

 pismavavilov.ru

DOI 10.18699/LettersVJ-2023-9-14

### Обзор

## Создание и изучение коллекции интрогрессивных линий мягкой пшеницы, полученных с участием *Triticum timopheevii* (Zhuk.) Zhuk.

И.Н. Леонова  , В.К. Шумный

**Аннотация:** Одним из научных направлений, которые развивались в Институте цитологии и генетики СО РАН во второй половине XX века, было изучение процессов, протекающих при межвидовой гибридизации. Основная цель отдаленной гибридизации заключается в использовании потенциала дикорастущих и культурных родичей мягкой пшеницы для расширения генетического разнообразия по хозяйственно важным признакам. В рамках данного направления созданы интрогрессивные линии мягкой пшеницы с генетическим материалом тетраплоидного вида *Triticum timopheevii*. Цель создания таких линий состояла в переносе эффективных генов устойчивости к грибным болезням в генофонд культивируемых сортов яровой мягкой пшеницы. В настоящее время коллекция интрогрессивных линий включает 100 образцов, полученных на основе пяти сортов мягкой пшеницы (Саратовская 29, Скала, Иртышанка 10, Целинная 20 и Новосибирская 67). С использованием интрогрессивных линий проведен ряд фундаментальных и прикладных исследований, посвященных изучению процессов стабилизации гибридного генома, характера хромосомных замещений и транслокаций, картированию генов устойчивости к возбудителям бурой и стеблевой ржавчины, созданию доноров локусов устойчивости к бурой ржавчине и анализу линий по признакам качества зерна. В данном обзоре кратко описаны история создания интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii* и основные результаты, полученные с их участием.

**Ключевые слова:** интрогрессивные линии *T. aestivum*/*T. timopheevii*; цитологическая стабильность; гены устойчивости; грибные болезни; признаки качества; микроэлементы.

**Для цитирования:** Леонова И.Н., Шумный В.К. Создание и изучение коллекции интрогрессивных линий мягкой пшеницы, полученных с участием *Triticum timopheevii* (Zhuk.) Zhuk. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2023;9(3):111-116. DOI 10.18699/LettersVJ-2023-9-14

**Благодарности:** Статья подготовлена в рамках бюджетного проекта № FWNР-2022-0017. Исследования микроэлементов в зерне интрогрессивных линий проведены при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект 23-16-00041, <https://rscf.ru/project/23-16-00041/>).


### Review


## Development and study of the common wheat introgression lines obtained with the participation of *Triticum timopheevii* (Zhuk.) Zhuk.

I.N. Leonova  , V.K. Shumny

**Abstract:** One of the scientific directions at the Institute of Cytology and Genetics in the second half of the 20<sup>th</sup> century was the study of the processes occurring during interspecific hybridization. The main goal of distant hybridization is to use the potential of wild and cultivated wheat relatives for the widening of genetic diversity of agronomically important traits. Within the framework of this task, introgression lines of common wheat with the genetic material of the tetraploid species *Triticum timopheevii* were created. The purpose of development of these lines was to transfer effective fungal disease resistance genes into the gene pool of cultivated varieties of spring bread wheat. Currently, the collection includes 100 lines obtained on the basis of five varieties of bread wheat (Saratovskaya 29, Skala, Irtyshanka 10, Tcelinnaya 20, and Novosibirskaya 67). Using the lines, a number of fundamental and applied studies were carried out, such as studying the processes of stabilization of the hybrid genome, investigation of the nature of chromosome substitutions and translocations, mapping genes for resistance to leaf and stem rust pathogens, creating donors for leaf rust resistance loci, and studying

Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия  
Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

 leonova@bionet.nsc.ru

 Леонова И.Н., Шумный В.К., 2023

lines on grain quality traits. This review briefly describes the history of the creation of *T. aestivum*/*T. timopheevii* introgression lines and the main results obtained with their use.

**Key words:** introgression lines *T. aestivum*/*T. timopheevii*; cytological stability; resistance genes; fungal diseases; quality traits; microelements.

**For citation:** Leonova I.N., Shumny V.K. Development and study of the common wheat introgression lines obtained with the participation of *Triticum timopheevii* (Zhuk.) Zhuk. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2023;9(3):111-116. DOI 10.18699/LettersVJ-2023-9-14 (in Russian)

**Acknowledgements:** The work was carried out within the framework of the budget project No. FWNR-2022-0017. The study of microelements in the grain of introgression lines was done with the financial support of the Russian Science Foundation (project No. 23-16-00041, <https://rscf.ru/project/23-16-00041/>).

