АКТУАЛЬНЫЕ ТЕХНОЛОГИИ ГЕНЕТИКИ РАСТЕНИЙ
Оригинальное исследование / Original article
УДК 633:112.9:631.524.85

Вавиловский журнал генетики и селекции. 2019;23(6):746-752
DOI 10.18699/VJ19.549

Биологические и хозяйственные характеристики аллотетраплоида из семейства злаковых с геномной формулой DDA^uA^u

К.У. Куркиев[1], И.Г. Адонина[2], М.Х. Гаджимагомедова[1], Л.В. Щукина[2], Т.А. Пшеничникова[2]

[1] Дагестанская опытная станция – филиал Федерального исследовательского центра Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), Дербент, Россия
[2] Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия
e-mail: wheatpsh@bionet.nsc.ru

Синтез аллополиплоидных генотипов злаков – важная задача, нацеленная на вовлечение в селекционные программы новых генетических ресурсов. Диплоидные виды родов *Triticum* и *Aegilops*, сородичей мягкой пшеницы, – существенный источник агрономически ценных признаков. Тетраплоидный синтетик (геномная формула DDA^uA^u) был получен Н.А. Наврузбековым путем скрещивания видов *Aegilops tauschii* Coss. и *Triticum urartu* Thum. ex Gandil. Целью настоящей работы было изучение хромосомного состава, биологических и хозяйственно важных признаков тетраплоида. Цитогенетический анализ с использованием флуоресцентной гибридизации *in situ* показал присутствие всех хромосом генома D в составе генома синтетика. С помощью ступенчатой яровизации установлен озимый образ жизни растений тетраплоидного синтетика с оптимальной потребностью в яровизации в 45 дней. В условиях теплицы обнаружено две группы генотипов с разницей по дате цветения в 6.5 дня, что может указывать на аллелизм по локусу *Vrn-3*. Наличие антоциановой окраски колеоптиле, стебля и пыльников предполагает регуляцию этого признака доминантными аллелями локусов *Rc-1*, *Pc-1* и *Pan-1*. Окраска алейронового слоя зерновки может свидетельствовать о том, что донорский вид *T. urartu* является носителем гена *Ba*, контролирующего голубую окраску. Был также обнаружен новый морфотип опушения листа. По показателям продуктивности тетраплоид сопоставим с мягкой пшеницей. Зерно характеризуется супермягкой структурой, высоким содержанием сырой клейковины – от 39–45 до 65 % в полевых и тепличных условиях соответственно. Таким образом, тетраплоид может быть использован при создании новых генотипов в селекции пшеницы как источник еще не освоенного генетического разнообразия, а также как новая генетическая модель для исследования закономерностей эволюции полиплоидных растений.

Ключевые слова: *Triticum urartu*; *Aegilops tauschii*; синтетический аллотетраплоид; образ жизни; флавоноидная пигментация; морфологические признаки листа и колоса; структура урожая; технологические свойства зерна и муки.

Для цитирования: Куркиев К.У., Адонина И.Г., Гаджимагомедова М.Х., Щукина Л.В., Пшеничникова Т.А. Биологические и хозяйственные характеристики аллотетраплоида из семейства злаковых с геномной формулой DDA^uA^u. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2019;23(6):746-752. DOI 10.18699/VJ19.549

Biological and economic characteristics of the allotetraploid with genomic formula DDA^uA^u from the cereal family

K.U. Kurkiev[1], I.G. Adonina[2], M.Kh. Gadjimagomedova[1], L.V. Shchukina[2], T.A. Pshenichnikova[2]

[1] Dagestan Experimental Station – Department of Federal Research Center the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), Derbent, Russia
[2] Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia
e-mail: wheatpsh@bionet.nsc.ru

The synthesis of new allopolyploid cereal genotypes is an important task aimed at involving new genetic resources in breeding programs. Diploid species of the genera *Triticum* and *Aegilops* – bread wheat relatives – are an important source of agronomically valuable traits. A tetraploid synthetic with genomic formula DDA^uA^u was obtained by N.A. Navruzbekov through crossing *Aegilops tauschii* Coss. and *Triticum urartu* Thum. ex Gandil. The purpose of this work was to study the chromosomal composition and biological and commercially important traits of the tetraploid. Cytogenetic analysis using fluorescent *in situ* hybridization showed the presence of all chromosomes of the D genome in the chromosomal complement of the synthetic. By means of stepwise vernalization, the winter habit was established for the tetraploid synthetic with the optimum vernalization requirement of 45 days. Under greenhouse conditions, two groups of genotypes were found whose flowering dates differed by 6.5 days, which may indicate an allelism at the *Vrn-3* locus. The coloring of various organs of the tetraploid plant, such as coleoptile,

© Куркиев К.У., Адонина И.Г., Гаджимагомедова М.Х., Щукина Л.В., Пшеничникова Т.А., 2019

stem, anthers, and glumes of the spike, was revealed. The coloration of the aleurone layer of the grain may indicate that the donor species *T. urartu* is a carrier of the *Ba* gene that controls its blue color. A new morphotype of leaf pubescence was found. In terms of productivity, the tetraploid is comparable to bread wheat. Grains are characterized by a supersoft structure and high wet gluten content, from 39–45 to 65 %, in the field and greenhouse conditions, respectively. Thus, the tetraploid can be used to create new wheat genotypes as a source of untapped genetic diversity, as well as a new genetic model for studying the patterns of evolution of polyploid plants.
Key words: *Triticum urartu*; *Aegilops tauschii*; sinthetic allotetraploid; growth habit; flavonoid pigmentation; leaf and spike morphology; yield components; technological properties of grain and flour.

