

Фенотипическое разнообразие линий мягкой пшеницы с интрогрессиями от диплоидного злака *Aegilops speltoides* по технологическим свойствам зерна и муки

Л.В. Щукина¹✉, И.Ф. Лапочкина², Т.А. Пшеничникова¹

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

² Федеральный исследовательский центр «Немчиновка», р.п. Новоивановское, Одинцовский район, Московская область, Россия

✉ e-mail: quality@bionet.nsc.ru

Аннотация. Создание сортов, адаптированных к изменяющимся условиям окружающей среды, устойчивых к различным патогенам и соответствующих различному целевому назначению зерна, невозможно без использования генетического разнообразия пшеницы. Одним из путей его расширения является введение в генотипы существующих сортов новых вариантов генов из генетического пула родственных видов и диких сородичей. В настоящем исследовании использованы 10 линий из коллекции «Арсенал», созданных на основе ярового сорта Родина и вида *Aegilops speltoides* в Научно-исследовательском институте сельского хозяйства центральных районов Нечерноземной зоны (ныне Федеральный исследовательский центр «Немчиновка») в 1994 г. Линии были ранее охарактеризованы цитологическими и цитогенетическими методами, а также с помощью молекулярных маркеров на наличие замещений и перестроек хромосом. Технологические анализы были выполнены на зерне, полученном в Западной Сибири и Московской области. Цель исследования – установить возможности расширения фенотипического разнообразия пшеницы по технологическим свойствам зерна и муки в результате такой гибридизации. Сорт Родина формирует стекловидное зерно с высоким содержанием клейковины в условиях Сибири, но имеет невысокие физические свойства муки и теста. Обнаружено, что пять производных от него линий имеют достоверно более высокое содержание белка и клейковины в зерне. Наибольшие значения в обоих условиях выращивания установлены у линий 73/00ⁱ, 82/00ⁱ и 84/00ⁱ. Две линии, 69/00ⁱ и 76/00ⁱ, показали высокую силу муки и упругость теста, характеризующие линии как сильные и ценные по качеству. Зерно этих линий может быть использовано для выпечки хлеба. Линия 82/00ⁱ унаследовала от *Ae. speltoides* мягкозерный эндосперм, что говорит об интрогрессии в геном сорта Родина гена *Ha-Sp*, гомеоаллельного гену *Ha* мягкой пшеницы. Мука этой линии пригодна для изготовления кондитерских изделий без применения технологических добавок. Линии в основном сохраняли свои особенности в различных условиях выращивания. Они могут быть привлечены в качестве доноров новых аллелей генов, определяющих технологические свойства зерна и устойчивость к биотическим стрессам.

Ключевые слова: мягкая пшеница; *Ae. speltoides*; интрогрессированные линии; хромосомные перестройки; стекловидность зерна; содержание белка и клейковины в зерне; физические свойства теста; мягкозерность и твердозерность эндосперма.

Для цитирования: Щукина Л.В., Лапочкина И.Ф., Пшеничникова Т.А. Фенотипическое разнообразие линий мягкой пшеницы с интрогрессиями от диплоидного злака *Aegilops speltoides* по технологическим свойствам зерна и муки. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2020;24(7):738-746. DOI 10.18699/VJ20.668

Phenotypic diversity of bread wheat lines with introgressions from the diploid cereal *Aegilops speltoides* for technological properties of grain and flour

L.V. Shchukina¹✉, I.F. Lapochkina², T.A. Pshenichnikova¹

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

² Federal Research Center "Nemchinovka", Novoivanovskoe, Odintsovsky district, Moscow region, Russia

✉ e-mail: quality@bionet.nsc.ru

Abstract. The creation of varieties adapted to changing environmental conditions, resistant to various pathogens, and satisfying various grain purposes is impossible without using the genetic diversity of wheat. One of the ways to expand the genetic diversity of wheat is to introduce new variants of genes from the genetic pool of congeners and wild relatives into the genotypes of existing varieties. In this study, we used 10 lines from the Arsenal collection created on the genetic basis of the spring variety 'Rodina' and the diploid species *Aegilops speltoides* in the Federal Research Center "Nemchinovka" in 1994. The lines were previously characterized for the presence of translocations and chromosomal rearrangements cytologically and using molecular markers. Technological analyses were performed on grain obtained in Western Siberia and Moscow region. The aim of this study was to establish the possibilities of expanding the phenotypic diversity for technological properties of grain and flour as a result of such hybridization of bread wheat and the diploid cereal *Aegilops speltoides*.

des. The variety 'Rodina' forms a vitreous grain with a high gluten content in Siberia, but has low physical properties of flour and dough. Five derived lines were found to have significantly higher protein and gluten content in grain. The highest values under both growing conditions were found in lines 73/00ⁱ, 82/00ⁱ, and 84/00ⁱ. Two lines (69/00ⁱ and 76/00ⁱ) showed a high flour strength and dough elasticity, characterizing the lines as strong and valuable in quality. These lines can be used for baking bread. Line 82/00ⁱ inherited from *Ae. speltoides* a soft-grain endosperm, which indicates the introgression of the *Ha-Sp* gene, homoeoallelic to the *Ha* gene of bread wheat, into 'Rodina'. Flour of this line is suitable for the manufacture of confectionery without the use of technological additives. The lines generally retained their characteristics in different growing conditions. They can be attracted as donors of new alleles of genes that determine the technological properties of grain and resistance to biotic stresses.

Key words: bread wheat; *Ae. speltoides*; introgression lines; chromosomal rearrangements; grain vitreousness; protein and gluten content in grain; physical properties of dough; soft grain and endosperm grain hardness.

For citation: Shchukina L.V., Lapochkina I.F., Pshenichnikova T.A. Phenotypic diversity of bread wheat lines with introgressions from the diploid cereal *Aegilops speltoides* for technological properties of grain and flour. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii* = *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2020;24(7):738-746. DOI 10.18699/VJ20.668

Введение

Изменение климата на Земле влечет за собой изменение условий выращивания сельскохозяйственных культур. Селекционеры, сталкиваясь с новыми природными вызовами, должны обладать большим арсеналом генетического разнообразия для создания сортов с необходимыми свойствами. Мягкая пшеница в России – одна из основных злаковых культур, ее зерно употребляется в пищу, на фураж и в технических целях; также оно является важной статьей экспорта. В 2020 г. площадь посевов яровой мягкой пшеницы в РФ составила 12.2 млн га при общей площади посевов яровых культур 52 млн га (Ганенко, Белая, 2020).

Селекция, длительное время ориентированная на создание высокоурожайных сортов пшеницы, привела к потере ряда ценных и редких аллелей, обеспечивающих создание высококачественных и высококлейковинных сортов. Изменение спектра патогенов и их расового состава также периодически выводит многие сорта из использования в производстве. В результате генофонд пшеницы становится ограниченным в практическом применении.