## Введение

В Институте цитологии и генетики Сибирского отделения РАН находится уникальная коллекция интрогрессивных линий, созданных на основе скрещивания сортов мягкой пшеницы (*T. aestivum* L., геном AABBDD) с тетраплоидной пшеницей *Triticum timopheevii* (Zhuk.) Zhuk. (геном A<sup>4</sup>A<sup>4</sup>TGG). Работа инициирована в начале семидесятых годов прошлого века В.В. Хвостовой в рамках исследований в области цитогенетики отдаленных гибридов пшеницы. Целью создания гибридных форм с участием *T. timopheevii* было получение нового генетического материала с устойчивостью к грибным болезням, который можно было использовать в селекции в качестве источников признаков резистентности. Известно, что пшеницы группы *Timopheevi* обладают высокой устойчивостью к различным видам грибных патогенов – бурой, стеблевой и желтой ржавчине, мучнистой росе, твердой и пыльной головне (Жуковский, 1985). Ряд данных свидетельствует об устойчивости этого вида к насекомым-вредителям: шведской и гессенской мухам (Дорофеев, 1987). Под руководством Веры Вениаминовны начаты подробные цитогенетические исследования созданных гибридных форм *T. aestivum*/*T. timopheevii*, особенностей протекания мейоза и причин его нарушения. Изучение гибридных форм продолжено в лаборатории молекулярной генетики и цитогенетики растений ИЦиГ СО РАН с привлечением новых методов цитологического и молекулярного анализов. В обзоре кратко приведены основные научные результаты, полученные с использованием коллекции интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii*.

## Создание интрогрессивных линий

### *T. aestivum*/*T. timopheevii*

Основная коллекция получена от скрещивания пяти сортов мягкой пшеницы (Саратовская 29, Скала, Иртышанка 10, Целинная 20 и Новосибирская 67) с образцом *T. timopheevii* var. *viticulosum* (рис. 1). Гибридные растения F<sub>1</sub> однократно бэккроссированы на исходный сорт мягкой пшеницы. В течение последующих поколений самоопыления проведен отбор цитологически стабильных форм с устойчивостью к полевой популяции бурой ржавчины (патоген *Puccinia triticina* Erikss.), типичной для западносибирского региона (см. рис. 1).

В процессе отбора на устойчивость создано более 70 интрогрессивных линий, отличающихся как типом реакции по отношению к патогену бурой ржавчины (от иммунного до среднеустойчивого), так и другими фенотипическими признаками (например, длина вегетационного периода, длина стебля и колоса, остистость, компоненты урожайности).

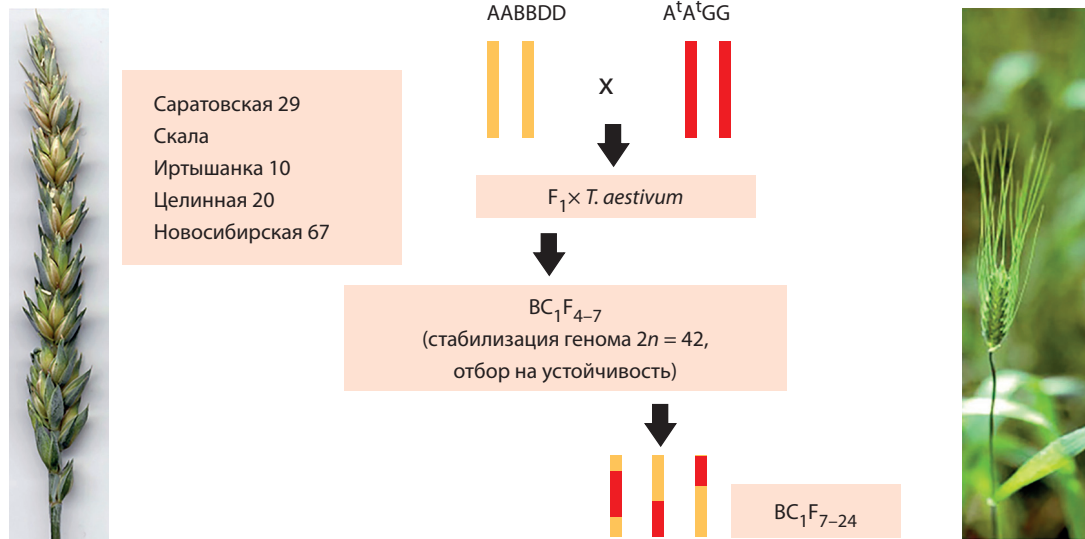
Кроме устойчивости к бурой ржавчине выявлено четыре образца с устойчивостью к стеблевой ржавчине (патоген *Puccinia graminis*), двадцать – с устойчивостью к мучнистой росе (*Blumeria graminis*), пять – к листовостебельным пятнистостям (*Bipolaris sorokiniana*) и 16 – к пыльной головне (*Ustilago tritici*) (Kalinina, Budashkina, 2001; Leonova et al., 2011).

В дальнейшем линии, созданные на основе сортов Скала и Саратовская 29, использованы в дополнительных циклах бэккроссирования для создания генотипов с единичными фрагментами генома *T. timopheevii*, которые содержат гены устойчивости к бурой ржавчине (Timonova et al., 2013). В настоящее время в составе коллекции 100 образцов, отличающихся числом и хромосомной локализацией чужеродных фрагментов.