For citation: Kurkiev K.U., Adonina I.G., Gadjimagomedova M.Kh., Shchukina L.V., Pshenichnikova T.A. Biological and economic characteristics of the allotetraploid with genomic formula DDA^uA^u from the cereal family. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2019;23(6):746-752. DOI 10.18699/VJ19.549 (in Russian)

Введение

Высокогорные районы Кавказа – естественные ареалы обитания диплоидных видов родов *Triticum* и *Aegilops*, давших начало культурным аллополиплоидным видам пшеницы. Во второй половине 20-го века было предпринято много попыток синтеза новых видов аллополиплоидов с целью вовлечения в селекцию генетических ресурсов из диплоидных видов упомянутых родов. Тетраплоидный синтетик с геномной формулой DDA^uA^u получен Н.А. Наврузбековым (1982) путем скрещивания видов *Aegilops tauschii* Coss. и *T. urartu* Thum. ex Gandil. У амфидиплоида изучен характер мейоза и показана стабильность кариотипа (Аминов, Наврузбеков, 1985). Аналогичный гибрид с участием других исходных образцов этих видов получил название *T. erebuni* Gandul. (Гандилян, 1984). Эти тетраплоиды так же, как и тетраплоидный вид *T. palmovae* G. Ivanov (A^bA^bDD), несущий геном А от вида *T. boeoticum* Boiss., весьма ограниченно вовлечены в исследования как прикладного, так и фундаментального характера. Имеются лишь сведения об использовании двух видов как доноров генов устойчивости к грибным заболеваниям у мягкой пшеницы (Babayants et al., 2012; Давоян и др., 2018). Более полного изучения биологических характеристик этих тетраплоидов до сих пор не проводилось. На Дагестанской опытной станции – филиале Федерального исследовательского центра Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР) – поддерживается и успешно размножается аллотетраплоид (АТ Наврузбекова) с геномной формулой A^uA^uDD. В данном исследовании проведено изучение у него хромосомного состава и биологических и хозяйственно важных признаков.

Материалы и методы

Тетраплоид АТ Наврузбекова получен путем прямой гибридизации диплоидных видов *Ae. tauschii* и *T. urartu* Thum. ex Gandil. с последующим колхицинированием корней растений гибридов F_1 (Наврузбеков, 1982).

Растения тетраплоида изучали в естественных условиях г. Дербента (Дагестан) на опытной станции ВИР и в условиях гидропонной теплицы Института цитологии и генетики СО РАН (ИЦиГ СО РАН, Новосибирск). Полевое изучение проводилось в 2018 г. в условиях сухого субтропического климата Дагестанской опытной станции ВИР, расположенной в южной плоскостной зоне Дагестана. Среднемноголетняя температура местности составляет от +1 до –1.4 °С при годовом количестве осадков 400–500 мм, 80–90 % которых выпадает в осенне-зимний период, лето жаркое и сухое. Показатели продуктивности изучали на случайной выборке из 20 растений. Растения анализировали индивидуально, морфологию и продуктивность колоса оценивали на главных колосьях. В гидропонной теплице ИЦиГ СО РАН растения выращивали на искусственном грунте – керамзите – при ежедневной двукратной водной подкормке раствором Кнопа, на 14-часовом режиме освещения; дневная/ночная температура 18/20 до кущения и 20/22 °С после него. Для выяснения образа жизни растения выращивали без яровизации, а также подвергали их яровизации длительностью 30, 45 и 60 дней при температуре +4 °С. Проростки высевали в ванны по 7–10 растений в рядке длиной 1 м. Наблюдения проводили по следующим признакам: периоду всходы–цветение, наличию пигментации и опушения на органах растения, остистости и форме колоса, показателям продуктивности, технологическим свойствам зерна и муки.

Флуоресцентную гибридизацию *in situ* (FISH) осуществляли в соответствии с ранее опубликованной методикой (Salina et al., 2006). Для идентификации хромосом использовали меченые с помощью реакции ник-трансляции пробы pSc119.2 (Bedbrook et al., 1980) и pAs1 (Rayburn, Gill, 1986). Опушение поверхности листа изучали на микрофотографиях сгибов предфлаговых листьев по методике, описанной ранее (Genaev et al., 2012). Зерно анализировали по девяти технологическим показателям с помощью методов, рекомендованных для сортоиспытания сельскохозяйственных культур в России (Методика государственного сортоиспытания…, 1988), с модернизацией для небольших навесок зерна. Количество сырой клейковины определялось вручную из шрота микрометодом, основанным на государственном стандарте Российской Федерации (ГОСТ Р 54478-2011…, 2012). Диаметр частиц муки (мкм) определяли на приборе ПСХ-4. Физические показатели теста: упругость (мм), растяжимость (мм), сбалансированность теста и силу муки (единицы альвеографа) – определяли на альвеографе Шопена с пятидесятиграммовой месилкой. Содержание клейковины определяли в зерне, выращенном в тепличных и полевых условиях, остальные показатели – в зерне полевого происхождения, выращенном в Дагестане.

