы хромосомы пырея, были созданы три линии: 33-2, 34-1 и 35-45. Анализ продуктивности растений сортов T10, C29 и линий F₅ T10 × C29, выращенных в условиях гидропонной теплицы, показал, что все линии превосходят сорт T10 с высокой достоверностью по всем показателям (табл. 2). В сравнении с сортом C29 все линии не отличались по продуктивной кустистости, линии 34-1 и 35-45 не отличались по таким показателям, как число

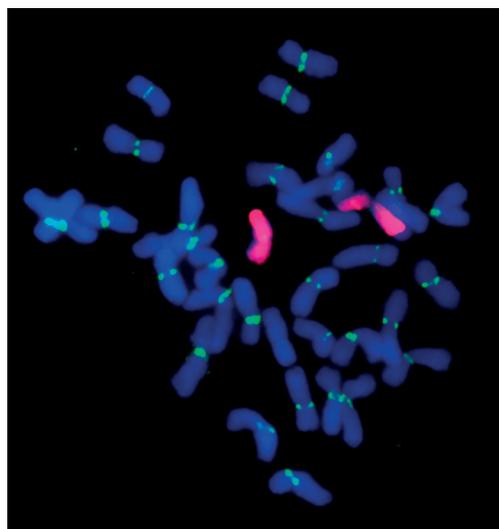


Рис. 2. Кариотип гибрида F₅ T10 × C29. Геномная *in situ* гибридизация. Красным окрашены две хромосомы пырея, зеленым – центромерные районы хромосом.

зерен с растения и масса зерен с растения, а у линии 33-2 эти показатели были достоверно ниже. Ни одна из линий не превзошла сорт C29 по массе 1000 зерен, этот показатель был достоверно ниже.

Далее был проведен индивидуальный отбор наиболее продуктивных растений из F₅ поколения линии 35-45 с целью изучения элементов продуктивности, а также продолжительности межфазного периода «всходы–цветение» у растений, выращенных в полевых условиях 2020 г. Для эксперимента из отобранной расщепляющейся линии 35-45 была выделена повторная линия 49-14.

По результатам фенологических наблюдений, период «всходы–цветение» у линии 49-14 оказался самым коротким (50,6 дня), у сортов C29 и T10 длиннее на 1 день. Продолжительность периода цветения, отмеченная у главных колосьев индивидуальных растений, составила 11, 10 и 9 дней соответственно у линии 49-14 и сортов T10, C29.

Сравнительный анализ по элементам продуктивности у линии 49-14 и сортов C29, T10 не выявил различий в значениях таких показателей, как длина главного колоса, масса зерен в главном колосе, масса зерен с растения, число зерен с растения (табл. 3). Растения линии 49-14 были достоверно выше сорта T10 и не отличались по высоте от растений сорта C29. Значения показателей «про-

Таблица 2. Сравнительный анализ линий с сортами C29 и T10 по элементам продуктивности (весна 2019 г.)

Показатель	T10	C29	33-2	34-1	35-45
Продуктивная кустистость, шт.	3.3 ± 0.03	4.9 ± 0.3	4.6 ± 0.2###	5.1 ± 0.2###	5.5 ± 0.3###
Число зерен с растения, шт.	60.5 ± 2.8	154.0 ± 8.9	109.7 ± 5.8****	165.3 ± 6.5###	186.5 ± 8.5****
Масса зерен с растения, г	2.3 ± 0.1	6.8 ± 0.4	3.9 ± 0.2****	6.4 ± 0.3###	7.6 ± 0.4###
Масса 1000 зерен, г	39.1 ± 0.4	43.9 ± 0.6	35.1 ± 0.9****	38.5 ± 0.3****	41.05 ± 0.5****
Всего растений	43	28	47	57	57

* $p \leq 0.05$; *** $p \leq 0.001$ – достоверные различия значений линий и сорта C29.

$p \leq 0.001$ – достоверные различия значений линий и сорта T10.

Таблица 3. Элементы продуктивности и качества зерна потомства линии 49-14 и сортов Т10, С29 (лето 2020 г.)

Показатель	С29	Линия 49-14	Т10
Высота растения, см	108.33 ± 1.63	106.25 ± 1.44	98.54 ± 1.32 ^{###}
Продуктивная кустистость, шт.	6.63 ± 0.43 [*]	5.27 ± 0.42	5.04 ± 0.4 [#]
Длина главного колоса, см	11.08 ± 0.31	10.75 ± 0.26	10.35 ± 0.19
Число колосков в главном колосе, шт.	17.25 ± 0.27	16.86 ± 0.25	18.02 ± 0.29 ^{##}
Число зерен в главном колосе, шт.	51.75 ± 1.62 ^{***}	63.36 ± 2.19	56.66 ± 1.77 [#]
Число зерен на колосок в главном колосе, шт.	3.01 ± 0.09 ^{***}	3.77 ± 0.1	3.40 ± 0.08 [#]
Плотность главного колоса	1.57 ± 0.03	1.58 ± 0.03	1.68 ± 0.03 [#]
Масса зерен в главном колосе, г	2.51 ± 0.09	2.66 ± 0.13	2.42 ± 0.09
Число зерен с растения, шт.	249.38 ± 19.14	259.36 ± 22.49	216.68 ± 19.18
Масса зерен с растения, г	10.62 ± 0.89	10.04 ± 0.93	8.49 ± 0.83
Масса 1000 зерен, г	42.53 ± 0.73 ^{***}	38.44 ± 0.59	37.45 ± 0.91
Содержание белка, %	15.88 ± 1.02	17.91 ± 1.23	18.81 ± 0.73
Содержание клейковины, %	35.56 ± 1.63	40.55 ± 2.47	40.00 ± 0.88

* $p \leq 0.05$; *** $p \leq 0.001$ – достоверные различия значений сорта С29 и линии 49-14.

[#] $p \leq 0.05$; ^{##} $p \leq 0.01$; ^{###} $p \leq 0.001$ – достоверные различия значений сорта Т10 и линии 49-14.

