

ИДЕНТИФИКАЦИЯ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ ДЛЯ РЕШЕНИЯ ФУНДАМЕНТАЛЬНЫХ И ПРИКЛАДНЫХ ПРОБЛЕМ

Научная статья
УДК 633.111.1:581.154:632.12
DOI: 10.30901/2227-8834-2026-2-05



Рекомбинантные линии, производные одного необычного растения, найденного в посеве мягкой пшеницы 'ТАМ 200', как исходный материал для селекции

О. П. Митрофанова¹, А. Г. Хакимова¹, Г. И. Пендинен¹, О. В. Яковлева¹, В. А. Лосева²

¹ Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия

² Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Екатеринбургская опытная станция – филиал ВИР, Тамбовская область, Россия

Автор, ответственный за переписку: Ольга Павловна Митрофанова, o.mitrofanova@vir.nw.ru

Актуальность. Родственные мягкой пшенице виды и роды – важные источники обогащения ее генетического разнообразия. Среди растений образца 'ТАМ 200' (США), имеющего в родословной интрогрессивную родительскую форму, было обнаружено нетипичное растение, и от него получены рекомбинантные линии (РЛ). Цель исследования – определить цитогенетические особенности РЛ, охарактеризовать линии по агрономическим признакам и устойчивости к ионам Al³⁺.

Материалы и методы. Многолетним индивидуальным отбором потомков от самоопыления нетипичного растения на хорошую перезимовку и продуктивность получена серия из 21 РЛ. Число хромосом у РЛ и присутствие интрогрессивного генетического материала ржи посевной и пырея промежуточного определяли методом геномной гибридизации *in situ* (GISH). В полевых условиях Северо-Западного и Центрально-Черноземного регионов РФ оценивали агрономические признаки РЛ и в лабораторных условиях – устойчивость к ионам Al³⁺.

Результаты. Все РЛ имели 42 хромосомы, среди них у семи РЛ выявлена интрогрессия генетического материала ржи в одной паре хромосом, у четырех – в двух парах хромосом, и одна линия имела транслокацию 1RS ржи в хромосоме генома В мягкой пшеницы. У девяти РЛ генетический материал ржи не обнаружен, у всех РЛ не выявлен генетический материал пырея промежуточного. В обоих регионах испытания РЛ хорошо зимовали, а по признакам продуктивности незначительно отличались от стандарта 'Мионовская 808'. В годы изучения в Центрально-Черноземном регионе РЛ4, РЛ11, РЛ16 и РЛ21 были высокоустойчивыми к мучнистой росе, а по данным лабораторной оценки семь РЛ – высокоустойчивыми и устойчивыми к токсическому действию ионов алюминия.

Заключение. Созданные РЛ представляют интерес для дальнейших исследований и селекции мягкой пшеницы на устойчивость к стрессовым факторам среды.

Ключевые слова: *Triticum aestivum*, *Secale cereale*, интрогрессия, GISH, агрономические признаки, перезимовка, устойчивость к Al³⁺, мучнистая роса

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № FGEM-2022-0009 «Структурирование и раскрытие потенциала наследственной изменчивости мировой коллекции зерновых и крупяных культур ВИР для развития оптимизированного генбанка и рационального использования в селекции и растениеводстве».

Для цитирования: Митрофанова О.П., Хакимова А.Г., Пендинен Г.И., Яковлева О.В., Лосева В.А. Рекомбинантные линии, производные одного необычного растения, найденного в посеве мягкой пшеницы 'ТАМ 200', как исходный материал для селекции. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2026;187(2):178-192. DOI: 10.30901/2227-8834-2026-2-05

Прозрачность финансовой деятельности: авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах. Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы. Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы.

IDENTIFICATION OF THE DIVERSITY OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES FOR SOLVING FUNDAMENTAL AND APPLIED PROBLEMS

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2026-2-o5

Recombinant lines, derived from a single unusual plant found in a field sown with bread wheat 'TAM 200', as source material for breeding

Olga P. Mitrofanova¹, Anida G. Khakimova¹, Galina I. Pendinen¹, Olga V. Yakovleva¹, Valentina A. Loseva²

¹ N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia

² N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Yekaterinino Experiment Station – branch of VIR, Tambov Province, Russia

Corresponding author: Olga P. Mitrofanova, o.mitrofanova@vir.nw.ru

Background. Species and genera related to bread wheat are important sources of enrichment for its genetic diversity. An atypical plant was found among the plants of cv. 'TAM 200' (USA), which had an introgressive parent in its pedigree, and recombinant lines (RLs) were obtained from it. The objective of this study was to identify cytogenetic features of the RLs and characterize them in the context of agronomic traits and resistance to Al³⁺ ions.

Materials and methods. A series of 21 RLs were obtained by long-term individual selection among the descendants from self-pollination of the atypical plant for good overwintering and productivity. The number of chromosomes in the RLs and the presence of introgressions of genetic material from common rye and intermediate wheatgrass were established through genomic *in situ* hybridization (GISH). Agronomic characteristics of the RLs were evaluated in the field in the Northwestern and Central Black Earth Regions of Russia, and their resistance to Al³⁺ ions was assessed in the laboratory.

Results. All RLs had 42 chromosomes. Seven among them had an introgression of rye genetic material in one pair of chromosomes, four RLs had such introgressions in two pairs of chromosomes, and one line revealed a 1RS rye translocation in the B genome chromosome of bread wheat. Nine RLs did not contain rye genetic material, while intermediate wheatgrass genetic material was absent in all RLs. In both regions of testing, the RLs wintered well, and their productivity was slightly lower than that of the reference 'Mironovskaya 808'. In the years of testing in the Central Black Earth Region, RL4, RL11, RL16, and RL21 manifested high resistance to powdery mildew, and laboratory assessment data showed that seven RLs were highly resistant or resistant to the toxic effects of aluminum ions.

Conclusion. The developed RLs are of interest for further research and bread wheat breeding for resistance to environmental stressors.

Keywords: *Triticum aestivum*, *Secale cereale*, introgression, GISH, agronomic traits, overwintering, resistance to Al³⁺, powdery mildew

Acknowledgments: the research was conducted within the framework of the state task according to VIR's thematic plan, Project No. FGEM-2022-0009 "Structuring and disclosing the potential of hereditary variation in the global collection of cereal and grain crops at VIR for the development of an optimized genebank and its sustainable utilization in plant breeding and crop production".

For citation: Mitrofanova O.P., Khakimova A.G., Pendinen G.I., Yakovleva O.V., Loseva V.A. Recombinant lines, derived from a single unusual plant found in a field sown with bread wheat 'TAM 200', as source material for breeding. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2026;187(2):178-192. (In Russ.). DOI: 10.30901/2227-8834-2026-2-o5

Financial transparency: the authors have no financial interest in the presented materials or methods. The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work. The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors or their employers.

Введение

Обогащение озимой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.; $2n = 6x = 42$, BBAADD) генетическим материалом других видов и родов – одна из стратегических задач, решение которой позволит повысить потенциал этой культуры для проведения фундаментальных исследований и использования в селекции (Boehm Jr., Cai, 2024; Plotnikova, Knaub, 2024). В коллекции озимой мягкой пшеницы ВИР имеется сорт ‘ТАМ 200’ (к-61610), выведенный и допущенный к использованию в США в 1984 г. (Nelson et al., 1973). Согласно описанию (<https://washingtoncrop.com/documents/Archives-Wheat/Centurk-Lancer.pdf>), сорт ‘ТАМ 200’ среднеранний, короткостебельный, с очень хорошей способностью к кущению; зерно мелкое, с высоким содержанием белка; масса зерна с колоса очень хорошая; зимостойкость «оставляет желать лучшего». Его родословная: TX391-56-D8/Tascosa//Centurk*3/Amigo, в которой TX391-56-D8, или Sturdysib, – линия. ‘Tascosa’ – сорт, обладающий прочной соломиной и очень жесткими колосковыми чешуями, способствующими его устойчивости к осыпанию при неблагоприятных условиях (Finkner et al., 1967). Сорт ‘Centurk’ отличается хорошей зимостойкостью, превосходными мукомольными и хлебопекарными характеристиками, устойчив к листовой и стеблевой ржавчинам, толерантен к токсичному действию ионов алюминия (Schmidt, 1978; Taylor, Foy, 1985; <http://wheatpedigree.net/sort/show/11983>; <https://washingtoncrop.com/documents/Archives-Wheat/Centurk-Lancer.pdf>). В генотипе последнего члена родословной, сорта ‘Amigo’, присутствует транслокация T1AL.1RS от аргентинского сорта ‘Insave’ ржи посевной *Secale cereale* L. ($2n = 2x = 14$; RR) с генами устойчивости к обыкновенной злаковой тле (*Gb2*), мучнистой росе (*Pm17*), а также с одним из генов запасного белка зерновки секалина (*Sec1*). Кроме того, ‘Amigo’ содержит транслокацию T1BL.1BS-3Ae#1L пырея удлиненного *Thinopyrum ponticum* (Podp.) Z.-W. Liu & R.-C. Wang. ($2n = 10x = 70$; JJJJJ*^sJ^sJ^sJ^s), или EEE^bE^bE^bS^SS^SS^S) с генами *Sr24/Lr24* устойчивости к стеблевой и листовой ржавчинам (Jiang et al., 1994; Plotnikova, Knaub, 2024). С использованием молекулярных маркеров в генотипах образцов пшеницы из коллекции ВИР ‘ТАМ 200’ (к-61610) и ‘Amigo’ (к-65405) подтвердилось присутствие ржаной транслокации T1A.1R и чужеродного гена устойчивости к стеблевой ржавчине *Sr24* (Baranova et al., 2018).