Результаты

Хромосомный состав. Анализ метафазных хромосом образца тетраплоида методом FISH был проведен с зондами pSc119.2 и pAs1, которые наиболее часто исполь-

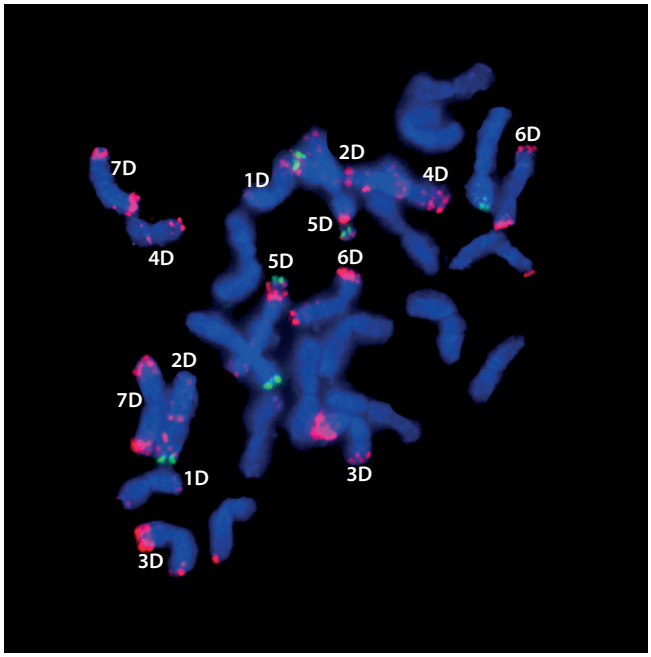

Рис. 1. Идентификация методом флуоресцентной *in situ* гибридизации (FISH) хромосом генома D у тетраплоида DDA^{u}A^{u}.

Красный сигнал – зонд pAs1, маркирующий D-геном; зеленый – зонд pSc119.2.

зуются для идентификации хромосом пшеницы и ряда других злаков, включая доноров геномов B и D полиплоидных пшениц: *Ae. speltoides* Tausch. и *Ae. tauschii* Coss. (Badaeva et al., 1996; Schneider et al., 2003). Зонд pSc119.2 гибридизуется главным образом с хромосомами генома B полиплоидных пшениц, а сайты pAs1 локализуются в основном на хромосомах генома D. В результате проведенной работы установлено, что образец является тетраплоидной синтетической пшеницей (2*n* = 28, DDAA), в кариотипе которой обнаружено 14 хромосом генома D (рис. 1). Сайты pAs1 выявлены на концах длинных плеч одной из пар хромосом генома A, что не противоречит результатам работы (Badaeva et al., 2015), в которой показано присутствие отдельных блоков pAs1 на разных хромосомах образцов диплоидных видов пшеницы. Зонд pSc119.2 локализуется на коротких плечах хромосом 2D и 5D, что соответствует ранее полученным данным для *Ae. tauschii* (Badaeva et al., 1996). На рис. 1 присутствует также пара субметацентрических хромосом генома A с сигналами pSc119.2 в субтеломерных районах коротких плеч. По данным предыдущих исследований, сайты pSc119.2 на хромосомах генома A немногочисленны. У тетра- и гексаплоидных пшениц блоки этого повтора могут локализоваться на 5AS, 4AL (Schneider et al., 2003; Kubaláková et al., 2005). У диплоидных пшениц pSc119.2 почти не встречается. Однако в работе (Badaeva et al., 2015) сообщается о локализации этого зонда на плече L, предположительно, хромосомы 2A у одного из образцов *T. boeoticum*. Следовательно, вполне возможно, что образец *T. urartu*, участвовавший в создании тетраплоида АТ Наврузбекова, несет сайты pSc119.2 на коротких плечах одной из пар субметацентрических хромосом генома A, возможно, 5A.

Определение образа жизни. Образ жизни и темп развития обуславливают адаптацию генотипа к условиям среды, своевременное формирование генеративных органов и успешное семенное воспроизведение. В условиях Дагестана посев тетраплоида проведен осенью. В силу мягкости климата это не давало возможности определить его генетический статус по генам яровости. Эксперимент в теплице показал, что без яровизации и при 30-дневной яровизации растения не переходят к генеративной фазе. Эффективными были сроки яровизации в 45 и 60 дней. Это свидетельствует, что образец несет рецессивные аллели генов *Vrn-A1* и *Vrn-D1*. Озимый образ жизни отмечен также у синтетического аллотетраплоида *T. palmovae* (DDA^{b}A^{b}) (Иванов, 1984). Яровизированные растения, изученные в осеннюю и весеннюю вегетацию в тепличных условиях, разделяли на две группы по времени цветения. У первой группы число дней составляло 40.5, тогда как у второй – 46.8 (различия достоверны при $p = 0.0014$). Это может говорить о том, что образец несет разные аллели локуса *Vrn-3* в хромосомах 7-й гомеологической группы, ответственного за «тонкую настройку» сроков цветения в период вегетации, либо других минорных локусов, ответственных за сроки цветения *per se*.

