

Влияние чужеродного генетического материала на проявление хозяйственно важных признаков мягкой пшеницы (*T. aestivum* L.)

И.Н. Леонова

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

Одной из актуальных проблем современной генетики и селекции является расширение генетического разнообразия мягкой пшеницы по генам устойчивости к биотическим и абиотическим стрессовым факторам, урожайности и качества зерна. Дикорастущие и культурные родичи с различным уровнем гомеологии геномов постоянно используются для расширения генетического разнообразия мягкой пшеницы по генам, повышающим устойчивость к болезням и вредоносным насекомым. Ведутся работы по поиску и интродукции генетических факторов, влияющих на содержание белка в зерне и компоненты урожайности. Несмотря на то что локусы устойчивости в организме донора оказывают длительную защиту против популяций патогенов, разнообразных по расовому составу, интрогрессия целевых локусов в геном мягкой пшеницы может приводить к значительному снижению эффективности генов, вплоть до полной потери экспрессии. Перенос чужеродных генов от отдаленных видов происходит в составе целых хромосом, хромосомных плеч либо протяженных транслоцированных фрагментов, которые вместе с целевыми локусами могут содержать дополнительный генетический материал, оказывающий влияние на другие хозяйственно ценные признаки. Поэтому при интродукции генов устойчивости к болезням в коммерческие сорта пшеницы важно учитывать эффекты чужеродных замещений и транслокаций на такие признаки, как тип развития, время колошения, продуктивность, качество зерна, хлебопекарные качества. Негативные эффекты, наблюдаемые при интрогрессии генов от видов с отдаленными геномами, принято связывать с чужеродным хроматин, который переносится вместе с целевым локусом. Однако во многих случаях такие эффекты могут быть результатом влияния генотипической среды реципиента. Публикации, в которых приводятся результаты сравнительной оценки сортов и селекционных линий с чужеродными замещениями и транслокациями, не всегда позволяют однозначно ответить на этот вопрос. В настоящей статье представлен обзор литературных данных по влиянию чужеродных интрогрессий на хозяйственно важные признаки мягкой пшеницы.

Ключевые слова: мягкая пшеница; интрогрессии; дикорастущие сородичи; гены устойчивости к болезням; хозяйственно важные признаки; генотипическая среда.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Леонова И.Н. Влияние чужеродного генетического материала на проявление хозяйственно важных признаков мягкой пшеницы (*T. aestivum* L.). Вавиловский журнал генетики и селекции. 2018;22(3):321-328. DOI 10.18699/VJ18.367

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Leonova I.N. Influence of alien genetic material on the manifestation of agronomically important traits of common wheat (*T. aestivum* L.). Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2018;22(3): 321-328. DOI 10.18699/VJ18.367 (in Russian)

УДК 633.11:631.524.84+575.167
Поступила в редакцию 08.02.2018
Принята к публикации 04.03.2018
© АВТОР, 2018

✉ e-mail: leonova@bionet.nsc.ru

Influence of alien genetic material on the manifestation of agronomically important traits of common wheat (*T. aestivum* L.)

I.N. Leonova

Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia

Broadening of the genetic diversity of common wheat with respect to genes for resistance to biotic and abiotic stress factors, yield and grain quality is one of the urgent problems of modern genetics and breeding. Wild wheat relatives with diverse levels of the genome homoeology are regularly used for widening the genetic diversity of common wheat for genes that increase disease and insect resistance. Studies on the search and introduction of genetic factors determining the grain protein content and yield are also important. Although resistance genes have a prolonged protective effect on donor plants against diverse populations of pathogens, the introgression of target loci into the genome of common wheat can result in a significant decrease in the efficiency of the genes – up to complete loss of expression. Additionally, alien gene introgression from wild relatives occurs through whole chromosome or chromosome arm substitutions, or long translocated fragments that, together with target loci, may contain genetic material that affects other agronomically important traits. Therefore, when introducing disease resistance genes into elite wheat varieties, it is important to take into account the effects of alien substitutions and translocations on such traits as the growth habit, heading date, yield potential, grain and baking quality. Adverse effects observed with gene introgressions from wild species are commonly associated with foreign chromatin linked with target loci. However, in many cases, such effects can be the result of the genetic background of the cultivar-recipient. This article presents an overview of published data on the effect of alien introgressions on agronomically important traits of common wheat.

Key words: common wheat; introgressions; wild wheat relatives; disease resistance genes; agronomically important traits; genetic background.

Мягкая пшеница (*Triticum aestivum* L.) по продуктивным и кормовым качествам относится к наиболее ценным сельскохозяйственным культурам и входит в число основных продуктов питания для большинства населения земного шара. В связи со стремительным увеличением численности населения планеты актуальным становится повышение объемов сельскохозяйственной продукции, в том числе производства зерна, для удовлетворения растущих потребностей. Увеличение валового сбора зерна может происходить за счет расширения посевных площадей и повышения уровня интенсификации сельскохозяйственного производства. Одним из эффективных способов является создание новых сортов, адаптивных к различным агроэкологическим условиям, у которых высокий потенциал урожайности сочетается с устойчивостью к биотическим (грибные болезни, насекомые-вредители) и абиотическим (засоление, влагообеспеченность, засуха и высокие температуры) стрессовым факторам.

Урожайность пшеницы в значительной степени зависит от степени восприимчивости растений к возбудителям грибных болезней. В Российской Федерации доминирующее положение занимают возбудители бурой ржавчины (*Puccinia triticina* Eriks.), стеблевой ржавчины (*Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici*), мучнистой росы (*Blumeria graminis* f. sp. *tritici*), септориоза (*Mycosphaerella graminicola*, син. *Septoria tritici*; *Parastagonospora nodorum*, син. *Stagonospora nodorum*). Ежегодные потери урожая от этих болезней составляют от 5 до 15 %, а в периоды благоприятные для развития патогенов, могут превышать 40 % (Афанасенко, 2010; Коломиец и др., 2017).

Для создания устойчивых к болезням сортов необходимы источники генов резистентности, среди которых пристальное внимание уделяют родичам мягкой пшеницы, поскольку многие из них отличаются низким уровнем восприимчивости к болезням. Дикорастущие и культурные виды используют преимущественно для расширения генетического разнообразия по генам устойчивости к биотическим стрессовым факторам (Kazi et al., 2013). Значительная часть эффективных генов, детерминирующих устойчивость к болезням ржавчины (гены *Lr* и *Sr*), интродуцирована в геном мягкой пшеницы от видов *Triticum tauschii* (син. *Ae. tauschii*) (*Lr21, Lr22a, Lr32, Lr41, Lr42, Sr33*), *T. dicoccoides* (*Lr53, Lr64*), *T. timopheevii* (*Lr18, Lr50, LrTt1, LrTt2, Sr36, Sr37, Sr40*), *Aegilops* ssp. (*Lr9, Lr28, Lr35, Lr37, Lr47, Lr51, Lr57, Lr58, Lr66, LrAsp5, Sr38, Sr39, Sr47, Sr51, SrAes7i*), *Thinopyrum* ssp. (*Lr19, Lr24, Lr29, Lr38, Lr6Ai#2, Sr24, Sr25, Sr26, Sr44*), *Secale cereale* (*Lr25, Lr26, Sr31, Sr50*) (Leonova et al., 2010; Adonina et al., 2012; McIntosh et al., 2013; Salina et al., 2015). Проводятся работы по поиску и интродукции локусов, влияющих на более сложные признаки, такие как содержание белка в зерне, вес 1000 зерен (Grandillo et al., 2007; Zhang et al., 2015).