В настоящее время перед селекцией стоит задача создания сортов, адаптированных к изменяющимся условиям окружающей среды, устойчивых к различным патогенам и удовлетворяющих различному целевому назначению зерна (выпечка дрожжевого хлеба, изготовление пиццы, печенья, блинов, лапши и др.) (Реѝа, 2002). Это требует расширения генетического разнообразия пшеницы по многим признакам. Классический путь решения этой задачи – использование в гибридизации стародавних сортов и образцов из генетических коллекций пшеницы (Митрофанова, 2012; Vikram et al., 2016). Альтернативным путем служит гибридизация мягкой пшеницы с близкородственными видами и дикорастущими сородичами, несущими варианты генов, отсутствующие в генотипе существующих сортов. Этот путь используется в основном для поиска генов устойчивости к биотическим и абиотическим стрессам (Цицин, 1958; Вавилов, 1986; Leonova, Budashkina, 2017; Воронов и др., 2019). Интрогрессия чужеродного генетического материала влияет и на отдельные признаки качества зерна (Крупнова, 2013; Shchukina et al., 2017; Alvarez, Guzmán, 2018).

К основным компонентам зерновки, определяющим технологические свойства зерна, относятся клейковина и крахмал, содержание и свойства которых определяют

практическое использование зерна. Поиск генов, которые могут разнообразить эти параметры у пшеницы при межвидовой и межродовой гибридизации, – актуальное направление исследований. Понимание связи имеющихся у генотипа хромосомных перестроек и интрогрессий с формированием конечного целевого продукта зерна расширяет поле деятельности для селекционеров. Целью настоящего исследования было установить возможности расширения фенотипического разнообразия по технологическим свойствам зерна и муки у мягкой пшеницы за счет хромосомных перестроек, возникших в результате гибридизации с диплоидным злаком *Aegilops speltoides*.

Материалы и методы

Генетический материал. В работу были взяты 10 линий яровой мягкой пшеницы сорта Родина из коллекции «Арсенал»: 69/00ⁱ, 73/00ⁱ, 76/00ⁱ, 77/00ⁱ, 81/00ⁱ, 82/00ⁱ, 84/00ⁱ, 99/00ⁱ, 102/00ⁱ и 103/00ⁱ, созданных путем отбора индивидуальных растений с бивалентным характером мейоза из потомства F₂M₂–F₄M₄ асимметричных половых гибридов F₁M₁ (2n = 49). Они получены от скрещивания сорта Родина (2n = 42) с видом *Aegilops speltoides*, образцом к-389 из коллекции ВИР (Санкт-Петербург), пыльцу которого облучали гамма-лучами в дозе 10 кр (Лапочкина, 1999). Линии ранее были охарактеризованы на наличие замещений и перестроек хромосом цитологическими и цитогенетическими методами, а также с помощью молекулярных маркеров.

Установление механизма интрогрессии чужеродного материала в геном пшеницы (наличие замещений, транслокаций) проводили путем изучения характера спаривания хромосом в мейозе у специально полученных гибридов F₁ (тестируемая линия × исходный сорт Родина). У линий идентифицированы гены устойчивости к бурой ржавчине и мучнистой росе с использованием микросателлитных и STS-маркеров и тест-патотипов гриба (табл. 1) (Lapochkina et al., 2003; Лапочкина и др., 2005; Гайнуллин и др., 2007). Исходный сорт Родина оказался гетерогенным по хромосомной транслокации T1BS/1RS, унаследованной от сорта Кавказ, участвовавшего в происхождении сорта (World Seeds × Кавказ) (Дорофеев и др., 1987). С помощью анализа запасных белков глиадина из сорта была выделена линия, в генотипе которой эта перестройка отсутствует (далее – сорт Родина). Этот генотип был использован в качестве контроля во всех экспериментах.

Таблица 1. Генетические особенности линий яровой мягкой пшеницы с интрогрессиями от вида *Aegilops speltoides*

Сорт и линии	Цитогенетический статус	Поражение в Московской области, %		Примечание
		мучнистой росой	бурой ржавчиной	
Родина – контроль	T 1B/1R (от сорта Кавказ)	80	80	Сорт восприимчив к мучнистой росе, бурой и стеблевой ржавчине. Устойчив к желтой ржавчине
69/00 ⁱ	Дисомное замещение	0–10	30/2–60/4	–
73/00 ⁱ	Дисомное замещение 5B/5S	0	0	Линия с групповой устойчивостью к грибным болезням. Устойчива к бурой ржавчине и на стадии проростков. Доминантный характер наследования устойчивости
76/00 ⁱ	Дисомное замещение 7D/7S, T 1BS/1SS и T 4BL/4SL	5–15	20/2–30–40/3	Идентифицированы гены <i>Pm2</i> , <i>Lr10</i> , <i>Lr21</i> (STS); по результатам заражения тест-патотипами предполагаются гены устойчивости взрослого растения
77/00 ⁱ	Дисомное и телоцентрическое замещение	15–25	40–60	–
81/00 ⁱ	Дисомное и телоцентрическое замещение	0–5	0	Идентифицированы гены <i>Pm2</i> , <i>Pm3c</i> , <i>Lr21</i> , <i>Lr46</i>
82/00 ⁱ	Дисомное замещение	0–5	0	Идентифицированы гены <i>Lr10+</i> и <i>Lr26</i> , <i>Pm3c</i> , <i>Pm4b</i>
84/00 ⁱ	Малая транслокация	10	20/2–40/2–60/3	–
99/00 ⁱ	Дисомное замещение и транслокация	5–10	0	Идентифицированы гены <i>Lr1</i> , <i>Lr10</i> , <i>Lr21</i> , <i>Lr37</i> , <i>Lr46</i> , <i>Pm2</i> , <i>Pm4b</i>
102/00 ⁱ	Рекомбинация	40	0–1/0–1	Идентифицированы гены <i>Lr10</i> , <i>Lr21</i> , <i>Lr35</i> , <i>Lr34</i> (STS); тест-патотипы гриба: <i>Lr12</i> , <i>Lr27</i> , <i>Lr31</i>
103/00 ⁱ	Дисомное замещение и транслокация	10–15	40–60	–

Условия выращивания. Линии и материнский сорт Родина выращивали при яровом посеве на экспериментальном поле Института цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук (Академгородок, Новосибирская область) в 2003–2005, 2007 и 2013 гг. На экспериментальном поле Федерального исследовательского центра «Немчиновка» (Московская область) выращивание проводили с 2000 по 2011 гг.

Применяли рядковую схему посева: по ярусам шириной 1 м, по 5 рядков на образец, по 50 зерен в рядке. Почвы в Новосибирске серые лесные, в Немчиновке – дерново-подзолистые. Удобрения вносили в почву перед посевом в соответствии с принятой для таких почв агрономической практикой. Уборку производили вручную в снопы с последующим дозариванием в течение месяца, что необходимо для полного формирования клейковинного комплекса в зерне.

По данным агроклиматического районирования России (<https://geographyofrussia.com/agroklimaticheskoe-rajonirovanie/>), Московская область и Новосибирск находятся в одной зоне достаточного увлажнения вегетационного периода при засухах в отдельные годы. Метеоданные станции Огурцово, наиболее приближенной по географическому положению к месту проведения экспериментов

в Новосибирске, приведены в Приложении 1¹ и 2. Число повторностей опытных посевов линий по годам в Новосибирске указано в Приложении 3.