Окраска органов растений. Различные органы растений тетраплоидного синтетика на разных этапах онтогенеза синтезировали флавоноидные пигменты. Их роль в жизненных процессах связана с адаптационными реакциями на многие абиотические и биотические стрессы. Обнаружено, что тетраплоид имеет антоциановую пигментацию колеоптиле, стебля и пыльников (рис. 2 *а*, *б*). Эти доминантные признаки у мягкой пшеницы контролируются локусами *Ra*, *Pc-1* и *Pan-1* в хромосомах 7-й гомеологической группы (Хлёсткина, 2012). Яркая и стабильная окраска указывает на экспрессию этих генов у тетраплоида. Среди этих генов у мягкой пшеницы наиболее высокую экспрессию имеют гены хромосомы 7D и, вероятно, определяются у тетраплоида D-геномом. Созревшее зерно как в полевых, так и в тепличных условиях имело очень редко встречающуюся голубую окраску алейронового слоя (см. рис. 2, *в*). Ранее определяющий этот признак ген *Ba* был локализован в хромосоме 4A вида *T. boeoticum* (Singh et al., 2007). В геноме D таких генов не обнаружено (Хлёсткина, 2012). Таким образом, можно предполагать, что вид *T. urartu*, ставший донором синтетического тетраплоида, служит носителем доминантного аллеля этого гена.

Тетраплоид имел окрашенные чешуи колоса, при этом признак хорошо проявлялся в полевых условиях и довольно слабо – в тепличных (см. рис. 2, *г*). Этот доминантный признак у полиплоидных пшениц контролируется серией гомеоаллельных генов *Rg-1* в хромосомах 1-й гомеологической группы (Khlestkina et al., 2006). Среди диплоидных видов распространенность этого признака целенаправленно не изучали. Однако известно, что среди сортов мягкой пшеницы доминатный аллель чаще встречается в возвышенных районах и районах с холодным климатом (Якубцинер, Савицкий, 1947). Для пшеницы характерен аллель гена *Rg-D1* (хромосома 1D), определяющий серодымчатую (разновидность *caesium*) окраску колосковых чешуй. Вид *Ae. tauschii* – носитель иного, чем у сортов

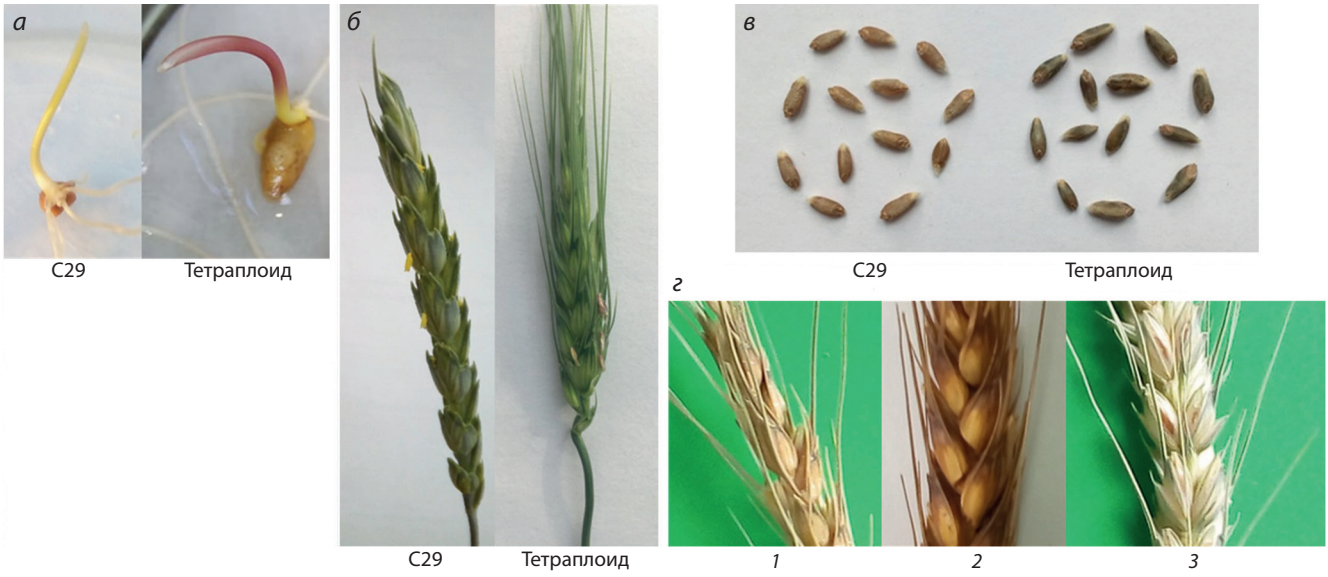

Рис. 2. Флавоноидная окраска различных органов тетраплоида DDA^{u}A^u.

Окраска колоса: *1* – в условиях теплицы; *2* – в полевых условиях Дербента; *3* – неокрашенный колос гексаплоидной пшеницы. С29 – сорт гексаплоидной пшеницы Саратовская 29. Пояснения см. в тексте.