В 2007 г. на делянке образца ‘ТАМ 200’ обнаружили растение с необычной серо-дымчатой, с примесью коричневого цвета, окраской колосьев и наличием жестких колосковых чешуй. Зерновка, из которой получено данное растение, могла (1) быть результатом случайного засорения образца, (2) образоваться вследствие опыления ‘ТАМ 200’ неизвестной формой, (3) появиться от цитологически нестабильного растения этого сорта. В настоящей статье подведены итоги многолетнего индивидуального отбора потомков этого растения на хорошую перезимовку и продуктивность в условиях Северо-Западного региона РФ, приведшего к получению серии линий. Если допустить участие сорта ‘ТАМ 200’ в происхождении обнаруженного нами необычного растения, то в генотипах линий могут присутствовать транслокации ржи и пырея удлиненного и многие ценные в селекционном отношении аллели генов.

Цель исследования – определить цитогенетические особенности полученных рекомбинантных линий (далее РЛ), охарактеризовать их по агрономическим признакам,

а также по устойчивости к ионам Al^{3+} , оценить перспективы их использования как исходного материала для селекции.

Материалы и методы

Основным материалом для работы послужили созданные рекомбинантные линии: РЛ1 (к-69184), РЛ2 (к-69185), РЛ3 (к-69186), РЛ4 (к-69187), РЛ5 (к-69188), РЛ6 (к-69189), РЛ7 (к-69190), РЛ8 (к-69191), РЛ9 (к-69192), РЛ10 (к-69193), РЛ11 (к-69194), РЛ12 (к-69195), РЛ13 (к-69196), РЛ14 (к-69197), РЛ15 (к-69198), РЛ16 (к-69199), РЛ17 (к-69200), РЛ18 (к-69201), РЛ19 (к-69202), РЛ20 (к-69203), РЛ21 (к-69204).

При лабораторной оценке устойчивости к токсическому действию ионов алюминия, наряду с сортами-тестерами с известной реакцией ‘Atlas 66’ (к-44977, США) и ‘Ленинградка’ (к-47882, Россия), которые использовали для контроля проявления реакции, оценивали также образцы озимой мягкой пшеницы ‘ТАМ 200’ (к-61610) и ‘Amigo’ (к-65405) с целью их характеристики по данному признаку.

Полевые исследования проводили согласно методическим указаниям ВИР (Merezhko et al., 1999). Все РЛ оценены в условиях Северо-Западного региона на научно-производственной базе (НПБ) «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» (г. Пушкин) в сезоны 2018/2019 и 2020/2021 г., а из них 19 РЛ (не изучали РЛ8 и РЛ15) – также в Центрально-Черноземном регионе (Тамбовская обл., Екатерининская опытная станция – филиал ВИР) в сезоны 2021/2022 и 2022/2023 г. В качестве сорта-стандарта в обоих пунктах полевого изучения использовали сорт ‘Мионовская 808’ (к-43920, СССР, Украинская ССР). Предпосевную подготовку почвы, посев и уход за растениями осуществляли в оптимальных для каждого региона сроки и в соответствии с зональными рекомендациями. Определяли перезимовку РЛ, длительность периода «01 января – колошение» (сутки), высоту растения (см), а также элементы структуры урожая: число продуктивных стеблей (штука, далее шт.), длину колоса (см), число колосков в колосе (шт.), число зерен с колоса (шт.), массу зерна главного колоса (г), массу 1000 зерен (г). При этом в отделе генетических ресурсов пшеницы ВИР каждую линию характеризовали на основе анализа пяти растений, а на Екатерининской опытной станции – снопового материала, собранного с десяти растений во время апробации посевов РЛ. При описании биологических свойств и признаков использовали шкалы (Dorofeev et al., 1984; Merezhko et al., 1999).

В Центрально-Черноземном регионе в условиях естественного инфекционного фона РЛ оценивали по устойчивости к мучнистой росе, возбудитель – *Blumeria graminis* (DC.) Speer f. sp. *tritici* Marchal. Степень устойчивости к названной болезни, а также степень перезимовки определяли по девятибалльной шкалам (Dorofeev et al., 1984), где балл 9 – очень высокая устойчивость или перезимовка, 7 – высокая, 5 – средняя, 3 – низкая, 1 – очень низкая.

Погодные условия полевого изучения РЛ различались как по годам в каждом из названных выше пунктов, так и между пунктами. В сравнении со среднесезонными данными среднемесячная температура воздуха была более высокой в г. Пушкине в 2018/2019 г. в сентябре, с апреля по июнь, феврале и марте и более низкой – в декаб-

ре 2021/2022 г. (рис. 1, а). В с. Екатеринино в оба года изучения она была выше среднееголетней для этого пункта или не отличалась от нее (рис. 1, в). Исключением оказался октябрь 2021/2022 г. с более низкой температурой воздуха.

Количество выпавших помесечных осадков в обоих пунктах варьировало (рис. 1, б, г). В сравнении со среднееголетними данными по каждому из пунктов, оно было почти в два-три раза или меньше (г. Пушкин, 2018/2019 г. – с октября по декабрь, апрель, июнь, август; 2021/2022 г. – сентябрь, ноябрь, с марта по июнь; с. Екатеринино, 2021/2022 г. – октябрь, декабрь, август; 2022/2023 г. – апрель, май, июль, август), или больше (г. Пушкин, 2018/2019 г. – с января по март, май, июль; 2021/2022 г. – январь, февраль, август; с. Екатеринино, 2021/2022 г. – сентябрь, ноябрь, с января по апрель, июнь, июль; 2022/2023 г. – с сентября по январь, март, июнь).

et al., 2009; Yakovleva, 2021). Семена изучаемых линий и образцов сначала на протяжении двух суток проращивали в термостате ($t = 24-25^{\circ}\text{C}$) без освещения в чашках Петри на фильтровальной бумаге, хорошо смоченной дистиллированной водой. Затем 25–30 проросших семян каждого из них переносили в ячейки растений с сетчатым дном, накрывали полиэтиленовой пленкой и помещали в пластмассовые девятилитровые контейнеры с дистиллированной водой ($\text{pH} = 6,5$; $t = 20-22^{\circ}\text{C}$; освещенность – 5кЛк/16 ч). На третьи сутки пленку снимали, воду в опытном варианте заменяли на водный раствор с концентрацией ионов Al^{3+} 185 мкМ ($\text{pH} = 4,0$), а pH растворов поддерживали на исходном уровне в течение эксперимента. На седьмые сутки проращивания у проростков одновременно измеряли длину зародышевых корней и ростков и рассчитывали их средние арифметические значения. Индекс длины корня (ИДК) определяли как соотношение средней длины корня в «опыте» к сред-