Эффективность использования родичей в качестве источников генов резистентности и других хозяйственно важных признаков зависит от гомеологии их геномов. Наиболее плодотворные результаты по переносу чужеродных генов были получены прямой гибридизацией мягкой пшеницы с представителями первичного (напри-

мер, *T. monococcum* L., *Ae. tauschii* Coss, *T. spelta* L., *T. compactum* Host., *T. durum* Desf., *T. dicoccum* (Schränk.) Schuebl.) и вторичного (*T. timopheevii* Zhuk., *T. araraticum* Jakubz., *Ae. speltoides* Tausch, *Ae. sharonensis* Eig, *Ae. longissima* Schw. et Musch) генофондов, содержащих геномы с высокой или частичной гомологией с геномами А, В и D мягкой пшеницы (Chaudhary et al., 2014). При таких скрещиваниях наблюдается рекомбинация по гомологичным участкам хромосом, в результате чего размер чужеродного фрагмента может существенно сократиться. В случаях, когда используются виды из третичного генофонда, у которых геномы не гомологичны геномам мягкой пшеницы (*Thinopyrum* ssp., *Secale*, *Elymus*), происходит перенос целых хромосом, хромосомных плеч и в редких случаях терминальные транслокации (Liu et al., 2013; Silkova et al., 2017). Прямая гибридизация мягкой пшеницы с представителями третичного генофонда малоэффективна для интрогрессии целевых генов, при этом гибриды первого поколения отличаются цитологической нестабильностью и стерильностью. В таких случаях необходимо привлечение дополнительных физических и генетических методов для инициации хромосомных разрывов и получения транслокаций. Несмотря на высокую эффективность чужеродных генов для создания индуцированного иммунитета, только небольшое их число находит практическое применение (см. таблицу).

В большинстве случаев перенос чужеродного генетического материала в скрещиваниях мягкой пшеницы с дикорастущими и культурными родичами происходит большими фрагментами, которые кроме целевых локусов могут содержать дополнительный генетический материал, оказывающий влияние на другие признаки. Поэтому при интродукции генов устойчивости к болезням в коммерческие сорта и селекционные линии пшеницы важно учитывать эффекты чужеродных замещений и транслокаций на хозяйственно ценные признаки. Негативные эффекты, наблюдаемые при интрогрессии генов, могут возникать не только в связи с присутствием фрагментов чужеродного генома, но и в результате влияния генотипической среды сорта-реципиента. Как правило, вычленить тот или иной вклад достаточно трудно. В настоящей статье представлен обзор литературных данных по влиянию чужеродных интрогрессий и генотипической среды на проявление признаков у мягкой пшеницы.

Влияние чужеродного генетического материала на проявление хозяйственно ценных признаков

Хорошо изученным примером чужеродных замещений и транслокаций являются формы, полученные от скрещивания пшеницы с рожью *Secale cereale* L., которую издавна используют в качестве донора генов устойчивости к грибным болезням. Оказалось, что среди многих успешных переносов генетического материала ржи в геном пшеницы только две транслокации имеют практическую ценность, причем в обоих случаях в этих транслокациях принимает участие хромосома 1RS. Транслокация 1RS.1BL, перенесенная в пшеницу от сортов ржи Аврора и Кавказ, содержит комплекс генов устойчивости к бурой (*Lr26*), стеблевой (*Sr31*), желтой (*Yr9*) ржавчинам и мучнистой росе (*Pm8*) и используется в основном в сортах европей-

Гены устойчивости к бурой ржавчине (*Lr*) и их использование в коммерческих сортах

Ген-пул	Источник (геном)	Ген	Хромосомная локализация/транслокация или замещение	Использование сортов на практике*	
1	<i>Ae. tauschii</i> (D)	<i>Lr21</i>	1DL	Ограничено**; сорта Sakha, Gemmeiza, Sids, Giza, Misr (Египет); AC Cora (США); селекционные линии KS86WGRC02, KS89WGRC07, KS92WGRC15 (США)	
		<i>Lr22a</i>	2DS	Ограничено: AC Minto (Канада)	
		<i>Lr32</i>	3D	Не используется	
		<i>Lr39</i>	2DS	»	
		<i>Lr42</i>	1DS	»	
<i>T. turgidum</i> (AB)		<i>Lr14a</i>	7BL	Ограничено: Vona, Victory, Pioneer 2157, Scout (США); WL711, Sonalika (Индия); Gala, Spica, (Австралия); Minter, Regent (Канада)	
		<i>Lr23</i>	2BS	Широко: в сортах Австралии, Европы, Америки, Индии, Африки, Мексики, России	
<i>T. dicoccoides</i> (AB)		<i>Lr64</i>	6A	Не используется	
2	<i>Ae. speltoides</i> (S)	<i>Lr28</i>	4AL/4AS-4AL.7S#2	Ограничено: Sunland (Австралия)	
		<i>Lr35</i>	2B/2S#2	Не используется	
		<i>Lr47</i>	7AS/7AS-7S#1S-7AS-7AL	Ограничено: Prointa Puntal, Prointa Oasis, Prointa Imperial, MS INTA 416 (Аргентина); Kern, Yecora Rojo, Express (США)	
		<i>Lr66</i>	3A/3SS	Не используется	
<i>T. timopheevii</i> (AG)		<i>Lr18</i>	5BL/5BS.5GL	Ограничено: Coker 983, Terral (Канада); Timvera, Sabikei 12 (Австралия)	
<i>T. araraticum</i> (AG)		<i>Lr50</i>	2BL/2BS.2GL	Ограничено: Karl 92, TAM 107, Arlin (США)	
3	<i>Th. ponticum</i> (E)	<i>Lr19/Sr25</i>	7DL/7DS.7DL-7Ae#1L	Ограничено: ProINTA Gaucho, Agrus, Sids 1, Sids 12 (Аргентина); Agatha (Австралия); Sunnan (Швеция); Oasis 86 (Мексика); Паллада, Яра, Добрыня, Лебедушка, Экада (Россия)	
		<i>Lr24/Sr24</i>	3DL/3DS-3DL-3Ae#1L 1	Широко: в сортах США, Канады, Индии, Австралии	
		<i>Lr29</i>	7DS/7DL7-Ae#1L.7Ae#1S	Не используется	
	<i>Th. intermedium</i> (JES)		<i>Lr38</i>	1DL/1DS.1DL-7Ai#2L 2AL/2AS.2AL-7Ai#2L 3DS/7Ai#2L-3DS.3DL 5AL/7Ai#2L-5AS.5AL 6DL6DS.6DL-7Ai#2L	»
			<i>Lr6Ai#2</i>	6D/6Ai	Широко: Тулайковская 10, Тулайковская 100, Волгоуральская, Лютесценс 101 (Россия)
	<i>Ae. ventricosa</i> (DN)		<i>Lr37</i>	2AS/2NS.2AS	Ограничено: Baguette 10, Baguette 12, Baguette 5 Sur, Baguette 11 Premium (Аргентина); VPM1 (Франция); Морозко (Россия)
	<i>Secale cereale</i> (R)		<i>Lr25</i>	4BS/4BS-4BL.2R#1L	Не используется
<i>Lr26</i>			1B/1RS.1BL	Широко: в сортах США, Канады, Индии, Австралии, России	
<i>Ae. umbellulata</i> (U)		<i>Lr9</i>	6BL/6BS.6BL-6U#1L	Широко: Coker, Terral, McNair, Sullivan (США, Канада); Тулеевская, Александрина, Дуэт, Челяба 2, Челяба юбилейная, Немчиновская 17 (Россия)	

