

Аллоплазматические рекомбинантные линии (*H. vulgare*)-*T. aestivum* с транслокацией 1RS.1BL: исходные генотипы для создания сортов мягкой пшеницы

Л.А. Першина¹✉, Л.И. Белова¹, Н.В. Трубачеева¹, Т.С. Осадчая¹, В.К. Шумный¹, И.А. Белан², Л.П. Росеева², В.В. Немченко³, С.Н. Абакумов⁴

¹ Федеральное исследовательское учреждение «Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

² Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Омский аграрный научный центр», Омск, Россия

³ Агрокомплекс «Кургансемена», Курган, Россия

⁴ Федеральное государственное унитарное предприятие «Ишимское», Тюменская область, Россия

Аллоплазматические линии образуются при замещении цитоплазмы одного вида на цитоплазму другого в результате повторяющихся возвратных скрещиваний отдаленных гибридов с отцовским генотипом. Так как при замещении цитоплазмы между ядром и цитоплазмой возникают новые межгеномные взаимодействия, приводящие к изменчивости признаков растений, аллоплазматические линии с восстановленной фертильностью могут служить дополнительным источником биоразнообразия культурных растений. Ранее в наших работах были получены рекомбинантные аллоплазматические линии (*H. vulgare*)-*T. aestivum*, обозначенные как Л-17(1)-Л-17(37), сформированные от растения с частично восстановленной фертильностью BC₃ поколения ячменно-пшеничного гибрида *H. vulgare* (Неполегающий) × *T. aestivum* (Саратовская 29). Этот мужско-стерильный гибрид был последовательно беккроссирован сортами пшеницы Мироновская 808 (дважды) и Саратовская 29, где сорт Мироновская 808 оказал влияние на восстановление фертильности. В статье представлены результаты изучения группы рекомбинантных аллоплазматических линий Л-17F₄, а также линий гаплоидов с удвоенным числом хромосом – аллоплазматических ДГ-17-линий, полученных в результате культивирования пыльников линий Л-17F₂. Наиболее продуктивные из изученных линий включены в селекционный процесс. Успешной для селекции оказалась гибридная форма Лютесценс 311/00-22, полученная от скрещивания аллоплазматической ДГ(1)-17-линии с эуплазматической линией Com37 (CIMMYT), источником пшенично-ржаной транслокации 1RS.1BL. Присутствие транслокации 1RS.1BL в геноме формы Лютесценс 311/00-22 и выделенных из нее аллоплазматических линий Л-311(1)-Л-311(6) не привело к снижению фертильности растений или их стерильности. Это указывает на то, что хромосома пшеницы 1B5 не несет ген(ы), определяющие восстановление фертильности у изученных в настоящей работе аллоплазматических линий (*H. vulgare*)-*T. aestivum*. Линии Л-311(1)-Л-311(6) показали их преимущество по сравнению с сортами-стандартами по устойчивости к бурой ржавчине, стеблевой ржавчине, урожайности, качеству зерна. В результате селекционных испытаний в Омском аграрном научном центре, Агрокомплексе «Кургансемена», на предприятии «Ишимское» Тюменской области на основе аллоплазматических линий Л-311(5), Л-311(4) и Л-311(6) созданы сорта яровой мягкой пшеницы Сигма, Уралосибирская 2 и Ишимская 11 соответственно.

Ключевые слова: аллоплазматические линии (*H. vulgare*)-*T. aestivum*; ДГ-линии; транслокация 1RS.1BL; сорта мягкой пшеницы.

Alloplasmic recombinant lines (*H. vulgare*)-*T. aestivum* with 1RS.1BL translocation: initial genotypes for production of common wheat varieties

L.A. Pershina¹✉, L.I. Belova¹, N.V. Trubacheeva¹, T.S. Osadchaya¹, V.K. Shumny¹, I.A. Belan², L.P. Rosseeva², V.V. Nemchenko³, S.N. Abakumov⁴

¹ Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia

² Federal State Budget Scientific Research Institution "Omsk Agrarian Scientific Center", Omsk, Russia

³ Agrocomplex "Kurgansemena", Kurgan, Russia

⁴ Federal State Unitary Enterprise "Ishimskoe", Tyumen region, Russia

Alloplasmic lines are formed when the cytoplasm of one species is replaced by the cytoplasm of another as a result of repeated recurrent crosses of wide hybrids with the paternal genotype. Since the cytoplasm replacement results in new intergenomic interactions between a nucleus and cytoplasm leading to variability of plant characteristics, alloplasmic lines with restored fertility can be an additional source of biodiversity of cultivated plants. Earlier, recombinant alloplasmic lines (*H. vulgare*)-*T. aestivum* designated as L-17(1)-L-17(37) were formed from a plant with partially restored fertility of the BC₃ generation of barley-wheat hybrid *H. vulgare* (cv. Nepolegayushchii) × *T. aestivum* (cv. Saratovskaya 29). This male-sterile hybrid was consistently backcrossed with wheat varieties Mironovskaya 808 (twice) and Saratovskaya 29, and Mironovskaya 808 had a positive impact on the restoration of fertility. This paper presents the results of investigation into a group of recombinant alloplasmic lines (L-17F₄), as well as into doubled haploids (DH) lines – alloplasmic DH-17-lines obtained from anther culture of alloplasmic lines (L-17F₂). The most productive of these lines were used as initial breeding genotypes. Hybrid form Lutescens 311/00-22 developed from the crossing of the alloplasmic DH(1)-17 line (as maternal genotype) with euplasmic line Com37 (CIMMYT), the source of the 1RS.1BL wheat-rye translocation, proved to be successful for breeding. The presence of the 1RS.1BL translocation in the genome of the Lutescens 311/00-22 form and the L-311(1)-

L-311(6) alloplasmic lines isolated from it did not lead to a decrease of fertility or sterility in the plants. This indicates that the chromosome of the 1BS wheat does not carry the gene(s) that determine the restoration of fertility in the studied (*H. vulgare*)-*T. aestivum* alloplasmic lines. Alloplasmic lines L-311(1)–L-311(6) showed their advantage in comparison with the standard varieties for resistance to leaf and stem rust, yield, and grain quality. The breeding tests performed at Omsk Agricultural Scientific Center, Agrocomplex “Kurgansemena”, Federal State Unitary Enterprise “Ishimskoe” (Tyumen Region), using alloplasmic lines L-311(5), L-311(4) and L-311(6) resulted in varieties of spring common wheat Sigma, Uralosibirskaya 2 and Ishimskaya 11, respectively.

