

**ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ НАУЧНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ «ФЕДЕРАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ЦЕНТР
ИНСТИТУТ ЦИТОЛОГИИ И ГЕНЕТИКИ СИБИРСКОГО
ОТДЕЛЕНИЯ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК»**

На правах рукописи

ЛЕОНОВА ИРИНА НИКОЛАЕВНА

**ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ УСТОЙЧИВОСТИ К ГРИБНЫМ
БОЛЕЗНЯМ У МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ С ИНТРОГРЕССИЯМИ ОТ
TRITICUM TIMORHEEVII ZHUK.**

03.02.07 – генетика

**Диссертация
на соискание ученой степени
доктора биологических наук**

**Научный консультант
д.б.н., профессор Е.А. Салина**

Новосибирск – 2015

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	6
Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	
1.1. Пшеницы группы Timopheevi как источник генов иммунитета к грибным болезням	17
1.1.1. Использование пшениц группы Timopheevi для улучшения селекционного материала по устойчивости к болезням	17
1.1.2. Гены устойчивости к грибным болезням, происходящие от пшениц группы Timopheevi	23
1.2. Проявление хозяйственно-ценных признаков у межвидовых гибридов	28
1.2.1. Влияние генотипической среды на формообразовательный процесс	28
1.2.2. Влияние генотипической среды на проявление признаков устойчивости к грибным болезням	30
1.2.3. Влияние чужеродного генетического материала на проявление хозяйственно-ценных признаков	33
1.3. Генетические маркеры в изучении пшеницы и ее гибридов	38
1.3.1. Типы и описание генетических маркеров	38
1.3.1.1. Классические генетические маркеры	38
1.3.1.2. Молекулярные, или ДНК-маркеры	42
1.3.2. Использование ДНК-маркеров для генотипирования и молекулярно- генетического картирования пшеницы и ее гибридов	48
1.3.2.1. Генотипирование	48
1.3.2.2. Картирование генов и локусов количественных признаков	52
1.3.2.3. Молекулярные маркеры для выявления генов устойчивости пшеницы к грибным болезням	56
1.4. ДНК-маркеры и маркер-ориентированная селекция	58
1.4.1. Задачи и схемы маркер-ориентированной селекции	58
1.4.2. Валидация молекулярных маркеров	68
1.4.3. Ограничения для внедрения ДНК-технологий в практическую селекцию	73
1.5. Заключение	75

Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	79
2.1. Растительный материал	79
2.1.1. Интрогрессивные линии <i>T. aestivum</i> / <i>T. timopheevii</i>	79
2.1.2. Интрогрессивные линии <i>T. aestivum</i> – <i>T. timopheevii</i> / <i>Ae. tauschii</i>	79
2.1.3. Популяции для картирования генов и локусов количественных признаков (QTL)	80
2.2. Выделение ДНК и микросателлитный анализ	80
2.2.1. Выделение ДНК из растительного материала	80
2.2.2. Микросателлитный анализ	81
2.3. Оценка устойчивости к грибным болезням	82
2.3.1. Оценка устойчивости к мучнистой росе (<i>Blumeria graminis</i>) и бурой ржавчине (<i>Puccinia triticina</i>) на стадии взрослых растений	82
2.3.2. Оценка устойчивости растений к бурой ржавчине на стадии проростков (ювенильной стадии)	82
2.4. Оценка хозяйственно-ценных признаков	86
2.5. Статистический анализ	88
2.5.1. Построение молекулярно-генетических карт хромосом, групп сцепления и картирование генов	88
2.5.2. Картирование локусов количественных признаков (QTLs)	88
2.5.3. Кластерный анализ	89
Глава 3. РЕЗУЛЬТАТЫ	90
3.1. Молекулярно-генетическое разнообразие интрогрессивных линий мягкой пшеницы <i>T. aestivum</i> / <i>T. timopheevii</i>	90
3.1.1. Устойчивость интрогрессивных линий <i>T. aestivum</i> / <i>T. timopheevii</i> к бурой ржавчине и мучнистой росе	90
3.1.2. Генетическое разнообразие гибридных линий <i>T. aestivum</i> / <i>T. timopheevii</i> по микросателлитным локусам	92
3.1.3. Хромосомная локализация и протяженность фрагментов чужеродного хроматина в геноме интрогрессивных линий	99
Заключение к главе 3.1.	107
3.2. Локализация генов и QTLs, определяющих устойчивость интрогрессивных линий с генетическим материалом <i>T. timopheevii</i> к бурой	