* На основании информации из (McIntosh et al., 1995; Friebe et al., 1996; Volkova et al., 2010; Kazi et al., 2013; Tomar et al., 2014; Тюнин и др., 2017; <http://maswheat.ucdavis.edu/>).

Ограничено**: Сорта и селекционные линии используются как источники и доноры генов *Lr*.

ского происхождения (Schlegel, Korzun, 1997; Rabinovich, 1998).

Помимо устойчивости к грибным патогенам, наличие хромосомы 1RS повышает адаптивность к условиям внешней среды, увеличивает биомассу и урожайность (Ehdaie et al., 2003; Kumlay et al., 2003; Kim et al., 2004; Ren et al., 2012). С использованием изогенных линий, содержащих сегменты 1RS хромосомы различной протяженности, было показано, что генетические локусы, оказывающие положительный эффект на урожай, распо-

ложены в дистальном районе (Howell et al., 2014). Присутствие пшенично-ржаной транслокации в сортах отечественной селекции, кроме комплексной устойчивости к листовым патогенам, оказывает положительное влияние на урожайность и содержание белка в зерне (Белан и др., 2010; Дружинин и др., 2011). Однако большинство работ свидетельствует о негативном влиянии хромосомы 1RS на хлебопекарные качества, упругость теста, SDS-объем и твердозерность (Lee et al., 1995; Kumlay et al., 2003; Chumanova et al., 2014). Низкие технологические качества

муки и теста связывают частично с наличием ω -секалинов ржи и отсутствием глютеинов пшеницы, гены которых локализованы в хромосоме 1BS (Burnett et al., 1995; Li et al., 2016b).

Транслокация 1RS.1AL, полученная с участием ржи сорта Амиго, содержит гены устойчивости к злаковой тле (*Gb2*), мучнистой росе (*Pm17*) и стеблевой ржавчине (неизвестный ген) и используется преимущественно в американских сортах. Для этой транслокации установлено, что она не только не оказывает негативного эффекта на агрономические признаки, но и во многих случаях может повышать засухоустойчивость, содержание белка в зерне, улучшать хлебопекарные качества (McIntosh et al., 1995; Kim et al., 2004; Hoffmann, 2008). Более значимый положительный эффект транслокации 1RS.1AL по сравнению с 1RS.1BL был продемонстрирован на серии дителосомных, замещенных и транслоцированных пшенично-ржаных линий, содержащих хромосому 1RS (Kumlay et al., 2003). Оценка вклада отдельных пшеничных и ржаных плеч первой группы хромосом показала, что транслокация 1RS в хромосому 1AL более предпочтительна по сравнению с 1BL с точки зрения селекционных качеств.

Другие пшенично-ржаные транслокации, такие как T3AS.3RS с геном *Sr27*, T4BS.4BL-5RL с геном *Lr25*, T6BS.6RL с геном *Pm20*, T2AS-2RS.2RL с геном *Lr45* и ряд линий с транслокацией T2BS.2RL, содержащей locus устойчивости к гессенской мухе, слабо используются в селекции из-за негативных эффектов на агрономические признаки (McIntosh et al., 1995; Friebe et al., 1996). В то же время присутствие транслокации T2BS.2RL в геноме селекционных линий пшеницы повышает засухоустойчивость, увеличивает число колосков в колосе, не снижая при этом урожайность и содержание белка в зерне (Merker, Forsstrom, 2000; Hysing et al., 2007).

Разнонаправленное влияние на агрономические признаки оказывает полное замещение пшеничных хромосом на ржаные и добавление ржаного генома, как, например, в случае гекса- (AABBRR) и октоплоидных (AABBDDRR) тритикале. Добавление ржаного генома повышает неприхотливость тритикале к почвенным условиям, увеличивает продуктивность и толерантность к биотическим и абиотическим стрессорам по сравнению с пшеницей, однако, как и в случае пшенично-ржаных транслокаций, при этом страдает качество зерна и его хлебопекарные свойства (Гордей, 1992).

Что касается генов, унаследованных от других родичей, то лишь для некоторых из них детально исследовалось влияние чужеродного генетического материала на агрономические признаки. Много внимания было уделено изучению линий с генами *Lr19* и *Sr25*, унаследованными в составе фрагмента хромосомы 7E *Thinopyrum ponticum* (син. *Agropyron elongatum*). Ген *Lr19* обладает высокой эффективностью к широкому спектру изолятов патогена бурой ржавчины повсеместно. Однако в свое время он не был использован для улучшения сортов, поскольку чужеродный фрагмент дополнительно содержит ген *Y*, определяющий желтую окраску муки. Попытки получить образцы без гена *Y* активно предпринимались, но транслоцированные линии отличались нестабильным характером наследования генов резистентности. Разделить гены

Lr19/Sr25 и ген *Y* удалось при использовании делеционных по локусу *ph1b* линий, в результате чего были получены рекомбинанты с чужеродными фрагментами различной длины и подобраны маркеры, пригодные для выявления генов *Lr19/Sr25* и *Y* (Marais, 1992; Zhang et al., 2005).

В работах, где проводилась оценка влияния гена *Lr19* на урожайность и качество зерна, показано, что негативное влияние на эти признаки незначительно как в периоды эпифитотий, так и в периоды низкой нагрузки патогена (McIntosh et al., 1995; Šliková et al., 2003). Например, многолетние наблюдения за сортообразцами Л503, Самсар, Пысар 29 и Л359R с геном *Lr19* свидетельствуют, что они отличаются более высокой продуктивностью и содержанием белка по сравнению с исходным сортом Саратовская 29 (Крупнов, Сибикеев, 2005).