Key words: alloplasmic lines (*H. vulgare*)-*T. aestivum*; DH-lines; translocation 1RS.1BL; varieties of common wheat.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Першина Л.А., Белова Л.И., Трубачеева Н.В., Осадчая Т.С., Шумный В.К., Белан И.А., Росеева Л.П., Немченко В.В., Абакумов С.Н. Аллоплазматические рекомбинантные линии (*H. vulgare*)-*T. aestivum* с транслокацией 1RS.1BL: исходные генотипы для создания сортов мягкой пшеницы. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2018;22(5):544-552. DOI 10.18699/VJ18.393

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Pershina L.A., Belova L.I., Trubacheeva N.V., Osadchaya T.S., Shumny V.K., Belan I.A., Rosseeva L.P., Nemchenko V.V., Abakumov S.N. Alloplasmic recombinant lines (*H. vulgare*)-*T. aestivum* with 1RS.1BL translocation: initial genotypes for production of common wheat varieties. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2018;22(5):544-552. DOI 10.18699/VJ18.393

Аллоплазматические линии образуются в результате повторяющихся возвратных скрещиваний отдаленных гибридов с отцовским генотипом и сочетают цитоплазму материнского вида с ядерным геномом пыльцевого родителя (Tsunewaki, 1996). Новые ядерно-цитоплазматические взаимодействия, сформированные в результате замещения цитоплазмы, могут вызвать эпигенетические модификации ядерных генов (Soltani et al., 2016), приводя к изменениям на уровне транскрипции и метаболизма (Crosatti et al., 2013; Soltani et al., 2016). Вследствие этих процессов возможны нарушения в развитии растений (Suzuki et al., 1995), изменения их устойчивости к стрессовым факторам (Dhitaphichit et al., 1989; Keane, Jones, 1990; Булойчик и др., 2002; Talukder et al., 2015) и в проявлении хозяйственно важных признаков (Ekiz et al., 1998; Liu et al., 2002; Atienza et al., 2008; Климушина и др., 2013). Наиболее распространенным выражением ядерно-цитоплазматического конфликта, в том числе и аллоплазматических линий, является цитоплазматическая мужская стерильность (ЦМС) (Tsunewaki, 1996; Bentolila et al., 2002).

С практической точки зрения аллоплазматические линии, полученные у разных видов культурных растений и характеризующиеся ЦМС, рассматривают как одну из систем для получения гибридных семян в гетерозисной селекции (Cisar, Cooper, 2002). Учитывая, что при замещении цитоплазмы возникают новые межгеномные взаимодействия, аллоплазматические линии с восстановленной фертильностью могут быть дополнительным источником биоразнообразия культурных растений (Liu et al., 2016). Что касается аллоплазматических линий пшеницы, то примеры их практического использования немногочисленны. Так, источником двух коммерческих сортов пшеницы Roason и Rendezvous стала аллоплазматическая линия VPM1, несущая цитоплазму *Aegilops ventricosa* Taush

(Jones et al., 1998) и полученная в результате гибридизации амфилоида (*Ae. ventricosa* × *T. persicum*) с сортом мягкой пшеницы Magne. Эта аллоплазматическая линия и созданные с ее участием сорта устойчивы к ряду грибных патогенов благодаря интрогрессии от *Ae. ventricosa* генов *Pch-1* и *Sr38/Lr37/Yr17* (Delibes et al., 1988; Friebe et al., 1996). Сорт мягкой пшеницы ‘Xiaoshan 2134’, носитель цитоплазмы *Ae. crassa*, характеризуется высоким качеством зерна, устойчивостью к засолению и высокой урожайностью (Liu et al., 2002). Проявление этих признаков авторы объясняют эффектом ядерно-цитоплазматического гетерозиса. Перспективными для селекции считают линии мягкой пшеницы с цитоплазмой *Triticum timopheevii* и *Secale cereale*, для которых выявлена толерантность к засухе (Семенов и др., 2014) и высокие качественные характеристики клейковины (Климушина и др., 2013; Семенов и др., 2016). С участием цитоплазмы ржи созданы новые формы тритикале (Гордей и др., 2011).

Ранее мы сообщали о получении рекомбинантных аллоплазматических линий мягкой пшеницы на основе беккроссных потомков ячменно-пшеничных гибридов *H. vulgare* × *T. aestivum* (Першина и др., 1998) и восстановления их фертильности (Першина и др., 1999а). Аллоплазматические линии (*H. vulgare*)-*T. aestivum* с разным уровнем фертильности оказались адекватными моделями для изучения сопряженной изменчивости ядерных и оргanelльных (митохондриальных и хлоропластных) геномов в процессе ядерно-цитоплазматической коадаптации (Бильданова и др., 2004; Aksyonova et al., 2005; Першина и др., 2014). Некоторые из рекомбинантных аллоплазматических линий с полным восстановлением фертильности были включены в селекционный процесс (Белан и др., 2017).

Целью настоящей работы являются обобщение и анализ результатов получения и изучения рекомбинантных и

интрогрессивных аллоплазматических линий (*H. vulgare*)-*T. aestivum*, которые были успешно использованы в селекции и стали источниками новых сортов яровой мягкой пшеницы.

Материалы и методы

Получение рекомбинантных и интрогрессивных аллоплазматических линий (*H. vulgare*)-*T. aestivum*. Сорт культурного ячменя Неполегающий был скрещен с яровой мягкой пшеницей Саратовская 29, а опыленные цветки обработаны раствором гибберелловой кислоты. С использованием метода культивирования зародышей были выращены гибридные растения *H. vulgare* × *T. aestivum*, которые характеризовались мужской стерильностью, но женской фертильностью (Першина и др., 1998). Гибриды F_1 были последовательно беккроссированы сортом пшеницы Мироновская 808 (дважды) и сортом Саратовская 29. Среди растений поколения BC_3 выделено одно частично фертильное растение (в одном колосе завязалось три зерна, в другом – 34) (Першина и др., 1999а). Из этих зерен выращены фертильные растения, каждое из которых стало источником рекомбинантных аллоплазматических линий, обозначенных как Л-17(1)–Л-17(37) (рис. 1). Для формирования каждого следующего поколения аллоплазматических линий отбирали семена из главного колоса наиболее продуктивного растения. На основе растений аллоплазматической линии Л-17 F_2 в результате культивирования пыльников были получены аллоплазматические линии гаплоидов с удвоенным числом хромосом (ДГ-линии) (Першина и др., 1999б).

В настоящей работе приводятся результаты изучения семи аллоплазматических линий: Л-17(3) F_4 , Л-17(4) F_4 , Л-17(9) F_4 , Л-17(12) F_4 , Л-17(18) F_4 , Л-17(21) F_4 , Л-17(24) F_4 ; трех аллоплазматических ДГ-линий: ДГ(1)-17 F_2 , ДГ(2)-17 F_2 , ДГ(3)-17 F_2 , а также шести интрогрессивных аллоплазматических линий Л-311(1) F_{10} –Л-311(6) F_{10} . Интрогрессивные аллоплазматические линии выделены из гибридной формы Л-311/00-22 F_5 , полученной от скрещивания аллоплазматической линии ДГ(1)-17 F_2 с линией Com37 (Belan et al., 2010). На основании результатов С-окрашивания хромосом Е.Д. Бадаевой у аллоплазматических линий группы Л-311 была выявлена пшенично-ржаная транслокация, идентифицированная как 1RS.1BL (Першина и др., 2013).