## Цитологическая стабильность и особенность хромосомных замещений и транслокаций у интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii*

К одним из основных требований, которые предъявляют донорам хозяйственно важных признаков, относится цитологическая стабильность новых генотипов. Изучение конъюгации хромосом у гибридов первых поколений от самоопыления показало, что от 40 до 73 % форм были цитологически стабильными уже в поколении BC<sub>1</sub>F<sub>4</sub> (Шкутина и др., 1988). При этом отмечено, что на скорость стабилизации гибридного генома существенно влияет сорт мягкой пшеницы. После того как была определена хромосомная локализация интрогрессированных фрагментов у продвинутых поколений гибридов (BC<sub>1</sub>F<sub>20</sub>), установлено, что цитологическая стабильность зависит не только от сорта пшеницы, но и числа чужеродных фрагментов, а также вклада отдельных хромосом (Gordeeva et al., 2009).

Для изучения характера и хромосомной локализации фрагментов генетического материала *T. timopheevii* использован арсенал различных методов, которые включали биохимические маркеры, ДНК-маркеры (SSR и SNP) и цитологический анализ с помощью С-бэндинга и гибридизации *in situ*. Применение в качестве маркеров чужеродного генетического материала изоферментов мягкой пшеницы с известным генетическим контролем оказалось эффективным для выявления ряда замещений у гибридных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii*. Так, оценка активности и электрофоретических спектров малатдегидрогеназы и эстеразы у цитологически стабильных 42-хромосомных гибридов BC<sub>1</sub>F<sub>4-7</sub> позволила заключить, что у линий произошло замещение хромосом 1А и 3В пшеницы на 1А<sup>4</sup> и 3G хромосомы *T. timopheevii* (Калинина и др., 1987а, б).

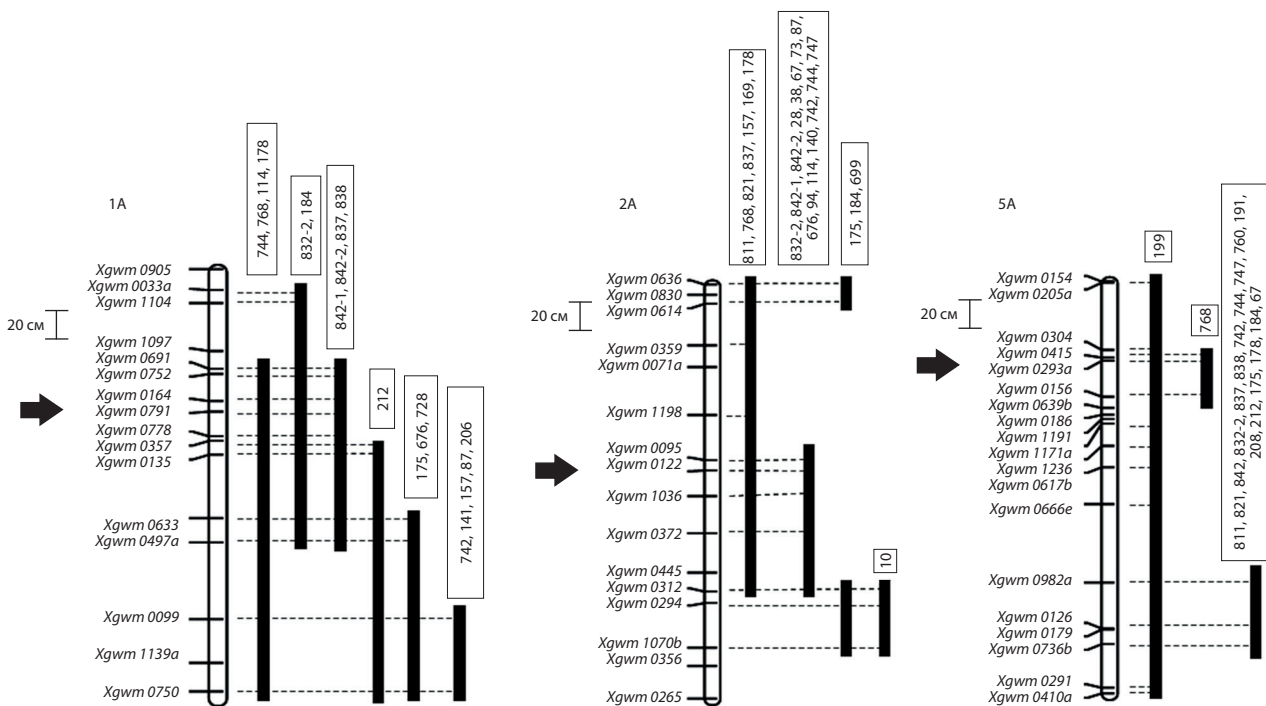


**Рис. 1.** Схема создания интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii*  
**Fig. 1.** Scheme of *T. aestivum*/*T. timopheevii* introgression lines development