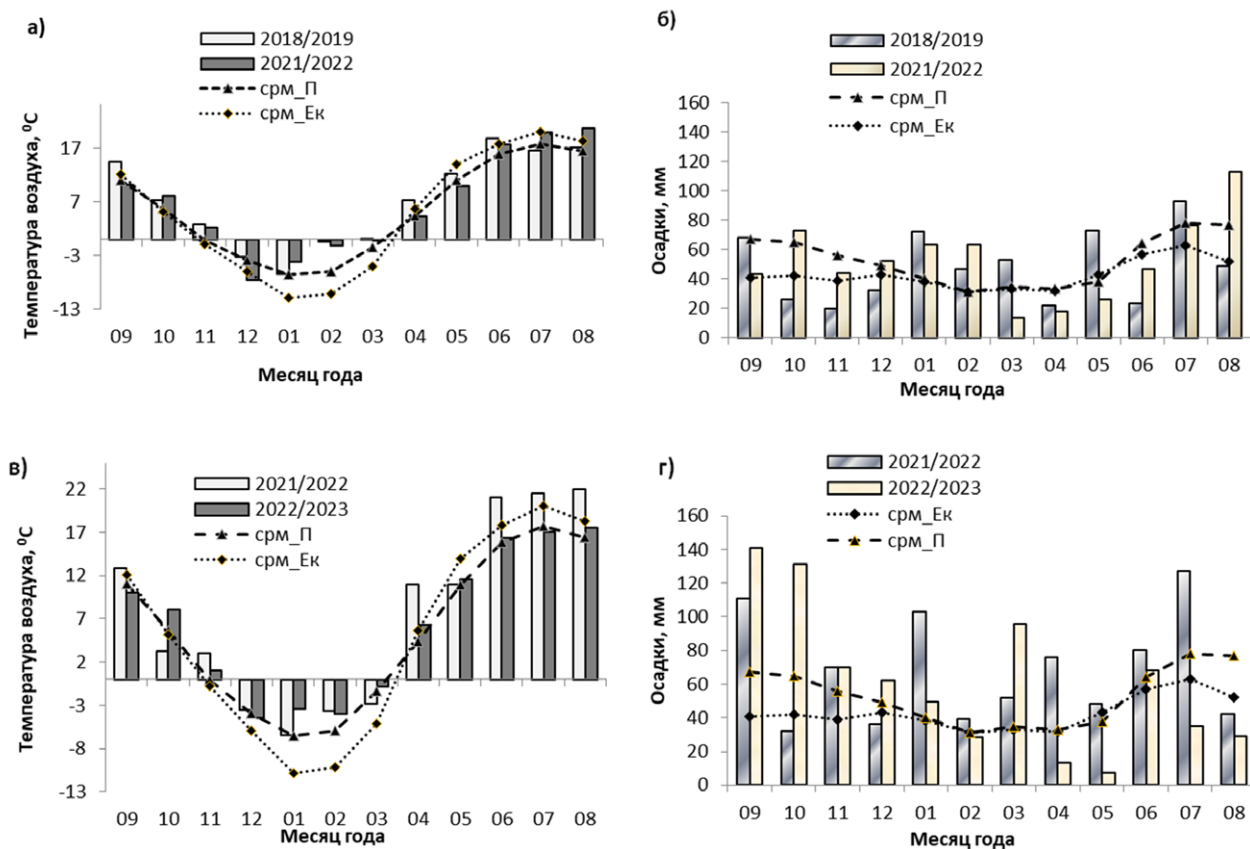


Рис. 1. Показатели погоды во время проведения полевых исследований по данным <https://world-weather.ru/pogoda/russia/pushkin> (а, б) и метеостанции с. Екатеринино (в, г)

Fig. 1. Weather indicators during the field trials according to <https://world-weather.ru/pogoda/russia/pushkin> (а, б) and the weather station in Yekaterinino (в, г)

На развитие растений пшеницы, их продуктивность могли повлиять в г. Пушкине в 2018/2019 г. недостаток осадков с октября по декабрь, а в с. Екатеринино в оба года изучения – более высокие для этого пункта температуры в сочетании с избыточными осадками в осенние и зимние месяцы, особенно в 2022/2023 г.

Оценка устойчивости растений к действию ионов Al^{3+} . Лабораторную оценку устойчивости РЛ и образцов к-61610 'ТАМ 200' и к-65405 'Amigo' к действию токсичных ионов алюминия определяли на проростках (Yakovleva

ней длине корня в «контроле». Аналогичным образом определяли индекс длины ростка (ИДР).

На основании полученных значений ИДК и ИДР линии и образцы мягкой пшеницы группировали по устойчивости к ионам Al^{3+} : $\geq 0,81$ – высокоустойчивые; 0,61–0,80 – устойчивые; 0,41–0,60 – среднеустойчивые; 0,31–0,40 – среднечувствительные; $< 0,30$ – неустойчивые (Yakovleva, Kovaleva, 2015).

Идентификация генетического материала ржи и пшеницы промежуточного в геномах РЛ методом геномной

гибридизации *in situ* (GISH). Для получения препаратов митотических хромосом корешки проростков изучаемых линий помещали в воду со льдом (0°C) на сутки, затем фиксировали в уксуснокислом спирте (96-процентный этанол : ледяная уксусная кислота – 3 : 1). Фиксированный материал хранили в морозильнике (-20°C) до использования. Подготовку препаратов, мечение ДНК, геномную гибридизацию *in situ* (GISH) проводили по методике (Scholz et al., 2009; Scholz, Pendinen, 2016).

Геномную ДНК *Thinopyrum intermedium* (Host) Barkworth & D.R. Dewey (2n = 6x = 42; JJJ^sJ^sS^tS^t, или EEEstEstS^tS^t), *Secale cereale* L., *Aegilops speltoides* Tausch (2n = 2x = 14; BB) и *Triticum urartu* Thumanjan ex Gandilyan (2n = 2x = 14; AA) метили методом Nick-трансляции с помощью наборов DIG-Nick Translation Mix и Bio-Nick Translation Mix (Jena Bioscience).

В пробах для гибридизации использовали дифференциально меченые ДНК одного из видов *Thinopyrum Á Löve* и вида ржи (*Secale cereale*), в качестве блокирующей – ДНК *Triticum aestivum*. Как показали наши предыдущие исследования, наличие хромосом пырея у гибридных форм в GISH-анализе идентифицируется как с использованием меченой ДНК *Thinopyrum intermedium*, так и *T. ponticum*. Исходя из ограниченных ресурсов, в пробы для гибридизации включали лишь меченую ДНК *T. intermedium*.

При анализе линии РЛ21 для идентификации геномной принадлежности пшеничного плеча рекомбинантной пшенично-ржаной хромосомы в состав гибридизационной смеси для идентификации геномов А и В пшеницы включали дифференциально меченые ДНК *Aegilops speltoides* (DIG) и *Triticum urartu* (BIO). ДНК *Secale cereale* (2n = 2x = 14; RR) использовали в качестве блокирующей. В этом случае в процессе GISH наблюдается некоторый уровень кросс-гибридизации хромосом генома D с мечеными ДНК геномов А и В, что позволяет их выявить и отличить от хромосом ржи.

Геномную *in-situ*-гибридизацию проводили, взяв за основу стандартные методики (Leitch et al., 1994; Zhang et al., 2001; Scholz, Pendinen, 2016). В двухцветной GISH-FISH для детекции биотиновой пробы использовали streptavidin-Rhodamine (streptavidin, Rhodamine Red™ – X conjugate, *in vitro* gene by Thermo Fisher Scientific), для детекции дигоксигениновой метки – digoxigenin-FITC (Roche Diagnostics). Хромосомы контрастировали раствором DAPI (1,0 ng/μL).

Для анализа препаратов, создания и обработки изображений использовали эпифлуоресцентный микроскоп Axio Imager M2 с камерой Axio Cam MRm и программным обеспечением Axio Vision Rel 4.8, а для оптимизации яркости и контраста изображений – программу Adobe Photoshop 6.0.

Статистическая обработка данных. Средние арифметические значения признаков и их ошибки ($M \pm m_m$) рассчитывали в программе Microsoft Excel. В зависимости от наличия/отсутствия в одной или двух хромосомах пшеницы генетического материала ржи РЛ были объединены в группы А – Г, содержащие от одной до девяти линий. Для одновременного сравнения полученных групп линий по длительности периода «01 января – колосение» (сутки) и другим хозяйственно важным признакам использовали ранговый критерий Крускала – Уоллиса (Zaitsev, 1984). О достоверности различий судили по величине хи-квадрата. Критическая величина хи-квадрата на уровне значимости $W = 0,05$ при $df = 2$ равна 5,991.

Результаты

Получение рекомбинантных линий

Осенью 2007 г. на поле НПБ «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» были высеяны все семена с найденного нетипичного растения; они дали всходы и в стадии кущения ушли под зиму, из них 58 растений успешно перезимовали. В 2008 г. полученные растения были объединены в условные группы с учетом их фенотипических особенностей. Так, группу с «пшеничным морфотипом» образовали 35 полукарликовых растений (высота – 65–68 см, число зерновок с колоса – 18–45 шт.) и 16 карликовых (высота – 21–30 см и число зерновок с колоса – 1–30 шт.). К группе «синтетика» отнесено шесть растений высотой 40–43 см и с числом зерновок с колоса 7–18 шт. Наконец, группу «эгилопсы» представляло одно растение с двумя зерновками.

Полукарликовые растения с «пшеничным морфотипом» по признакам колоса и зерновки были отнесены к разновидностям *glauco-ferrugineum* и *ferrugineum*, *glauco-milturum* и *milturum*, *lutescens*, *erythrosperrum*. Среди них встречались растения с легким и трудным обмоломом и разным размером колоса. Со всеми растениями с «пшеничным морфотипом» исследования продолжили, от них были заложены самоопыляющиеся линии. Многолетний (2009–2021 гг.) индивидуальный отбор лучших растений этих линий с проверкой по потомству на стабильную перезимовку, определенную высоту растения, продуктивность колоса в условиях Северо-Западного региона (г. Пушкин) привел к созданию 21 константной РЛ, которые прежде всего были проверены на наличие чужеродного генетического материала ржи и пырея.

Цитогенетический анализ показал, что клетки корешков проростков рекомбинантных линий содержали 42 хромосомы (табл. 1). Методом GISH ни у одной из РЛ не выявлен генетический материал пырея. Кроме того, у девяти линий не выявлено также интрогрессий генетического материала ржи (рис. 2, а).

Напротив, у РЛ5, РЛ6, РЛ15–РЛ17, РЛ19 и РЛ20 была обнаружена пара хромосом с небольшим, едва различимым терминальным фрагментом, гибридизующимся с ДНК ржи (см. табл. 1), а у четырех линий (РЛ9–РЛ12) выявлены две пары хромосом с подобными терминальными фрагментами; при этом у одной пары они были очень маленькими, едва различимыми, у другой – большими, но хорошо различимыми (рис. 2, б). Было выдвинуто предположение, что это пометились сайты 45S(25/18S) рДНК, поскольку они имеют высокую степень гомологии у разных объектов, и в нашем эксперименте могла произойти гибридизация соответствующих участков хромосом пшеницы с гомеологичной последовательностью ДНК ржи. Использование в пробе для гибридизации дифференциально меченых ДНК ржи и 25/18S рДНК показало, что фрагменты хромосом, гибридизующиеся с ДНК ржи, не совпадают с сайтами 25/18S рДНК (рис. 2, с). Поскольку при изучении разных РЛ и использовании одинаковых проб для гибридизации терминальные участки хромосом с ржаной меткой выявлялись лишь у некоторых линий, можно предположить, что это рекомбинантные хромосомы с интрогрессией генетического материала ржи.