Условия выращивания и изучение аллоплазматических линий. Аллоплазматические линии Л-17 F_4 и ДГ-17 F_2 выращивали на поле Института цитологии и генетики (ИЦиГ) СО РАН вблизи г. Новосибирска в 1999 г., когда не наблюдалось массового развития патогенов бурой и стеблевой ржавчины. Контролем служила линия сорта пшеницы Саратовская 29 (Cap29), использованная при создании ячменно-пшеничных гибридов и аллоплазматических линий (*H. vulgare*)-*T. aestivum*. Аллоплазматические линии группы Л-311 F_{10} выращивали на поле ИЦиГ СО РАН в 2017 г. В качестве контроля использовали аллоплазматическую линию Л-17(3) F_{12} и эуплазматическую линию Ом37 (носитель пшенично-ржаной транслокации 1RS.1BL), выделенную из гетерогенного по наличию пшенично-чужеродных транслокаций сорта Омская 37 (Белан и др., 2017). Растения выращивали на делянках шириной

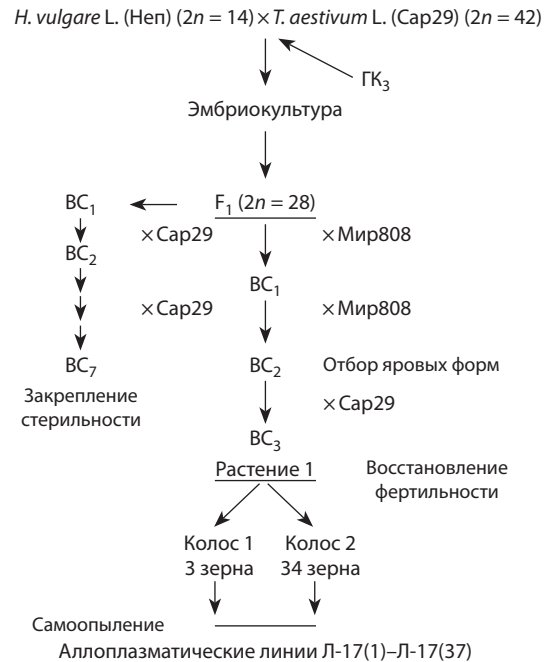


Рис. 1. Схема создания рекомбинантных аллоплазматических линий (*H. vulgare*)-*T. aestivum* Л-17(1)–Л-17(37) (Першина и др., 1998, 1999а).

Неп – ячмень сорта Неполегающий; сорта пшеницы: Cap29 – Саратовская 29, Мир808 – Мироновская 808; ГК₃ – гибберелловая кислота.

50 см по 10 растений в ряду, с расстоянием между рядами 25 см. По числу проростков определяли всхожесть семян. Во время уборки оценивали высоту растений, число продуктивных колосьев, длину главного колоса, число колосков в главном колосе, число зерен в главном колосе и в растении, частоту растений с проявлением полной фертильности (более 35 зерен в главном колосе).

Для подтверждения присутствия транслокации 1RS.1BL у изучаемых линий использованы SCAR-маркер iag95, сцепленный с генами *Lr26* и *Sr31*, локализованными в коротком плече хромосомы 1R ржи (Mago et al., 2002), и геномная *in situ* гибридизация (Mukai, Gill, 1991). Для статистической обработки брали не менее 20 растений. Достоверность различий между средними значениями сравниваемых линий определяли с помощью *t*-критерия Стьюдента. Данные обработаны в программе Statistica v.7.0.61.0.

Гибридную форму Л-311/00-22 и выделенные из нее аллоплазматические линии Л-311(1)–Л-311(6) выращивали на селекционном поле лаборатории селекции яровой мягкой пшеницы Омского аграрного научного центра, согласно ранее описанным методикам (Белан и др., 2017). Начиная с 2007 г. аллоплазматические линии группы Л-311 испытывали по полной схеме селекционного процесса в селекционных питомниках первого, второго и третьего года изучения (СП-1, СП-2, СП-3) и питомнике проводного сортоиспытания (КСИ). В этих питомниках проводили оценки на устойчивость к мучнистой росе (*Blumeria graminis* f. sp. *tritici*), бурой ржавчине (*Puccinia recondita* f. sp. *tritici*) и стеблевой ржавчине (*Puccinia graminis* f. sp. *tritici*), согласно ранее описанным методикам (Белан и др., 2017), а также определяли урожайность и

Таблица 1. Характеристика аллоплазматических линий Л-17F₄ и ДГ-17F₂ (Новосибирск, поле, 1999 г.)

Генотип	Высота растений, см	Число продуктивных колосьев	Длина главного колоса, см	Число колосков в главном колосе	Число зерен		Масса 1000 зерен	Растения с ПФ, %
					в главном колосе	в растении		
Сар29	96.3 ± 2.0	4.3 ± 0.3	9.1 ± 0.1	13.8 ± 0.2	40.1 ± 1.1	152.3 ± 13.4	45.8 ± 0.7	80
Л-17(9)F ₄	87.5 ± 2.1 (**)	3.8 ± 0.2	8.2 ± 0.2 (***)	12.9 ± 0.2 (**)	38.1 ± 1.9	122.8 ± 10.9	42.9 ± 0.9 (*)	60 (*)
Л-17(18)F ₄	93.2 ± 1.9	2.9 ± 0.3 (**)	7.7 ± 0.1 (***)	12.1 ± 0.2 (***)	33.3 ± 1.7 (**)	88.6 ± 12.6 (**)	43.0 ± 0.8 (*)	65
Л-17(4)F ₄	96.4 ± 1.3	5.4 ± 0.6	9.3 ± 0.2	13.6 ± 0.4	42.8 ± 2.1	194.6 ± 20.5	44.5 ± 0.8	85
Л-17(21)F ₄	94.6 ± 1.6	5.2 ± 0.4	9.1 ± 0.1	14.2 ± 0.3	44.8 ± 1.5*	192.1 ± 14.6*	43.5 ± 0.6 (*)	95
Л-17(12)F ₄	100 ± 1.7	5.6 ± 0.3**	9.2 ± 0.1	14.5 ± 0.3	41.8 ± 1.0	197.9 ± 15.7*	44.4 ± 0.7	95
#Л-17(3)F ₄	85.6 ± 2.5 (***)	6.1 ± 0.3**	9.4 ± 0.2	14.2 ± 0.3	42.6 ± 1.4	199.7 ± 15.4*	44.9 ± 0.9	75
#Л-17(24)F ₄	99.8 ± 1.7	6.6 ± 0.3***	9.3 ± 0.1	15.5 ± 0.2***	42.4 ± 0.9	227.9 ± 12.7***	45.7 ± 0.6	90
#ДГ(1)-17F ₂	96.1 ± 1.1	6.7 ± 0.3***	9.3 ± 0.2	15.2 ± 0.1***	45.4 ± 1.2**	238.4 ± 12.3***	45.9 ± 0.5	85
#ДГ(2)-17F ₂	80.2 ± 1.3 (***)	5.5 ± 0.3***	9.3 ± 0.2	14.8 ± 0.2**	45.2 ± 1.6*	188.8 ± 10.9*	46.6 ± 0.4	100
#ДГ(3)-17F ₂	90.9 ± 1.3 (*)	6.7 ± 0.4***	10.0 ± 0.1***	15.4 ± 0.2***	44.6 ± 1.4*	239.7 ± 15.9***	44.9 ± 0.5	90

Примечание. ПФ – полная фертильность. Разница по сравнению с родительской линией Саратовская 29 достоверно меньше при (*) $p < 0.05$; (**) $p < 0.01$ и (***) $p < 0.001$; достоверно больше при * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$. Знаком # обозначены линии, включенные в селекционный процесс.