Средние значения и вариабельность компонентов продуктивности тетраплоида A^{u}A^{u}DD при выращивании в полевых условиях Дагестанской опытной станции ВИР (Дербент)

Статистический показатель	Высота растения, см	Длина колоса, см	Число колосков в колосе, шт.	Плотность колоса	Число зерен с главного колоса, шт.	Масса зерен с главного колоса, г	Масса 1000 зерен	Выполненность зерна, балл
(X ± Sx)	128.5 ± 5.62	11.6 ± 0.17	18.5 ± 0.50	19.4 ± 0.50	31.5 ± 1.81	1.2 ± 0.05	38.1	4.1 ± 0.08
Max	139.5	13.5	21.0	22.4	39.0	1.5	42.1	5.0
Min	115.4	8.5	17.0	17.0	19.0	0.8	38.5	3.0

мягкой пшеницы, аллеля этого гена, дающего темно-коричневую окраску (Пшеничникова и др., 2005).

Морфобиологические характеристики колоса. Интересно, что по форме и плотности колоса (таблица) изучаемый генотип близок к мягкой пшенице. Хорошо известно, что геном А у тетраплоидного предшественника мягкой пшеницы – вида *T. spelta* – несет ген *Q*, определяющий спельтоидную форму колоса (Matsuoka, 2011). Можно предположить, что геном A^{u}A^u изучаемого тетраплоида несет аллель этого гена, не влияющий на форму колоса, а его относительно плохая вымолачиваемость связана, скорее, с геном *Tg* в хромосоме 2D (McIntosh et al., 2013). Колос АТ Наврузбекова остистый, что характерно для диких и слабоокультуренных сородичей мягкой пшеницы.

Опушение листовой пластинки и наличие воскового налета у растений. Характерной особенностью тетраплоида было присутствие опушения на листовых пластинках. Его морфология отличалась от опушения у мягкой пшеницы (рис. 3). Оно было длинным, жестким на ощупь и довольно редким. Адаптивная значимость этого признака связана с защитой от повреждений листогрызущими насекомыми, а также влиянием на энергетический баланс листа и газообмен путем изменения толщины неподвижного пограничного слоя воздуха, прилегающего к его поверхности (Schuepp, 1993). Установлено, что опушение защищает фотосинтетический аппарат листа от избытка солнечного излучения и особенно часто встречается у растений, ареал произрастания которых – степи, пустыни, высокогорья и тундры (Johnson, 1975). На сегодняшний день у мягкой пшеницы определены гены этого признака в хромосомах 4B и 7B (McIntosh et al., 2013), а также в хромосоме 5A диплоидного и тетраплоидного видов *T. monococcum* и *T. timopheevii* (Jing et al., 2007; Pshenichnikova et al., 2019). Для генома D такие гены пока не обнаружены. Мы предполагаем, что изучаемый генотип служит носителем нового гена из этого генома. Ранее нами было показано, что среди образцов *Ae. tauschii* есть носители самого длинного опушения листа, и этот уровень экспрессии признака унаследовал аллополиплоид *T. palmovae*, который также служит носителем геномов D и A^b (Pshenichnikova et al., 2017).

Растения изучаемого образца были полностью безвосковыми. Все образцы пшеницы-однозернянки – безвосковые (Tsunewaki, Ebona, 1999). Пока гена, ингибирующего образование воскового налета на органах пшеницы-однозернянки, не выявлено, однако известен ген-ингибитор в хромосоме 2D (McIntosh et al., 2013).

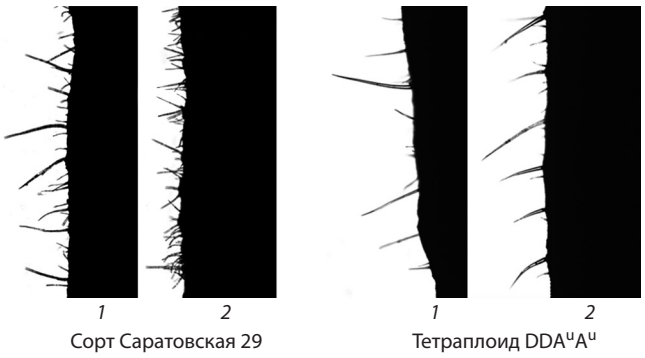

Рис. 3. Микрофотографии сгибов предфлаговых листьев гексаплоидной пшеницы Саратовская 29 (С29) и тетраплоида DDA^{u}A^{u}.

Поверхность листа: *1* – верхняя; *2* – нижняя.

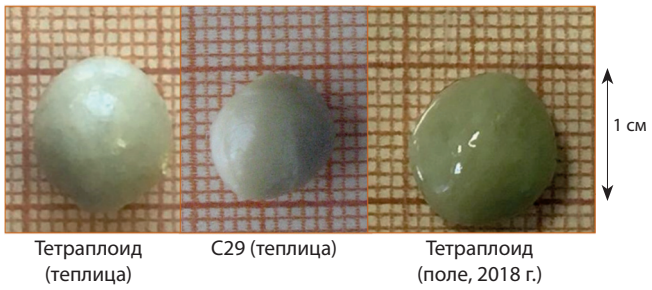

Рис. 4. Клейковина, отмытая ручным способом, из шрота, полученного путем размола цельного зерна тетраплоида DDA^{u}A^{u}.

С29 – Саратовская 29.