Хромосомная локализация фрагментов *T. timopheevii* в геноме интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii*  
 Chromosomal localization of *T. timopheevii* genome fragments in *T. aestivum*/*T. timopheevii* introgression lines

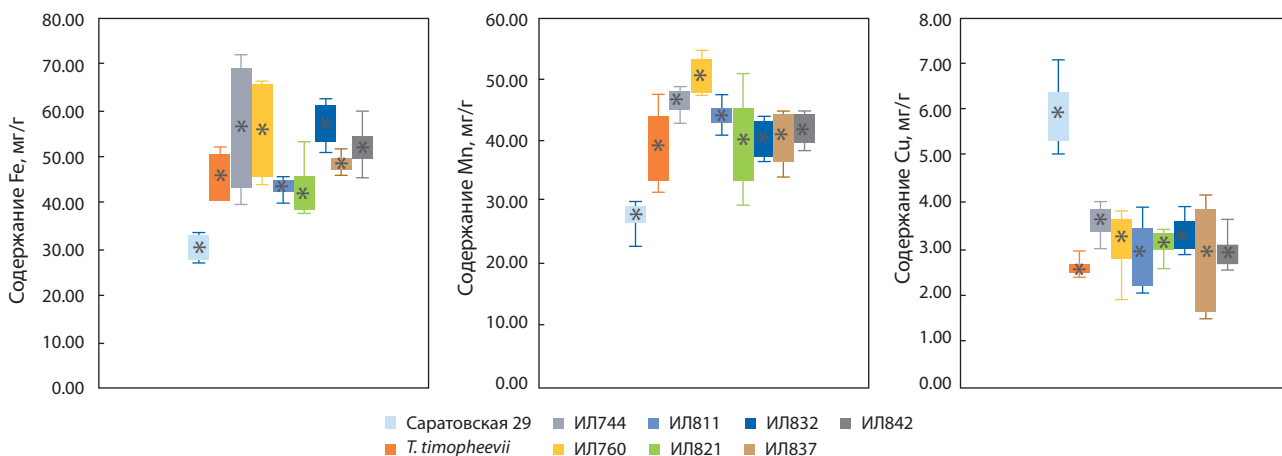
Сорт мягкой пшеницы	Линия	Хромосома/геном																							
		1			2			3			4			5			6			7					
		A	B	D	A	B	D	A	B	D	A	B	D	A	B	D	A	B	D	A	B	D			
Саратовская 29	742	+L	-	-	+L	+SL	-	-	-	-	-	+L	+L	+L	-	-	+L	-	-	-	-	-			
	744	+SL	-	-	+L	-	+S	-	+L	-	-	-	-	+L	+L	+SL	-	+SL	-	-	-	-			
	747	-	-	-	+L	+SL	-	-	-	-	-	-	-	+L	+L	-	-	+L	-	-	-	-			
	760	-	+S	-	-	+SL	-	-	+L	-	-	-	-	+L	+L	-	-	+L	+S	-	-	-			
	768	+SL	-	-	+SL	+SL	-	-	-	-	-	-	-	+L	+L	-	-	+L	-	-	-	-			
	811	-	-	-	+SL	-	-	+L	-	-	-	+L	-	+L	-	-	-	-	-	-	-	-			
	821	-	-	-	+SL	+SL	-	-	-	-	-	+L	-	+L	-	-	-	-	-	-	-	-			
	832-2	+SL	-	-	+L	+SL	-	-	+L	-	-	+L	-	+L	+L	-	-	+L	+L	-	-	-			
	837	+SL	-	-	+SL	-	-	-	-	-	-	-	-	+L	+L	-	-	+L	-	-	-	-			
	838	+SL	+S	-	-	+SL	-	-	-	-	-	-	-	+L	+L	-	-	+L	-	-	-	-			
842-1	+SL	-	-	+L	-	-	-	-	-	-	-	-	+L	-	-	-	-	-	-	-	-				
842-2	+SL	-	-	+L	+SL	-	-	-	-	-	-	-	+L	+L	-	-	+SL	-	-	-	-				
Скала	141	+L	-	-	-	+SL	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+SL	-	-	-	-			
	157	+L	-	-	+SL	+SL	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+SL	-	-	+L	-	-			
	169	-	-	-	+SL	+SL	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+L	-	-	-	-			
	175	+L	-	-	+S,L	-	-	-	-	-	-	-	-	+L	+L	-	-	+SL	-	+L	-	-			
	178	+SL	-	-	+SL	-	-	-	-	-	-	-	-	+L	+L	-	-	-	-	-	-	-			
	184	+SL	+L	-	+S,L	+SL	-	-	-	-	-	-	-	+L	+L	-	-	+SL	-	-	-	-			
Иртышанка 10	10	-	+S	-	+L	+SL	-	-	-	-	-	-	-	+L	-	-	+SL	-	-	-	-				
	28	-	-	-	+L	-	-	-	-	-	-	-	-	+L	-	-	+SL	-	-	-	-				
	38	-	+S	-	+L	+SL	-	+L	-	-	-	-	-	+L	-	-	+SL	-	-	-	-				
	67	-	-	-	+L	-	-	-	+L	-	-	-	-	+L	-	-	+SL	-	-	+L	-	-			
	73	-	-	-	+L	+SL	-	-	-	-	-	-	-	+L	-	-	+SL	-	-	-	-	-			
	87	+L	-	-	+L	-	-	-	-	-	-	-	+L	-	+L	-	-	-	-	-	-	-			
	94	-	+S	-	+L	-	-	+S	-	-	-	-	-	+L	-	-	+SL	-	-	-	-	-			
Целинная 20	114	+SL	-	-	+L	-	-	-	-	-	-	-	-	+L	-	-	+SL	-	-	-	-				
	140	-	+S	-	+L	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+SL	-	-	-	-				
	191	-	-	-	-	+SL	-	-	-	-	-	-	+L	+L	-	-	+L	-	-	-	-				
	199	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+L	+SL	+SL	-	-	-	-	-	-	-			
	206	+L	-	-	-	+SL	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+SL	+S	-	-	+SL			
	208	-	+S	-	-	+SL	-	-	-	-	-	-	-	+L	+L	-	-	+SL	-	-	-	-			
Новосибирская 67	212	+L	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+L	+L	-	-	+SL	-	-	-	-				
	676	+L	-	-	+L	-	-	-	-	-	-	-	-	+SL	-	-	+L	-	-	-	-				
	699	-	-	-	+S,L	+L	-	-	-	-	-	-	-	+L	-	-	-	-	-	-	-				
	728	+L	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+L	-	-	-	+S	+L	-	-	-			
	732	-	+SL	-	-	+L	-	-	-	-	-	-	-	+L	-	-	-	+S	+L	-	-	-			