Для другого гена устойчивости к бурой ржавчине, *Lr24*, также унаследованного от *Th. ponticum*, не выявлено значительных негативных эффектов в отношении признаков урожайности. Поэтому, несмотря на появление вирулентных рас патогена и снижение эффективности *Lr24*, он до сих пор используется для улучшения коммерческих сортов в Австралии, Индии, Восточной Европе и России (Vida et al., 2009; Tomar et al., 2014; Тюнин и др., 2017).

Источником эффективных генов устойчивости к грибным болезням является вид пырея *Thinopyrum intermedium*, от которого в геном коммерческих сортов мягкой пшеницы перенесена хромосома 6Ai#2, содержащая комплекс генов резистентности к бурой и стеблевой ржавчине и мучнистой росе (Salina et al., 2015). Сорта мягкой пшеницы Тулайковская 10, Тулайковская золотистая, Тулайковская 100, Волгоуральская с генетическим материалом 6Ai#2 имеют длительную устойчивость к популяциям бурой ржавчины, специфичным для европейской части России, Уральского и Западно-Сибирского регионов (Плахотник и др., 2014; Leonova et al., 2017a). Несмотря на полное замещение хромосомы 6D на хромосому 6Ai#2, для этих сортов характерны высокие показатели урожайности, засухоустойчивость и хорошие хлебопекарные качества (Volkova et al., 2010). Однако использование сорта Тулайковская 10 в качестве донора генов устойчивости показывает, что среди потомства, содержащего хромосому 6Ai#2, выявляются образцы, у которых наблюдается снижение числа продуктивных побегов и массы 1000 зерен (Стасюк и др., 2017).

Виды рода *Aegilops* служат источником эффективных генов устойчивости к болезням ржавчины. Исторически наибольшее внимание для расширения генетического разнообразия мягкой пшеницы привлекает вид *Ae. tauschii*. Связано это с тем, что данный вид является носителем генома D, близкого по гомологии к геному D пшеницы, в котором выявлено много генетических факторов, значимых для селекции (Liu et al., 2015; Arora et al., 2017). Синтетические виды пшеницы, полученные на основе *Ae. tauschii*, регулярно используются для поиска локусов, контролирующих устойчивость к биотическим и абиотическим стрессам, урожайность и хлебопекарные качества (Ogbonnaya et al., 2013; Ma et al., 2014). Для многих генов, унаследованных от *Ae. tauschii*, известно, что они не снижают урожайность и при этом оказывают положительный эффект на высоту растения, время колошения, количество

белка в зерне. Однако большинство из них не используется на практике для улучшения сортов в связи с низким защитным эффектом в отношении популяций патогенов во многих регионах мира (см. таблицу) (Pretorius, 1997; Kolmer, Anderson, 2011).

Ген устойчивости к бурой ржавчине *Lr9*, унаследованный от *Ae. umbellulata*, длительное время сохранял эффективность в отношении большинства изолятов патогена во всем мире. Однако, согласно литературным данным, *Lr9* редко встречается в сортах мировой коллекции по сравнению с менее эффективными генами *Lr1*, *Lr3*, *Lr10*, *Lr19*, *Lr20* (Dakouri et al., 2013). В основном это связано с негативными эффектами на показатели урожайности, что убедительно показано на примере изогенных линий озимой пшеницы, содержащих *Lr9*. При тестировании линий в течение нескольких лет было обнаружено снижение урожайности, продуктивной кустистости, уменьшение числа и массы зерна в колосе на 3–14 % по сравнению с восприимчивым родительским сортом (Ortelli et al., 1996). В тех регионах, где *Lr9* частично эффективен (например, в странах Восточной Европы и в Российской Федерации), этот ген до сих пор используют в селекции.

Имеется незначительное число работ по изучению влияния генов, унаследованных от *T. timopheevii*. Доступная информация свидетельствует о разнонаправленном действии фрагментов хроматина *T. timopheevii* на урожайность и качество зерна. Например, ген *Sr36* (*SrTt1*) использовался в Австралии для повышения устойчивости к стеблевой ржавчине, на его основе созданы сорта Timgalen, Timson, Songlen, Shortim (McIntosh et al., 1995). Наблюдения за этими сортами в течение длительного времени показали, что почти все они отличаются повышенным содержанием белка и более высоким выходом муки. Другой ген – *Sr37* (*SrTt2*), несмотря на его эффективность в отношении расы Ug99, не используют в селекции из-за существенного снижения продуктивности. Отсутствие отрицательного влияния генетического материала *T. timopheevii* и *Ae. tauschii* на компоненты урожайности и качество зерна показано для коллекции иммунных линий сорта Саратовская 29 (*T. aestivum* – *T. timopheevii*/*Ae. tauschii*), при этом некоторые линии превосходили сорт-реципиент Саратовская 29 по таким параметрам, как содержание клейковины, белка и физические свойства теста (Лайкова и др., 2007).

Влияние генотипической среды на проявление признаков устойчивости к грибным болезням

Особенности проявления локусов устойчивости к болезням в значительной степени зависят от генотипической среды сорта-реципиента. Согласно данным, полученным на изогенных линиях и коммерческих сортах, одни и те же чужеродные гены различаются по эффективности в разном генетическом окружении (Pretorius et al., 1990; Ren et al., 2012).

Ряд результатов указывает на снижение уровня экспрессии (вплоть до ее отсутствия) факторов резистентности при интродукции генов в коммерческие сорта. Например, оценка устойчивости к желтой ржавчине (*Puccinia striiformis*), проведенная для 11 сортов мягкой пшеницы, содержащих ген *Yr2*, выявила различный тип реакции; при

этом диапазон различий в баллах по шкале иммунности составлял от 0 до 2 (Singh et al., 1990). В некоторых случаях при интрогрессии чужеродных *Lr* генов в разные сорта наблюдается изменение латентного периода от начала заражения до появления симптомов болезни, изменение числа и размеров pustul, появление некрозов/хлорозов (Pretorius et al., 1990; Kolmer, 1996).

В работе (Dyck, Samborsky, 1974) при изучении аллелей локуса устойчивости к бурой ржавчине *Lr2* было установлено, что ген *Lr2b*, находясь в сорте Prelude, обеспечивал неполное доминирование признака устойчивости при скрещивании с сортом мягкой пшеницы Тэтчер, но был доминантным при скрещивании с сортом Red Bobs. Аллель *Lr2c* в тех же условиях имел рецессивный характер наследования в сорте Тэтчер и доминантный – в сорте Red Bobs. Для гена устойчивости *Lr3* показано, что изоляты *P. triticina* не проявляли вирулентности на линиях сорта Тэтчер, содержащих *Lr3*, но были вирулентны при интродукции *Lr3* в сорт Prelude (Haggag et al., 1973). Линии *T. aestivum*/*T. timopheevii*, полученные на основе сорта Саратовская 29, характеризуются более высоким уровнем устойчивости к бурой ржавчине по сравнению с линиями на основе сорта Целинная 20, несмотря на одинаковый спектр замещений и транслокаций (Leonova et al., 2002).