Хозяйственно важные признаки. По высоте амфидиплоид относится к среднерослым формам, средняя длина соломины составляет 128.5 см (см. таблицу). Соломина жесткая, однако устойчивость к полеганию невысокая и составляет 3 балла. Длина колоса варьирует от 8.5 до 13.5 см. Колосовые и цветочные чешуи жесткие, с плохой вымолачиваемостью. Плотность колоса средняя. Масса зерна с колоса в среднем составляет 1.2 г, максимально отмеченное число зерен с колоса – 39. Визуально в баллах проводили оценку выполненности зерна, которая составила 4.1 балла из 10 возможных (см. таблицу). Это говорит о недостаточной выравненности поверхности зерновки (см. рис. 2, *в*). Однако при этом зерно довольно крупное: масса 1000 зерен главного колоса составила 38.1 г в полевых условиях (см. таблицу), а при определении признака в технологическом анализе зерна урожаев 2017 и 2018 гг. – в среднем 33.7 г.

Технологические свойства зерна – важнейшие селекционные характеристики, определяющие производственное назначение собранного урожая. В настоящей работе впервые изучены технологические свойства синтетического тетраплоида. Один из главных технологических показателей при отнесении зерна к технологическим классам в России – содержание клейковины в зерне. Этот параметр изучили в зерне как тепличного, так и полевого происхождения. Он оказался очень высоким (рис. 4). В первом случае содержание составило 65 %. В полевых условиях этот показатель был в 2017 г. – 39 %, в 2018 – 45 %. Таким образом, тетраплоид A^{u}A^{u}DD может быть источником улучшения этого признака в селекции. Этот генотип оказался мягкозерным: диаметр частиц муки составил 8.7 микрон при общей стекловидности 50 %. Его зерно можно охарактеризовать как супермягкое. Возможно, тетраплоид служит носителем доминантных аллелей локуса *Ha* в хромосомах 5A и 5D, которые синтезируют полноценные белки PinA и PinB, обеспечивающие мягкозерную структуру эндосперма. Это характерно для диплоидных предковых видов пшеницы *T. monococcum* и *Ae. tauschii* (Gautier et al., 2000). Следует отметить, что тетраплоидные виды с геномным составом BBAA полностью утратили доминантные аллели этих генов, изучаемый тетраплоид DDA^{u}A^{u} в этом отношении уникален. С его помощью возможен перенос в мягкую пшеницу доминантного аллеля гена мягкозерности из хромосомы 5A, утерянного в процессе полиплоидизации. Физические свойства муки по альвеографу характеризовались достаточно высокой упругостью, но низкой растяжимостью. Соотношение этих реологических показателей составило 6.1, что приближает тетраплоид к твердым пшеницам с геномным составом BBAA.

Заключение

Оценивая селекционную ценность изученного тетраплоида Наврузбекова, можно сказать, что из-за отмеченных недостатков (полегание, плохая вымолачиваемость, низкая продуктивность и др.) прямое его использование в производстве нецелесообразно. На данном этапе необходимо определиться с возможными путями передачи выявленных ценных признаков в более приспособленный к производственному возделыванию генотип или создания на основе амфидиплоида новой, улучшенной в селекционном плане формы. В настоящее время имеется только одна работа по скрещиваемости тетраплоида с некоторыми видами пшеницы, эгилопса и ржи (Наврузбеков, 1984), в которой сообщается, что наилучшая завязываемость и всхожесть отмечены при гибридизации с культурной полбой (более 80 %). При гибридизации с мягкой пшеницей показатели немного ниже; с рожью и разными видами эгилопса завязываемость составляет до 10 %. Эти исследования указывают на возможность проведения селекционной работы с АТ Наврузбекова. Вновь создаваемые аллополиплоиды представляют значительный интерес для фундаментальных исследований. Они моделируют процессы эволюции, происходящей путем полиплоидии, при которых происходит одномоментная перестройка взаимодействий многих генетических сетей, существовавших в отдельных геномах. Эти процессы в значительной степени определяют адаптивные возможности и дальнейшую судьбу нового генотипа. Объединение геномов A и B у злаковых культур было весьма успешным для формирования цитогенетически устойчивого тетраплоида, который хорошо приспособился к условиям среды и дал начало большому спектру видов с геномной формулой BBAA. Присоединение позже к нему генома D также было эволюционно благоприятным и дало гексаплоидный вид *T. aestivum*, который широко распространился по земному шару.

Всестороннее изучение созданных в предыдущие годы искусственных аллополиплоидов, в том числе и с помощью новых молекулярно-генетических технологий, позволит освоить новые генетические ресурсы для практических целей и создать новые генетические модели для исследования закономерностей эволюции растений путем полиплоидии. Результаты, полученные в нашей работе, указывают на перспективы проведения более глубоких генетических и селекционных исследований тетраплоида Наврузбекова.