Примечание. -/+ означает наличие или отсутствие генетического материала *T. timopheevii*; S/L – короткое/длинное плечо хромосомы



**Рис. 2.** Схематическая иллюстрация протяженности фрагментов *T. timopheevii* в хромосомах 1А, 2А и 5А. Черные блоки указывают на протяженность фрагментов интрогрессии, номера линий помещены над блоками. Порядок SSR-маркеров соответствует генетическим картам хромосом *T. aestivum* и *T. timopheevii* (Röder et al., 1998; Salina et al., 2006). Стрелками указано вероятное положение центромеры. Линии 742, 744, 747, 760, 768, 811, 821, 832-2, 837, 838, 842-1, 842-2 получены от сорта Саратовская 29, линии 141, 157, 169, 175, 178, 184 – от сорта Скала, линии 28, 38, 67, 73, 87, 94, 140 – от сорта Иртышанка 10, линии 191, 199, 206, 208, 212 – от сорта Целинная 20, линии 676, 728, 699 – от сорта Новосибирская 67

**Fig. 2.** Schematic illustration of the length of *T. timopheevii* fragments in chromosomes 1A, 2A, and 5A. Black blocks indicate the length of introgression fragments; line numbers are placed above the blocks. The order of SSR markers corresponds to the genetic maps of *T. aestivum* and *T. timopheevii* chromosomes (Röder et al., 1998; Salina et al., 2006). The arrows indicate the position of the centromere. Lines 742, 744, 747, 760, 768, 811, 821, 832-2, 837, 838, 842-1, 842-2 were obtained on the base of cv. Saratovskaya 29, lines 141, 157, 169, 175, 178, 184 from cv. Skala, lines 28, 38, 67, 73, 87, 94, 140 from cv. Irtyshanka 10, lines 191, 199, 206, 208, 212 from Tcelinnaya 20, lines 676, 728, 699 from Novosibirskaya 67



**Рис. 3.** Распределение интрогрессивных линий и родительских форм (*T. timopheevii* и сорт Саратовская 29) по содержанию микроэлементов в зерне. Приведены результаты, полученные при полевых испытаниях образцов в экологических условиях Новосибирской области

**Fig. 3.** Distribution of introgression lines and parental forms (*T. timopheevii* and variety Saratovskaya 29) according to the content of grain microelements. The results were obtained during field evaluation of samples in ecological conditions of Novosibirsk region

Детальное изучение хромосомных перестроек, выявленных в геноме гибридных линий поколений  $BC_1F_{4-7}$ , проведено с помощью метода С-окрашивания хромосом. Е.Д. Бадаевой с коллегами идентифицированы хромосомы,

для которых показана наиболее высокая частота замещений и транслокаций (Бадаева и др., 1990, 2010; Badaeva et al., 1991). На основании этих данных отмечено, что искусственный отбор на устойчивость к бурой ржавчине приводит к

изменению спектров замещений и транслокаций, а также их числа.