Технологический анализ зерна включал определение массы 1000 зерен, общей стекловидности, диаметра частиц муки после помола, содержание белка и клейковины в зерне. Изучали также физические свойства муки и теста, водопоглотельную способность и смесительную характеристику муки, полученную из зерна, выращенного в Новосибирске.

Массу 1000 зерен определяли экспресс-методом путем взвешивания 100 зерновок. Общую стекловидность зерна определяли визуально после разрезания 100 зерновок пополам. Под показателем общей стекловидности понимают сумму полностью стекловидных и половины количества частично стекловидных зерен (ГОСТ 10987-76). Средний диаметр частиц муки определяли с помощью прибора ПСХ-4 по ранее описанной методике (Шибаяев и др., 1974; Егоров, 2000). Содержание сырой клейковины в зерне в Новосибирске было определено путем отмывания вручную в воде из 1 г шрота (ГОСТ Р 54478-2011). Количество сырой клейковины выражали в процентах от веса шрота.

¹ Приложения 1–3 см. по адресу:

<http://www.bionet.nsc.ru/vogis/download/pict-2020-24/appx12.pdf>

Содержание белка и клейковины в зерне определяли в ФИЦ «Немчиновка» на инфракрасном анализаторе SpectraStar 2400.

Размол образцов производили на лабораторной валковой мельнице МЛВ-1 с 70 % выходом муки для дальнейшего исследования на приборах – альвеографе и фаринографе.

Физические свойства теста определяли на альвеографе Шопена, оснащенный пятидесятиграммовой месилкой (ГОСТ Р 51415-99, с модификацией для научно-исследовательских работ). Проводили определение силы муки (W, единиц альвеографа, е.а.), упругости теста (P, мм), растяжимости теста (L, мм). Сбалансированность теста рассчитывали как отношение упругости к растяжимости (P/L). Водопоглотительную способность (ВПС, %) и смесительные характеристики муки определяли на фаринографе Брабендера с пятидесятиграммовой месилкой (ГОСТ ISO-5530-1-2013, с модификацией для научно-исследовательских работ). Водопоглотительная способность – количество воды (выраженное в процентах), необходимое для образования теста консистенцией 500 е. ф. Смесительные характеристики включали пять характеристик: время образования теста (ВОТ, мин), устойчивость теста (УТ, мин), разжижение теста (РТ, единицы фаринографа, е. ф.), валориметрическую оценку – комплексную оценку по результатам исследования муки на фаринографе (ВО, единицы валориметра, е.вал.). Электрофорез по глиадиновым белкам эндосперма у линий проводили по методике, описанной ранее (Pshenichnikova, Maustrenko, 1995).

Статистический анализ. Данные по каждому признаку у каждого генотипа усредняли за все годы исследований (см. Приложение 3) и вычисляли среднее отклонение. Для определения достоверности отличий от контроля по каждому признаку использовали *t*-критерий Стьюдента. Все расчеты выполняли в программе Microsoft Office Excel 2013.

Результаты

Результаты исследований сгруппированы в табл. 2 (мукомольные параметры и содержание сырой клейковины в зерне), табл. 3 (физические свойства теста) и табл. 4 (смесительные характеристики муки). Масса 1000 зерен сорта Родина составила 29.2 г в Новосибирске и 39.1 г в Московской области (см. табл. 2). Зерно в Новосибирске было стекловидным (80.1 %) и среднетвердозерным (20.4 мкм). Содержание сырой клейковины в зерне достигло 36.0 % в Новосибирске, тогда как в Московской области это значение было почти на 10 % ниже. Сила муки составила 145 е.а., упругость – 56 мм и растяжимость теста – 108 мм. Сбалансированность теста была низкой (P/L = 0.55) (см. табл. 3). Водопоглотительная способность муки у сорта была 66.6 %. Образование теста шло немногим более 3 мин, и 2 мин тесто сохраняло стабильность. Разжижение теста и валориметрическая оценка составили 58 е. ф. и 59 е. вал. соответственно (см. табл. 4). По качеству зерна сорт Родина можно отнести к сортам со слабой клейковиной (Методика государственного сортоиспытания..., 1988).

Из данных табл. 2 следует, что ни одна линия по массе 1000 зерен не превзошла контроль в обеих географических зонах. Признак в Новосибирске достоверно снизили линии 73/00ⁱ, 77/00ⁱ, 84/00ⁱ, 99/00ⁱ и 103/00ⁱ. Самое мелкое зерно было у первых двух линий, которые достоверно, на 8.9 и 11.6 г, отличались от контроля. Из этих пяти линий три, 73/00ⁱ, 77/00ⁱ, 99/00ⁱ, также значительно снижали показатели и в Московской области (см. табл. 2). Корреляция по признаку между двумя зонами была высокодостоверной ($r = 0.75$; $p < 0.001$).

Стекловидность зерна и диаметр частиц муки были изучены только в условиях Новосибирска. Линии в основном не отличались достоверно от сорта Родина (см. табл. 2). Линии 102/00ⁱ и 103/00ⁱ достоверно превзошли контроль на 8 и 11 % соответственно. Наибольшее достоверное

Таблица 2. Средние многолетние показатели мукомольных параметров и содержания сырой клейковины в зерне интрогрессированных линий и сорта Родина

Сорт и линии	Масса 1000 зерен, г		Средняя стекловидность зерна, %	Средний диаметр частиц муки, мкм	Содержание сырой клейковины в зерне, %	
	Новосибирск	Немчиновка			Новосибирск	Немчиновка
Родина	29.2±4.5	39.9±0.6	80.1±3.1	20.4±3.5	36.0±3.5	25.8±3.8
69/00 ⁱ	25.7±3.6	34.5±7.8	83.7±6.7	15.7±2.4**	37.3±4.0	31.4±0.8
73/00 ⁱ	20.3±3.4***	32.5±2.1	81.2±9.163	19.6±3.0	46.1±6.9***	35.8±3.3
76/00 ⁱ	27.6±2.4	43.6±0.7**	83.5±7.0	20.3±2.9	39.7±2.8*	28.3±6.6
77/00 ⁱ	17.6±1.6***	30.8±0.4**	88.8±5.5	21.3±2.2	38.9±7.3	27.0±3.7
81/00 ⁱ	24.1±5.4	41.5±0.7	79.8±8.4	18.3±2.0	37.4±2.0	26.6±0.6
82/00 ⁱ	26.1±6.9	39.0±1.4	63.3±5.8***	10.0±0.5***	47.4±2.5***	32.7±1.9
84/00 ⁱ	23.1±4.9*	36.7±6.4	77.7±14.2	16.0±3.0*	41.0±4.6*	21.0±0.6
99/00 ⁱ	22.6±4.8*	35.4±3.2	80.6±4.7	15.9±2.7*	43.6±7.1*	31.5±0.8
102/00 ⁱ	24.6±5.9	43.5±3.5	88.5±5.0*	26.6±6.5	33.0±7.4	26.1±2.6
103/00 ⁱ	24.6±2.2*	41.5±0.3	91.2±1.0***	19.3±3.2	37.1±7.8	28.2±0

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

Таблица 3. Средние показатели физических свойств теста интрогрессированных линий и сорта Родина за пять лет полевых испытаний (Новосибирск)