показатели качества зерна (масса 1000 зерен, содержание белка в зерне). По аналогичным схемам аллоплазматическая линия Л-311(4) с 2013 г. изучалась в питомнике КСИ Агрокомплекса «Кургансемена», а аллоплазматическая линия Л-311(6) с 2014 г. – в питомнике КСИ предприятия «Ишимское» Тюменской области.

Результаты и обсуждение

Нами изучены рекомбинантные аллоплазматические линии (*H. vulgare*)-*T. aestivum*, у которых в происхождении цитоплазмы участвовал ячмень сорта Неполегающий, а рекомбинантного ядерного генома – сорта мягкой пшеницы Саратовская 29 (Сар29) и Мироновская 808 (Мир808) (см. рис. 1) (Першина и др., 1999а). Участие сорта Мир808 в возвратных скрещиваниях мужско-стерильного ячменно-пшеничного гибрида *H. vulgare* (Неполегающий) × *T. aestivum* (Сар29) оказало положительное влияние на восстановление фертильности: у одного из растений поколения BC₃ завязались семена от самоопыления (см. рис. 1).

Согласно нашим данным, восстановителями фертильности мягкой пшеницы на цитоплазме культурного ячменя являются также сорт пшеницы Мироновская яровая, выделенный из сорта Мир808 (Дорофеев и др., 1987), сорта Ульяновка и Пиротрикс 28 (Першина и др., 1999а, 2014). В тех же случаях, когда в беккроссирование ячменно-пшеничных гибридов *H. vulgare* × *T. aestivum* (Сар29) включали только сорт Сар29, у беккроссных потомков происходило полное закрепление стерильности (см. рис. 1) (Першина и др., 1999а, 2014). Кроме того, в зависимости от генотипического разнообразия сортов пшеницы, включенных в беккроссирование ячменно-пшеничных гибридов, получены многочисленные аллоплазматические линии (*H. vulgare*)-*T. aestivum* с разным уровнем фертильности. Некоторые из них при самоопылении расщепляются на растения с низким уровнем фертильности, включая стерильные (Першина и др., 1999а, 2014).

Аллоплазматические линии Л-17(1)–Л-17(37), сформированные от частично фертильного растения поколения BC₃, имели характерное для мягкой пшеницы число хромосом ($2n = 42$), не содержали хромосом ячменя и сохраняли фертильность в F₂–F₃ поколениях (Бильданова и др., 2004). Всхожесть семян у изученных в настоящей работе рекомбинантных аллоплазматических линий группы Л-17F₄ была на уровне контроля и составляла не менее 98 %, а фертильность проявилась у всех растений (табл. 1).

При этом у основного числа аллоплазматических линий частота растений с полной фертильностью (завязываемость более 35 зерен в главном колосе) была на уровне родительского сорта пшеницы Сар29, варьируя от 65 % у Л-17(18)F₄ до 95 % у линий Л-17(21)F₄ и Л-17(12)F₄ (см. табл. 1). И только у аллоплазматической линии Л-17(9)F₄ значение этого показателя составило 60 %, что достоверно ниже, чем у контроля. Анализ признаков, определяющих продуктивность растений (число продуктивных колосьев, длина главного колоса, число колосков и число зерен в главном колосе, число зерен в растении), показал различия между аллоплазматическими линиями. Так, у Л-17(9)F₄ и Л-17(18)F₄ значения ряда этих показателей были достоверно ниже, чем у контрольной линии Сар29, а у Л-17(4)F₄ – на уровне контроля. По числу зерен на растении аллоплазматические линии Л-17(21)F₄, Л-17(12)F₄, Л-17(3)F₄ и Л-17(24)F₄ превышали родительскую линию Сар29. Увеличение числа зерен на растении у линии Л-17(21)F₄ по сравнению с Сар29 сопровождалось увеличением числа зерен в главном колосе, у линий Л-17(3)F₄ и Л-17(12)F₄ – увеличением числа продуктивных колосьев, а у линии Л-17(24)F₄ – увеличением числа продуктивных колосьев в растении и числа колосков в колосе. Что касается массы 1000 зерен, то у большинства изученных аллоплазматических линий значения этого показателя были на уровне контроля, а у трех линий –

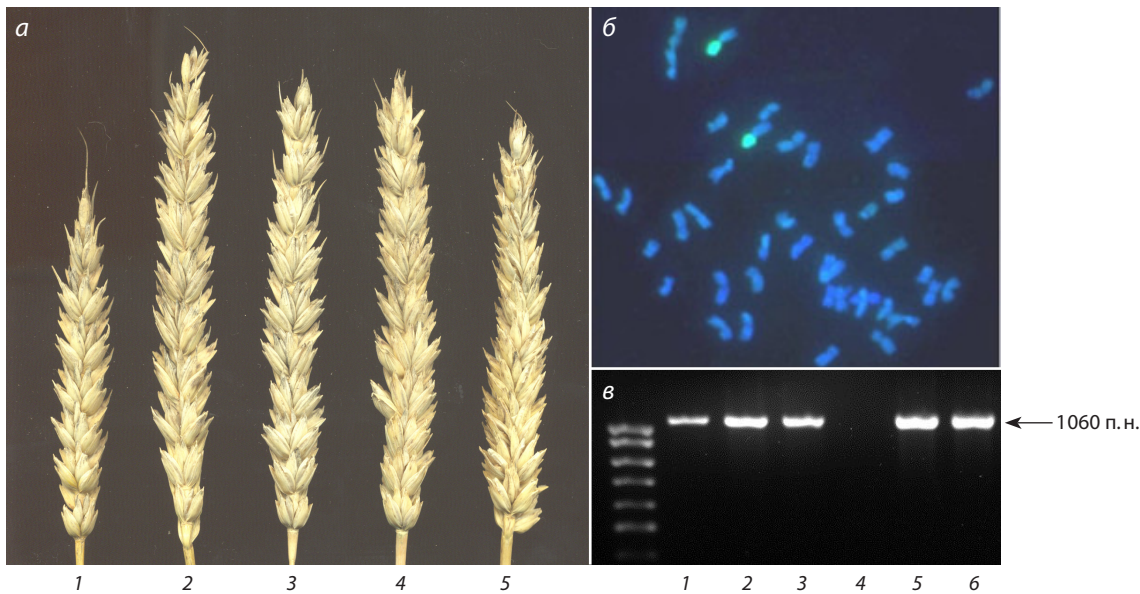


Рис. 2. Доказательство наличия пшенично-ржаной транслокации у аллоплазматических линий Л-311(4)F₁₀, Л-311(5)F₁₀, Л-311(6)F₁₀ по результатам GISH- и ПЦР-анализа.

a – колосья: 1 – аллоплазматической линии Л-17(3)F₁₂, 2–4 – аллоплазматических линий Л-311(4)F₁₀, Л-311(5)F₁₀, Л-311(6)F₁₀, 5 – эуплазматической линии Ом37; *б* – результат GISH-анализа хромосом аллоплазматической линии Л-311(4)F₁₀ (зеленым цветом окрашено плечо хромосомы ржи 1RS); *в* – ПЦР-спектр, полученный при использовании маркера *iaq95*, сцепленного с генами *Lr26* и *Sr31*: 1 – рожь *S. cereale* (контроль), 2 – Ом37, 3 – Л-311(4)F₁₀, 4 – Л-17(3)F₁₂, 5 – Л-311(5)F₁₀, 6 – Л-311(6)F₁₀.