Поскольку метод С-бэндинга недостаточно эффективен в выявлении транслокаций и замещений в геноме А и не позволяет определять мелкие транслокации, коллекция интрогрессивных линий генотипирована маркерами SSR и SNP с известной хромосомной локализацией в геноме мягкой пшеницы и *T. timopheevii*. В настоящее время все линии данной коллекции паспортизированы по числу, хромосомной локализации и протяженности интрогрессированных фрагментов (рис. 2). Некоторые линии охарактеризованы методом флуоресцентной гибридизации *in situ* (FISH), что позволило выявить негомеологические транслокации (Timonova et al., 2013). Список линий с указанием хромосомной локализации интрогрессированных фрагментов представлен в таблице и частично опубликован ранее (Leonova et al., 2002, 2011).

#### Линии *T. aestivum*/*T. timopheevii* как источник генетических факторов для устойчивости к стрессу и повышения качества зерна

Все интрогрессивные линии данной коллекции характеризуются устойчивостью к возбудителю бурой ржавчины *Puccinia triticina*. Несмотря на то что отбор на устойчивость проведен в полевых условиях западносибирского региона, дальнейший скрининг на стадии взрослых растений в полевых условиях других регионов и на ювенильной стадии в лабораторных условиях показал, что линии проявляют устойчивость к различным патотипам патогена. При проведении картирования генов, определяющих устойчивость к бурой ржавчине, выявлено два локуса – *LrTt1* и *LrTt2* – в хромосомах 2А и 5В соответственно, не аллельных известным *Lr*-генам (Leonova et al., 2004, 2010). Полногеномный поиск ассоциаций, проведенный с использованием коллекции интрогрессивных линий, продемонстрировал, что фрагмент интрогрессии от *T. timopheevii* содержит новый локус устойчивости к стеблевой ржавчине в длинном плече хромосомы 5В (Leonova et al., 2020).

Интрогрессивные линии, содержащие единичные интрогрессии в хромосомах 2А и 5В, проверены на засухо- и солеустойчивость. Установлено, что влияние участков интрогрессии на проявление данных признаков зависит как от хромосомной локализации фрагментов генома *T. timopheevii*, так и сорта-реципиента (Юдина и др., 2014, 2015).

Кроме устойчивости к возбудителям грибных заболеваний интерес представляют другие хозяйственно важные признаки, такие как содержание белка в зерне и его минеральный состав. У линий разных поколений от самоопыления изучен состав запасных белков, которые образуют клейковинный комплекс – глиадинов и глютелинов. В работах Н.П. Калининой с коллегами (Калинина и др., 1984) и Л.В. Обуховой и с коллегами (Обухова и др., 2009; Обухова, Шумный, 2016) показано, что некоторые линии содержат аллели запасных белков, характерные для *T. timopheevii*. Содержание белка и клейковины и технологические свойства муки у этих линий были достоверно выше и лучше по сравнению с исходными родительскими формами (Обухова и др., 2008; Обухова, Будашкина, 2014).

Детального исследования минерального состава всей коллекции интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii* до настоящего времени не проводилось. Нами проанализировано содержание цинка (Zn), железа (Fe), марганца (Mn) и меди (Cu) у интрогрессивных линий ( $BC_1F_{2,4}$ ), полученных на основе сорта Саратовская 29. Так, по содержанию Fe и Mn интрогрессивные линии и вид *T. timopheevii* превосходили сорт Саратовская 29, тогда как содержание Cu было достоверно выше у сорта мягкой пшеницы (рис. 3). В отношении Zn статистически значимых различий между образцами не обнаружено.

#### Заключение

В статье кратко изложены основные результаты исследований, которые проведены с использованием коллекции интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii* в Институте цитологии и генетики СО РАН с момента создания линий и до настоящего времени. Коллекция интрогрессивных линий охарактеризована по комплексу хозяйственно важных фенотипических признаков и генотипирована с помощью маркеров SSR и SNP. Генетическая коллекция является перспективной для проведения как фундаментальных, так и прикладных исследований и для поиска и картирования новых локусов при создании доноров признаков стрессоустойчивости и качества зерна.