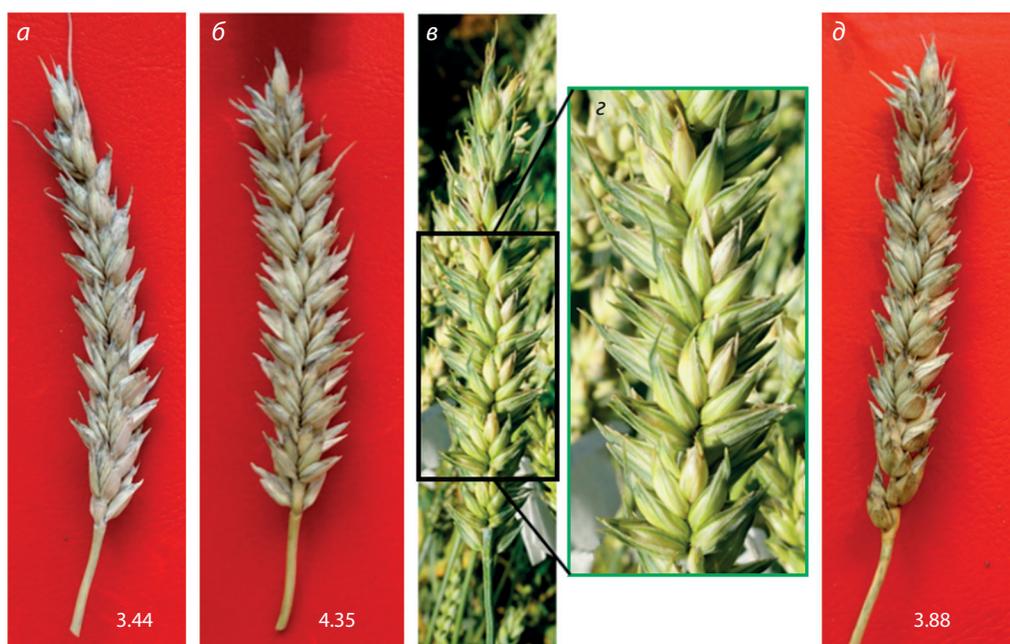


Рис. 3. Главные колосья растений с наибольшими значениями показателя «число зерен на колосок в главном колосе»: а – сорт С29 (3.44); б – линия 49-14 (4.35); в – колос линии 49-14 в стадии восковой спелости, на выноске (2) – колоски центральной части колоса; д – сорт Т10 (3.88).

дуктивная кустистость» и «плотность главного колоса» имели достоверные отличия при $p \leq 0.05$ в меньшую и большую стороны у линии 49-14 в сравнении с сортами. Показатель числа зерен в главном колосе был достоверно выше у 49-14 в сравнении с сортами С29 (при $p \leq 0.001$) и Т10 (при $p \leq 0.05$).

Число зерен на колосок в главном колосе у линии 49-14 было достоверно выше, чем у сортов С29 (при $p \leq 0.001$) и Т10 (при $p \leq 0.05$). У линии 49-14 завязывалось в среднем 3.77 ± 0.1 зерен в колоске, а размах изменчивости признака составил от 2.93 до 4.62 у индивидуальных растений (рис. 3, см. табл. 3). Масса 1000 зерен была достоверно

ниже (при $p \leq 0.001$) у селекционной линии 49-14 и сорта Т10 в сравнении с сортом С29.

При оценке качества зерна у растений сортов С29, Т10 и линии 49-14 было выявлено высокое содержание белка и клейковины (см. табл. 3), соответствующее сильной пшенице. Качество зерна линии 49-14 было на уровне сортов С29 и Т10.

Скрининг устойчивости растений Т10 × С29 поколений F₄ и F₆ к возбудителям грибных заболеваний
Устойчивость растений к возбудителям бурой и стеблевой ржавчины оценивалась в полевых условиях двух лет

(2018 и 2020). В эти годы оценка полевой устойчивости к мучнистой росе не проводилась, поскольку погодные условия были неблагоприятны для развития возбудителя этого заболевания, что выявлено по отсутствию поражения у восприимчивого сорта Саратовская 29.

В полевых условиях 2018 г. при оценке устойчивости к сибирской популяции бурой ржавчины *P. triticina* сорт С29 показал тип реакции S (susceptibility – восприимчивость), 4 балла с поражением поверхности листьев около 100 % (рис. 4, в), сорт Т10 и растения F₄ Т10 × С29 характеризовались иммунным типом с отсутствием пустул *P. triticina* (см. рис. 4, а, б).

Интересной оказалась реакция испытуемых гибридов и родительских сортов на стеблевую ржавчину. При поражении растений сорта С29 у растений сорта Т10 и F₄ Т10 × С29 преобладал иммунный ответ, за исключением одного случая. На одном из растений F₄ отмечен тип специфического взаимодействия с патогеном: единичные урединиопустулы без хлороза (5S) (см. рис. 4, а, ai). На практике обнаруженный локальный, но сильно проявившийся симптом интерпретируют как свидетельство редкой вирулентной расы гриба в местной популяции возбудителя (Roelfs et al., 1992). По данным Е.С. Сколотневой с коллегами (2020), популяция возбудителя стеблевой ржавчины в Новосибирской области действительно отличается высокой гетерогенностью, так как формируется из инокулюма южного и западного происхождения (Алтайский край и Омская область).

В полевых условиях 2020 г. у сортов и линии 49-14 на стадии колошения и цветения признаки грибных заболеваний полностью отсутствовали. При оценке устойчивости растений на стадии молочной спелости к популяции бурой ржавчины *P. triticina* сорт С29 показал тип реакции S (рис. 5), 4 балла с поражением поверхности листьев около 100 %, а сорт Т10 и линия 49-14 характеризовались иммунным типом с отсутствием пустул *P. triticina* (рис. 6).

В первой декаде августа (2–5 августа) на стадии молочной спелости выявлено начало распространения поражения растений сортов С29, Т10 и линии 49-14 возбудителем желтой ржавчины *P. striiformis*. Степень поражения листьев сорта С29 составляла от 50 до 75 % поверхности (см. рис. 5), что соответствует средней восприимчивости (MS).

Растения сорта Т10 и линии 49-14 характеризовались средней устойчивостью (MR) и средней восприимчивостью (MS) к возбудителю желтой ржавчины. Поражено от 5 до 40 % поверхности листьев с образованием хлоротичных зон (см. рис. 6).

Поражение стеблевой ржавчиной летом 2020 г. не было выявлено на растениях сортов С29, Т10 и линии 49-14.

Таким образом, согласно скринингу на устойчивость к комплексу фитопатогенов, проведенному в полевых условиях разных лет, хромосома 6Agi2 сохраняет иммунитет у растений к западносибирской популяции бурой ржавчины и иммунитет к доминантным расам стеблевой ржавчины, а также обеспечивает средний устойчивый и средний восприимчивый типы реакции к возбудителям желтой ржавчины.