Л-17(9)F₄, Л-17(18)F₄, Л-17(21)F₄ – достоверно ниже (см. табл. 1).

Из полученных данных следует, что в результате комбинации между сортами пшеницы Саратовская 29 и Мироновская 808 сформировались новые ядерные геномы, которые, функционируя при взаимодействии с цитоплазмой ячменя, оказали положительное влияние не только на восстановление и поддержание фертильности аллоплазматических линий, но и на проявление признаков, определяющих продуктивность растений. В этом безусловная роль принадлежит родительским сортам пшеницы. Сорта Саратовская 29 и Мироновская 808, благодаря высокой экологической пластичности и высокой продуктивности, продолжительное время выращивались во многих регионах с различными почвенно-климатическими условиями и использовались в гибридизации как между собой, так и с другими генотипами пшеницы при создании новых сортов (Дорофеев и др., 1987).

Важен в нашей работе и тот факт, что фертильность и признаки высокой продуктивности проявились также у ДГ-линий, полученных на основе аллоплазматических линий Л-17F₂. Ранее в результате культивирования пыльников на модифицированной среде Р-II нами было получено 20 зеленых растений, достигших колошения (Першина и др., 1996). Из них одиннадцать с числом хромосом 2n = 42 оказались фертильными. Каждое такое растение стало источником отдельной аллоплазматической ДГ-линии. Здесь мы приводим результаты изучения самоопыленных потомков трех аллоплазматических ДГ-линий: ДГ(1)-17F₂, ДГ(2)-17F₂, ДГ(3)-17F₂ (см. табл. 1). По сравнению с Сар29 у этих ДГ-линий достоверно выше число продуктивных колосьев, число колосков и зерен в главном колосе, число зерен в растении. Благодаря высоко-

му уровню фертильности и продуктивности, изученные аллоплазматические ДГ-линии, наряду с исходными аллоплазматическими линиями Л-17(3)F₄ и Л-17(24)F₄, были включены в селекционный процесс. Кроме того, среди изученных линий были выявлены и более низкорослые – Л-17(3)F₄, ДГ(2)-17F₂, ДГ(3)-17F₂.

К настоящему времени наиболее эффективной с точки зрения практической ценности оказалась гибридная комбинация, полученная в лаборатории селекции яровой мягкой пшеницы Омского аграрного научного центра от скрещивания аллоплазматической линии ДГ(1)-17F₂ (материнский генотип) с линией Com37 (опылитель), предоставленной для работы А.И. Моргуновым из коллекции СИММУТ. В ранних селекционных питомниках гибридная аллоплазматическая форма Лютеценс 311/00-22 размножалась как популяция, из которой после отбора по признакам, представляющим хозяйственную ценность, было выделено шесть перспективных аллоплазматических линий: Л-311(1), Л-311(2), Л-311(3), Л-311(4), Л-311(5), Л-311(6).

У растений этих линий с использованием С-окрашивания хромосом Е.Д. Бадаевой была выявлена пшенично-ржаная транслокация, идентифицированная как 1RS.1BL (Першина и др., 2013), которая наследовалась в ряду самоопыленных поколений. На рис. 2 представлены колосья аллоплазматических линий Л-311(4)F₁₀, Л-311(5)F₁₀, Л-311(6)F₁₀ и доказательство наличия транслокации 1RS.1BL у этих линий по результатам GISH- и ПЦР-анализа. Поскольку у аллоплазматических линий группы Л-17 транслокация 1RS.1BL не выявлена, можно считать, что ее носителем была линия Com37, использованная в качестве опылителя при получении гибридной формы Лютеценс 311/00-22. (К настоящему времени линия Com37 и аллоплазматическая линия ДГ(1)-17F₂ утрачены.) У изу-

Таблица 2. Характеристика аллоплазматических линий Л-311(1)F₁₀–Л-311(6)F₁₀ по сравнению с эуплазматической линией Ом37-1RS.1BL и аллоплазматической линией Л-17(3)F₁₂

Генотип	Число продуктивных колосьев	Длина главного колоса, см	Число колосков в главном колосе	Число зерен	
				в главном колосе	в растении
Ом37	5.0±0.5	10.5±0.2	18.6±0.3	41.5±1.2	183.2±18.1
Л-311(1)F ₁₀	5.2±0.3	11.5±0.2**	19.6±0.3*	47.9±1.2**	194.3±18.5
Л-311(2)F ₁₀	6.0±0.4	11.8±0.1***	19.9±0.2***	49.5±0.8***	231.8±18.3
Л-311(3)F ₁₀	6.1±0.5	12.4±0.1***	20.3±0.3***	49.5±1.2***	257.4±16.2**
Л-311(4)F ₁₀	6.8±0.4*	12.4±0.1***	20.9±0.3***	56.8±1.0***	263.5±19.3**
Л-311(5)F ₁₀	6.5±0.5*	12.7±0.3***	20.3±0.4***	50.9±2.1***	252.1±22.2*
Л-311(6)F ₁₀	6.3±0.4*	12.8±0.2***	21.2±0.4***	53.8±1.2***	260.3±22.6*
Л-17(3)F ₁₂	4.7±0.4	8.5±0.2(***)	14.6±0.2(***)	32.6±1.2(***)	153.7±13.4

Примечание. Разница по сравнению с эуплазматической линией Ом37 достоверно больше при * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$; достоверно меньше при (***) $p < 0.001$.

Таблица 3. Результаты изучения перспективных аллоплазматических линий группы Л-311 в КСИ, Омск, 2010 г.

Линия	Вегетационный период, сут	Урожайность, т/га		Масса 1000 зерен		Содержание белка в зерне (N×5.7), %		Поражение ржавчиной	
		линий	± к Ом33	линий	± к Ом33	линий	± к Ом33	бурой	стеблевой
Л-311(1)	98	4.75	0.16	47.7	4.6	16.56	1.48	0	10
Л-311(2)	97	5.00	0.41	44.9	1.8	18.24	3.16	1	20
Л-311(3)	98	5.29	0.7	43.0	-0.1	18.78	3.7	1	5
Л-311(4)	98	5.05	0.46	44.4	1.3	17.78	2.7	5	5
Л-311(5)	94	5.25	0.66	45.8	2.7	17.64	2.56	5	10
Л-311(6)	93	5.00	0.4	45.5	2.4	17.53	2.45	5	10
Ом33-St	93	4.59	–	43.1	–	15.08	–	80	50

Примечание. Ом33-St – сорт яровой мягкой пшеницы Омская 33, использованный в качестве стандарта.

ченых в настоящей работе аллоплазматических линий (*H. vulgare*)-*T. aestivum* замещение 1BS хромосомы на 1RS не привело к снижению фертильности или стерильности растений. Это указывает на то, что восстановление и поддержание фертильности этих линий не зависит от влияния *Rf*-генов, определяющих восстановление фертильности пшеницы на чужеродной цитоплазме и локализованных в хромосоме 1BS (Tsunewaki, 2015).