#### Список литературы / References

- Бадаева Е.Д., Будашкина Е.Б., Бадаев Н.С., Калинина Н.П., Шкутина Ф.М. Особенности замещения хромосом в гибридах *Triticum aestivum* × *T. timopheevii*. Докл. АН СССР. 1990;311(6):1472-1475 [Badaeva E.D., Budashkina E.B., Kalinina N.P., Shkutina F.M. Substituted chromosomes in hybrids of *Triticum aestivum* × *T. timopheevii*. Doklady Akademii Nauk SSSR = Proceedings of the USSR Academy of Sciences. 1990;311(6):1472-1475 (in Russian)]
- Бадаева Е.Д., Будашкина Е.Б., Билинская Е.Н., Пухальский В.А. Закономерности межгеномных замещений хромосом у межвидовых гибридов пшеницы и их использование для создания генетической номенклатуры хромосом *Triticum timopheevii*. Генетика. 2010;46(7):869-886 [Badaeva E.D., Budashkina E.B., Bilinskaya E.N., Pukhalskiy V.A. Intergenic chromosome substitutions in wheat interspecific hybrids and their use in the development of a genetic nomenclature of *Triticum timopheevii* chromosomes. Rus. J. Genet. 2010;46(7):769-785]
- Дорофеев В.Ф., Удачин Р.А., Семенова Л.В., Новикова М.В., Градчаннинова О.Д., Шитова И.П., Мережко А.Ф., Филатенко А.А. Пшеницы мира. Под ред. В.Ф. Дорофеева. Ленинград: Агропромиздат, 1987 [Dorofeev V.F., Udachin R.A., Semenova L.V., Gradchaninova O.D., Shitova I.P., Merezko A.F., Filatenko A.A. Wheats of the World. V.F. Dorofeev (Ed.). Leningrad: Agropromizdat Publ., 1987 (in Russian)]
- Жуковский П.М. Избранные труды. Ленинград: Агропромиздат, 1985 [Zhukovsky P.M. Selected works. Leningrad: Agropromizdat Publ., 1985 (in Russian)]
- Калинина Н.П., Будашкина Е.Б., Леонтьев Ф.П. Наследование глиадинов, специфичных для *T. timopheevii*, интрогрессированных в сорта мягкой пшеницы. Цитология и генетика. 1984;(5):356-360 [Kalinina N.P., Budashkina E.B., Leontiev F.P. Inheritance of *T. timopheevii*-specific gliadins introgressed into common wheat varieties. Cytology and Genetics. 1984;(5):356-360 (in Russian)]
- Калинина Н.П., Черкасова М.В., Будашкина Е.Б. Малатдегидрогеназа как генетический маркер при анализе межвидовых гибридов пшеницы (*Triticum aestivum* L. × *T. timopheevii* Zhuk.). Генетика. 1987a;23(7):1240-1246 [Kalinina N.P., Cherkasova M.V., Budashkina E.B. Malate dehydrogenase as a genetic marker in the analysis of interspecific hybrids of wheat (*Triticum aestivum* L. × *T. timopheevii* Zhuk.). Genetika = Genetics (Moscow). 1987a;23(7):1240-1246 (in Russian)]