Рис. 4. Отсутствие поражения бурой ржавчиной у гибридов F₄ Т10×С29 (а, б) и поражение бурой ржавчиной сорта Саратовская 29 (в). На выноске – поражение соломины стеблевой ржавчиной (ai).

Съемка 18 августа 2018 г.



Рис. 5. Поражение листьев растений сорта С29 желтой и бурой ржавчиной.

Съемка 2 августа 2020 г.



Рис. 6. Устойчивость растений линии 49-14 к бурой ржавчине и различная степень поражения листьев желтой ржавчиной.

Съемка 5 августа 2020 г.

Обсуждение

В нашей работе в F₅ поколении межсортовых гибридов T10 × C29 выделена селекционная линия 49-14 (2n = 42) с интрогрессией пары хромосом пырея 6Agi2, отличающаяся высокими показателями продуктивности и иммунная к западносибирской популяции возбудителей бурой ржавчины. Тип реакции на возбудителя желтой ржавчины у растений линии 49-14 характеризовался средней устойчивостью и средней восприимчивостью, вероятно, из-за наличия в популяции различных по агрессивности рас. Поражение стеблевой ржавчиной, отмеченное только у одного растения, оценивалось как иммунитет к доминантным расам стеблевой ржавчины.

Ранее показано, что генетический материал хромосомы 6Agi2 в сортах мягкой пшеницы Тулайковская 5, Тулайковская 10, Тулайковская золотистая, Тулайковская 100, Волгоуральская сохраняет устойчивость к популяциям бурой ржавчины, специфичным для Нижней и Средней Волги, Центрального и Уральского регионов, а также для Западно-Сибирского региона (Плахотник и др., 2014; Salina et al., 2015; Leonova et al., 2017; Асхадуллин и др., 2019). Интенсивность поражения бурой ржавчиной сорта Тулайковская 10 в инфекционных питомниках Центрально-Черноземного района достигала 22 %, на основании чего сорт был отнесен ко второй группе эпидемической устойчивости – умеренно устойчивые (ER II) (Зеленева, 2019). Поражение стеблевой ржавчиной в Республике Татарстан у сорта Тулайковская 10 оценивалось в среднем 5–10 %, а мучнистой росой – в среднем 6 баллами, тип реакции к бурой ржавчине сохранялся как иммунитет (Асхадуллин и др., 2019). При оценке восприимчивости к популяции мучнистой росы Западно-Сибирского региона сорт Тулайковская 10 проявил резистентность к заболеванию. Проведенный полногеномный поиск ассоциаций позволил картировать на длинном плече хромосомы пырея 6Agi2 ген *Pm6Agi2*, который обеспечивает невосприимчивость к возбудителю мучнистой росы (Леонова, 2019). По результатам испытания в Средневожском регионе сорт Тулайковская 10 показал иммунитет к бурой ржавчине, среднюю устойчивость (поражение 20 %) к стеблевой, желтой ржавчинам и мучнистой росе (Сюков и др., 2016). Таким образом, в различных эколого-географических регионах сорт Тулайковская 10 сохраняет иммунитет к полевым популяциям бурой ржавчины, средневосприимчив к стеблевой и желтой ржавчинам, но проявляет различную реакцию на возбудителя мучнистой росы.

Интрогрессия хромосомы пырея 6Agi2 в виде замещения хромосомы 6D не снижает показатели урожайности, качества зерна и засухоустойчивость (Филатова и др., 2010; Volkova et al., 2010), но в отдельных случаях при использовании сорта Тулайковская 10 в качестве донора генов устойчивости среди потомства с хромосомой 6Agi2 выявляются образцы со сниженными продуктивной кустистостью и массой 1000 зерен (Стасюк и др., 2017). Содержание белка и клейковины у селекционной линии 49-14 было на уровне сортов C29 и T10 и соответствовало характеристикам качества зерна сильной пшеницы (ГОСТ..., 2018, 2019). По показателям продуктивности линия 49-14 уступала родительским сортам по таким признакам, как

продуктивная кустистость (C29), число колосков в главном колосе (T10), масса 1000 зерен (C29). Несмотря на более низкую продуктивную кустистость, меньшее число колосков в главном колосе и меньшую массу 1000 зерен, показатели «масса зерен с растения» и «число зерен с растения» у линии 49-14 достоверно не отличались от родительских сортов. Это стало возможным благодаря достоверному превышению значения показателя «число зерен на колосок в главном колосе» у линии 49-14 в сравнении с сортами C29 (при $p \leq 0.001$) и T10 (при $p \leq 0.05$). Растения этой линии характеризовались способностью завязывать 3.77 ± 0.1 зерна на колосок, размах изменчивости признака составил от 2.93 до 4.62 у индивидуальных растений, а в колосках средней части колоса могло развиваться до 6 зерновок. Колоски имели веерообразную форму (см. рис. 3), это специфичный признак многоцветковости у пшеницы (Martinek et al., 2005; Арбузова и др., 2016).

Хотя колосок мягкой пшеницы является многоцветковым, в большинстве случаев в нем завязывается всего два-три зерна. Потенциальная способность формирования большего числа зерновок у пшеницы намного превышает реальную урожайность, поэтому многие исследования направлены на поиск рычагов управления этим процессом. В настоящее время генетические и физиологические основы селекции на увеличение зерен в колосе и колоске, а в конечном итоге на единицу посевной площади, стали предметом активного изучения (Cui et al., 2012; Sreenivasulu, Schnurbusch, 2012; Арбузова и др., 2016; Guo et al., 2016–2018; Bhusal et al., 2017; Philipp et al., 2018; Sukumaran et al., 2018; Wolde et al., 2019; Hu J. et al., 2020). Оптимальным подходом для понимания формирования признака «число зерен и фертильность колоса» являются анализ репродуктивных стадий развития колоса, колоска, цветков, зерен и изучение их генетической регуляции. Признак «число зерен в колоске» зависит от процесса закладки зачатков цветков (цветковые примордии), затем от выживания цветков на следующем этапе развития и от эффективности их оплодотворения. На стадии «белого пыльника» в колоске формируется в норме до 12 цветковых примордиев (зачатков), однако во время онтогенеза до 60 % цветков могут остаться недоразвитыми (Guo et al., 2016, 2017). В большей степени это относится к апикальным (верхним) цветкам колоска. По данным Ф.М. Куперман (1969), на V этапе органогенеза темпы роста двух нижних и последующих цветковых бугорков в колоске характеризуются неравномерностью, в колоске может сформироваться до пяти, реже до семи цветков. В нижних цветках очень быстро закладываются зачатки генеративных органов, тычинок и пестика, в третьем и особенно в четвертом, пятом и последующих цветках наблюдается определенное отставание в формировании органов. В верхних цветках чаще всего пестик остается недоразвитым. На хромосомах 4A, 5A, 6A, 7A, 2B, 5B, 7B и 7D локализованы QTL, ответственные за проявление признака «число цветковых примордиев в колоске» (Guo et al., 2017). Параллельно в этой работе на основании корреляционного и кластерного анализов делается вывод, что количество зерен в колоске не зависит от максимального числа зачатков цветков в нем

(Guo et al., 2017). Следовательно, число зерен в колоске определяется фертильностью каждого цветка (Куперман, 1969; Sreenivasulu, Schnurbusch, 2012).