ржавчине и мучнистой росе	108
3.2.1 Картирование локусов устойчивости к бурой ржавчине (<i>Lr</i>) у интрогрессивных линий <i>T. aestivum</i> / <i>T. timopheevii</i>	108
3.2.2. Картирование локусов устойчивости к бурой ржавчине (<i>Lr</i>) у интрогрессивных линий <i>T. aestivum</i> - <i>T. timopheevii</i> / <i>Ae. tauschii</i>	121
3.2.3. Картирование локусов устойчивости к мучнистой росе (<i>Pm</i>) у интрогрессивных линий <i>T. aestivum</i> / <i>T. timopheevii</i>	128
Заключение к главе 3.2.	132
3.3. Влияние чужеродного хроматина на проявление хозяйственно-ценных признаков у интрогрессивных линий <i>T. aestivum</i> / <i>T. timopheevii</i>	134
3.3.1. Характеристика интрогрессивных линий <i>T. aestivum</i> / <i>T. timopheevii</i> по хозяйственно-ценным признакам	134
3.3.2. Картирование локусов хозяйственно-ценных признаков у интрогрессивных линий <i>T. aestivum</i> / <i>T. timopheevii</i>	144
3.3.2.1. Сравнительная оценка хозяйственно-ценных признаков у картирующей популяции F ₃₋₄ и исходных родительских форм	144
3.3.2.2. Картирование QTLs, ассоциированных с хозяйственно-ценными признаками	150
Заключение к главе 3.3.	161
3.4. Использование интрогрессивных линий в качестве доноров генов иммунитета в схемах маркер-контролируемого беккроссного отбора	166
3.4.1. Получение интрогрессивных линий с единичной транслокацией от <i>T. timopheevii</i> , содержащей главный локус устойчивости к бурой ржавчине <i>QLr.icg-5B</i>	166
3.4.2. Перенос локуса <i>QLr.icg-5B</i> в геном восприимчивых форм мягкой пшеницы	169
Заключение к главе 3.4.	174
Глава 4. ОБСУЖДЕНИЕ	175
4.1. Главные и минорные гены, определяющие устойчивость интрогрессивных линий с генетическим материалом <i>T. timopheevii</i> к грибным патогенам	175
4.2. Использование SSR-маркеров для характеристики пшеницы и ее	

гибридов	182
4.2.1. Изучение генетического разнообразия пшеницы и ее гибридов с помощью SSR маркеров	182
4.2.2. Использование SSR-маркеров для выявления хромосомной локализации фрагментов интрогрессии	190
4.2.3. Использование SSR маркеров в схемах маркер-ориентированной селекции	196
4.3. Влияние генетического материала чужеродных интрогрессий на хозяйственно-ценные признаки мягкой пшеницы	198
4.3.1. Сравнение хромосомной локализации локусов хозяйственно-ценных признаков в геноме интрогрессивной линии <i>T. aestivum</i> / <i>T. timopheevii</i> с картированными ранее генами и QTLs	198
4.3.2. Влияние фрагментов генома, интрогрессированных от <i>T. timopheevii</i> , на хозяйственно-ценные признаки мягкой пшеницы	209
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	213
ВЫВОДЫ	219
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ	221
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	223
ПРИЛОЖЕНИЕ	290