Сорт и линии	Сила муки (W), е. а.	Упругость теста (P), мм	Растяжимость теста (L), мм	Отношение P/L
Родина – контроль	143±53	56±14	108±26	0.55±0.19
69/00 ⁱ	339±79 ^{**}	114±20 ^{***}	95±14	1.25±0.33 ^{**}
73/00 ⁱ	121±21	71±1	65±18 [*]	1.18±0.43
76/00 ⁱ	272±52 ^{**}	85±18 ^{**}	116±27	0.79±0.32
77/0 ⁱ	178±21	78±2 ^{**}	85±15	0.93±0.13
81/00 ⁱ	128±28	65±12	80±14	0.84±0.21
82/00 ⁱ	159±46	79±6 ^{**}	72±28	1.29±0.63
84/00 ⁱ	166±19	80±5 ^{**}	69±8 ^{**}	1.16±0.11 ^{**}
99/00 ⁱ	188±50	75±8	100±5	0.76±0.05
102/00 ⁱ	129±15	65±9	80±14	0.84±0.28
103/00 ⁱ	139±7	51±2	114±12	0.45±0.07

* $p \leq 0.05$; ** $p \leq 0.01$; *** $p \leq 0.001$.**Таблица 4.** Смесительные свойства теста интрогрессированных линий и сорта Родина (Новосибирск, 2013 г.)

Сорт и линии	Водопоглощительная способность муки, %	Время образования теста, мин	Стабильность теста, мин	Разжижение теста, е. ф.	Валориметрическая оценка, е. вал.
Родина	66.6	3'15"	2'00"	58	59
69/00 ⁱ	68.6	5'00"	4'00"	70	73
73/00 ⁱ	72.6	3'30"	2'30"	90	58
76/00 ⁱ	71.5	4'10"	2'20"	48	66
77/00 ⁱ	68.0	3'30"	1'00"	75	56
81/00 ⁱ	68.1	3'15"	3'15"	85	63
82/00 ⁱ	77.5	3'30"	1'00"	145	48
84/00 ⁱ	70.6	5'00"	2'00"	75	66
102/00 ⁱ	64.0	3'30"	2'30"	80	59

снижение стекловидности зерна наблюдалось у линии 82/00ⁱ – 63.3 %, что сопровождалось двукратным снижением диаметра частиц муки до 10.0 мкм по сравнению с исходным сортом. Другие три линии, 69/00ⁱ, 84/00ⁱ и 99/00ⁱ, также достоверно снизили средний диаметр частиц муки примерно на 4 мкм по сравнению с сортом Родина (см. табл. 2).

У линий 73/00ⁱ, 76/00ⁱ, 82/00ⁱ, 84/00ⁱ и 99/00ⁱ отмечено увеличение содержания клейковины по сравнению с сортом Родина. Самый высокий показатель обнаружен у трех линий – 73/00ⁱ, 82/00ⁱ и 99/00ⁱ (см. табл. 2). Эти же линии превосходили родительский сорт в Немчиновке. Среднее содержание клейковины за все годы исследований в Новосибирске было на 10 % выше, чем в Московской области.

Сила муки линий 69/00ⁱ и 76/00ⁱ достоверно превосходила на 196 и 129 е. а. соответственно этот показатель у контроля (см. табл. 3). Упругость теста интрогрессированных линий в основном увеличивалась. У линий 76/00ⁱ, 77/00ⁱ, 82/00ⁱ и 84/00ⁱ этот признак достоверно превышал показатель контроля на 78–80 мм. Упругость теста линии 69/00ⁱ выросла почти в два раза. По растяжимости теста в сторону уменьшения выделились две линии, 73/00ⁱ и 84/00ⁱ. Отношение P/L теста линий 69/00ⁱ, 73/00ⁱ, 82/00ⁱ и

84/00ⁱ превысило 1.0, т. е. оно стало более сбалансированным. В линиях 69/00ⁱ и 84/00ⁱ эти изменения достоверны.

Смесительные характеристики муки линий были определены только в один год и в одной повторности, поэтому статистических выводов о достоверности отличия линий от контроля сделать невозможно. Тем не менее некоторые линии выделяются по ряду параметров (см. табл. 4). Водопоглощительная способность увеличивалась в линиях 73/00ⁱ, 76/00ⁱ, 82/00ⁱ и 84/00ⁱ. Максимальное значение, 77.5 %, было у линии 82/00ⁱ, что превзошло контроль более чем на 10 %. Время образования теста увеличилось у линий 69/00ⁱ и 84/00ⁱ по сравнению с контролем. Только у линии 69/00ⁱ стабильность теста увеличилась в 2 раза. Разжижение теста в линиях в основном увеличивалось. Худший показатель разжижения наблюдали у линии 82/00ⁱ – 145 е. ф. Валориметрическая оценка этой линии была самая низкая, всего 48 е. вал. Самую высокую валориметрическую оценку имела линия 69/00ⁱ, которая превзошла контроль на 14 ед. и составила 73 е. вал.

Обсуждение

В настоящее время широко ведутся работы по переносу генов от диких сородичей в геном мягкой пшеницы с

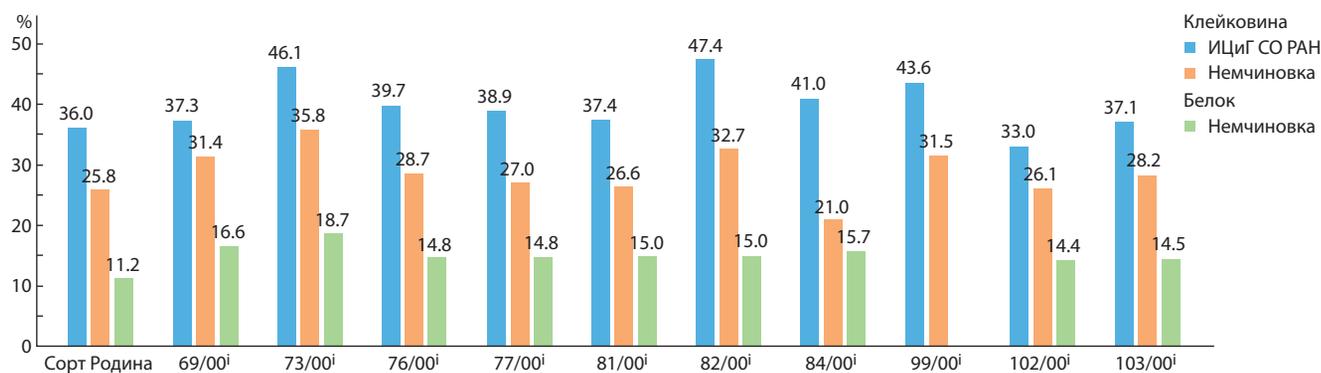


Рис. 1. Содержание сырой клейковины и белка в зерне интрогрессированных линий и сорта Родина, выращенных в Немчиновке, и содержание сырой клейковины в зерне этих линий, выращенных в Новосибирске.