Методом полногеномного анализа ассоциаций (GWAS) у европейских сортов мягкой пшеницы на длинном плече хромосомы 2A выявлен QTL, ответственный за увеличение числа зерен в колоске (Guo et al., 2017). Последующее изучение этого локуса позволило у твердой пшеницы картировать ген *Grain Number Increase 1 (GN1)*, кодирующий транскрипционный фактор с гомеодоменом HDZip1, мутация которого вносит существенный вклад в увеличение фертильных цветков за счет верхних цветков колоска (Sakuma et al., 2019). Предполагают, что *GN1* возник в результате дубликации генов в эволюции пшеницы, а мутации этого гена отбирались при доместикации, так как они увеличивали количество фертильных цветков и, соответственно, зерен. Транскрипционный фактор *ARGONAUTE1d (AGO1d)* также оказывает влияние на проявление признака «число зерен в колосе» у мягкой и твердой пшеницы (Feng et al., 2017). *AGO1d* играет важную роль в развитии пыльников и пыльцы у пшеницы на ранних этапах онтогенеза; нарушение функционирования *AGO1d* вызывает укорочение колоса, уменьшение размеров пыльников, снижение фертильности пыльцы и, как итог, уменьшение числа зерен в колосе (Feng et al., 2017).

На проявление признаков у растения влияет совокупная реакция взаимодействия генотипа, внешних условий и агротехники. В большей мере это относится к количественным признакам, включающим элементы урожайности (Пискарев и др., 2016; Стасюк и др., 2017). Во время V и VI этапов органогенеза ведущее значение в комплексе факторов внешней среды приобретают фотопериод и спектральный состав света (Куперман, 1969). Низкая интенсивность красного и дальнего красного спектров света снижает число фертильных цветков во время цветения, число зерен на растение и массу 1000 зерен (Ugarte et al., 2010). Комплекс экологических условий, необходимых для каждой стадии онтогенеза, соответствует условиям, в которых сформировались виды, разновидности и сорта. По физиологическим особенностям развития сорта С29 и Т10 относятся к волжской степной и лесостепной агроэкологическим группам или ко второму морфофизиологическому типу (Куперман, 1969) (https://samniish.ru/yaqovaya_myagkaya_pshenica.html). Сорта этого типа (устойчивые к летней засухе) развиваются главным образом за счет зимних и ранневесенних осадков, в районах с дефицитом влаги во вторую половину лета. Сорта западносибирской селекции относятся к пятому морфофизиологическому типу. Экологический тип сибирских лесостепных пшениц сформирован особенностями климатических условий: холодные и сухие апрель, май, первая половина июня; обильные осадки во второй половине лета (июль); пониженная температура в августе. Задержка на V этапе органогенеза позволяет значительно эффективнее использовать позднелетние осадки для формирования крупного колоса и многоцветковых колосков. Особенности физиологии развития и высокая засухоустойчивость у сортов второго морфофизиологического типа позволяют возделывать их в степных и лесостепных районах Западной Сибири (Куперман, 1969). Следовательно, ге-

нотипы сортов С29 и Т10 экологически пластичны, а в климатических условиях лесостепи Западной Сибири во время V этапа органогенеза способны к синхронности метамерного роста колосков, когда четыре-пять, а иногда и больше цветков в колоске развиваются нормально.

Генетический материал *Agropyron cristatum* (пырей хохлатый, житняк гребенчатый) тоже положительно влияет на элементы структуры урожая. Дополненные линии мягкой пшеницы с хромосомой 6P *Ag. cristatum*, но в большей степени замещенные линии 6P/6D характеризуются повышенной продуктивной кустистостью и значительным увеличением зерен в колосе и колоске – до 4.5 зерновки на колосок (Wu et al., 2006; Han H. et al., 2014). На основании полученных данных был сделан вывод, что на хромосоме 6P локализуются гены, контролируемые число цветков и зерновок в колосе и колоске (Wu et al., 2006). Возможно, хромосома 6Agi2 *Th. intermedium* несет ген/гены, контролируемые синхронность метамерного роста колосков у сорта Т10, а у линии 49-14 (Т10×С29) наблюдается аддитивный характер проявления признака «число зерен в колоске», что обеспечивает им нормальное развитие до шести цветков в колоске.

Заклучение

Таким образом, создание многоцветковых форм (Han H. et al., 2014; Арбузова и др., 2016) и разработка генетических основ признака «многоцветковость» (Guo et al., 2016; Sakuma et al., 2019) составляют комплексный подход для решения задачи повышения урожайности зерна пшеницы в селекционных программах.