Зависимость экспрессии генов резистентности от генотипической среды хорошо видна на тестерных изогенных линиях, созданных на разном генетическом фоне для мониторинга вирулентности патогенов листостебельных инфекций. Для экспрессии генов устойчивости к стеблевой ржавчине *Sr15* и *Sr17*, перенесенных в сорт Chinese Spring, необходима более низкая температура, чем для их проявления в сортах Renown и Norka (McIntosh et al., 1995). Фитопатологическое тестирование изогенных линий с геном *Yr8* свидетельствует, что экспрессия гена модифицируется генотипической средой: наличие *Yr8* в сорте Avocet S дает больше некрозов по сравнению с сортами Chinese Spring или Harrier (Wellings et al., 2009).

Причиной различий в уровне экспрессии факторов резистентности у донора и реципиента может быть присутствие в геноме реципиента других, «минорных», генов либо генов-модификаторов. Известно, что взаимодействие генов резистентности и генов-супрессоров, локализованных в геноме D, значительно снижает эффективность генов устойчивости при их переносе от диплоидных и тетраплоидных видов пшеницы в гексаплоидную. В качестве примера можно привести ген *Sr21*, перенесенный от диплоидного вида *T. monococcum*, и ген *Lr23*, унаследованный от тетраплоидного вида *T. turgidum* (The, Baker, 1975; Kolmer, 1996). Показано, что при переносе этих генов в мягкую пшеницу часть синтетических и инбредных линий оставались восприимчивыми к листовым патогенам из-за подавления факторов резистентности генами-супрессорами. Наличие супрессоров генов резистентности к бурой и стеблевой ржавчине в хромосомах генома D было выявлено в экспериментах по скрещиванию устойчивых форм *T. turgidum* var. *dicoccoides* с восприимчивыми сортами мягкой и твердой пшеницы (Bai, Knott, 1992).

Несмотря на наличие информации о существовании генов-супрессоров, модифицирующих проявление генов резистентности, в настоящее время отсутствуют данные

о генетической основе процесса супрессии. Практически единственным примером является работа по исследованию механизмов супрессии гена устойчивости к мучнистой росе *Pm8*, локализованного на пшенично-ржаной транслокации 1RS.1BL (McIntosh et al., 2011). Изучение супрессии у 1R(1B) замещенных и 1RS.1BL транслоцированных линий указывает на то, что в качестве гена-супрессора выступает *Pm3*, локализованный в хромосоме 1AS. При анализе коэкспрессии генов *Pm3* и *Pm8* в трансгенных растениях табака установлено, что механизм супрессии может заключаться в посттрансляционных взаимодействиях белковых продуктов этих генов, которые препятствуют передаче сигнала для проявления защитной реакции генов (Hurni et al., 2014).

Другой предполагаемой причиной различной экспрессии факторов резистентности у донора и реципиента может быть полигенная природа устойчивости, когда иммунный статус донора определяется наличием нескольких локусов с «главным» и «минорным» эффектами. Поскольку в процессе интродукции «главного» локуса в геном сорта-реципиента «минорные» локусы переносятся редко, это может приводить к снижению уровня резистентности по сравнению с донором. Так, устойчивость интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii* варьирует от иммунного до среднеустойчивого в зависимости от числа *Lr*-локусов, перенесенных в геном сорта-реципиента (Leonova et al., 2002; Timonova et al., 2013). В работе по созданию линий пшеницы с интрогрессией от дикорастущего злака *Leymus racemosus* также было показано, что устойчивость к фузариозу образцов, содержащих единичные транслокации, существенно ниже, чем исходной родительской формы (Chen et al., 2005).

Перспективы использования чужеродных генов для создания устойчивых сортов

Создание новых сортов с помощью классических методов селекции не позволяет в полной мере утилизировать генетический потенциал дикорастущих и культурных видов. Для снижения негативных эффектов в первую очередь необходимо создание доноров генов с минимальным размером чужеродного хроматина. За последние 30 лет были разработаны новые биотехнологические подходы, молекулярно-генетические и цитологические методы анализа геномов, которые стали хорошим методическим арсеналом для повышения эффективности традиционной селекции. В литературе существует достаточное число примеров получения транслокационных линий с использованием современных методических подходов (Chen et al., 2005; Liu et al., 2013; Li et al., 2016a). Линии с небольшими фрагментами хроматина характеризуются цитологической стабильностью, более высокой фертильностью и могут быть использованы на следующих этапах селекции для создания пребридинговых форм.

Технология двойных гаплоидов в настоящее время является рутинной процедурой и используется для получения гомозиготных генотипов, начиная с поколения F_1 . Данная технология успешно применяется для ускоренного разномножения коммерческих сортов, генетического картирования и интрогрессии целевых локусов (Santra et al., 2017).

Молекулярные маркеры, разработанные для генов устойчивости и фрагментов транслокации, содержащих QTLs, эффективно применяются в схемах маркер-ориентированной селекции, маркер-контролируемого отбора для интрогрессии и пирамидирования генов, получения генотипов с различной длиной фрагментов и ускоренного создания доноров целевых локусов (Chen et al., 2005; Vida et al., 2009; Timonova et al., 2013; Tyagi et al., 2014; Leonova et al., 2017b).

Новым методическим подходом является полногеномный поиск ассоциаций (genome wide association study – GWAS), который позволяет в геномах культивируемых сортов идентифицировать генетические локусы как с главными, так и с минорными эффектами (Gao et al., 2016; Gerard et al., 2017; Muleta et al., 2017). В качестве дополнительного преимущества этого метода отметим детальную информацию по генотипированию сортов и селекционных линий большим числом молекулярных маркеров и возможность применения этих данных для селекции по большому числу признаков. Использование новых методических приемов для анализа генетической архитектуры признаков устойчивости помогает отобрать из мировых коллекций адаптированных сортов формы с пирамидой генов и с комплексной устойчивостью к болезням. Дополнительно с идентификацией новых генетических локусов с помощью ассоциативного картирования отбираются образцы, которые отличаются разнообразием рекомбинационных событий. Такие образцы можно использовать в качестве источников генетических локусов, снижая вероятность появления негативных эффектов.

Таким образом, в условиях значительных сдвигов климатических условий, происходящих в последние десятилетия, возникает потребность в новых, устойчивых к болезням сортах, характеризующихся экологической пластичностью и адаптивностью. Поэтому как никогда актуален вопрос о поисках источников локусов, детерминирующих хозяйственно важные признаки. Дикорастущие и культурные родичи мягкой пшеницы характеризуются большим разнообразием по признакам устойчивости к биотическим и абиотическим стрессовым факторам. В настоящее время становится очевидным, что успешная интрогрессия чужеродного генетического материала при создании адаптированных к различным агроэкологическим условиям пребридинговых линий и сортов требует разработки новых селекционных программ, в которых наряду с классическими методами селекции используются современные биотехнологические и молекулярно-генетические подходы.