Особый интерес представляла РЛ21, у нее присутствовала пара хромосом с одним плечом 1R-хромосомы ржи (плечо со спутником), второе плечо принадлежало одной из хромосом генома В пшеницы (рис. 2, д, е).

Таблица 1. Присутствие генетического материала ржи в геномах отобранных рекомбинантных линий
Table 1. The presence of rye genetic material in the genomes of the selected recombinant lines

Группа (число линий)	Рекомбинантная линия (№ по каталогу ВИР)	Число хромосом (2n)	GISH с ДНК <i>Secale cereale</i>	
			число хромосом	
			ржи*	пшеницы с интрогрессией ржи*
А (9)	РЛ1 (к-69184), РЛ2 (к-69185), РЛ3 (к-69186), РЛ4 (к-69187), РЛ7 (к-69190), РЛ8 (к-69191), РЛ13 (к-69196), РЛ14 (к-69197), РЛ18 (к-69201)	42	0	0
Б (7)	РЛ5 (к-69188), РЛ6 (к-69189), РЛ15 (к-69198), РЛ16 (к-69199), РЛ17 (к-69200), РЛ19 (к-69202), РЛ20 (к-69203)	42	0	2**
В (4)	РЛ9 (к-69192), РЛ10 (к-69193), РЛ11 (к-69194), РЛ12 (к-69195)	42	0	4***
Г (1)	РЛ21 (к-69204)	42	2 (1R.B)****	

Примечания: * – хромосомы или фрагменты хромосом пшеницы, гибридизирующиеся с меченой ДНК ржи; ** – пара хромосом пшеницы с очень маленьким, едва различимым терминальным фрагментом гибридизации с ДНК ржи; *** – одна пара хромосом пшеницы с очень маленьким, едва различимым терминальным фрагментом и другая пара хромосом пшеницы с хорошо различимым небольшим терминальным фрагментом гибридизации с ДНК ржи; **** – пара перестроенных хромосом: одно плечо – короткое 1R со спутником, второе плечо не идентифицированной хромосомы генома В пшеницы

Notes: * – wheat chromosomes or their fragments hybridizable with labeled rye DNA; ** – a pair of wheat chromosomes with a very small, barely discernible terminal fragment of hybridization with rye DNA; *** – one pair of wheat chromosomes with a very small, barely discernible terminal fragment of hybridization with rye DNA, and another pair of wheat chromosomes with a clearly discernible small terminal fragment of hybridization with rye DNA; **** – a pair of rearranged chromosomes: one arm is the short arm of the rye 1R chromosome with a satellite, while the second arm belongs to an unidentified chromosome of the wheat B genome

Учитывая описанное выше сходство РЛ по наличию генетического материала ржи, линии были объединены в четыре группы: А – девять линий, у которых не был выявлен генетический материал ржи, Б – семь линий с фрагментами генетического материала ржи в одной паре хромосом, В – четыре линии с фрагментами ржи в двух хромосомах и Г – одна линия с транслокацией ТВ.1RS (см. табл. 1). Далее для удобства представления результатов изучения различных признаков РЛ, а также выявления влияния генетического материала ржи на проявление признаков были получены сводные показатели для названных групп РЛ и проведено сравнение групп.

Хозяйственно ценные признаки линий

Независимо от пункта изучения, все РЛ имели или сходную продолжительность периода с 1 января до колошения с сортом 'Мионовская 808', или в некоторые годы на двое – четверо суток меньше (табл. 2, 3).

По высоте растений все РЛ были среднерослыми (81–110 см), за исключением РЛ21, которая в условиях с. Екатеринино была низкорослой в оба сезона изучения. В 2022/2023 г. в этом пункте большинство РЛ оказались «низкорослыми», что можно объяснить негативным влиянием избыточного количества осадков на рост и ранние стадии развития растений пшеницы.

У РЛ значения признаков «длина колоса», «число зерен с колоса» и «масса зерна колоса» различались в зависимости от пункта и года изучения в каждом из пунктов (см. табл. 2, 3). Несмотря на варьирование значений названных выше признаков, созданные линии были охарактеризованы как имеющие в условиях г. Пушкина в основном средний или короткий по длине колос, со средним или малым числом зерен и малой или средней

массой зерна. В условиях с. Екатеринино у РЛ был средний или длинный колос, со средним или большим числом зерен в нем и средней или большой массой зерна. Возможно, более высокие температуры в с. Екатеринино по сравнению с г. Пушкином больше способствовали росту и развитию колоса у растений РЛ.

Масса 1000 зерен у РЛ в обоих пунктах в годы изучения изменялась от «малой» до «очень большой».

Рассчитанные значения хи-квадратов при сравнении групп РЛ по методу Крускала – Уоллиса приведены в таблице 4. Как следует из полученных данных, в условиях г. Пушкина статистически достоверными оказались различия между названными выше группами линий в один или оба года изучения по высоте растения, длине колоса, числу колосков в колосе и массе зерна колоса. В остальных случаях между группами линий по степени проявления изученных признаков существовали лишь случайные различия. РЛ в условиях с. Екатеринино достоверно различались лишь по длине колоса в сезон 2022/2023 г.

Устойчивость к стрессовым факторам среды

Устойчивость РЛ к стрессовым условиям зимних периодов получила свое подтверждение при их полевой оценке в условиях с. Екатеринино. Проявление устойчивости не зависело от присутствия в генотипах РЛ генетического материала ржи (табл. 5). Так, в сезон 2021/2022 г. у РЛ2, РЛ9 (группа А) и РЛ11 (группа В) степень перезимовки была средней – 5 баллов, а у всех остальных РЛ – высокой (7 баллов). В сезон 2022/2023 г. низкую перезимовку (3 балла) показала РЛ1, среднюю – РЛ2–РЛ5 и РЛ20 (группы А и Б), все остальные линии, как и 'Мионовская 808', продемонстрировали высокий и очень высокий уровни перезимовки.