Список литературы / References

- Арбузова В.С., Добровольская О.Б., Мартинек П., Чуманова Е.В., Ефремова Т.Т. Наследование признака «многоцветковость» у мягкой пшеницы и оценка продуктивности колоса гибридов F₂. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2016;20(3):355-363. DOI 10.18699/VJ16.125.
- [Arbuzova V.S., Dobrovolskaya O.B., Martinek P., Chumanova E.V., Efremova T.T. Inheritance of signs of “many-flowered” common wheat and evaluation of productivity of the spike of F₂ hybrids. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2016;20(3):355-363. DOI 10.18699/VJ16.125. (in Russian)]
- Асхадуллин Д.Ф., Асхадуллин Д.Ф., Василова Н.З., Хусаннова И.И., Тазутдинова М.Р. Сорт в системе защиты яровой пшеницы от листостебельных болезней. *Вестн. Казан. ГАУ*. 2019;3(54): 10-14. DOI 10.12737/article_5db8423bb4f997.64890554.
- [Askhadullin D.F., Askhadullin D.F., Vasilova N.Z., Khusainova I.I., Tazutdinova M.R. A variety in the spring wheat protection system from leafy diseases. *Vestnik Kazanskogo GAU = Vestnik of the Kazan State Agrarian University*. 2019;3(54):10-14. DOI 10.12737/article_5db8423bb4f997.64890554. (in Russian)]
- ГОСТ 9353-2016. Пшеница. Технические условия. 2018. Режим доступа: <http://docs.cntd.ru/document/1200139414>
- [State Standard 9353-2016. Wheat: Specifications. 2018. Available at: <http://docs.cntd.ru/document/1200139414> (in Russian)]
- ГОСТ 26574-2017. Мука пшеничная хлебопекарная. Технические условия (с поправкой). 2019. Режим доступа: <http://docs.cntd.ru/document/1200157423>
- [State Standard 26574-2017. Wheat Bakery Flour: Specifications (amended). 2019. Available at: <http://docs.cntd.ru/document/1200157423> (in Russian)]
- 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*. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2015;19(1):83-90. DOI 10.18699/VJ15.010. (in Russian)]
- Зеленева Ю.В. Обоснование генетической защиты пшеницы от вредоносных болезней в условиях Центрально-Черноземного региона: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб.; Пушкин, 2019. Режим доступа: https://rusneb.ru/catalog/000200_000018_RU_NLR_BIBL_A_012131792/
[Zeleneva Yu.V. Substantiation of the genetic protection of wheat from diseases in the Central Chernozem Belt. Dr. Biol. Sci. Diss. St. Petersburg; Pushkin, 2019. Available at: https://rusneb.ru/catalog/000200_000018_RU_NLR_BIBL_A_012131792/ (in Russian)]
- Иванова Ю.Н., Соловей Л.А., Логинова Д.Б., Мирошникова Е.Е., Дубовец Н.И., Силкова О.Г. Создание и характеристика линии мягкой пшеницы с центрической транслокацией T2DL.2RL. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2019;23(7):846-855. DOI 10.18699/VJ19.558.
[Ivanova Yu.N., Solovey L.A., Loginova D.B., Miroshnikova E.E., Dubovets N.I., Silkova O.G. The creation and characterization of the bread wheat line with a centric translocation T2DL.2RL. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2019;23(7):846-855. DOI 10.18699/VJ19.558. (in Russian)]
- Койшыбаев М., Шаманин В.П., Моргунов А.И. Скрининг пшеницы на устойчивость к основным болезням: Метод. указания. Анкара: ФАО-СЕК, 2014.
[Koishybaev M., Shamanin V.P., Morgunov A.I. Wheat Screening for Resistance to Major Diseases: Guidelines. Ankara: FAO-SEK Publ., 2014. (in Russian)]
- Крупин П.Ю., Дивашук М.Г., Белов В.И., Жемчужина А.И., Коваленко Е.Д., Упельник В.П., Карлов Г.И. Исследование промежуточных пшенично-пырейных гибридов на устойчивость к листовой ржавчине. *С.-х. биология*. 2013;48(1):68-73. DOI 10.15389/agrobiology.2013.1.68rus.
[Krupin P.Yu., Divashuk M.G., Belov V.I., Zhemchuzhina A.I., Kovalenko E.D., Upeľnik V.P., Karlov G.I. Investigation of intermediary wheat-Agropyron hybrids on resistance to leaf rust. *Sel'skokhozyaistvennaya Biologiya = Agricultural Biology*. 2013;48(1):68-73. DOI 10.15389/agrobiology.2013.1.68eng.]
- Крупин П.Ю., Дивашук М.Г., Карлов Г.И. Использование генетического потенциала многолетних дикорастущих злаков в селекционном улучшении пшеницы (обзор). *С.-х. биология*. 2019;54(3):409-425. DOI 10.15389/agrobiology.2019.3.409rus.