целью создания полезного для селекции генетического разнообразия. Отдельные исследования осуществлены и в отношении технологических свойств зерна. В частности, интрогрессии от дикого сородича *Aegilops markgrafii* увеличивали содержание клейковины в зерне и улучшали другие технологические показатели (Shchukina et al., 2017). В работе О.В. Крупновой (2010) оценено влияние транслокаций – носителей генов *Lr* от диких сородичей *Agropiron elongatum*, *Triticum dicoccum*, *Agropiron intermedium*, *T. dicoccoides* – на содержание белка в муке, показатель ИДК-1, седиментацию, число падения и натуру зерна.

В нашей работе проведены исследования влияния генетического материала от *Ae. speltoides*, интрогрессированного в геном мягкой пшеницы сорта Родина, на технологические признаки зерна и муки. Перенос чужеродного генетического материала был подтвержден генетическими, цитогенетическими и молекулярными методами (Salina et al., 2001; Adonina et al., 2004; Гайнуллин и др., 2007; Адонина и др., 2012). Как показали многолетние исследования, линии несут гены устойчивости к грибным заболеваниям, часть из которых идентифицирована (см. табл. 1). У линий изучены мукомольные свойства, содержание клейковины в зерне и физические свойства теста. Обнаружена изменчивость по сравнению с исходным сортом Родина по всем изученным технологическим признакам. Отдельные линии показали высокое содержание клейковины и белка в зерне, вариабельность по мукомольным показателям, изменчивость реологических и смесительных свойств теста. Десять интрогрессированных линий изучены в разные годы возделывания и в различных географических зонах России. При этом важно отметить, что некоторые из выявленных новых свойств устойчиво сохранялись в различных условиях выращивания.

Содержание клейковины в зерне – важнейший показатель при определении класса зерна пшеницы в соответствии с российскими и международными торговыми стандартами. Сравнительные показатели признака в зерне, выращенном в Немчиновке и в Сибири, представлены на рис. 1. Здесь же приведено содержание белка в этом зерне. Средние значения у линий и родительского сорта при выращивании в Новосибирске были выше, чем в Немчиновке. Различие по содержанию клейковины у сорта Родина составило около 13 %, а у линий – в среднем 10 %. Из полученных данных следует, что соотношение

сырой клейковины и белка составляло примерно 2 : 1. Такое соотношение характерно для зерна мягкой пшеницы, выращенного в нормальных условиях возделывания, и согласуется с данными, полученными другими исследователями (Козьмина, 1969; Kulkarni et al., 1987). Линия 73/00ⁱ в указанных условиях выращивания превосходила все остальные линии по содержанию клейковины и показала самое высокое содержание белка в зерне (см. рис. 1). Линии 76/00ⁱ, 82/00ⁱ и 99/00ⁱ в Московской области, так же как и в Новосибирске, показали высокие значения обоих признаков. Это говорит о том, что линии в результате интрогрессии унаследовали гены, значительно расширяющие разнообразие пшеницы по содержанию белка и клейковины в зерне. Однако были обнаружены и различия в проявлении этих признаков. У линии 69/00ⁱ содержание белка и клейковины в Нечерноземной зоне выращивания составило 16.6 и 31.4 % соответственно, что превышало контроль. В Новосибирске эта линия не отличалась достоверно от сорта Родина. Значительные расхождения по зонам выращивания обнаружены для линии 84/00ⁱ. Если в условиях Новосибирска она относилась к группе наиболее высококлейковинных линий, то в Нечерноземной зоне она не отличалась от родительского сорта по содержанию клейковины и белка (см. табл. 2, рис. 1).

В работе И.Г. Адониной с коллегами (2012) с помощью флуоресцентной гибридизации с зондами *Spelt1* и *rSc119.2* в сочетании с микросателлитными маркерами показано, что линия 73/00ⁱ несет транслокации в короткое плечо хромосомы 1В и длинные плечи хромосом 5В и 6В. В дальнейшем эти транслокации были перенесены в отдельные линии на основе сорта Родина (Адонина и др., 2012), несмотря на то, что исходная линия 73/00ⁱ обладает групповой устойчивостью к спектру грибных болезней (см. табл. 1). Однако максимальной устойчивостью к листовой ржавчине обладала только линия с транслокацией в хромосому 5В (Адонина и др., 2012). Ранее в этой хромосоме находили локусы, ответственные за высокое содержание белка и клейковины в зерне (Gonzalez-Hernandez et al., 2004; Pshenichnikova et al., 2012). Линия 73/00ⁱ отличалась снижением массы 1000 зерен и высоким ВПС, последнее, вероятно, связано с высоким содержанием клейковины и белка в зерне. Однако сила муки у нее была снижена, а разжижение теста увеличилось по сравнению с контролем, что нежелательно при использовании в пи-

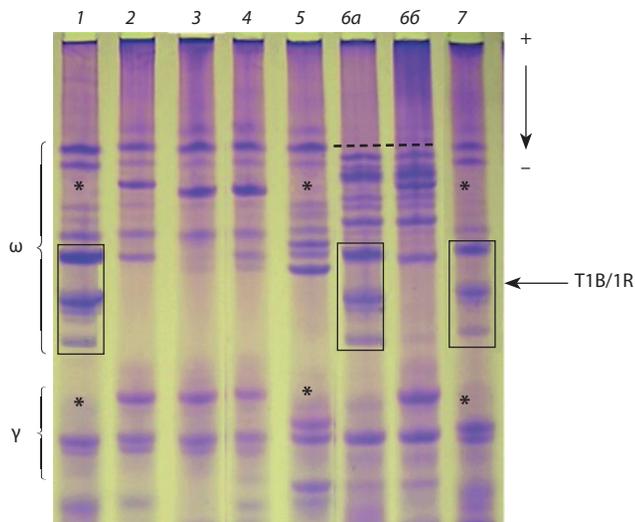


Рис. 2. Электрофореграмма компонентов глиадина у интрогрессированных линий.

Стрелкой указаны секалины ржи, привнесенные транслокацией 1BS/1RS. Звездочками обозначены отсутствующие в результате транслокации компоненты γ - и ω -глиадина. Штриховой линией обозначена перестройка в локусе *Glu-D1*. 1 – 84/00ⁱ; 2 – 82/00ⁱ; 3 – 76/00ⁱ; 4 – сорт Родина; 5 – 73/00ⁱ; 6a, 6b – 69/00ⁱ; 7 – 81/00ⁱ.

щевых целях. В то же время такие генотипы пшеницы могут быть ценным источником растительного белка в производстве кормов для животноводства и рыбоводства.

Еще одна линия, 82/00ⁱ, для которой характерно стабильно высокое содержание белка и клейковины (см. табл. 2, рис. 1), одновременно продемонстрировала значительное снижение стекловидности зерна и среднего диаметра частиц муки по сравнению с сортом Родина. Линия показала очень высокую водопоглощительную способность муки, которая формировала тесто с высоким разжижением. Согласно литературным данным, за твердозерность и стекловидность мягкой пшеницы отвечает локус *Ha*, находящийся в субтеломерном районе короткого плеча хромосомы 5D (McIntosh et al., 2013). В локусе расположены тесно сцепленные доминантные гены *Pina-D1* и *Pinb-D1*, кодирующие белки пуриноидины, ответственные за изменчивость структуры эндосперма.