В наших предыдущих работах были получены и другие генотипы аллоплазматических линий (*H. vulgare*)-*T. aestivum*, у которых введение в геном пшенично-ржаной транслокации 1RS.1BL, в том числе в сочетании с пшенично-пырейной 7DL-7Ai, не оказывало негативного влияния на фертильность (Першина и др., 2014).

Результаты изучения морфобиологических признаков у аллоплазматических линий Л-311(1)F₁₀–Л-311(6)F₁₀ по сравнению с аллоплазматической линией Л-17(3)F₁₂, которая не имеет транслокации 1RS.1BL, и эуплазматической линией Ом37, несущей транслокацию 1RS.1BL, представлены в табл. 2.

Установлено, что у всех шести аллоплазматических линий группы Л-311F₁₀, несущих пшенично-ржаную транслокацию 1RS.1BL, значения длины главного колоса, числа

колосков и числа зерен в главном колосе достоверно выше, чем у контрольных линий Л-17(3)F₁₂ и Ом37. Кроме того, аллоплазматические линии Л-311(3)F₁₀, Л-311(4)F₁₀, Л-311(5)F₁₀, Л-311(6)F₁₀ превышают контрольные линии по числу зерен в растении, а линии Л-311(4)F₁₀, Л-311(5)F₁₀, Л-311(6)F₁₀ – и по числу продуктивных колосьев.

Так как плечо хромосомы ржи 1RS несет комплекс генов *Lr26/Sr31/Yr9/Pm8*, контролирующих устойчивость к грибным патогенам (Singh et al., 1990), сорта с этой транслокацией получили широкое распространение во всем мире (Rabinovich, 1998; Schlegel, 2018). Массовое возделывание однородных сортов пшеницы с этой транслокацией стало причиной утраты эффективности генов устойчивости к грибным патогенам, в том числе к появившейся высокоагрессивной расе *Ug99*, вирулентной к гену *Sr31* (Pretorius et al., 2000). Вместе с тем эффект транслокации 1RS.1BL на проявление хозяйственно ценных и адаптивных признаков зависит от генотипической среды и регионов выращивания растений (Hoffmann, 2008; Tahmasebi et al., 2015). Так, в настоящее время ген *Sr31* остается эффективным в защите от стеблевой ржавчины в России (Гульятеева, 2017).

Из полученных нами данных следует, что генотипическая среда аллоплазматических линий группы Л-311 благоприятна для реализации положительного влияния транслокации 1RS.1BL как на хозяйственно ценные, так и на адаптивные признаки в регионах селекционных испытаний этих линий: Омской, Курганской и Тюменской областях.

Изучение аллоплазматических линий Л-311(1)–Л-311(6) последовательных самоопыленных поколений в селекционных питомниках и питомниках конкурсного сортоиспытания первоначально, 2007 г., проводили на полях Омского аграрного научного центра. Следует подчеркнуть, что с 2001 г. каждый год отмечалось распространение бурой ржавчины, а в 2007 г. была зафиксирована эпифитотия этого патогена. С 2009 г. возросла угроза проявления и другого вида наиболее вредоносного патогена – стеблевой ржавчины. Кроме того, ежегодно отмечается распространение мучнистой росы.

Результаты изучения аллоплазматических линий Л-311(1)–Л-311(6) показали их умеренную резистентность к мучнистой росе. По сравнению с сортом-стандартом Омская 33, восприимчивым к патогенам бурой и стеблевой ржавчины, аллоплазматические линии проявили комплексную устойчивость к местным популяциям бурой ржавчины и стеблевой ржавчины (табл. 3). При этом аллоплазматические линии превосходили сорт-стандарт по урожайности, массе 1000 зерен, содержанию белка в зерне. По результатам испытаний в питомнике КСИ с 2010 по 2012 г., среднеспелая аллоплазматическая линия Л-311(5) была выделена как наиболее перспективная и передана в 2013 г. на Государственное сортоиспытание (ГСИ) в качестве сорта Сигма. В 2016 г. этот сорт был включен в Государственный реестр селекционных достижений РФ по Западно-Сибирскому региону.

Среднеспелая аллоплазматическая линия Л-311(4) с 2013 г. изучалась в питомнике КСИ Агрокомплекса «Кургансемена». По результатам трех лет испытания (2012–2015) эта линия в 2016 г. в качестве сорта Уралосибирская 2 была передана на ГСИ. Данный сорт проходит испытание по Уральскому и Западно-Сибирскому регионам. С 2014 г. среднеранняя аллоплазматическая линия Л-311(6) была изучена в питомнике КСИ предприятия «Ишимское» Тюменской области. По данным четырех лет испытания эта линия в 2017 г. была передана на ГСИ как сорт Ишимская 11 по Западно-Сибирскому региону.

Кроме того, показана эффективность использования аллоплазматических линий группы Л-311 для получения гибридов и аллоплазматических ДГ-линий, сочетающих гены устойчивости к грибным патогенам, локализованные в пшенично-ржаной транслокации 1RS.1BL, с комплексами эффективных генов устойчивости от других источников (Першина и др., 2013).

Благодарности

Работа поддержана бюджетным финансированием по государственному заданию (проект № 0324-2018-0018), а также грантом РФФИ № 17-04-01738. Авторы выражают благодарность А.И. Моргунову за предоставленный материал для скрещивания при создании новых селекционных форм.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы / References