[Krupin P.Yu., Divashuk M.G., Karlov G.I. Gene resources of perennial wild cereals involved in breeding to improve wheat crop (review). *Sel'skokhozyaistvennaya Biologiya = Agricultural Biology*. 2019;54(3):409-425. DOI 10.15389/agrobiology.2019.3.409eng.]
- Куперман Ф.М. Физиология развития, роста и органогенеза пшеницы. В: Генкель П.А. (Ред.). Физиология пшеницы. IV. Физиология сельскохозяйственных растений. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1969;7-193.
[Kuperman F.M. Physiology of the development, growth and organogenesis of wheat. In: Henkel P.A. (Ed.). *Wheat Physiology. IV. Physiology of Agricultural Plants*. Moscow: Moscow University Publ., 1969;7-193. (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. Идентификация генетических локусов, ассоциированных с устойчивостью яровой мягкой пшеницы (*T. aestivum* L.) к мучнистой росе. *Генетика*. 2019;55(11):1312-1326. DOI 10.1134/S0016675819110080.
[Leonova I.N. Genome-wide association study of powdery mildew resistance in Russian spring wheat varieties (*T. aestivum* L.). *Russ. J. Genet.* 2019;55(11):1360-1374. DOI 10.1134/S1022795419110085.]
- Мартынов С.П., Добротворская Т.В., Крупнов В.А. Генеалогический анализ использования двух видов пырея (*Agropyron*) в селекции мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) на устойчивость к болезням. *Генетика*. 2016;52(2):179-188. DOI 10.7868/S0016675816020077.
[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.]
- Пискарев В.В., Бойко Н.И., Кондратьева И.В. Источники хозяйственно ценных признаков для селекции пшеницы мягкой яровой (*Triticum aestivum* L.) в условиях лесостепи Приобья Новосибирской области. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2016;20(3):277-285. DOI 10.18699/VJ16.166.
[Piskarev V.V., Boyko N.I., Kondratieva I.V. Sources of agronomically important traits for breeding of soft spring wheat (*Triticum aestivum* L.) in the forest steppe of Novosibirsk region. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2016;20(3):277-285. DOI 10.18699/VJ16.166. (in Russian)]
- Плахотник В.В., Зеленева Ю.В., Судникова В.П. Источники и высокоэффективные доноры для селекции яровой пшеницы на устойчивость к стрессовым факторам среды. *Вопр. соврем. науки и практики. Университет им. В.И. Вернадского*. 2014;1(50):109-113.
[Plakhotnik V.V., Zeleneva Yu.V., Sudnikova V.P. Sources and high performance donors for spring wheat selection to increase resistance to stress factors of environment. *Voprosy Sovremennoj Nauki i Praktiki. Universitet imeni V.I. Vernadskogo = Problems of Contemporary Science and Practice. Vernadsky University*. 2014;1(50):109-113. (in Russian)]
- Салина Е.А., Леонова И.Н., Щербань А.Б., Стасюк А.И. Пат. RU 2598275 C1. Способ создания линий озимой мягкой пшеницы с комплексной устойчивостью к бурой и стеблевой ржавчине и мучнистой росе. ИЦиГ СО РАН. Заявл. 29.07.2015. Опул. 20.09.2016. Бюл. № 26.
[Salina E.A., Leonova I.N., Shcherban A.B., Stasyuk A.I. Patent RU 2598275 C1. Method of creating lines of winter soft wheat with complex resistance to brown and stem rust and powdery mildew (Institute of Cytology and Genetics, SB RAS). Date of filing: 29.07.2015. Date of publication: 20.09.2016. Bull. No. 26. (in Russian)]
- Сибикеев С.Н., Бадаева Е.Д., Гуляева Е.И., Дружин А.Е., Шишкина А.А., Драгович А.Ю., Крупин П.Ю., Карлов Г.И., Тхи Май Кхуат, Дивашук М.Г. Сравнительный анализ 6Ag¹ и 6Ag² хромосом *Agropyron intermedium* (Host) Beauv у сортов и линий мягкой пшеницы 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.Yu., Kroupin P.Yu., Karlov G.I., Thi Mai Khuat, 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.]
- Синиговец М.Е. Перенесение устойчивости к ржавчине от пырея в пшеницу путем добавления и замещения хромосом. *Генетика*. 1976;12(9):13-20.
[Sinigovets M.E. Transferring wheatgrass rust resistance to wheat by adding and replacing chromosomes. *Genetika = Genetics (Moscow)*. 1976;12(9):13-20. (in Russian)]