Ранее было установлено, что озимая линия 84/00^w из коллекции «Арсенал» с мягкозерным эндоспермом несет интрогрессию от *Ae. speltoides* в виде хромосомного замещения 5S/5A. Оно содержит локус *Ha-Sp*, гомеоаллельный локусу *Ha* (Pshenichnikova et al., 2010). В дальнейшем на основе линии 84/00^w были созданы яровые супермягкозерные линии, в генотипе которых объединены гомеоаллельные локусы *Ha-Sp* линии 84/98^w и *Ha* мягкозерного сорта Chinese Spring (Симонов и др., 2017). Эти линии характеризуются супермягкозерным мучнистым эндоспермом зерновки, со стекловидностью менее 50 % и диаметром частиц муки 10–12 мкм. Поскольку линия 82/00ⁱ – яровая, можно предполагать, что интрогрессия затронула участок только короткого плеча какой-то одной из хромосом пятой гомеологической группы. Согласно цитогенетическим данным (см. табл. 1), линия несет дисомное замещение. С использованием линии 82/00ⁱ можно

создавать новые яровые супермягкозерные линии. Мука таких линий пригодна для изготовления кондитерских изделий без применения технологических добавок (Реѡа, 2002).

Эта же интрогрессия в предполагаемом районе могла привести к увеличению количества сырой клейковины в зерне. В гибридной популяции Weimai × Yannong ранее был выявлен район хромосомы 5A, маркированный молекулярными маркерами *Xcfa2163.2-Xcwm216*, в котором солокализовались главные локусы: *QGpc.WY-5A.1*, ответственный за 53 % фенотипического проявления накопления белка в зерне, и *QWgc.WY-5A.2*, ответственный за 36 % фенотипического проявления признака «количество сырой клейковины» (Li et al., 2012). Необходимо также отметить, что линия 82/00ⁱ, в отличие от линии 73/00ⁱ, имела сопоставимую с исходным сортом массу 1000 зерен (см. табл. 2), что говорит о возможности отбора на высокое содержание клейковины и белка без потери урожайности. Линия характеризовалась высокой устойчивостью к грибным болезням. В ней идентифицированы гены устойчивости *Lr10*, *Lr26*, *Pm3c*, *Pm4e* (см. табл. 1). Высокая устойчивость, возможно, также обеспечивается интрогрессией.

Исходный сорт Родина имел низкие реологические и смесительные свойства. В родословной сорта присутствует сорт Кавказ – носитель транслокации из ржи 1BS/1RS. Сорт был гетерогенен по этому признаку. Известно, что транслокация значительно ухудшает физические свойства теста (Martin, Stewart, 1990), так как может влиять на состав высокомолекулярных глютеинов и глиадинов – запасных белков клейковины, определяющих баланс между упругостью и растяжимостью теста. С помощью анализа компонентного состава глиадина (рис. 2) мы отобрали линию сорта Родина, которая не содержит транслокации. Тем не менее физические свойства линии остались низкими (см. табл. 2, 3). Согласно электрофоретическим данным, транслокацию 1BS/1RS унаследовали линии 81/00ⁱ, 84/00ⁱ и 69/00ⁱ (см. рис. 2). Последняя линия была гетерогенна по этому признаку. В основном линии также характеризовались низкой силой муки, подобно сорту Родина. Однако одна линия, 69/00ⁱ, показала среднее значение силы муки, позволяющее отнести ее к группе сильных по качеству и использовать как улучшитель для хлебопекарных целей. У линии 69/00ⁱ отсутствуют наиболее медленно подвижные компоненты ω -фракции (см. рис. 2), которые контролируются локусом *Glu-D1* хромосомы 1DS (Pshenichnikova, Maystrenko, 1995). Локус тесно сцеплен с локусом *Glu-D1*, кодирующим высокомолекулярные субъединицы глютеинов, которые в значительной степени определяют силу муки и упругость теста. Вероятно, этот район хромосомы претерпел рекомбинацию в результате отдаленного скрещивания. Интересно, что присутствие транслокации 1BS/1RS не ухудшает физических свойств теста этой линии.

В линиях 76/00ⁱ и 81/00ⁱ цитологическими методами были обнаружены дисомные замещения. Молекулярными методами у линий идентифицировали полное замещение хромосомы 7D на хромосому 7S от *Ae. speltoides* (Adonina et al., 2004). Линия 81/00ⁱ несет дополнительно транслокацию 1BS/1RS, а линия 76/00ⁱ – транслокацию в короткое

плечо хромосомы 3A. Линия 76/00ⁱ лучше линии 81/00ⁱ по ряду технологических признаков. Она может быть отнесена к группе ценных по качеству и использоваться как улучшитель. Содержание клейковины у линии 76/00ⁱ достоверно увеличено, и она лучшего качества. Сила муки достигла 272 е. а., а тесто стало более упругим (см. табл. 3). Улучшились смешительные показатели муки и ВПС (см. табл. 4). Можно предположить, что замещение хромосомы 7D на 7S при отсутствии белков-секалинов ржи в составе клейковины положительно влияет на качественные показатели муки. Кроме этого, показано, что линия 76/00ⁱ несет транслокацию 1BS/1SS (см. табл. 1). Ранее уже было отмечено, что интрогрессия в короткое плечо хромосом 1-й гомеологической группы от видов рода *Aegilops* улучшает хлебопекарные свойства (Alvarez, Guzmán, 2018).

Заключение

Десять яровых линий из коллекции «Арсенал», отобранных первоначально по признаку «устойчивость к мучнистой росе или бурой ржавчине», впервые изучены по широкому кругу технологических показателей: мукомольным, содержанию клейковины в зерне и комплексу физических свойств муки и теста. Исследование показало, что интрогрессии от вида *Ae. speltoides* значительно расширяют генетическое разнообразие мягкой пшеницы по этим свойствам и, как следствие, – возможности конечного использования зерна и муки. В настоящей работе выявлены линии, сочетающие новую изменчивость по различным технологическим признакам с устойчивостью к различным грибным заболеваниям. Эти линии в основном сохраняли свои особенности в различных условиях в разные годы выращивания. Они могут быть привлечены в качестве доноров комплекса агрономически ценных признаков в селекционные работы.