Список литературы / References

Аминов Н.Х., Наврузбеков Н.А. Цитогенетическая характеристика нового амфидиплоида с геномной структурой A^uA^uDD. Докл. ВАСХНИЛ. 1985;6:16.
[Aminov N.H., Navruzbekov N.A. Cytogenetic characteristics of a new amphidiploid with genome constitution A^uA^uDD. Doklady VASKhNIL = Reports of the Academy of Agricultural Sciences. 1985;6:16. (in Russian)]

Гандилян П.А. Новый вид тетраплоидной пшеницы – *Triticum erebuni* Gandil. Науч.-техн. бюл. ВИР. 1984;142:77-78.
[Gandilyan P.A. A new species of tetraploid wheat: *Triticum erebuni* Gandil. Nauchno-technicheskiy Bulleten VIR = Scientific and Technical Bulletin of VIR. 1984;142:77-78. (in Russian)]

ГОСТ Р 54478-2011. Зерно. Методы определения количества и качества клейковины в пшенице. М.: Стандартинформ, 2012.
[State Standard R 54478-2011. Grain. Methods for Determining Gluten Content and Quality in Wheat. Moscow: Stadartinform Publ., 2012. (in Russian)]

Давоян Э.Р., Миков Д.С., Зубанова Ю.С., Болдаков Д.М., Давоян Р.О., Бебякина И.В., Бибишев В.А. Изучение интрогрессивных линий мягкой пшеницы с генетическим материалом *Aegilops tauschii* по устойчивости к листовой ржавчине. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2018;22(1):97-101.
[Davoyan E.R., Mikov D.S., Zubanova Y.S., Boldakov D.M., Davoyan R.O., Bebyakina I.V., Bibishev V.A. Study of introgressive lines of common wheat with *Aegilops tauschii* genetic material for resistance to leaf rust. Vavilovskiy Zhurnal Genetiki i Selektsii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2018;22(1):97-101. DOI 10.18699/VJ18.336. (in Russian)]

Иванов Г.И. Новый амфидиплоид пшеницы с геномами DDA^bA^b. Науч.-техн. бюл. ВИР. 1984;142:78-79.
[Ivanov G.I. A new amphidiploid of wheat with genomes DDA^bA^b. Nauchno-technicheskiy Bulleten VIR = Scientific and Technical Bulletin of VIR. 1984;142:78-79. (in Russian)]

Методика государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур. М., 1988.
[Methods of the State Testing of Agricultural Crop Varieties. Moscow, 1988. (in Russian)]

Наврузбеков Н.А. Синтез новых пшенично-эгилопсных гибридов. Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1982;73(3):141.
[Navruzbekov N.A. Synthesis of new wheat-*Aegilops* hybrids. Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Selektsii = Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 1982;73(3):141. (in Russian)]

Наврузбеков Н.А. Скрещивания пшенично-эгилопсного тетраплоидного амфидиплоида геномного состава AuD с некоторыми видами родов *Triticum* L., *Aegilops* L., *Secale* L. и *Haynaldiya vilossa* (L.) Schur. Науч.-техн. бюл. ВИР. 1984;146:64-67.
[Navruzbekov N.A. Crossing of wheat-aegilops tetraploid amphidiploid with genome composition AuD to some species of genera *Triticum* L., *Aegilops* L., *Secale* L. and *Haynaldiya vilossa* (L.). Nauchno-technicheskiy Bulleten VIR = Scientific and Technical Bulletin of VIR. 1984;146:64-67. (in Russian)]

Пшеничникова Т.А., Бокарев И.Е., Щукина Л.В. Гибридологический и моносомный анализ признака дымчатой окраски колоса у мягкой пшеницы. Генетика. 2005;41(8):1147-1149.
[Pshenichnikova T.A., Bokarev I.E., Shchukina L.V. Hybrid and monosomic analyses of smoky coloration of the ear in common wheat. Genetika = Genetics. 2005;41(8):1147-1149. (in Russian)]

Хлёсткина Е.К. Гены, детерминирующие окраску различных органов пшеницы. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2012;16(1):202-216.
[Khlestkina E.K. Genes determining coloration of different organs in wheat. Vavilovskiy Zhurnal Genetiki i Selektsii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2012;16(1):202-216. DOI 10.18699/VJ18.336. (in Russian)]

Якубцинер М.М., Савицкий М.С. Зерновые культуры. В: Руководство по апробации сельскохозяйственных культур. М.: Сельхозгиз, 1947.
[Jakubtziner M.M., Savitzkii M.C. Grain crops. In: Manual for Assessment of Crops. Moscow: Sel'khozgiz Publ., 1947. (in Russian)]

Babayants O.V., Babayants L.T., Gorash A.F., Vasil'ev A.A., Traskovetskaya V.A., Palyasnyi V.A. Genetic determination of wheat resistance against *Puccinia graminis* (*f.* sp. *Tritici*) derived from *Aegilops cylindrica*, *Triticum erebuni*, and amphidiploid 4. Cytol. Genet. 2012;46(1):9-14.

Badaeva E.D., Amosova A.V., Goncharov N.P., Macas J., Ruban A.S., Grechishnikova I.V., Zoshchuk S.A., Houben A. A set of cytogenetic markers allows the precise identification of all A-genome chromosomes in diploid and polyploid wheat. Cytogenet. Genome Res. 2015;146:71-79. DOI 10.1159/000433458.

Badaeva E.D., Friebe B., Gill B.S. Genome differentiation in *Aegilops*. 1. Distribution of highly repetitive DNA sequences on chromosome of diploid species. Genome. 1996;39(2):293-306.

Bedbrook J.R., Jones J., O'Dell M., Thompson R.D., Flavell R.B. A molecular description of telomeric heterochromatin in *Secale* species. Cell. 1980;19:545-560.