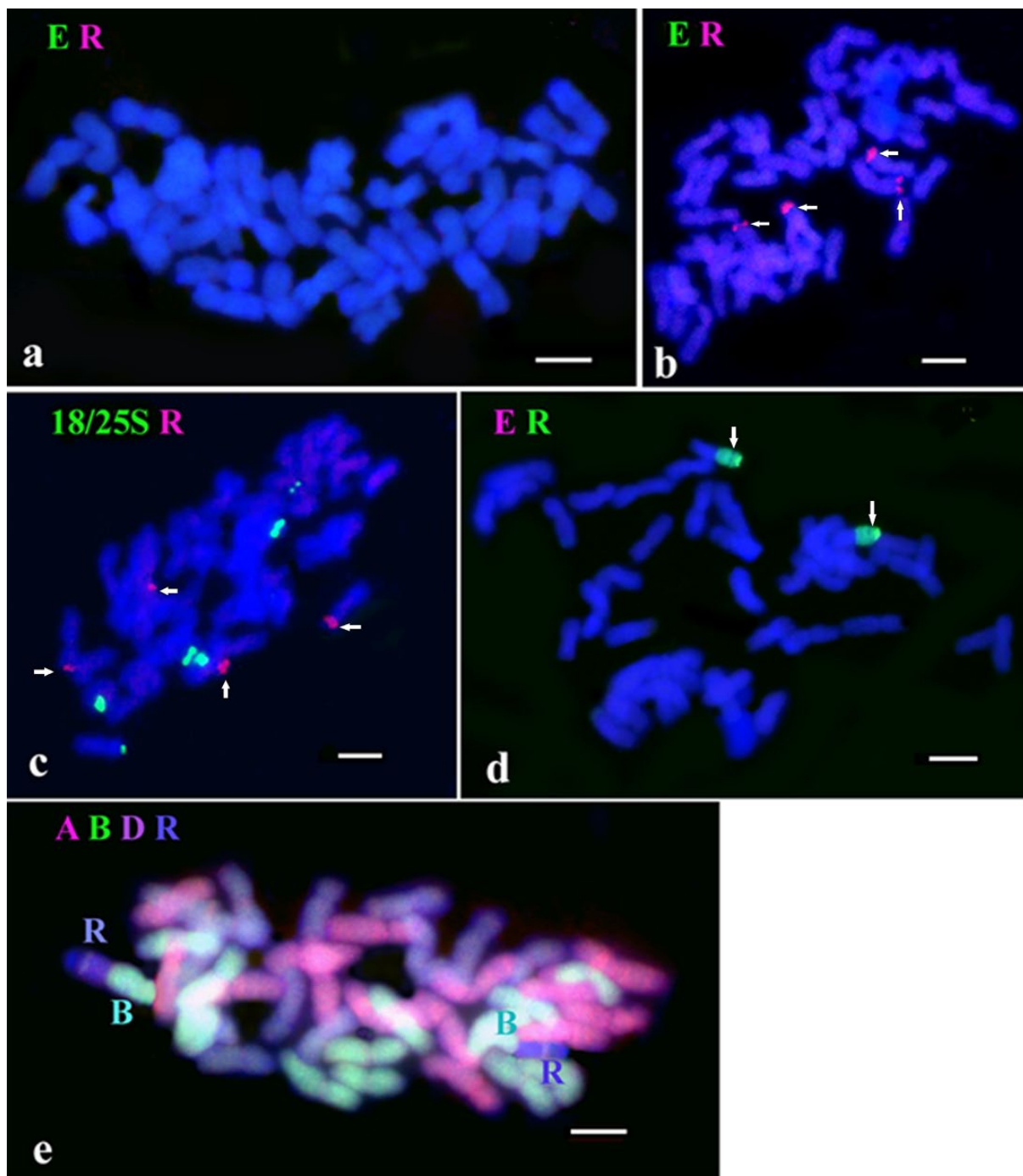


Рис. 2. Результаты GISH-анализа рекомбинантных линий (РЛ) с использованием дифференциально меченых ДНК *Thinopyrum intermedium* и *Secale cereale*: **а)** РЛ7 – линия с пшеничными хромосомами; **б)** РЛ11 – линия с одной парой хромосом с очень маленьким терминальным фрагментом (стрелки) и с другой парой хромосом с хорошо различимым небольшим терминальным фрагментом гибридизации с ДНК ржи; **в)** РЛ11 – меченые ДНК фрагменты ржи не совпадают с сайтами 45S (18/25S) рДНК; **д)** РЛ21 – линия с рекомбинантной парой хромосом, в которых одно из плеч хромосомы пшеницы замещено коротким плечом ржаной хромосомы 1R; **е)** результаты GISH РЛ21 с дифференциально-мечеными ДНК геномов А (красный) и В (зеленый). Видна пара В-R рекомбинантных хромосом. На рисунках **б, в, д** стрелками обозначены небольшие терминальные фрагменты генетического материала ржи

Fig. 2. Results of the GISH analysis of recombinant lines (RLs) using differentially labeled DNAs of *Thinopyrum intermedium* and *Secale cereale*: **a)** RL7 – no alien genetic material has been identified; **b)** RL11 – two pairs of wheat chromosomes have been identified: one with a very small, barely discernible terminal fragment of hybridization with rye DNA, and the other with a clearly discernible small terminal fragment of hybridization with rye DNA; **c)** RL11 – labeled DNA fragments of rye do not match the 45S (18/25S) rDNA sites; **d)** RL21 – a recombinant chromosome has been identified, one arm of which is the short arm of the 1R rye chromosome; **e)** RL21 – GISH results with differentially labeled DNAs of the A (red) and B (green) genomes. A pair of B-R recombinant chromosomes is visible. In subfigures **b, c, and d**, arrows indicate small terminal fragments of rye genetic material

Таблица 2. Результаты оценки рекомбинантных линий (РЛ) в полевых условиях Северо-Западного региона РФ (г. Пушкин, 2018/2019 и 2020/2021 г.)
Table 2. Results of the field evaluation of the recombinant lines (RLs) in the Northwestern Region of Russia (Pushkin, 2018/2019 and 2020/2021)

Признак	Год изучения	Группа А (n = 9)		Группа Б (n = 7)		Группа В (n = 4)		Группа Г (РЛ21)		‘Мионовская 808’ (стандарт)
		M ± m _M	M ± m _M	M ± m _M	M ± m _M	M/lim*	M/lim*			
Продолжительность периода «01 января – колошение», сут.	2018/2019	153,6 ± 1,0	154,3 ± 0,4	153,5 ± 0,3	155	157				
	2020/2021	158,0 ± 0,7	157,9 ± 0,6	156,8 ± 0,3	160	157				
Высота растения, см	2018/2019	100,0 ± 3,1	102,6 ± 2,2	102,7 ± 1,0	80,6/78–85*	102/96–105				
	2020/2021	94,1 ± 2,8	92,4 ± 2,0	110,5 ± 3,2	83,6/80–87	106,3/95–114				
Число продуктивных стеблей, шт.	2018/2019	11,3 ± 0,6	10,6 ± 1,0	10,1 ± 1,0	12/11–15	10/7–12				
	2020/2021	5,6 ± 0,5	6,5 ± 0,3	5,9 ± 0,4	7,8/5–10	8,5/6–12				
Длина колоса, см	2018/2019	8,3 ± 0,2	7,6 ± 0,3	8,8 ± 0,1	7,2/7,0–7,5	9,2/8,0–10,0				
	2020/2021	6,3 ± 0,3	5,8 ± 0,1	7,7 ± 0,2	6,4/5,5–7,0	7,8/6,5–8,5				
Число колосков в колосе, шт.	2018/2019	15,5 ± 0,3	14,2 ± 0,3	15,6 ± 0,4	14,2/13–15	17/17				
	2020/2021	12,9 ± 0,3	11,9 ± 0,3	14,0 ± 0,2	12,4/11–14	13,9/12–16				
Число зерен с колоса, шт.	2018/2019	33,2 ± 1,3	29,5 ± 1,8	35,0 ± 2,6	42,4/39–44	35,7/30–40				
	2020/2021	23,6 ± 1,5	20,9 ± 0,8	26,2 ± 1,1	28,4/23–36	27/16–42				
Масса зерна главного колоса, г	2018/2019	1,87 ± 0,08	1,63 ± 0,10	2,06 ± 0,13	1,69/1,6–2,0	2,19/1,9–2,4				
	2020/2021	0,99 ± 0,07	0,88 ± 0,04	1,15 ± 0,04	0,90/0,7–1,2	1,36/0,8–2,2				
Масса 1000 зерен, г	2018/2019	56,60 ± 1,92	55,50 ± 1,23	58,90 ± 1,16	39,91/35,5–45,5	61,57/59,0–64,0				
	2020/2021	41,50 ± 1,31	42,00 ± 1,03	44,20 ± 1,02	31,61/29,7–34,7	50,29/47,0–51,9				

Примечание: * – наименьшее и наибольшее значения признака

Note: * – the lowest and the highest values of the character

Таблица 3. Результаты оценки рекомбинантных линий (РЛ) в условиях Центрально-Черноземного региона РФ (с. Екатеринбург, 2021/2022 и 2022/2023 г.)
 Table 3. Results of the field evaluation of the recombinant lines (RLs) in the Central Black Earth Region of Russia (Yekaterinino, 2021/2022 and 2022/2023)

Признаки	Год	Группа А (n = 8)		Группа Б (n = 6)		Группа В (n = 4)		Группа Г (РЛ21)		‘Мионовская 808’ (стандарт)	
		M ± m _M	M ± m _M	M ± m _M	M ± m _M	M	M	M	M		
Продолжительность периода «01 января – колошение», сут.	2021/2022	156,1 ± 1,0	157,5 ± 0,5	155,0 ± 0,0	158	155					
	2022/2023	151,0 ± 0,9	150,7 ± 0,7	150,0 ± 0,0	150	154					
Высота растения, см	2021/2022	101,3 ± 5,1	105,0 ± 3,9	103,8 ± 4,7	65,0	110,0					
	2022/2023	71,3 ± 4,4	78,3 ± 2,5	75,0 ± 3,5	65,0	80,0					
Длина колоса, см	2021/2022	11,8 ± 0,4	10,4 ± 0,4	11,2 ± 0,6	6,8	12,8					
	2022/2023	8,2 ± 0,2	7,6 ± 0,3	9,50 ± 0,21	7,6	12,0					
Число зерен с колоса, шт.	2021/2022	44,5 ± 1,7	43,7 ± 1,8	46,9 ± 1,0	31,4	39,2					
	2022/2023	37,2 ± 2,0	35,0 ± 1,8	35,8 ± 2,4	34,0	46,8					
Масса зерна главного колоса, г	2021/2022	2,25 ± 0,11	2,00 ± 0,09	2,03 ± 0,05	1,10	1,90					
	2022/2023	1,76 ± 0,13	1,55 ± 0,09	1,88 ± 0,13	1,50	2,30					
Масса 1000 зерен, г	2021/2022	44,38 ± 1,57	44,50 ± 0,92	42,50 ± 0,65	36,00	48,00					
	2022/2023	40,13 ± 2,20	40,33 ± 1,26	43,75 ± 1,49	37,00	43,00					

Таблица 4. Достоверность различий признаков (ранговый критерий Крускала – Уоллиса) между группами рекомбинантных линий А, Б и В в разных пунктах изучения**Table 4. Statistical significance of differences (Kruskal-Wallis rank sum test) between the A, B and V groups of recombinant lines in different testing sites**

Признаки	г. Пушкин		с. Екатеринино	
	год изучения	χ^2	год изучения	χ^2
Продолжительность периода «01 января – колошение», сут.	2019	0,818	2022	4,722
	2021	1,433	2023	0,343
Высота растения, см	2019	0,166	2022	0,117
	2021	8,077*	2023	1,217
Длина колоса, см	2019	7,817*	2022	4,314
	2021	31,144*	2023	9,964*
Число колосков, шт.	2019	8,915*	–	–
	2021	10,081*	–	–
Число зерен с колоса, шт.	2019	2,823	2022	1,794
	2021	4,913	2023	0,964
Масса зерна колоса, г	2019	5,367	2022	2,561
	2021	6,164*	2023	3,566
Масса 1000 зерен, г	2019	1,667	2022	1,652
	2021	2,693	2023	2,937