- Белан И.А., Росеева Л.П., Мешкова Л.В., Блохина Н.П., Першина Л.А., Трубочеева Н.В. Создание сортов мягкой пшеницы, устойчивых к грибным заболеваниям, для условий Западной Сибири и Урала. Вестн. Алт. гос. аграр. ун-та. 2017;1(147):5-7. [Belan I.A., Rosseeva L.P., Meshkova L.V., Blokhina N.P., Pershina L.A., Trubacheeva N.V. Development of soft wheat varieties resistant to fungal diseases for West Siberia and the Ural. Vestnik Altayskogo Gosudarstvennogo Agrarnogo Universiteta = Bulletin of the Altai State Agricultural University. 2017;1(147):5-7. (in Russian)]
- Бильданова Л.Л., Бадаева Е.Д., Першина Л.А., Салина Е.А. Молекулярно-генетический анализ и С-окрашивание хромосом аллоплазматических линий мягкой пшеницы, полученных на основе ячменно-пшеничных гибридов *Hordeum vulgare* L. ($2n = 14$) × *Triticum aestivum* L. ($2n = 42$) и различающихся по проявлению фертильности. Генетика. 2004;40(12):1668-1677. [Bildanova L.L., Badaeva E.D., Pershina L.A., Salina E.A. Molecular study and C-banding of chromosomes in common wheat alloplasmic lines obtained from the backcross progeny of barley-wheat hybrids *Hordeum vulgare* L. ($2n = 14$) × *Triticum aestivum* L. ($2n = 42$) and differing in fertility. Russ. J. Genet. 2004;40(12):1383-1391.]
- Булойчик А.А., Волуевич Е.А., Михно А.М. Эффекты генома и плазмона на экспрессию преодоленных генов устойчивости пшеницы к бурой ржавчине. Цитология и генетика. 2002;36(2): 11-19. [Buloychik A.A., Voluevich E.A., Mikhno A.M. Genome and plasmon effects on the expression of defeated genes for resistance to brown rust in wheat. Tsitologiya i Genetika = Cytology and Genetics. 2002;36(2):11-19. (in Russian)]
- Гордей И.А., Белько Н.Б., Люсиков О.М. Секалотритикум (×*Secalotriticum*): генетические основы создания и формирования генома. Минск: Беларуская навука, 2011. [Gordey I.A., Belko N.B., Lyusikov O.M. Sekalotritikum (×*Secalotriticum*): the genetic basis for the creation and formation of the genome. Minsk: Belaruskaya Navuka Publ., 2011. (in Russian)]
- Гультяева Е.И. Ржаные транслокации у сортов мягкой пшеницы, включенных в Государственный реестр селекционных достижений. Тез. докл. III Междунар. конф. «Генофонд и селекция растений». Новосибирск, 28–30 марта 2017 г. Новосибирск, 2017; 16-17. [Gulyaeva E.I. Rye translocations in cultivars of common wheat included in National Register of Breeding Achievements. Proc. of 3d Int. Conf. "Genetic Resources and Plant Breeding". Novosibirsk, 2017;16-17. (in Russian)]
- Дорофеев В.Ф., Удачин Р.А., Семенова Л.В., Новикова М.В., Градчанинова О.Д., Шитова И.П., Мережко А.Ф., Филатенко А.А. Пшеницы мира. Л.: Агропромиздат, 1987. [Dorofeev V.F., Udashin R.A., Semenova L.V., Novikova M.V., Gradchaninova O.D., Shitova I.P., Merezko A.F., Filatenko A.A. Wheats of the World. Leningrad: Agropromizdat Publ., 1987. (in Russian)]
- Климушина М.В., Дивашук М.Г., Мухаммед Т.А.К., Семенов О.Г., Карлов Г.И. Анализ аллельного состава генов, связанных с хлебопекарными качествами, у аллоцитоплазматических гибридов пшеницы. Генетика. 2013;49(5):617-625. DOI 10.7868/S0016675813050081. [Klimushina M.V., Divashuk M.G., Karlov G.I., Mokhammad T.A.K., Semenov O.G. Analysis of allelic state of genes responsible for baking properties in alloctoplasmic wheat hybrids. Russ. J. Genet. 2013;49(5):530-538. DOI 10.1134/S1022795413050074.]
- Першина Л.А., Нумерова О.М., Белова Л.И., Девяткина Э.П., Шумный В.К. Влияние генотипического разнообразия *Hordeum vulgare* L. и *Triticum aestivum* L. на скрещиваемость и получение частично фертильных ячменно-пшеничных гибридов. Генетика. 1998;34(10):1368-1375. [Pershina L.A., Numerova O.M., Be-