Gautier M.-F., Cosson P., Guirao A., Alary R., Joudrier Ph. Puroindoline genes are highly conserved in diploid ancestor wheatsand related species but absent in tetraploid *Triticum* species. Plant Sci. 2000;153:81-91.

Genaev M.A., Doroshkov A.V., Pshenichnikova T.A., Kolchanov N.A., Afonnikov D.A. Extraction of quantitative characteristics describing wheat leaf pubescence with a novel image-processing technique. Planta. 2012;236:1943-1954. DOI 10.1007/s00425-012-1751-6.

Jing H.-C., Kornyukhin D., Kanyuka K., Orford S., Zlatska A., Mitrofanova O.P., Koebner R., Hammond-Kosack K. Identification of variation in adaptively important traits and genome-wide analysis of trait–marker associations in *Triticum monococcum*. J. Exp. Bot. 2007;58(13):3749-3764. DOI 10.1093/jxb/erm225.

Johnson H.B. Plant pubescence: an ecological perspective. Bot. Rev. 1975;41:233-258.

Khlestkina E.K., Pshenichnikova T.A., Röder M.S., Salina E.A., Arbuzova V.S., Börner A. Comparative mapping of genes for glume coloration and pubescence in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). Theor. Appl. Genet. 2006;113:801-807. DOI 10.1007/s00122-006-0331-1.

Kubaláková M., Kovářová P., Suchánková P., Číhalíkova J., Bartoš J., Lucretti S., Watanabe N., Kianian S.F., Doležel J. Chromosome sorting in tetraploid wheat and its potential for genome analysis. Genetics. 2005;170:823-829. DOI 10.1534/genetics.104.039180.

Matsuoka Y. Evolution of polyploid *Triticum* wheats under cultivation: the role of domestication, natural hybridization and allopolyploid speciation in their diversification. Plant Cell Physiol. 2011;52(5):750-764. DOI 10.1093/pcp/pcr018.

McIntosh R.A., Yamazaki Y., Dubcovsky J., Rogers J., Morris C., Appels R., Xia X.C. Catalogue of gene symbols for wheat. In: 12th International Wheat Genetics Symposium, 8–13 September 2013, Yokohama, Japan.

Pshenichnikova T.A., Doroshkov A.V., Simonov A.V., Afonnikov D.A., Börner A. Diversity of leaf pubescence in bread wheat and relative species. Genet. Resour. Crop. Evol. 2017;64:1761-1773. DOI 10.1007/s10722-016-0471-3.

Pshenichnikova T.A., Doroshkov A.V., Simonov A.V., Yudina M.A., Afonnikov D.A., Permyakova M.D., Permyakov A.V., Osipova S.V., Börner A. Leaf hairiness in wheat: genetic, evolutional and physiological aspects. EWAC Newsletter. 2019. Proceedings of the 17th International EWAC Conference, 3–8 June 2018, Bucharest, Romania: 32-38.

Rayburn A.L., Gill B.S. Isolation of a D-genome specific repeated DNA sequence from *Aegilops squarrosa*. Plant Mol. Biol. Rep. 1986;4(2):102-109.

Salina E.A., Lim Y.K., Badaeva E.D., Shcherban A.B., Adonina I.G., Amosova A.V., Samatadze T.E., Vatolina T.Yu., Zoshchuk S.A., Leitch A.A. Phylogenetic reconstruction of *Aegilops* section *Sitopsis* and the evolution of tandem repeats in the diploids and derived wheat polyploids. Genome. 2006;49:1023-1035. DOI 10.1139/G06-050.

Schneider A., Linc G., Molnar-Lang M. Fluorescence *in situ* hybridization polymorphism using two repetitive DNA clones in different cultivars of wheat. Plant Breed. 2003;122:396-400. DOI 10.1046/j.1439-0523.2003.00891.x.

Schuepp P.H. Leaf boundary layers. New Phytologist. 1993;125:477-507.

Singh K., Ghai M., Garg M., Chhuneja P., Kaur P., Schnurbusch T., Keller B., Dhaliwal H.S. An integrated molecular linkage map of diploid wheat based on a *Triticum boeoticum* ×*T. monococcum* RIL population. Theor. Appl. Genet. 2007;115:301-312. DOI 10.1007/s00122-007-0543-z.

Tsunewaki K., Ebana K. Production of near-isogenic lines of common wheat for glaucousness and genetic basis of this trait clarified by their use. Genes Genet. Syst. 1999;74:33-41.

ORCID ID

T.A. Pshenichnikova orcid.org/0000-0001-5639-916X

Благодарности. Флуоресцентная *in situ* гибридизация и анализ технологических свойств зерна и муки проведены при финансовой поддержке РНФ (проект № 16-16-00011-П). Визуализация цитологических препаратов и микрофотосъемка опушения листа выполнены на базе ЦКП микроскопического анализа ИЦиГ СО РАН. Растения выращивали в ЦКП «Лаборатория искусственного выращивания растений» ИЦиГ СО РАН при поддержке бюджетного проекта № 0324-2019-0039. Полевые исследования проведены на Дагестанской опытной станции ВИР в рамках работы по теме НИР 0662-2019-0006. Авторы благодарят А.В. Симонова (ИЦиГ СО РАН) за микрофотографии опушения листа.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 17.04.2019. После доработки 05.06.2019. Принята к публикации 10.06.2019.