Благодарности

Работа подготовлена при поддержке Российского научного фонда (грант № 16-16-00011).

Конфликт интересов

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

- Афанасенко О.С. Проблемы создания сортов с длительной устойчивостью к болезням. Защита и карантин растений. 2010;3:4-10.
Белан И.А., Россеева Л.П., Трубочеева Н.В., Осадчая Т.С., Дорогина О.В., Жмудь Е.В., Колмаков Ю.В., Блохина Н.П., Крав-

- цова Л.А., Першина Л.А. Особенности хозяйственно ценных признаков линии сорта яровой мягкой пшеницы Омская 37, несущих пшенично-ржаную транслокацию 1RS.1BL. Информ. вестн. ВОГиС. 2010;14(4):632-640.
- Гордей И.А. Тритикале. Генетические основы создания. Минск: Наука и техника, 1992.
- Дружин А.Е., Сибикеев С.Н., Крупнов В.А., Воронина С.А. Создание сортов яровой мягкой пшеницы с устойчивостью к комплексу патогенов методом интрогрессивной селекции. Достижения науки и техники АПК. 2011;1:22-24.
- Коломиец Т.М., Панкратова Л.Ф., Пахолкова Е.В. Сорта пшеницы (*Triticum* L.) из коллекции GRIN (США) для использования в селекции на длительную устойчивость к септориозу. С.-х. биология. 2017;52(3):561-569. DOI 10.15389/agrobiol.2017.3.561rus.
- Крупнов В.А., Сибикеев С.Н. Идентифицированный генофонд растений и селекция. СПб.: ВИР, 2005.
- Лайкова Л.И., Арбузова В.С., Ефремова Т.Т., Попова О.М., Ермакова М.Ф. Оценка продуктивности и качества зерна у иммунных линий мягкой пшеницы сорта Саратовская 29. С.-х. биология. 2007;5:75-85.
- Плахотник В.В., Зеленева Ю.В., Судникова В.П. Источники и высокоэффективные доноры для селекции яровой пшеницы на устойчивость к стрессовым факторам среды. Вопр. соврем. науки и практики. Университет им. В.И. Вернадского. 2014;1(50):109-113.
- Стасюк А.И., Леонова И.Н., Салина Е.А. Проявление хозяйственно важных признаков у яровых гибридов мягкой пшеницы, отобранных с помощью MAS-технологии при скрещивании озимых сортов с яровыми донорами устойчивости к бурой ржавчине. С.-х. биология. 2017;52(3):526-534. DOI 10.15389/agrobiol.2017.3.526rus.
- Тюнин В.А., Шрейдер Е.Р., Гулятьева Е.И., Шайдаюк Е.Л. Характеристика вирулентности популяций *Puccinia triticina* и перспективы использования генов *Lr24*, *Lr25*, *LrSp* в селекции яровой мягкой пшеницы на Южном Урале. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2017;21(5):523-529. DOI 10.18699/VJ17.269.
- Adonina I.G., Petrash N.V., Timonova E.M., Christov Yu.A., Salina E.A. Construction and study of leaf rust resistant common wheat lines with translocations of *Aegilops speltoides* Tausch. genetic material. Rus. J. Genet. 2012;48:404-409. DOI 10.1134/S1022795412020020/.
- Arora S., Singh N., Kaur S., Bains N.S., Uauy C., Poland J., Chhuneja P. Genome-wide association study of grain architecture in wild wheat *Aegilops tauschii*. Front. Plant Sci. 2017;8:886. DOI 10.3389/fpls.2017.00886.
- Bai D., Knott D.R. Suppression of rust resistance in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) by D-genome chromosomes. Genome. 1992;35:276-282. DOI 10.1139/g92-043.
- Burnett C.J., Lorenz K.J., Carver B.F. Effects of the 1B/1R translocation in wheat on composition and properties of grain and flour. Euphytica. 1995;86:159-166. DOI 10.1007/BF00016353.
- Chaudhary H.K., Kaila V., Rather S.A., Badiyal A., Hussain W., Jamal N.S., Mahato A. Wheat. In: A. Prata, J. Kumar (Eds.). Alien Gene Transfer in Crop Plants. Vol. 2. Achievements and Impacts. New York: Springer-Verlag, 2014;1-27. DOI 10.1007/978-1-4614-9572-7_1.
- Chen P., Liu W., Yuan J., Wang X., Zhou B., Wang S., Zhang S., Feng Y., Yang B., Liu G., Liu D., Qi L., Zhang P., Friebe B., Gill B.S. Development and characterization of wheat-*Leymus racemosus* translocation lines with resistance to *Fusarium* Head Blight. Theor. Appl. Genet. 2005;111:941-948. DOI 10.1007/s00122-005-0026-z.
- Chumanova E.V., Efremova T.T., Trubacheeva N.V., Arбузова V.S., Rosseeva L.P. Chromosome composition of wheat-rye lines and the influence of rye chromosomes on disease resistance and agronomic traits. Rus. J. Genet. 2014;50(11):1169-1178. DOI 10.7868/S0016675814110034.
- Dakouri A., McCallum B.D., Radovanovic N., Cloutier S. Molecular and phenotypic characterization of seedling and adult plant leaf rust resistance in a world wheat collection. Mol. Breed. 2013;32:663-677. DOI 10.1007/s11032-013-9899-8.
- Dyck P.L., Samborsky D.J. Inheritance of virulence in *Puccinia recondita* on alleles at the *Lr2a* locus for resistance in wheat. Can. J. Genet. Cytol. 1974;16:323-332.
- Ehdaie B., Whitkus R.W., Waines J.G. Root biomass, water-use efficiency, and performance of wheat-rye translocations of chromosomes 1 and 2 in spring bread wheat 'Pavon'. Crop Sci. 2003;43:710-717. DOI 10.2135/cropsci2003.7100.
- Friebe B., Jiang J., Raupp W.J., McIntosh R.A., Gill B.S. Characterization of wheat-alien translocation conferring resistance to diseases and pests: current status. Euphytica. 1996;91:59-87. DOI 10.1007/BF00035277.
- Gao L., Turner M.K., Chao S., Kolmer J., Anderson J.A. Genome wide association study of seedling and adult plant leaf rust resistance in elite spring wheat breeding lines. PLoS One. 2016;11(2):e0148671. DOI 10.1371/journal.pone.0148671.
- Gerard G.S., Börner A., Lohwasser U., Simón M.R. Genome-wide association mapping of genetic factors controlling *Septoria tritici* blotch resistance and their associations with plant height and heading date in wheat. Euphytica. 2017;213:27. DOI 10.1007/s10681-016-1820-1.
- Grandillo S., Tanksley S.D., Zamir D. Exploitation of natural biodiversity through genomics. In: R.K. Varshney, R. Tuberosa (Eds.). Genomics-assisted crop improvement. Dordrecht: Springer, 2007;121-150. DOI 10.1007/978-1-4020-6295-7_6.
- Haggag M.E.A., Samborski D.J., Dyck P.L. Genetics of pathogenicity in three races of leaf rust on four wheat varieties. Can. J. Genet. Cytol. 1973;15:73-82.
- Hoffmann B. Alteration of drought tolerance of winter wheat caused by translocation of rye chromosome segment 1R. Cereal Res. Commun. 2008;36:269-278. DOI 10.1556/CRC.36.2008.2.7.
- Hysing S.C., Hsam S.L.K., Singh R.P., Huerto-Espino J., Boyd L.A., Koeberner R.D., Combron S., Jonson J.W., Bland D.E., Liljeroth E., Merker A. Agronomic performance and multiple disease resistance in T2BS.2RL wheat-rye translocation lines. Crop Sci. 2007;47:254-260. DOI 10.2135/cropsci2006.04.0269.
- Howell T., Hale I., Jankuloski L., Bonafede M., Gilbert M., Dubcovsky J. Mapping a region within the 1RS.1BL translocation in common wheat affecting grain yield and canopy water status. Theor. Appl. Genet. 2014;127:2695-2709. DOI 10.1007/s00122-014-2408-6.
- Hurni S., Brunner S., Stirnweis D., Herren G., Peditto D., McIntosh R.A., Keller B. The powdery mildew resistance gene *Pm8* derived from rye is suppressed by its wheat ortholog *Pm3*. Plant J. 2014;79:904-913. DOI 10.1111/tpj.12593.
- Kazi A.G., Rasheed A., Mujeeb-Kazi A. Biotic stress and crop improvement: a wheat focus around novel strategies. In: K. Hakem, P. Ahmad, M. Ozturk (Eds.). Crop Improvement. Boston: Springer, 2013;239-267. DOI 10.1007/978-1-4614-7028-1_7.
- Kim W., Jonson P.S., Baenziger P.S., Lukaszewski A.J., Gaines C.S. Agronomic effect of wheat-rye translocation carrying rye chromatin (1R) from different sources. Crop Sci. 2004;44:1254-1258. DOI 10.2135/cropsci2004.1254.
- Kolmer J.A. Genetics of resistance to wheat leaf rust. Annu. Rev. Phytopathol. 1996;34:435-455. DOI 10.1146/annurev.phyto.34.1.435.
- Kolmer J.A., Anderson J.A. First detection in North America of virulence in wheat leaf rust (*Puccinia triticina*) to seedling plants of wheat with *Lr21*. Plant Dis. 2011;95:1032. DOI 10.1094/PDIS-04-11-0275.
- Kumlay A.M., Baenziger P.S., Gill K.S., Shelton D.R., Graybosch R.A., Lukaszewski A.J., Wesenberg D.M. Understanding the effect of rye chromatin in bread wheat. Crop Sci. 2003;43:1643-1651. DOI 10.2135/cropsci2003.1643.
- Lee J.H., Graybosch R.A., Peterson C.J. Quality and biochemical effects of a 1RS.1BL wheat-rye translocation in wheat. Theor. Appl. Genet. 1995;90:105-112. DOI 10.1007/BF00221002.
- Leonova I.N., Röder M.S., Budashkina E.B., Kalinina N.P., Salina E.A. Molecular analysis of leaf rust-resistant introgression lines ob-