- Калинина Н.П., Черкасова М.В., Будашкина Е.Б. Изучение эстеразы зерновки межвидовых гибридов пшеницы (*T. aestivum* × *T. timopheevii* Zhuk.). *Цитология и генетика*. 1987;21(2):122-126  
[Kalinina N.P., Cherkasova M.V., Budashkina E.B. Study of grain esterase of interspecific hybrids of wheat (*T. aestivum* × *T. timopheevii* Zhuk.). *Cytology and Genetics*. 1987;21(2):122-126 (in Russian)]
- Обухова Л.В., Будашкина Е.Б. Корреляционный анализ зависимости силы муки от запасных белков пшеницы. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2014;18(4/1):807-811  
[Obukhova L.V., Budashkina E.B. Analysys of the correlation between wheat dough strength and storage proteins. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2014;18(4/1):807-811 (in Russian)]
- Обухова Л.В., Будашкина Е.Б., Ермакова М.Ф., Калинина Н.П., Шумный В.К. Качество зерна и муки у интрогрессивных линий яровой мягкой пшеницы с генами устойчивости к листовой ржавчине от *Triticum timopheevii* Zhuk. С.-х. биология. 2008;5(3):38-42  
[Obukhova L.V., Budashkina E.B., Ermakova M.F., Kalinina N.P., Shumny V.K. Grain and flour quality in introgressive spring soft wheat lines with leaf rust resistance genes from *Triticum timopheevii* Zhuk. *Selskokhozyaystvennaya Biologiya = Agricultural Biology*. 2008;5(3):38-42 (in Russian)]
- Обухова Л.В., Будашкина Е.Б., Шумный В.К. Исследование запасных белков у интрогрессивных линий мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L. × *Triticum timopheevii* Zhuk.), устойчивых к бурой листовой ржавчине. *Генетика*. 2009;45(3):360-368  
[Obukhova L.V., Budashkina E.B., Shumny V.K. A study of the storage proteins in the introgression lines of common wheat (*Triticum aestivum* L. × *T. timopheevii* Zhuk.) resistant to brown leaf rust. *Rus. J. Genet*. 2009;45(3):313-321]
- Обухова Л.В., Шумный В.К. Анализ наследования запасных белков эндосперма линией сорта мягкой пшеницы Саратовская 29 от ее родительских форм. *Генетика*. 2016;52(1):59-65  
[Obukhova L.V., Shumny V.K. The inheritance of endosperm storage proteins by the line of the saratovskaya 29 cultivar of common wheat from its parental forms. *Rus. J. Genet*. 2016;52(1):49-55]
- Шкутина Ф.М., Калинина Н.П., Усова Т.К. Роль сорта мягкой пшеницы в уровне интрогрессии чужеродного генетического материала в ее геноме и в скорости стабилизации гибридной формы. *Генетика*. 1988;24(1):98-109  
[Shkutina F.M., Kalinina N.P., Usova T.K. The role of the common wheat variety in the level of introgression of alien genetic material into its genome and in the rate of stabilization of the hybrid form. *Genetika = Genetics (Moscow)*. 1988;24(1):98-109 (in Russian)]
- Юдина Р.С., Леонова И.Н., Салина Е.А., Хлесткина Е.К. Влияние чужеродных интрогрессий в геноме пшеницы на ее устойчивость к осмотическому стрессу. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2014;18(4/1):643-649  
[Yudina R.S., Leonova I.N., Salina E.A., Khlestkina E.K. Effect of alien introgressions in the wheat genome on its resistance to osmotic stress. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2014;18(4/1):643-649 (in Russian)]
- Юдина Р.С., Леонова И.Н., Салина Е.А., Хлесткина Е.К. Изменение солеустойчивости мягкой пшеницы в результате интрогрессии генетического материала *Aegilops speltoides* и *Triticum timopheevii*. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2015;19(2):171-175  
[Yudina R.S., Leonova I.N., Salina E.A., Khlestkina E.K. Changes in salt tolerance of common wheat as a result of introgression of the genetic material of *Aegilops speltoides* and *Triticum timopheevii*. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2015;19(2):171-175 (in Russian)]
- Badaeva E.D., Budashkina E.B., Badaev N.S., Kalinina N.P., Shkutina F.M. General features of chromosome substitutions in *Triticum aestivum* × *T. timopheevii* hybrids. *Theor. Appl. Genet*. 1991;82(2):227-232. DOI 10.1007/BF00226218
- Gordeeva E.I., Leonova I.N., Kalinina N.P., Salina E.A., Budashkina E.B. Comparative cytological and molecular analysis of common wheat introgression lines containing genetic material of *Triticum timopheevii* Zhuk. *Russ. J. Genet*. 2009;45(12):1428-1437. DOI 10.1134/S1022795409120047
- Kalinina N.P., Budashkina E.B. Development and genetic analysis of common wheat introgressive lines resistant to leaf rust. *Acta Phytopathol. Entomol. Hungarica*. 2001;36(1-2):61-65. DOI 10.1556/APhyt.36.2001.1-2.8
- Leonova I., Borner A., Budashkina E., Kalinina N., Unger O., Roder M., Salina E. Identification of microsatellite markers for a leaf rust resistance gene introgressed into common wheat from *Triticum timopheevii*. *Plant Breed*. 2004;123(1):93-95. DOI 10.1046/j.0179-9541.2003.00906.x
- Leonova I., Budashkina E., Flath K., Weidner A., Börner A., Röder M. Microsatellite mapping of a leaf rust resistance gene transferred to common wheat from *Triticum timopheevii*. *Cereal Res. Commun*. 2010;38(2):211-219. DOI 10.1556/CRC.38.2010.2.7
- Leonova I.N., Budashkina E.B., Kalinina N.P., Röder M.S., Börner A., Salina E.A. *Triticum aestivum* × *Triticum timopheevii* introgression lines as a source of pathogen resistance genes. *Czech J. Genet. Plant Breed*. 2011;47(special issue):S49-S55. DOI 10.17221/3254-CJGPB
- Leonova I.N., Röder M.S., Budashkina E.B., Kalinina N.P., Salina E.A. Molecular Analysis of Leaf Rust-Resistant Introgression Lines Obtained by Crossing of Hexaploid Wheat *Triticum aestivum* with Tetraploid Wheat *Triticum timopheevii*. *Russ. J. Genet*. 2002;38(12):1397-1403. DOI 10.1023/A:1021691822962
- Leonova I.N., Skolotneva E.S., Orlova E.A., Orlovskaya O.A., Salina E.A. Detection of genomic regions associated with resistance to stem rust in russian spring wheat varieties and breeding germplasm. *Int. J. Mol. Sci*. 2020;21(13):4706. DOI 10.3390/ijms21134706
- Röder M.S., Korzun V., Wendehake K., Plaschke J., Tixier M.-H., Leroy P., Ganal M.W. A microsatellite map of wheat. *Genetics*. 1998;149(4):2007-2023. DOI 10.1093/genetics/149.4.2007
- Salina E.A., Leonova I.N., Efremova T.T., Röder M.S. Wheat genome structure: translocations during the course of polyploidization. *Funct. Integr. Genomics*. 2006;6(1):71-80. DOI 10.1007/s10142-005-0001-4
- Timonova E.M., Leonova I.N., Röder M.S., Salina E.A. Marker-assisted development and characterization of a set of *Triticum aestivum* lines carrying different introgressions from the *T. timopheevii* genome. *Mol. Breed*. 2013;31(1):123-136. DOI 10.1007/s11032-012-9776-x

**Конфликт интересов.** Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 08.06.2023. После доработки 17.07.2023. Принята к публикации 17.07.2023.