Список литературы / References

Адонина И.Г., Петраш Н.В., Тимонова Е.М., Христов Ю.А., Салина Е.А. Создание и изучение устойчивых к листовой ржавчине линий мягкой пшеницы с транслокациями от *Aegilops speltoides* Tausch. *Генетика*. 2012;48(4):488-494.
[Adonina I.G., Petrash N.V., Timonova E.M., Salina E.A., Khristov Yu.A. Construction and study of leaf rust-resistant common wheat lines with translocations of *Aegilops speltoides* Tausch. genetic material. *Russ. J. Genet.* 2012;48(4):404-409.]
Вавилов Н.И. Иммуниет растений к инфекционным заболеваниям. М., 1986.
[Vavilov N.I. Plant Immunity to Infectious Diseases. Moscow, 1986. (in Russian)]
Воронов С.И., Лапочкина И.Ф., Марченкова Л.А., Павлова О.В., Чавдар' Р.Ф., Орлова Т.Г. Пребридинговые исследования пшеницы мягкой по повышению устойчивости к биотическим и абиотическим стрессам в Нечерноземной зоне РФ. *Бюл. Гос. Никитского ботанического сада*. 2019;132:102-108. DOI 10.25684/NBG.boolt.132.2019.13.
[Voronov S.I., Lapochkina I.F., Marchenkova L.A., Pavlova O.V., Chavdar' R.F., Orlova T.G. Prebreeding research of a common wheat to improve its resistance to biotic and abiotic stress in the non-chernozem belt of the Russian Federation. *Byulleten Gosudarstvennogo Nikitskogo Botanicheskogo Sada = Bulletin the State Nikitskiy Botanical Gardens*. 2019;132:102-108. DOI 10.25684/NBG.boolt.132.2019.13. (in Russian)]
Гайнуллин Н.Р., Лапочкина И.Ф., Жемчужина А.И., Киселева М.И., Коломиец Т.М., Коваленко Е.Д. Использование фитопатологи-

ческого и молекулярно-генетических методов для идентификации генов устойчивости к бурой ржавчине у образцов мягкой пшеницы с чужеродным генетическим материалом коллекции «Арсенал». *Генетика*. 2007;43(8):1058-1064.

[Gajnullin N.R., Lapochkina I.F., Zhemchuzhina A.I., Kiseleva M.I., Kolomiets T.M., Kovalenko E.D. Phytopathological and molecular genetic identification of leaf rust resistance genes in common wheat accessions with alien genetic material. *Russ. J. Genet.* 2007; 43(8):875-881.]

Ганенко И., Белая А. Что посеём. Общая посевная площадь в 2020 году составит около 80,3 млн гектаров. *Агроинвестор*. 2020. № 3. Доступно на сайте: <https://www.agroinvestor.ru/analytics/article/33319-cto-poseem-obshchaya-posevnaya-ploshchad-v-2020-godu-sostavit-okolo-80-3-mln-gektarov/>. Доступ: 29.07.20.

[Ganenko I., Belaya A. As we sow. The total sown area in 2020 will be about 80.3 million hectares. *Agroinvestor*. 2020. No. 3. Available at: <https://www.agroinvestor.ru/analytics/article/33319-cto-poseem-obshchaya-posevnaya-ploshchad-v-2020-godu-sostavit-okolo-80-3-mln-gektarov/>. Last access: 29.07.20. (in Russian)]

ГОСТ 10987-76. Зерно. Методы определения стекловидности (с изменениями № 1, 2). Дата введения: 1977-06-01. Переиздание с Изменениями № 1, 2, утвержденными в декабре 1988 г., декабре 1991 г. (ИУС 4-89, 4-92).

[State Standard 10987-76. Grain. Methods for Determination of Vitreousness. 1977. Reedition with Amendments 1 and 2, approved in December 1988 and December 1991 (reference indexes of standards 4-89 and 4-92) (in Russian)].

ГОСТ Р 54478-2011. Зерно. Методы определения количества и качества клейковины в пшенице. Дата введения: 2013-01-01.

[State Standard R 54478-2011. Grain. Methods for Determination of Gluten Quantity and Quality in Wheat. Effective date January 1, 2013. (in Russian)]

ГОСТ Р 51415-99 (ИСО 5530-4-91) Мука пшеничная. Физические характеристики теста. Определение реологических свойств с применением альвеографа. Дата введения: 2001-03-01.

[State Standard R 51415-99 (ISO 5530-4-91). Wheat Flour. Physical Characteristics of Doughs. Determination of rheological properties using an alveograph. 2001. (in Russian)]

ГОСТ ISO 5530-1-2013. Мука пшеничная. Физические характеристики теста. Часть 1. Определение водопоглощения и реологических свойств с применением фаринографа (Переиздание). Дата введения: 2014-01-01.

[State Standard ISO 5530-1-2013. Wheat Flour. Physical Characteristics of Doughs. Part 1: Determination of Water Absorption and Rheological Properties Using a Farinograf. 2014. (in Russian)]

Дорофеев В.Ф., Удачин Р.А., Семенова Л.В., Новикова М.В., Градчанинова О.Д., Шитова И.П., Мережко Ф.Ф., Филатенко Ф.Ф. Пшеницы мира. Л., 1987.

[Dorofeev V.F., Udachin R.A., Semenova L.V., Novikova M.V., Gradchaninova O.D., Shitova I.P., Merezko F.F., Filatenko F.F. Wheat of the World. Leningrad, 1987. (in Russian)]

Егоров Г.А. Управление технологическими свойствами зерна. Воронеж, 2000.

[Egorov G.A. Control of Technological Properties of Grain. Voronezh, 2000. (in Russian)]

Козьмина Н.П. Зерно. М., 1969.

[Kozmina N.P. Grain. Moscow, 1969. (in Russian)]

Крупнова О.В. Качество зерна яровой мягкой пшеницы с транслокациями от сородичей: Дис. ... д-ра биол. наук. Саратов, 2010.

[Krupnova O.V. Grain quality of spring bread wheat with translocations from congeners: Dr. Sci. (Biol.) Dissertation. Saratov, 2010. (in Russian)]

Крупнова О.И. О сопоставлении качества зерна яровой и озимой пшеницы в связи с делением на рыночные классы. С.-х. биология. 2013;1:15-25. <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2013.1.15rus>.

[Krupnova O.I. A comparison of grain quality in spring and winter wheats associated with market classes (review). *Selskokhozyayst-*