- Синиговец М.Е. Цитогенетические основы использования пырея в улучшении пшеницы: Дис. ... д-ра биол. наук. Большие Вя- земы, 1988. OD 71 89-3/185. Режим доступа: <https://search.rsl.ru/ru/record/01008509447>.
[Sinigovets M.E. Cytogenetic fundamentals of using wheatgrass in wheat improvement. Dr. Biol. Sci. Diss. Bol'shie Vyazemy, 1988. OD 71 89-3/185. Available at: <https://search.rsl.ru/ru/record/01008509447>. (in Russian)]
- Сколотнева Е.С., Кельбин В.Н., Моргунов А.И., Бойко Н.И., Шама-нин В.П., Салина Е.А. Расовый состав новосибирской популя-ции *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 popula- tion of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*. *Mikologiya i Fitopatologiya = Mycology and Phytopathology*. 2020;54(1):49-58. DOI 10.31857/S0026364820010092. (in Russian)]
- Стасюк А.И., Леонова И.Н., Салина Е.А. Проявление хозяйствен-но важных признаков у яровых гибридов мягкой пшеницы, отобранных с помощью MAS-технологии при скрещивании озимых сортов с яровыми донорами устойчивости к бурой ржавчине. *С.-х. биология*. 2017;52(3):526-534. DOI 10.15389/agrobiology.2017.3.526rus.
[Stasyuk A.I., Leonova I.N., Salina E.A. Variability of agronomi- cally important traits in spring wheat hybrids obtained by marker- assisted selection from crosses of winter wheat with spring wheat donors of resistance genes. *Sel'skokhozyaistvennaya Biologiya = Agricultural Biology*. 2017;52(3):526-534. DOI 10.15389/agro biology.2017.3.526eng.]
- Сюков В.В., Шаболкина Е.Н., Шевченко С.Н., Вьюшков А.А. Яро-вая мягкая пшеница Тулайковская 110. *Молодой ученый*. 2016; 27.3:57-60.
[Syukov V.V., Shabolkina E.N., Shevchenko S.N., Vyushkov A.A. Spring soft wheat Tulaykovskaya 110. *Molodoy Uchenyy = Young Scientist*. 2016;27.3:57-60. (in Russian)]
- Упельник В.П., Белов В.И., Иванова Л.П., Долгова С.П., Демид-ов А.С. Наследие академика Н.В. Цицина – современное со-стояние и перспективы использования коллекции промежу-точных пшенично-пырейных гибридов. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 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 hy-brids. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2012;16(3):667-674. (in Russian)]
- Филатова Е.В., Сюков В.В., Анисимкина Н.В. Влияние пырейной транслокации T-5 на фракционный состав белка яровой мягкой пшеницы. *Аграр. вестн. Юго-Востока*. 2010;4:15-17.
[Filatova E.V., Syukov V.V., Anisimkina N.V. Influence of the T-5 translocation from wheat grass on the protein fractional structure of spring bread wheat. *Agrarnyy Vestnik Yugo-Vostoka = Agrarian Herald of the Southeast*. 2010;4:15-17. (in Russian)]
- Цицин Н.В. Отдаленная гибридизация растений. М.: Сельхозгиз, 1954;3-64.
[Tsitsin N.V. Remote Hybridization of Plants. Moscow: Selkhozgiz Publ., 1954;3-64. (in Russian)]
- Ayala-Navarrete L., Thompson N., Ohm H., Anderson J. Molecular markers show a complex mosaic pattern of wheat-*Thinopyrum intermedium* translocations carrying resistance to YDV. *Theor. Appl. Genet.* 2010;121:961-970. DOI 10.1007/s00122-010-1365-y.
- Bao Y., Wu X., Zhang C., Li X., He F., Qi X., Wang H. Chromosomal constitutions and reactions to powdery mildew and stripe rust of four novel wheat-*Thinopyrum intermedium* partial amphiploids. *J. Genet. Genomics*. 2014;41(12):663-666. DOI 10.1016/j.jgg.2014. 11.003.
- Bhusal N., Sarial A.K., Sharma P., Sareen S. Mapping QTLs for grain yield components in wheat under heat stress. *PLoS One*. 2017; 12(12):e0189594. DOI 10.1371/journal.pone.0189594.
- Chang Z.-J., Zhang X.-J., Yang Z.-J., Zhan H.-X., Li X., Liu C., Zhang C.-Z. Characterization of a partial wheat-*Thinopyrum intermedium* amphiploid and its reaction to fungal diseases of wheat. *Hereditas*. 2010;147(6):304-312. DOI 10.1111/j.1601-5223.2010. 02156.x.
- Cseh A., Yang C., Hubbart-Edwards S., Scholefield D., Ashling S.S., Burridge A.J., Wilkinson P.A., King I.P., King J., Grewal S. Devel- opment and validation of an exome-based SNP marker set for iden- tification of the St, J^r and J^s genomes of *Thinopyrum intermedium* in a wheat background. *Theor. Appl. Genet.* 2019;132:1555-1570. DOI 10.1007/s00122-019-03300-9.
- Cui F., Ding A., Li J., Zhao C., Wang L., Wang X., Qi X., Li X., Li G., Gao J., Wang H. QTL detection of seven spike-related traits and their genetic correlations in wheat using two related RIL popula- tions. *Euphytica*. 2012;186:177-192. DOI 10.1007/s10681-011- 0550-7.
- Danilova T.V., Zhang G., Liu W., Friebe B., Gill B.S. Homoeologous recombination-based transfer and molecular cytogenetic mapping of a wheat streak mosaic virus and *Triticum* mosaic virus resistance gene *Wsm3* from *Thinopyrum intermedium* to wheat. *Theor. Appl. Genet.* 2017;130(3):549-556. DOI 10.1007/s00122-016-2834-8.
- Fedak G., Han F. Characterization of derivatives from wheat-*Thinopyrum* wide crosses. *Cytogenet. Genome Res.* 2005;109:360-367. DOI 10.1159/000082420.
- Feng N., Song G., Guan J., Chen K., Jia M., Huang D., Wu J., Zhang L., Kong X., Geng S., Liu J., Li A., Mao L. Transcriptome profiling of wheat inflorescence development from spikelet initiation to floral patterning identified stage-specific regulatory genes. *Plant Physiol.* 2017;174(3):1779-1794. DOI 10.1104/pp.17.00310.
- Friebe B., Jiang J., Raupp W.J., McIntosh R.A., Gill B.S. Characteriza- tion of wheat-alien translocations conferring resistance to diseases and pests: current status. *Euphytica*. 1996;91:59-87.
- Fu S., Lv Z., Qi B., Guo X., Li J., Liu B., Han F. Molecular cytogenetic characterization of wheat-*Thinopyrum elongatum* addition, substi- tution and translocation lines with a novel source of resistance to wheat fusarium head blight. *J. Genet. Genomics*. 2012;39:103-110. DOI 10.1016/j.jgg.2011.11.008.
- Guo Z., Chen D., Alqudah A.M., Röder M.S., Ganai M.W., Schnur- busch T. Genome-wide association analyses of 54 traits identified multiple loci for the determination of floret fertility in wheat. *New Phytol.* 2017;214:257-270. DOI 10.1111/nph.14342.
- Guo Z., Slafer G.A., Schnurbusch T. Genotypic variation in spike ferti- lity traits and ovary size as determinants of floret and grain survival rate in wheat. *J. Exp. Bot.* 2016;67:4221-4230. DOI 10.1093/jxb/ erw200.
- Guo Z., Zhao Y., Röder M.S., Reif J.C., Ganai M.W., Chen D., Schnur- busch T. Manipulation and prediction of spike morphology traits for the improvement of grain yield in wheat. *Sci. Rep.* 2018;8:14435. DOI 10.1038/s41598-018-31977-3.
- Han F., Liu B., Fedak G., Liu Z. Genomic constitution and variation in five partial amphiploids of wheat-*Thinopyrum intermedium* as revealed by GISH, multicolor GISH and seed storage protein analy- sis. *Theor. Appl. Genet.* 2004;109:1070-1076. DOI 10.1007/s00122- 004-1720-y.
- Han H., Bai L., Su J., Zhang J., Song L., Gao A., Yang X., Li X., Liu W., Li L. Genetic rearrangements of six wheat-*Agropyron cris- tatum* 6P addition lines revealed by molecular markers. *PLoS One*. 2014;9(3):e91066. DOI 10.1371/journal.pone.0091066.
- Hu J., Wang X., Zhang G., Jiang P., Chen W., Hao Y., Ma X., Xu S., Jia J., Kong L., Wang H. QTL mapping for yield-related traits in wheat based on four RIL populations. *Theor. Appl. Genet.* 2020;133: 917-933. DOI 10.1007/s00122-019-03515-w.
- Hu L.J., Li G.R., Zeng Z.X., Chang Z.J., Liu C., Zhou J.P., Yang Z.J. Molecular cytogenetic identification of a new wheat-*Thinopyrum* substitution line with stripe rust resistance. *Euphytica*. 2011;177: 169-177. DOI 10.1007/s10681-010-0216-x.
- Hu L., Li G., Zhan H., Liu C., Yang Z. New St-chromosome-specific molecular markers for identifying wheat-*Thinopyrum intermedium*