Примечание: * – различия достоверны на уровне значимости $W = 0,05$ при $df = 2$, критическая величина χ^2 равна 5,991); «–» – не изучали

Note: * – the differences are significant at the significance level of $W = 0.05$, $df = 2$, the critical χ^2 value is 5.991); “–” – not studied

Таблица 5. Уровень перезимовки и устойчивости к мучнистой росе рекомбинантных линий (с. Екатеринино)**Table 5. Overwintering and powdery mildew resistance levels of the recombinant lines (Yekaterinino)**

№ по каталогу ВИР	Образец	Группа*	Перезимовка, балл		Устойчивость к мучнистой росе, балл	
			2021/2022	2022/2023	2022	2023
43920	‘Мироновская 808’ (стандарт)		7	7	5	5
69184	РЛ1	А	7	3	5	7
69185	РЛ2	А	5	5	3	7
69186	РЛ3	А	7	5	5	7
69187	РЛ4	А	7	5	7	7
69188	РЛ5	Б	7	5	5	9
69189	РЛ6	Б	7	7	5	9
69190	РЛ7	А	7	7	5	5
69192	РЛ9	В	7	7	5	5
69193	РЛ10	В	7	7	5	5
69194	РЛ11	В	5	7	9	7
69195	РЛ12	В	7	9	7	5

Таблица 5. Окончание

Table 5. The end

№ по каталогу ВИР	Образец	Группа*	Перезимовка, балл		Устойчивость к мучнистой росе, балл	
			2021/2022	2022/2023	2022	2023
69196	РЛ13	А	5	9	5	5
69197	РЛ14	А	7	7	5	5
69199	РЛ16	Б	7	7	7	7
69200	РЛ17	Б	7	7	5	5
69201	РЛ18	А	7	7	5	5
69202	РЛ19	Б	7	7	5	7
69203	РЛ20	Б	7	5	3	5
69204	РЛ21	Г	7	9	9	9

Примечание: * – группы по наличию генетического материала ржи: А – генетический материал ржи не выявлен; Б – фрагменты генетического материала ржи в одной паре хромосом; В – фрагменты ржи в двух хромосомах; Г – одна линия с транслокацией TB.1RS.

Note: * – groups according to the presence of rye genetic material: А – rye genetic material was not detected; Б – fragments of rye genetic material in one pair of chromosomes; В – fragments of rye in two chromosomes; Г – one line with the TB.1RS translocation

Местные популяции (с. Екатеринино) патогена *Blumeria graminis* 2022 и 2023 г. в разной степени поразили растения РЛ. Сорт-стандарт 'Мироновская 808', по многолетним данным, полученным в этом пункте, относится к среднеустойчивым образцам (5 баллов). В 2022–2023 гг. на естественном инфекционном фоне он также проявил среднюю устойчивость (см. табл. 5). По сравнению с ним низкую устойчивость (3 балла) показали РЛ2 (группа А) и РЛ20 (Б), высокую (7 баллов) – РЛ4, РЛ11 и РЛ16 (группы А, Б и В), а иммунитет (9 баллов) – РЛ21 (группа Г).

Остальные РЛ, как и сорт-стандарт, были среднеустойчивыми.

В лабораторных опытах, в которых проростки семян 'Atlas 66' (ИДК = 0,66) и 'Ленинградка' (ИДК = 0,65) имели значения ИДК, свидетельствующие об обычном влиянии водного раствора с токсическими ионами Al^{3+} на рост корней этих сортов, РЛ показали различную реакцию. Из них 14 РЛ (61,9% от изученных) по величине индекса длины корня были отнесены к группе «устойчивые» (ИДК = 0,62–0,76), остальные – к группе «среднеустойчи-

Таблица 6. Значения индексов длины корня (ИДК) и ростка (ИДР) у рекомбинантных линий и образцов озимой мягкой пшеницы при проращивании семян на водном растворе, содержащем ионы Al^{3+} Table 6. Values of the root and sprout length indices in the recombinant lines and accessions of winter bread wheat during seed germination in an aqueous solution containing Al^{3+} ions

№ по каталогу ВИР	Сорт, линия	ИДР	ИДК	№ по каталогу ВИР	Линия	ИДР	ИДК
61610	'ТАМ 200'	0,82	0,62	69194	РЛ11	0,90	0,56
65405	'Amigo'	0,79	0,58	69195	РЛ12	0,85	0,56
69184	РЛ1	0,91	0,65	69196	РЛ13	0,72	0,65
69185	РЛ2	0,78	0,62	69197	РЛ14	0,86	0,63
69186	РЛ3	0,84	0,72	69198	РЛ15	0,78	0,65
69187	РЛ4	0,74	0,65	69199	РЛ16	0,71	0,53
69188	РЛ5	0,78	0,59	69200	РЛ17	0,81	0,76
69189	РЛ6	0,79	0,56	69201	РЛ18	0,76	0,73
69190	РЛ7	0,94	0,59	69202	РЛ19	0,79	0,49
69191	РЛ8	0,95	0,62	69203	РЛ20	0,87	0,71
69192	РЛ9	0,86	0,62	69204	РЛ21	0,79	0,62
69193	РЛ10	0,91	0,58				

вые». Наиболее высокий уровень устойчивости корней к ионам алюминия (ИДК = 0,76) имела РЛ17 (группа Б). Следует отметить, что образец 'ТАМ 200' также был отнесен к группе «устойчивые». РЛ «среднечувствительные» и «неустойчивые» не обнаружены (табл. 6).

По индексу длины ростка все РЛ и оба сорта оказались также в двух группах: «высокоустойчивые» (11 РЛ и 'ТАМ 200') и «устойчивые» (десять РЛ и 'Amigo'). Наиболее высокий индекс длины ростка (ИДР = 0,95) отмечен у РЛ8 (см. табл. 6). Не выявлено РЛ, у которых ростки были «среднеустойчивыми» или «чувствительными» к ионам Al^{3+} .

Всего, одновременно по величинам индексов ростка и длины корней, высокоустойчивыми и устойчивыми оказались семь РЛ, а именно: РЛ1, РЛ3, РЛ8, РЛ9, РЛ14, РЛ17 и РЛ20.

Обсуждение

К настоящему времени в геном мягкой пшеницы в составе транслокаций, преимущественно T1RS.1BL и T1RS.1AL, или в виде интрогрессий генетического материала разных сортов и инбредных линий культурной ржи (*Secale cereale*; $2n = 2x = 14$; RR) и сортов тритикале (\times *Triticosecale* Wittmack & A. Camus; $2n = 6x = 42$; AABBRR) введены гены, отвечающие за устойчивость к фитопатогенам и вредителям. Среди них – различные аллели генов устойчивости к листовой (*Lr25, Lr26, Lr45*), стеблевой (*Sr27, Sr31, Sr50, Sr59, Sr1RS^{Amigo}*) и желтой (*Yr9, Yr49, Yr83, YrR212, YrCn17, YrRt1054*) ржавчинам; мучнистой росе (*Pm7, Pm8, Pm17, PmCn17, Pm20, Pm56, PmJZHM2RL*); вирусам желтой карликовости ячменя (*Bdv2*) и полосатой мозаики пшеницы (*Wsm1*); ячменной тле (*Dn7*), обыкновенной злаковой тле (*Gb2, Gb6*); гессенской мухе (*H21, H25*); овсяной нематоды (*Cre10*) и другим биотическим факторам (Crespo-Herrera et al., 2017; Leonova, 2018; Sivasamy et al., 2018; Adonina et al., 2021; Ren et al., 2022; Ji et al., 2024; <https://rye-gene-map.de/rye-introgression/>). Кроме того, выявлены гены устойчивости к абиотическим стрессорам, гены, контролируемые признаки продуктивности, качества зерна и другие признаки. Чтобы максимально увеличить вклад ржи в селекцию пшеницы, предложена специальная (комплексная) стратегия, опирающаяся на идею организации глобальной сети сотрудничества. В качестве базы для работы рассматривают коллекцию мирового разнообразия ржи. Предполагается оценка образцов этой коллекции по агрономическим признакам для выделения наиболее ценных генотипов, а также изучение их с использованием современных молекулярно-генетических технологий, в том числе применяемых для высокоточного обнаружения генов и их быстрого клонирования, анализа регуляторных сетей и выяснения генетических основ ключевых для селекции признаков. На заключительном этапе планируется интеграция полученных результатов и внедрение их в селекцию (Han et al., 2025).

На стадии предселекционного изучения (prebreeding) мы отобрали зимостойкие и продуктивные рекомбинантные линии с генетическим материалом ржи. В геномах семи из них присутствует пара хромосом с небольшими, едва различимыми терминальными ржаными фрагментами, у четырех – две пары хромосом с терминальными фрагментами ржи, а у РЛ21 – пара хромосом с транслокацией 1RS в одной из хромосом генома В пшеницы. Хотя четкой связи между наличием/отсутствием генетического материала ржи и фенотипи-

ческими особенностями РЛ нам пока установить не удалось, все линии потенциально полезны для пополнения коллекции ВИР как линии с чужеродным генетическим материалом.