- tained by crossing of hexaploid wheat *Triticum aestivum* with tetraploid wheat *Triticum timopheevii*. Rus. J. Genet. 2002;38:1397-1403. DOI 10.1023/A:1021691822962.
- Leonova I.N., Budashkina E.B., Flath K., Weidner A., Börner A., Röder M.S. Microsatellite mapping of a leaf rust resistance gene transferred to common wheat from *Triticum timopheevii*. Cereal Res. Commun. 2010;38:211-219. DOI 10.1556/CRC.38.2010.2.7.
- Leonova I.N., Skolotneva E.S., Salina E.A. Resistance to fungal diseases of spring wheat varieties from different Russian regions. Proc. of the 4th Int. Conf. on Plant Genetics, Genomics, Bioinformatics and Biotechnology (PlantGen'2017). Almaty, May 29 – June 02. 2017a;170.
- Leonova I.N., Stasyuk A.I., Skolotneva E.S., Salina E.A. Enhancement of leaf rust resistance of Siberian winter wheat varieties by marker-assisted selection. Cereal Res. Commun. 2017b;45:621-632. DOI 10.1556/0806.45.2017.048.
- Li H., Lv M., Song L., Zhang J., Gao A., Li L., Liu W. Production and identification of Wheat-*Agropyron cristatum* 2P translocation lines. PLoS One. 2016a;11(1):e0145928. DOI 10.1371/journal.pone.0145928.
- Li Z., Ren T., Yan B., Tan F., Yang M., Ren Z. A mutant with expression deletion of gene *Sec-1* in a 1RS.1BL line and its effect on production quality of wheat. PLoS One. 2016b;11(1):e0146943. DOI 10.1371/journal.pone.0146943.
- Liu W., Danilova T.V., Rouse M.N., Bowden R.L., Friebe B., Gill B.S., Pumphrey M.O. Development and characterization of a compensating wheat-*Thinopyrum intermedium* Robertsonian translocation with *Sr44* resistance to stem rust (Ug99). Theor. Appl. Genet. 2013;126:1167-1177. DOI 10.1007/s00122-013-2044-6.
- Liu Y., Wang L., Mao S., Liu K., Lu Y., Wang J., Wei Y., Zheng Y. Genome-wide association study of 29 morphological traits in *Aegilops tauschii*. Sci. Rep. 2015;5:15562. DOI 10.1038/srep15562.
- Ma Y.Y., Chen G.Y., Zhang L.Q., Liu Y.X., Liu D.C., Wang J.R., Pu Z.E., Zhang L., Lan X.J., Wei Y.M., Liu C.J., Zheng Y.L. QTL mapping for important agronomic traits in synthetic hexaploid wheat derived from *Aegilops tauschii* ssp. *tauschii*. J. Integr. Agric. 2014; 13(9):1835-1844. DOI 10.1016/S2095-3119(13)60655-3.
- Marais G.F. The modification of a common wheat-*Thinopyrum distichum* translocated chromosome with a locus homeoallelic to *Lr19*. Theor. Appl. Genet. 1992;85:73-78.
- McIntosh R.A., Wellings C.R., Park R.F. Wheat Rust: An Atlas of Resistance Genes. Australia: CSIRO Publ., 1995.
- McIntosh R.A., Zhang P., Cowger C., Park R., Lagudah E.S., Hoxha S. Rye-derived powdery mildew resistance gene *Pm8* in wheat is suppressed by the *Pm3* locus. Theor. Appl. Genet. 2011;123:359-367. DOI 10.1007/s00122-011-1589-5.
- McIntosh R.A., Yamazaki Y., Dubcovsky J., Rogers J., Morris C., Appels R., Xia X.C. Catalogue of Gene Symbols for Wheat 2013. Available at: <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/>
- Merker A., Forsstrom P.O. Isolation of mildew resistant wheat-rye translocations from a double substitution line. Euphytica. 2000;115:167-172. DOI 10.1023/A:1004018500970.
- Muleta K.T., Bulli P., Rynearson S., Chen X., Pumphrey M. Loci associated with resistance to stripe rust (*Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*) in a core collection of spring wheat (*Triticum aestivum*). PLoS One. 2017;12(6):e0179087. DOI 10.1371/journal.pone.0179087.
- Ogbonnaya F.C., Abdalla O., Mujeeb-Kazi A., Kazi A.G., Xu S.S., Gosman N., Lagudah E.S., Bonnett D., Sorrells M.E., Tsujimoto H. Synthetic hexaploids: harnessing species of the primary gene pool for wheat improvement. Plant Breed. Rev. 2013;37:35-122. DOI 10.1002/9781118497869.ch2.
- Ortelli S., Winzeler H., Fried P.M., Nösberger J., Winzeler M. Leaf rust resistance gene *Lr9* and winter wheat yield reduction. I. Yield and yield components. Crop Sci. 1996;36:1590-1595. DOI 10.2135/cropsci1996.0011183X003600060030x.
- Pretorius Z.A., Rijkenberg F.H.J., Wilcoxson R.D. Influence of genetic background on the expression of wheat leaf rust resistance gene *Lr22a*. Phytopathology. 1990;80:579-584.