- lova L.I., Devyatkina E.P., Shumny V.K. The effect of the genotypic diversity of *Hordeum vulgare* L. and *Triticum aestivum* L. on the crossability and production of partially fertile barley-wheat hybrids. Russ. J. Genet. 1998;34(10):1156-1163.]
- Першина Л.А., Нумерова О.М., Белова Л.И., Девяткина Э.П., Шумный В.К. Восстановление фертильности у беккроссных потомков ячменно-пшеничных гибридов *Hordeum vulgare* L. ($2n = 14$) × *Triticum aestivum* L. ($2n = 42$) в зависимости от генотипов пшеницы, введенных в возвратные скрещивания. Генетика. 1999a;35(2):228-236. [Perschina L.A., Numerova O.M., Belova L.I., Devyatkina E.P., Shumny V.K. Restoration of fertility in backcross progeny of barley-wheat hybrids *Hordeum vulgare* L. ($2n = 14$) × *Triticum aestivum* L. ($2n = 42$) in relation to wheat genotypes involved in backcrosses. Russ. J. Genet. 1999a;35(2):176-183.]
- Першина Л.А., Белова Л.И., Девяткина Э.П., Нумерова О.М., Шумный В.К. Эффективность получения гаплоидных растений в культуре пыльников и при отдаленных скрещиваниях злаков. Физиология и биохимия культ. растений. 1999b;31(3):196-202. [Perschina L.A., Belova L.I., Devyatkina E.P., Numerova O.M., Shumny V.K. Efficiency of haploid plant raise by anther culturing and remote crossing of cereals. Fiziologiya i Biokhimiya Kulturnykh Rasteniy = Physiology and Biochemistry of Cultivated Plants. 1999b;31(3):196-202. (in Russian)]
- Першина Л.А., Осадчая Т.С., Бадаева Е.Д., Белан И.А., Россеева Л.П. Изучение особенностей андрогенеза в культуре пыльников сортов и перспективной формы яровой мягкой пшеницы западносибирской селекции, различающихся наличием или отсутствием пшенично-чужеродных транслокаций. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2013;17(1):40-49. [Perschina L.A., Osadchaya T.S., Badaeva E.D., Belan I.A., Rosseeva L.P. Androgenesis in anther cultures of cultivars and a promising form of spring common wheat of West Siberia differing in the presence or absence of wheat-alien translocations. Russ. J. Genet.: Appl. Res. 2013;3(4):246-253. DOI 10.1134/S2079059713040096.]
- Першина Л.А., Трубачеева Н.В., Сinyaевская М.Г., Девяткина Э.П., Кравцова Л.А. Ядерно-цитоплазматическая совместимость и состояние районов митохондриальной и хлоропластной ДНК у аллоплазматических рекомбинантных и интрогрессивных линий (*H. vulgare*)-*T. aestivum*. Генетика. 2014;50(10):1154-1162. [Perschina L.A., Trubacheeva N.V., Sinyavskaya M.G., Devyatkina E.P., Kravtsova L.A. Nuclear-cytoplasmic compatibility and the state of mitochondrial and chloroplast DNA regions in alloplasmic recombinant and introgressive lines (*H. vulgare*)-*T. aestivum*. Russ. J. Genet. 2014;50(10):1017-1024.]
- Семенов О.Г., Дивашук М.Г., Хайтембу Герхард Шанджешапвако, Мухаммед Тауфик Ахмед Каид. Создание генотипов аллоцитоплазматической пшеницы с высокими качественными характеристиками клейковины на основе маркерной селекции. Вестн. РУДН. 2016;1:7-14. [Semenov O.G., Divashuk M.G., Haitembu Gerhard Shangeshapwako, Mohammed Tawfeek Ahmed Kaid. DNA marker-assisted creation of allocytoplasmic wheat genotypes with high gluten quality. Vestnik RUDN = Bulletin of Peoples' Friendship University of Russia. 2016;1:7-14. (in Russian)]
- Семенов О.Г., Мухаммед Тауфик Ахмед Каид. Морфобиологическая характеристика генотипов яровых форм аллоцитоплазматической пшеницы по уровню их стресс-толерантности к засухе. Вестн. РУДН. 2014;2:5-14. [Semenov O.G., Mohammed Tawfeek Ahmed Kaid. Morphobiological characterization of genotypes of allocytoplasmic spring wheat forms according to their level of tolerance to drought stress. Vestnik RUDN = Bulletin of Peoples' Friendship University of Russia. 2014;2:5-14. (in Russian)]
- Aksyonova E., Sinyavskaya M., Danilenko N., Pershina L., Nakamura C., Davydenko O. Heteroplasmy and paternally oriented shift of the organellar DNA composition in barley-wheat hybrids during backcrosses with wheat parents. Genome. 2005;48(5):761-769.
- Atienza S.G., Martin A., Peechioni N., Platani C., Cattivelli L. The nuclear-cytoplasmic interaction controls carotenoid content in wheat. Euphytica. 2008;159:325-331.
- Belan I., Rosseeva L., Laikova L., Rosseev V., Pershina L., Trubacheeva N., Morgounov A., Zelenskiy Y. Utilization of new wheat gene pool in breeding of spring bread wheat. Proc. of 8th Int. Wheat Conf. St. Petersburg, 1-4 June 2010. St. Petersburg, 2010;69-70.
- Bentolila S., Alfonso A.A., Hanson M.R. A pentatricopeptide repeat-containing gene restores fertility to cytoplasmic male sterile plants. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2002;99:10887-10892.
- Cisar G., Cooper D.B. Hybrid wheat. In: Curtis B.C., Rajaram S. Gomez Macpherson H. (Eds). Bread Wheat: Improvement and Production. Rome: Food and Agriculture Organization, 2002;30:157-174.
- Crosatti C., Quansah L., Maré C., Giusti L., Roncaglia E., Atienza S.G., Cattivelli L., Fait A. Cytoplasmic genome substitution in wheat affects the nuclear-cytoplasmic cross-talk leading to transcript and metabolite alterations. BMC Genomics. 2013;14:868-889. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-14-868>.
- Delibes A., Doussinault G., Mena M., López-Brana I., Garcia-Olmedo F. Eyespot resistance gene *Pch-1* from *Aegilops ventricosa* is associated with a different chromosome in wheat line H-93-70 than the resistance factor in "Roazon" wheat. Theor. Appl. Genet. 1988;76(4):573-576. DOI 10.1007/BF00260911.
- Dhitaphichit P., Jones P., Keane E.M. Nuclear and cytoplasmic gene control of resistance to loose smut (*Ustilago tritici* (Pers.) Rostr.) in wheat (*Triticum aestivum* L.). Theor. Appl. Genet. 1989;78(6):897-903.
- Ekiz H., Safi Kiral A., Akçin A., Simsek L. Cytoplasmic effects on quality traits of bread wheat (*Triticum aestivum* L.). Euphytica. 1998;100(1):189-196.
- Friebe B., Jiang J., Raupp W.J., McIntosh R.A., Gill B.S. Characterization on wheat-alien translocations conferring resistance to diseases and pests: current status. Euphytica. 1996;91(1):59-87.
- Hoffmann B. Alteration of drought tolerance of winter wheat caused by translocation of rye chromosome segment 1R. Cereal Res. Commun. 2008;36(2):269-278.
- Jones P., Keane E.M., Osborne B.A. Effects of alien cytoplasmic variation on carbon assimilation and productivity in wheat. J. Exp. Bot. 1998;49(326):1519-1528.
- Keane E.M., Jones P.W. Effects of alien cytoplasm substitution on the response of wheat cultivars to *Septoria nodorum*. Ann. Appl. Biol. 1990;117:299-317.
- Liu C.G., Wu Y.W., Hou H., Zhang C., Zhang Y., McIntosh R.A. Value and utilization of alloplasmic common wheats with *Aegilops crassa* cytoplasm. Plant Breed. 2002;121(5):407-410. DOI 10.1046/j.1439-0523.2002.755374.x.
- Liu Y., Tang L., Xu Q., Ma D., Zhao M., Sun J., Chen W. Experimental and genomic evidence for the indica-type cytoplasmic effect in *Oryza sativa* L. ssp. *japonica*. J. Integr. Agric. 2016;15(10):2183-2191. DOI 10.1016/S2095-3119(15)61190-X.
- Mago R., Spielmeier W., Lawrence G. Identification and mapping of molecular markers linked to rust resistance genes located on chromosome 1RS of rye using wheat-rye translocation lines. Theor. Appl. Genet. 2002;104(8):1317-1324. DOI 10.1007/s00122-002-0879-3.
- Mukai Y., Gill B.S. Detection of barley chromatin added to wheat by genomic *in situ* hybridization. Genome. 1991;34(3):448-452. DOI 10.1139/g91-067.
- Pretorius Z.A., Singh R.P., Wagoire W.W., Payne T.S. Detection of virulence to wheat stem rust resistance gene *Sr31* in *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* in Uganda. Plant Dis. 2000;84(2):203. DOI 10.1094/PDIS.2000.84.2.203B.
- Rabinovich S.V. Importance of wheat-rye translocations for breeding modern cultivar of *Triticum aestivum* L. Euphytica. 1998;100:323-340.
- Schlegel R. Current List of Wheats with Rye and Alien Introgression. Version 05.16. 2018. Available at: <http://www.rye-gene-map.de/rye-introgression>
- Singh N.K., Shepherd K.W., McIntosh R.A. Linkage mapping of genes for resistance to leaf, steam and stripe rust and ω-secalins on the short arm of rye chromosome 1R. Theor. Appl. Genet. 1990;80(5):609-616. DOI 10.1007/BF00224219.

- Soltani A., Kumar A., Mergoum M., Pirseyedi S.M., Hegstad J.B., Mazaheri M., Kianian S.F. Novel nuclear-cytoplasmic interaction in wheat (*Triticum aestivum*) induces vigorous plants. *Funct. Integr. Genomics*. 2016;16(2):171-182. DOI 10.1007/s10142-016-0475-2.
- Suzuki T., Nakamura C., Mori N., Kaneda C. Overexpression of mitochondrial genes in alloplasmic common wheat with a cytoplasm of wheatgrass (*Agropyron trichophorum*) showing depressed vigor and male sterility. *Plant Mol. Biol.* 1995;27(3):553-565.
- Tahmasebi S., Heidari B., Pakniyat H., Dadkhodaie A. Consequences of 1BL/1RS translocation on agronomic and physiological traits in wheat. *Cereal Res. Commun.* 2015;43(4):554-566.
- Talukder S.K., Vara Prasad P.V., Todd T., Babar M.A., Poland J., Bowden R., Fritz A. Effect of cytoplasmic diversity on post anthesis heat tolerance in wheat. *Euphytica*. 2015;204:383-394. DOI 10.1007/s10681-014-1350-7.
- Tsunewaki K. Plasmon analysis as the counterpart of genome analysis. In: Jauhar P.P. (Ed.). *Methods of Genome Analysis in Plants*. Boca Raton: CRC Press, 1996;271-299.
- Tsunewaki K. Fine mapping of the first multi-fertility-restoring gene, *Rf^{multi}*, of wheat for three *Aegilops* plasmons, using 1BS-1RS recombinant lines. *Theor. Appl. Genet.* 2015;128:723-732. DOI 10.1007/s00122-015-2467-3.