В полевых условиях при наличии умеренного инфекционного фона, если судить по степени поражения сорта-стандарта 'Мироновская 808', иммунитет к возбудителю мучнистой росы проявила РЛ21, а высокоустойчивыми были РЛ4, РЛ11, РЛ16. В геномах этих линий, за исключением РЛ4, присутствует генетический материал ржи. Но связано или нет проявление устойчивости с присутствием этого материала еще предстоит доказать.

Особо следует отметить устойчивость РЛ к токсическому действию ионов алюминия. В последние десятилетия механизмы реакции растений на токсичность ионов алюминия интенсивно изучают (Kocjan et al., 2024). Показано, что в кислых почвах ($pH < 5,0$) Al превращается в мономерные формы $Al(OH)^{2+}$, Al^{3+} , $Al(OH)^{+}$ и $Al(OH)^{+}$, среди которых трехвалентная форма (Al^{3+}) наиболее вредна для роста и развития растений. Она активно взаимодействует с солями фосфорной кислоты, образуя нерастворимые или труднорастворимые фосфаты алюминия, что приводит к дефициту фосфора, доступного растениям. Проникая в корни, ионы Al^{3+} ограничивают усвоение растениями воды и питательных веществ, они ингибируют клеточный цикл и процесс удлинения клеток, что приводит к замедлению роста корней и в конечном итоге – к снижению урожайности (Ofoe et al., 2023). Замедление роста корней используется при лабораторной оценке устойчивости растений к ионам Al^{3+} .

Среди РЛ наиболее высокие показатели одновременно индексов длин ростка и корня имели РЛ1, РЛ3, РЛ8, РЛ9, РЛ14, РЛ17 и РЛ20. Напрямую устойчивость линий к токсическому действию ионов Al^{3+} не зависела от присутствия генетического материала ржи. Созданные линии могли получить ее от 'ТАМ 200', а этот сорт – от 'Centurk'. Однако полностью исключить влияние генетического материала ржи на этот признак нельзя, поскольку при введении транслокаций 1RS.1BL и особенно 1RS.1AL в другие сорта и линии нередко наблюдали существенное увеличение биомассы корней (Sharma et al., 2009).

Заключение

Благодаря многолетнему индивидуальному отбору на хорошую перезимовку и продуктивность в условиях г. Пушкина потомков одного необычного растения, найденного в посеве сорта 'ТАМ 200', создана серия из 21 РЛ. Исследования с использованием метода GISH показали, что все РЛ имели в соматических клетках 42 хромосомы. Из них у семи РЛ выявлена интрогрессия генетического материала ржи в одной паре хромосом, у четырех – в двух парах хромосом, а одна линия содержала транслокацию 1RS ржи в хромосоме генома В мягкой пшеницы. У девяти РЛ генетический материал ржи этим методом не обнаружен, и у всех РЛ не выявлен генетический материал пырея.

В двухлетних полевых опытах в географически различных пунктах большинство РЛ хорошо зимовали. По высоте растения они классифицированы преимущественно как среднерослые, а по признакам продуктивности колоса и растения – как незначительно уступающие сорту-стандарту 'Мироновская 808'.

При оценке на естественном инфекционном фоне (с. Екатеринино) иммунитет и высокую устойчивость (9

и 7 баллов) к местным популяциям возбудителя мучнистой росы проявили РЛ21 и РЛ4, РЛ11, РЛ16. Сорт 'Миловская 808' был среднеустойчивым.

По результатам лабораторной проверки устойчивости к токсическому действию ионов алюминия РЛ отнесены к группам «устойчивые» и «среднеустойчивые». Наиболее высокий уровень устойчивости корней к данному стрессору имела РЛ17.

Комплексную устойчивость к возбудителю мучнистой росы и действию токсичных ионов алюминия проявила РЛ21.

Созданные рекомбинантные линии, независимо от наличия/отсутствия у них чужеродных транслокаций, среднерослые, с хорошими показателями массы зерна с колоса и массы 1000 зерен, при этом хорошо зимующие, устойчивые к возбудителям мучнистой росы и/или токсическому действию ионов алюминия, перспективны для использования в научных исследованиях и отечественной селекции на расширение адаптационного потенциала создаваемых сортов и линий. Что касается вопросов о влиянии ржаных транслокаций на проявление различных признаков и об участии сорта 'ТАМ 200' в происхождении РЛ, то они остались пока открытыми. Для их выяснения, а также для оценки степени генетического сходства и различий РЛ нужно провести специальное исследование с использованием молекулярных маркеров генов различных признаков.

References / Литература

- Adonina I.G., Timonova E.M., Salina E.A. Introgressive hybridization of common wheat: results and prospects. *Russian Journal of Genetics*. 2021;57(4):390-407. DOI: 10.1134/S1022795421030029
- Baranova O.A., Mikhailova L.A., Kovalenko N.M., Khakimova A.G., Pyukkenen V.P., Mitrofanova O.P. Resistance of winter bread wheat accessions from the VIR plant genetic resources collection to stem rust (*Puccinia graminis* f. sp. *tritici*). Catalogue. St. Petersburg: VIZR; VIR; 2018. [in Russian] [Баранова О.А., Михайлова Л.А., Коваленко Н.М., Хакимова А.Г., Пюккенен В.П., Митрофанова О.П. Устойчивость образцов озимой мягкой пшеницы из коллекции генетических ресурсов растений ВИР к стеблевой ржавчине (*Puccinia graminis* f. sp. *tritici*). Каталог. Санкт-Петербург: ВИЗР; ВИР; 2018].
- Boehm Jr. J., Cai X. Enrichment and diversification of the wheat genome via alien introgression. *Plants (Basel)*. 2024;13(3):339. DOI: 10.3390/plants13030339
- Crespo-Herrera L.A., Garkava-Gustavsson L., Åhman I. A systematic review of rye (*Secale cereale* L.) as a source of resistance to pathogens and pests in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Hereditas*. 2017;154:14. DOI: 10.1186/s41065-017-0033-5
- Current List of Wheats with Rye and Alien Introgression: [website]. Available from: <https://rye-gene-map.de/rye-introgression> [accessed Oct. 02, 2025].
- Dorofeev V.F., Rudenko M.I., Filatenko A.A., Shitova I.P., Korneichuk V.I., Pokrovskaya N.F., Komarov V.I., Jarina G.N., Semenova L.V., Bareš I., Segalova J., Vlach M., Zdražil K., Maly J., Odehnal V., Lehman Chr. (comp.). The international COMECON list of descriptors for the genus *Triticum* L. Leningrad: VIR; 1984. [in Russian] [Международный классификатор СЭВ рода *Triticum* L. / сост. В.Ф. Дорофеев, М.И. Руденко, А.А. Филатенко, И.П. Шитова, В.А. Корнейчук, Н.Ф. Покровская, В.И. Комаров, Г.Н. Ярина, Л.В. Семенова, И. Бареш, Я. Сегалова, М. Влак, К. Задражил, Я. Малий, В. Одегнал, Х. Леманн. Ленинград: ВИР; 1984].
- Finkner R.E., Hsi D.G.H., Ferguson D.B. Performance of winter wheat varieties under dryland and irrigated conditions, Plains Branch Station, 1959-1966. *Agricultural Experiment Station Bulletin – New Mexico State University*. 1967;524:2-9. Available from: https://nmwrri.nmsu.edu/footer_pages/nm-wrri-library-database-files/wrri-library-pdfs/wrri-library/001171.pdf [accessed Oct. 02, 2025].
- GRIS. Genetic Resources Information System for Wheat and Triticale: [website]. Available from: <http://wheatpedigree.net/sort/show/11983> [accessed Oct. 02, 2025].
- Han G., Yan H., Li L., An D. Advancing wheat breeding using rye: a key contribution to wheat breeding history. *Trends in Biotechnology*. 2025;43(9):2170-2183. DOI: 10.1016/j.tibtech.2025.03.008
- Ji Y., Yang G., Li X., Wang H., Bao Y. Development and characterization of two wheat-rye introgression lines with resistance to stripe rust and powdery mildew. *International Journal of Molecular Sciences*. 2024;25(21):11677. DOI: 10.3390/ijms252111677
- Jiang J., Friebe B., Gill B.S. Chromosome painting of Amigo wheat. *Theoretical and Applied Genetics*. 1994;89(7-8):811-813. DOI: 10.1007/BF00224501
- Kocjan A., Kwasniewska J., Szurman-Zubrzycka M. Understanding plant tolerance to aluminum: exploring mechanisms and perspectives. *Plant and Soil*. 2024;507(1):195-219. DOI: 10.1007/s11104-024-06745-0
- Leitch A.R., Schwarzacher T., Jackson D., Leitch I.J. *In situ* hybridization: a practical guide. Oxford: BIOS Scientific; Royal Microscopical Society; 1994.
- Leonova I.N. Influence of alien genetic material on the manifestation of agronomically important traits of common wheat (*T. aestivum* L.). *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2018;22(3):321-328. [in Russian] [Леонова И.Н. Влияние чужеродного генетического материала на проявление хозяйственно важных признаков мягкой пшеницы (*T. aestivum* L.). *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2018;22(3):321-328]. DOI: 10.18699/VJ18.367
- Merezhko A.F., Udachin R.A., Zuev E.V., Filatenko A.A., Serbin A.A., Lyapunova O.A., Kosov V.Yu., Kurkiev U.K., Okhotnikova T.V., Navruzbekov N.A., Boguslavskiy R.L., Abdulaeva A.K., Chikida N.N., Mitrofanova O.P., Potokina S.A. Replenishment, preservation in living form and study of the world collection of wheat, *Aegilops* and triticale: guidelines (Popolneniye, sokhraneniye v zhivom vide i izucheniye mirovoy kolleksii pshenitsy, egilopsa i tritikale: metodicheskiye ukazaniya). A.F. Merezhko (ed.). St. Petersburg: VIR; 1999. [in Russian] [Мережко А.Ф., Удачин Р.А., Зуев Е.В., Филатенко А.А., Сербин А.А., Ляпунова О.А., Косов В.Ю., Куркиев У.К., Охотникова Т.В., Наврузбеков Н.А., Богуславский Р.Л., Абдулаева А.К., Чикида Н.Н., Митрофанова О.П., Потокина С.А. Пополнение, сохранение в живом виде и изучение мировой коллекции пшеницы, эгилоса и тритикале: методические указания / под ред. А.Ф. Мережко. Санкт-Петербург: ВИР; 1999].
- Nelson L.A., Hammons R.H., Baenziger P.S. G73-24 winter wheat varieties. Historical Materials from University of Nebraska – Lincoln. Extension 755; 1973. Available from: <https://digitalcommons.unl.edu/extensionhist/755> [accessed Oct. 02, 2025].
- Ofoe R., Thomas R.H., Asiedu S.K., Wang-Pruski G., Fofana B., Abbey L. Aluminum in plant: Benefits, toxicity and tolerance mechanisms. *Frontiers in Plant Science*. 2023;13:1085998. DOI: 10.3389/fpls.2022.1085998