- derivative lines. *J. Genet.* 2014;93:69-74. DOI 10.1007/s12041-012-0158-2.
- Ishikawa G., Nakamura T., Ashida T., Saito M., Nasuda S., Endo T.R., Wu J., Matsumoto T. Localization of anchor loci representing five hundred annotated rice genes to wheat chromosomes using PLUG markers. *Theor. Appl. Genet.* 2009;118:499-514. DOI 10.1007/s00122-008-0916-y.
- Jiang J., Friebe B., Gill B.S. Recent advances in alien gene transfer in wheat. *Euphytica.* 1993;73:199-212. DOI 10.1007/BF00036700.
- Kroupin P., Kuznetsova V., Romanov D., Kocheshkova A., Karlov G., Dang T.X., Khuat T.M.L., Kirov I., Alexandrov O., Polkhovskiy A., Razumova O., Divashuk M. Pipeline for the rapid development of cytogenetic markers using genomic data of related species. *Genes.* 2019;10(2):113. DOI 10.3390/genes10020113.
- Leonova I.N., Stasyuk A.I., Skolotneva E.S., Salina E.A. Enhancement of leaf rust resistance of Siberian winter wheat varieties by marker-assisted selection. *Cereal Res. Commun.* 2017;45(4):621-632. DOI 10.1556/0806.45.2017.048.
- Li D., Long D., Li T., Wu Y., Wang Y., Zeng J., Xu L., Fan X., Sha L., Zhang H., Zhou Y., Kang H. Cytogenetics and stripe rust resistance of wheat-*Thinopyrum elongatum* hybrid derivatives. *Mol. Cytogenet.* 2018;11:16. DOI 10.1186/s13039-018-0366-4.
- Li G., Wang H., Lang T., Li J., La S., Yang E., Yang Z. New molecular markers and cytogenetic probes enable chromosome identification of wheat-*Thinopyrum intermedium* introgression lines for improving protein and gluten contents. *Planta.* 2016;244:865-876. DOI 10.1007/s00425-016-2554-y.
- 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.
- Liu C., Yang Z.J., Li G.R., Feng J., Zhou J.P., Ren Z.L. A discussion on genetic relationship in genome between *Thinopyrum* and *Dasyphyrum*. *Chinese High Tech. Lett.* 2007;17:295-300.
- Ma H., Zhang J., Zhang J., Zhou S., Han H., Liu W., Yang X., Li X., Li L. Development of P genome-specific SNPs and their application in tracing *Agropyron cristatum* introgressions in common wheat. *Crop J.* 2019;7(2):151-162. DOI 10.1016/j.cj.2018.07.003.
- Martinek P., Watanabe N., Peng Z.S. Gene resources of wheat (*Triticum aestivum* L.) with different arrangement of spikelets in spike. In: 7th International Wheat Conference, Mar del Plata, 2005.
- Philipp N., Weichert H., Bohra U., Weschke W., Schulthess A.W., Weber H. Grain number and grain yield distribution along the spike remain stable despite breeding for high yield in winter wheat. *PLoS One.* 2018;13(10):e0205452. DOI 10.1371/journal.pone.0205452.
- Roelfs A.P., Singh R.P., Saari E.E. Rust Diseases of Wheat: Concepts and Methods of Disease Management. Mexico: CIMMYT, 1992.
- Sakuma S., Golan G., Guo Z., Ogawa T., Tagiri A., Sugimoto K., Bernhardt N., Brassac J., Mascher M., Hensel G., Ohnishi S., Jinno H., Yamashita Y., Ayalon I., Peleg Z., Schnurbush T., Komatsuda T. Unleashing floret fertility in wheat through the mutation of a homeobox gene. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2019;116(11):5182-5187. DOI 10.1073/pnas.1815465116.
- 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 genes conferring resistance to fungal diseases. *Euphytica.* 2015;204:91-101. DOI 10.1007/s10681-014-1344-5.
- Sreenivasulu N., Schnurbusch T. A genetic playground for enhancing grain number in cereals. *Trends Plant Sci.* 2012;17(2):91-101. DOI 10.1016/j.tplants.2011.11.003.
- Sukumaran S., Lopes M., Dreisigacker S., Reynolds M. Genetic analysis of multi environmental spring wheat trials identifies genomic regions for locus-specific tradeoffs for grain weight and grain number. *Theor. Appl. Genet.* 2018;131:985-998. DOI 10.1007/s00122-017-3037-7.
- Wang M.J., Zhang Y., Lin Z.S., Ye X.G., Yuan Y.P., Ma W., Xin Z.Y. Development of EST-PCR markers for *Thinopyrum intermedium* chromosome 2Ai#2 and their application in characterization of novel wheat-grass recombinants. *Theor. Appl. Genet.* 2010;121:1369-1380. DOI 10.1007/s00122-010-1394-6.
- Wang R.R.C. *Agropyron* and *Psathyrostachys*. In: Kole C. (Ed.) Wild Crop Relatives: Genomic Breeding Resources. Springer, Berlin, Heidelberg, 2011;77-108. DOI 10.1007/978-3-642-14228-4_2.
- Ugarte C.C., Trupkin S.A., Ghiglione H., Slafer G., Casal J.J. Low red/far-red ratios delay spike and stem growth in wheat. *J. Exp. Bot.* 2010;61(11):3151-3162. DOI 10.1093/jxb/erq140.
- Volkova L.V., Bebyakin V.M., Lyskova I.V. Plasticity and stability of spring wheat varieties and breeding forms according to grain productivity and quality. *Russ. Agricult. Sci.* 2010;36(1):1-4. DOI 10.3103/S1068367410010015.
- Wolde G.M., Mascher M., Schnurbusch T. Genetic modification of spikelet arrangement in wheat increases grain number without significantly affecting grain weight. *Mol. Genet. Genomics.* 2019;294:457-468. DOI 10.1007/s00438-018-1523-5.
- Wu J., Yang X., Wang H., Li H., Li L., Li X., Liu W. The introgression of chromosome 6P specifying for increased numbers of florets and kernels from *Agropyron cristatum* into wheat. *Theor. Appl. Genet.* 2006;114:13-20. DOI 10.1007/s00122-006-0405-0.
- Zeng J., Cao W., Fedak G., Sun S., McCallum B., Fetch T., Xue A., Zhou Y. Molecular cytological characterization of two novel durum – *Thinopyrum intermedium* partial amphiploids with resistance to leaf rust, stem rust and *Fusarium* head blight. *Hereditas.* 2013; 150(1):10-16. DOI 10.1111/j.1601-5223.2012.02262.x.
- Zeng Z.-X., Yang Z.-J., Hu L.-J., Liu C., Li G.R., Ren Z.-L. Development of St genome specific ISSR marker. *Acta Bot. Boreal. Occident. Sin.* 2008;28(8):1533-1540.
- Zhang P., Li W., Fellers J., Friebe B., Gill B.S. BAC-FISH in wheat identifies chromosome landmarks consisting of different types of transposable elements. *Chromosoma.* 2004;112:288-299. DOI 10.1007/s00412-004-0273-9.
- Zhang Z.Y., Xin Z.Y., Larkin P.J. Molecular characterization of a *Thinopyrum intermedium* group 2 chromosome (2Ai-2) conferring resistance to barley yellow dwarf virus. *Genome.* 2001;44(6):1129-1135. DOI 10.1139/g01-083.
- 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.* 2014;41(11):591-599. DOI 10.1016/j.jgg.2014.06.003.

ORCID ID

Yu.N. Ivanova orcid.org/0000-0002-9655-4539
E.S. Skolotneva orcid.org/0000-0001-8047-5695
O.G. Silkova orcid.org/0000-0003-3299-2975

Благодарности. Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда, проект № 21-76-30003. Работа в ЦКП микроскопического анализа биологических объектов СО РАН и ЦКП «Лаборатория искусственного выращивания растений» ИЦиГ СО РАН выполнена при финансовой поддержке бюджетного проекта № 0259-2021-0012.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 18.03.2021. После доработки 17.06.2021. Принята к публикации 24.06.2021.