- Pretorius Z.A. Detection of virulence to *Lr41* in a South African pathotype of *Puccinia recondita* f. sp. *tritici*. Plant Dis. 1997;81(4):423. DOI 10.1094/PDIS.1997.81.4.423A.
- Rabinovich S.V. Importance of wheat-rye translocations for breeding modern cultivar of *Triticum aestivum* L. Euphytica. 1998;100:323-340. DOI 10.1023/A:1018361819215.
- Ren T.H., Chen F., Yan B.J., Zhang H.Q., Ren Z.L. Genetic diversity of wheat-rye 1BL.1RS translocation lines derived from different wheat and rye sources. Euphytica. 2012;183:133-146. DOI 10.1007/s10681-011-0412-3.
- Salina E.A., Adonina I.G., Badaeva E.D., Kroupin P.Yu., Stasyuk A.I., Leonova I.N., Shishkina A.A., Divashuk M.G., Starikova E.V., Khuat Thi Mai L., Syukov V.V., Karlov G.I. A *Thinopyrum intermedium* chromosome in bread wheat cultivars as a source of genes conferring resistance to fungal diseases. Euphytica. 2015;204:91-101. DOI 10.1007/s10681-014-1344-5.
- Santra M., Wang H., Seifert S., Haley S. Double haploid laboratory protocol for wheat using wheat-maize wide hybridization. Methods Mol. Biol. 2017;1679:235-249. DOI 10.1007/978-1-4939-7337-8_14.
- Schlegel R., Korzun V. About the origin of 1RS.1BL wheat-rye chromosome translocations from Germany. Plant Breed. 1997;116:537-540. DOI 10.1111/j.1439-0523.1997.tb02186.x.
- Silkova O.G., Ivanova Y.N., Krivosheina E.A., Bondarevich E.B., Solovoi L.A., Sycheva E.A., Dubovets N.I. Wheat chromosome instability in the selfed progeny of the double monosomics 1Rv-1A. Biologia Plantarum. 2017. DOI 10.1007/s10536-017-0757-0.
- Singh H., Johnson R., Seth D. Genes for race-specific resistance to yellow rust (*Puccinia striiformis*) in Indian wheat cultivars. Plant Pathol. 1990;39:424-433. DOI 10.1111/j.1365-3059.1990.tb02518.x.
- Šliková S., Gregová E., Bartoš P., Kraic J. Marker-assisted selection for leaf rust resistance in wheat by transfer of gene *Lr19*. Plant Protect. Sci. 2003;39:13-17.
- The T.T., Baker E.P. Basic studies relating to the transference of genetic characters from *Triticum monococcum* L. to hexaploid wheat. Aust. J. Biol. Sci. 1975;28:189-199.
- Timonova E.M., Leonova I.N., Röder M.S., Salina E.A. Marker-assisted development and characterization of a set of *Triticum aestivum* lines carrying different introgressions from the *T. timopheevii* genome. Mol. Breed. 2013;31:123-136. DOI 10.1007/s11032-012-9776-x.
- Tomar S.M.S., Singh S.K., Sivasamy M., Vinod. Wheat rust in India: Resistance breeding and gene deployment. Indian J. Genet. 2014; 74:129-156. DOI 10.5958/0975-6906.2014.00150.3.
- Tyagi S., Mir R.R., Kaur H., Chhuneja P., Ramesh B., Balyan H.S., Gupta P.K. Marker-assisted pyramiding of eight QTLs/genes for seven different traits in common wheat (*Triticum aestivum* L.). Mol. Breed. 2014;34:167-175. DOI 10.1007/s11032-014-0027-1.
- Vida G., Gal M., Uhrin A., Veisz O., Syed N.H., Flavell A.J., Wang Z., Bedó Z. Molecular markers for the identification of resistance genes and marker-assisted selection in breeding wheat for leaf rust resistance. Euphytica. 2009;170:67-76. DOI 10.1007/s10681-009-9945-0.
- Volkova L.V., Bebyakin V.M., Lyskova I.V. Plasticity and stability of spring wheat varieties and breeding forms according to grain productivity and quality. Rus. Agricult. Sci. 2010;36:1-4. DOI 10.3103/S10687410010015.
- Wellings C.R., Singh R.P., Yahyaoui A., Nazari K., McIntosh R.A. The development and application of near-isogenic lines for monitoring cereal rust pathogens. Proc. of the Borlaug Global Rust Initiative Technical Workshop (BGRI). Mexico, 2009;77-87.
- Zhang J., Zhang J., Liu W., Han H., Lu Y., Yang X., Li X., Li L. Introgression of *Agropyron cristatum* 6P chromosome segment into common wheat for enhanced thousand-grain weight and spike length. Theor. Appl. Genet. 2015;128:1827-1837. DOI 10.1007/s 00122-015-2550-9.
- Zhang W., Lukaszewski A.J., Kolmer J., Soria M.A., Goyal S., Dubcovsky J. Molecular characterization of durum and common wheat recombinant lines carrying leaf rust resistance (*Lr19*) and yellow pigment (*Y*) genes from *Lophopyrum ponticum*. Theor. Appl. Genet. 2005;111:573-582. DOI 10.1007/s00122-005-2048-y.