- Plotnikova L.Ya., Knaub V.V. Exploitation of the genetic potential of *Thinopyrum* and *Agropyron* genera to protect wheat from diseases and environmental stresses. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2024;28(5):536-553. [in Russian] (Плотникова Л.Я., Кнауб В.В. Использование генетического потенциала родов *Thinopyrum* и *Agropyron* для защиты пшеницы от болезней и абиотических стрессов. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2024;28(5):536-553). DOI: 10.18699/vjgb-24-60
- Ren T., Jiang Q., Sun Z., Ren Z., Tan F., Yang W. et al. Development and characterization of novel wheat-rye 1RS-1BL translocation lines with high resistance to *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*. *Phytopathology*. 2022;112(6):1310-1315. DOI: 10.1094/PHYTO-07-21-0313-R
- Schmidt J.W. A plant breeder looks at the problem of distinguishing varieties. *Journal of Seed Technology*. 1978;3(2):57-60.
- Scholz M., Pendinen G. The effect of homoeologous meiotic pairing in tetraploid *Hordeum bulbosum* L. × *H. vulgare* L. hybrids on alien introgressions in offspring. *Cytogenetic and Genome Research*. 2016;150(2):139-149. DOI: 10.1159/000455141
- Scholz M., Ruge-Wehling B., Habekuss A., Schrader O., Pendinen G., Fischer K. et al. *Ryd4* (*Hb*): a novel resistance gene introgressed from *Hordeum bulbosum* into barley and conferring complete and dominant resistance to the barley yellow dwarf virus. *Theoretical and Applied Genetics*. 2009;119(5):837-849. DOI: 10.1007/s00122-009-1093-3
- Sharma S., Bhat P.R., Ehdai B., Timothy J.C., Lukaczevski A.J., Waines J.G. Integrated genetic map and genetic analysis of a region associated with root traits on the short arm of rye chromosome 1 in bread wheat. *Theoretical and Applied Genetics*. 2009;119(5):783-793. DOI: 10.1007/s00122-009-1088-0
- Sivasamy M., Jayaprakash P., Vikas V.K., Bhardwaj S.C., Singh G.P., Tomar S.M.S., et al. Gene stewardship in developing improved Indian bread wheat cultivars and genetic stocks with low terminal disease value-A compendium. Part I: Introgression of leaf rust resistance genes. *Nilgiri Wheat News*. 2018;10(10):3-30.
- Taylor G., Foy C. Mechanisms of aluminum tolerance in *Triticum aestivum* L. (wheat). I. Differential pH induced by winter cultivars in nutrient solutions. *American Journal of Botany*. 1985;72(5):695-701. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1985.tb08327.x
- Washington State Crop Improvement Association: [website]. Available from: <https://washingtoncrop.com/documents/Archives-Wheat/Centurk-Lancer.pdf> [accessed Jan. 20, 2025].
- World Weather. Weather in Pushkin (Pogoda v Pushkine): [website]. [in Russian] (World Weather. Порода в Пушкине: [сайт]). URL: <https://world-weather.ru/pogoda/russia/pushkin> [дата обращения: 02.10.2025].
- Yakovleva O.V. Aluminum resistance of malting barley. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2021;182(4):126-131. [in Russian] (Яковлева О.В. Алюмоустойчивость пивоваренного ячменя. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2021;182(4):126-131). DOI: 10.30901/2227-8834-2021-4-126-131
- Yakovleva O.V., Kapeshinskiy A.M., Kovaleva O.N. Aluminium toxic ions tolerance in cultivated and wild barley. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2009;165:51-54. [in Russian] (Яковлева О.В., Капешинский А.М., Ковалева О.Н. Устойчивость культурного и дикого ячменя к действию токсичных ионов алюминия. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2009;165:51-54).
- Yakovleva O.V., Kovaleva O.N. Catalogue of the VIR global collection. Issue 824. Barley. Characteristics of barley samples for resistance to toxic aluminum ions (H⁺ + Al³⁺). St. Petersburg: VIR; 2015. [in Russian] (Яковлева О.В., Ковалева О.Н. Каталог мировой коллекции ВИР. Выпуск 824. Ячмень. Характеристика образцов ячменя по устойчивости к токсичным ионам алюминия (H⁺ + Al³⁺). Санкт-Петербург: ВИР; 2015).
- Zaitsev G.N. Mathematical statistics in experimental botany (Matematicheskaya statistika v eksperimentalnoy botanike). Moscow: Nauka; 1984. [in Russian] (Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. Москва: Наука; 1984).
- Zhang P., Kynast R., Friebe B. Protocol for GISH genomic *in situ* hybridization. Manhattan, KS: Kansas State University; 2001. Available from: <https://www.k-state.edu/wgrc/images/pdfs/GISH.pdf> [accessed Oct. 02, 2025].

Информация об авторах

Ольга Павловна Митрофанова, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, o.mitrofanova@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-9171-2964>

Анида Галиевна Хакимова, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, a.hakimova@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-0481-8462>

Галина Ивановна Пендинен, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, pendinen@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2814-7074>

Ольга Владимировна Яковлева, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, o.yakovleva@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-6537-0868>

Валентина Алексеевна Лосева, младший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Екатеринбургская опытная станция – филиал ВИР, 393023 Россия, Тамбовская область, Никифоровский район, с. Екатеринино, ул. Парковая, ekosvir@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0003-4716-3766>

Information about the authors

Olga P. Mitrofanova, Dr. Sci. (Biology), Chief Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, o.mitrofanova@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-9171-2964>

Anida G. Khakimova, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, a.hakimova@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-0481-8462>

Galina I. Pendinen, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, pendinen@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2814-7074>

Olga V. Yakovleva, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, oly.yakovleva@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-6537-0868>

Valentina A. Loseva, Associate Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Yekaterinino Experiment Station – branch of VIR, Parkovaya St., Yekaterinino Village, Nikiforovsky District, Tambov Province 393023, Russia, ekosvir@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0003-4716-3766>

Вклад авторов: Митрофанова О. П. – общее руководство; разработка концепции; проведение исследований; обобщение, анализ, интерпретация полученных данных; критическая доработка с целью улучшения содержания статьи; редактирование. Хакимова А. Г. – разработка концепции; проведение исследований, создание рекомбинантных линий (РЛ), их изучение в условиях Северо-Западного региона РФ; подготовка первоначального текста статьи. Пендинен Г. И. – цитогенетический анализ РЛ; подготовка первоначального текста статьи. Яковлева О. В. – оценка устойчивости РЛ к действию токсических ионов Al^{3+} ; подготовка первоначального текста статьи. Лосева В. А. – оценка РЛ в условиях Центрально-Черноземного региона РФ; подготовка первоначального текста статьи.

Contribution of the authors: Mitrofanova O. P. – general supervision; concept development; research; summarizing, analyzing, and interpreting the obtained data; critical revision to improve the content of the article; editing. Khakimova A. G. – concept development, research, development of recombinant lines (RLs), their study under the conditions of the Northwestern Region of Russia; preparation of the initial text of the manuscript. Pendinen G. I. – cytogenetic analysis of the RLs; preparation of the initial text of the manuscript. Yakovleva O. V. – assessment of the RL resistance to the effect of toxic Al^{3+} ions; preparation of the initial text of the manuscript. Loseva V. A. – assessment of the RLs under the conditions of the Central Black Earth Region of Russia; preparation of the initial text of the manuscript.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 24.10.2025; одобрена после рецензирования 02.02.2026; принята к публикации 06.04.2026. The article was submitted on 24.10.2025; approved after reviewing on 02.02.2026; accepted for publication on 06.04.2026.