- vennaya Biologiya = Agricultural Biology*. 2013;1:15-25. <https://doi.org/10.15389/agrobio.2013.1.15rus>. (in Russian)]
- Лапочкина И.Ф. Реконструкция генома мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) при отдаленной гибридизации (с использованием *Aegilops* L. и других видов): Дис. ... д-ра биол. наук. Немчиновка, 1999.
- [Lapochkina I.F. Reconstruction of the common wheat (*Triticum aestivum* L.) genome in remote hybridization (using *Aegilops* L. and other species): Dr. Sci. (Biol.) Dissertation. Nemchinovka, 1999. (in Russian)]
- Лапочкина И.Ф., Ячевская Г.Л., Иорданская И.В., Кызласов В.Г., Руденко М.И., Макарова И.Ю., Серова А.С., Гайнуллин Н.Р., Коваленко Е.Д., Жемчужина А.И., Коломиец Т.М., Соломатин Д.А., Кисилева М.И. Линии яровой мягкой пшеницы с идентифицированным генотипом устойчивости к бурой ржавчине и мучнистой росе из коллекции Арсенал. В: Доклады Второго Всероссийского Съезда по защите растений. СПб., 5–10 декабря 2005. СПб., 2005;493-495.
- [Lapochkina I.F., Yachevskaya G.L., Iordanskaya I.V., Kyzlasov V.G., Rudenko M.I., Makarova I.Yu., Serova A.S., Gajnullin N.R., Kovalenko E.D., Zhemchuzhina A.I., Kolomiets T.M., Solomatin D.A., Kisileva M.I. Lines of spring bread wheat with identified genotypes of resistance to leaf rust and powdery mildew from the Arsenal collection. In: Proceedings of the Second All-Russia Congress on Plant Protection. Saint-Petersburg, December 5–10, 2005. St. Petersburg, 2005;493-495. (in Russian)]
- Методика государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур. М., 1988.
- [Methods of State Variety Testing of Agricultural Crops. Moscow, 1988. (in Russian)]
- Митрофанова О.П. Генетические ресурсы пшеницы в России: состояние и предселекционное изучение. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2012;16(1):10-20.
- [Mitrofanova O.P. Wheat genetic resources in Russia: current status and pre-breeding. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2012;16(1):10-20. (in Russian)]
- Симонов А.В., Чистякова А.К., Морозова Е.В., Щукина Л.В., Бёрнер А., Пшеничникова Т.А. Создание нового для мягкой пшеницы генотипа – носителя двух локусов мягкозерности эндосперма. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2017;21(3):341-346. DOI 10.18699/VJ17.251.
- [Simonov A.V., Chistyakova A.K., Morozova E.V., Shchukina L.V., Börner A., Pshenichnikova T.A. The development of a new bread wheat genotype carrying two loci for endosperm softness. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2017;21(3):341-346. DOI 10.18699/VJ17.251. (in Russian)]
- Цицин Н.В. Отдаленная гибридизация в семействе злаковых. М., 1958.
- [Tsitsin N.V. Remote Hybridization in the Family Poaceae. Moscow, 1958. (in Russian)]
- Шибайев П.Н., Гусев И.С., Самсонов М.М. Стекловидность и структурно-механические свойства зерна пшеницы. *Селекция и семеноводство*. 1974;3:22-26.
- [Shibayev P.N., Gusev I.S., Samsonov M.M. Vitreousness and structural-mechanical properties of wheat grain. *Seleksiya i Semenovodstvo = Breeding and Seed Industry*. 1974;3:22-26. (in Russian)]
- Adonina I.G., Salina E.A., Efremova T.T., Pshenichnikova T.T. The study of introgressive lines of *Triticum aestivum* × *Aegilops speltoides* by *in situ* and SSR analyses. *Plant Breed*. 2004;123:220-224. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2004.00932.x>.
- Alvarez J.B., Guzmán C. Interspecific and intergeneric hybridization as a source of variation for wheat grain quality improvement. *Theor. Appl. Genet*. 2018;131:225-251. DOI 10.1007/s00122-017-3042-x.
- Gonzalez-Hernandez J.L., Elias E.M., Kianian S.F. Mapping genes for grain protein concentration and grain yield on chromosome 5B of *Triticum turgidum* (L.) var. *dicoccoides*. *Euphytica*. 2004;139:217-225.
- Lapochkina I.F., Iordanskaya I.V., Yatchevskaya G.L., Zhemchuzhina A.I., Kovalenko E.D., Solomatin D.A., Kolomiets T.M. Identification of alien genetic material and genes of resistance to leaf rust in wheat (*Triticum aestivum* L.) stocks. In: Proc. Tenth Int. Wheat Genetics Symp. 2003;3:1190-1192.
- Leonova I.N., Budashkina E.B. The study of agronomical traits determining productivity of *Triticum aestivum*/*Triticum timopheevii* introgression lines with resistance to fungal diseases. *Russ. J. Genet. Appl. Res*. 2017;7:299-307. <https://doi.org/10.1134/S2079059717030091>.
- Li Y., Song Y., Zhou R., Branlard G., Jia J. QTL detection of seven quality traits in wheat using two related recombinant inbred line populations. *Euphytica*. 2012;183(2):207-226. DOI 10.1007/s10681-011-0448-4.
- Martin D.J., Stewart B.G. Dough stickiness in rye-derived wheat cultivars. *Euphytica*. 1990;51:77-86. <https://doi.org/10.1007/BF00022895>.
- McIntosh R.A., Yamazaki Y., Dubcovsky J., Roger J., Morris C., Appels R., Xia X.C. Catalogue of gene symbols for wheat. In: Proc. 12th Int. Wheat Genet. Symp. Yokohama, Japan, 2013. <http://wheat.pw.usda.gov/GG2/Triticum/wgc/2013/GeneCatalogueIntroduction.pdf>.
- Peña R.J. Wheat for bread and other foods. In: Curtis B.C., Rajaram S., Macpherson H.G. (Eds.). Bread Wheat – Improvement and Production. Rome: FAO, 2002.
- Pshenichnikova T.A., Maystrenko O.I. Inheritance of genes coding for gliadin proteins and glume colour introgressed into *Triticum aestivum* from a synthetic wheat. *Plant Breed*. 1995;114(6):501-504. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.1995.tb00844.x>.
- Pshenichnikova T.A., Shchukina L.V., Simonov A.V., Chistyakova A.K., Morozova E.V. The use of monosomic lines of bread wheat for verification of quantitative trait loci (QTL). In: Proc. 15th Int. EWAC Conf. Novi Sad, Serbia, 7–11 November 2011. EWAC Newslett. 2012;180-181.
- Pshenichnikova T.A., Simonov A.V., Ermakova M.F., Chistyakova A.K., Shchukina L.V., Morozova E.V. The effects on grain endosperm structure of an introgression from *Aegilops speltoides* Tausch. into chromosome 5A of bread wheat. *Euphytica*. 2010;175(3):315-322. DOI 10.1007/s10681-010-0168-1.
- Salina E.A., Adonina I.G., Efremova T.T., Lapochkina I.F., Pshenichnikova T.A. The genome-specific subtelomeric repeats for study of introgressive lines *T. aestivum* × *Ae. speltoides*. In: Proc. 11th EWAC Conf. Novosibirsk, 24–28 July 2000. EWAC Newslett. 2001; 161-164.
- Shchukina L.V., Pshenichnikova T.A., Chistyakova A.K., Khlestkina E.K., Börner A. Properties of grain, flour and dough in bread wheat lines with *Aegilops markgrafii* introgressions. *Cereal Res. Commun*. 2017;45(2):296-306. <https://doi.org/10.1556/0806.45.2017.012>.
- Vikram P., Franco J., Burgueño-Ferreira J., Li H., Sehgal D., Saint Pierre C., Ortiz C., Sneller C., Tattaris M., Guzman C., Paola Sansaloni C., Ellis M., Fuentes-Davila G., Reynolds M., Sonder K., Singh P., Payne T., Wenzl P., Sharma A., Bains N.S., Singh G.P., Crossa J., Singh S. Unlocking the genetic diversity of Creole wheats. *Sci. Rep*. 2016;6:1-13. <https://doi.org/10.1038/srep23092>.

ORCID ID

I.F. Lapochkina orcid.org/0000-0002-2328-2798
T.A. Pshenichnikova orcid.org/0000-0001-5639-916X

Благодарности. Технологический анализ зерна выполнен при поддержке проекта РНФ № 16-16-00011-П. Выращивание в поле проведено в условиях ЦКП «Селекционно-генетическая лаборатория» при поддержке бюджетного проекта № 0324-2019-0039-С-01.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 31.07.2020. После доработки 16.09.2020. Принята к публикации 09.10.2020.