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность проблемы. Сохранение и расширение генетического разнообразия мягкой пшеницы является одной из актуальных проблем генетики, биотехнологии и современной селекции. Мягкая пшеница *Triticum aestivum* L. представляет собой природный аллополиплоид (геномная формула $2n=6x=42$, ВВАADD) и входит в группу наиболее ценных продовольственных и кормовых сельскохозяйственных культур. По площади посевов мягкая пшеница занимает первое место среди других зерновых культур и составляет основной продукт питания для трети населения земного шара. В настоящее время стало очевидным, что рост населения земного шара значительно опережает производство зерна, и постоянно возрастающие потребности населения можно удовлетворить за счет повышения урожайности, а не за счет расширения посевных площадей (Pardey, 2011). Интенсификация производства сельскохозяйственной продукции, начавшаяся в России в прошлом веке, была основана на культивировании генетически однородных высокоурожайных сортов, которые заменили староместные сорта, адаптированные к локальным условиям. Использование химических средств защиты растений для борьбы с болезнями и вредителями без привлечения агротехнологических методов и ротации сортов привело к появлению новых высоковирулентных рас патогенных организмов и снижению уровня болезнеустойчивости мягкой пшеницы (van de Wouw et al., 2009).

Значительное снижение урожая и качества зерна мягкой пшеницы вызывают листостебельные инфекции, наиболее вредоносными из которых являются бурая ржавчина, стеблевая ржавчина и мучнистая роса, вызываемые грибными патогенами. Ежегодные потери урожая в России от этих болезней составляют от 10 до 30%, а в период эпифитотий и до 50%, при этом эти показатели с каждым годом увеличиваются (Пересыпкин, 1979; Захаренко, 2013). Одной из наиболее эффективных мер борьбы с болезнями является создание сортов с генетической устойчивостью путем интродукции в геном мягкой пшеницы эффективных генов резистентности. Внутривидовая генетическая изменчивость мягкой пшеницы по генам устойчивости в настоящее время не в состоянии обеспечить эффективную защиту от грибных патогенов. Универсальным способом расширения генетического разнообразия является интрогрессия генетического материала диких

и культурных сородичей мягкой пшеницы и злаков из других таксономических групп, которые, несмотря на различный уровень гомеологии геномов и трудности получения межвидовых гибридов, постоянно используются как источники эффективных генов резистентности к болезням и вредоносным насекомым (интернет-ресурс <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes>).

Тетраплоидная пшеница *T. timopheevii* Zhuk. (геномная формула $2n=4x=28$, GGA^tA^t) характеризуется высоким групповым иммунитетом ко многим заболеваниям. Попытки использовать этот вид в качестве источника генов устойчивости к грибным патогенам предпринимаются с момента открытия и изучения этого вида как в нашей стране, так и за рубежом. В гибридизацию с мягкой пшеницей вид *T. timopheevii* Zhuk. вовлекался многократно, однако до сих пор существуют большие проблемы получения и дальнейшего исследования гибридов с участием этого вида.

Интенсификация биотехнологических процессов получения генотипов с заданными свойствами требует принципиально новых методических подходов и экспериментальных моделей. В качестве перспективных экспериментальных моделей и источников генов резистентности в настоящей работе использованы цитологически стабильные интрогрессивные линии мягкой пшеницы, содержащие значительный объем генетического материала *T. timopheevii*. Такие интрогрессивные линии можно рассматривать как геномные библиотеки множественных фрагментов чужеродного генетического материала различной протяженности и как средство накопления чужеродного хроматина в генетическом окружении коммерческих сортов.

Использование интрогрессивных линий в качестве экспериментальных моделей позволяет решать ряд научных и прикладных проблем: 1) идентифицировать гены и локусы количественных признаков (QTLs), контролирующих хозяйственно-ценные признаки, и локализовать их в определенных участках хромосом; 2) проводить редукцию области, содержащую QTL; 3) оценивать влияние генотипической среды на проявление целевых локусов; 4) выявлять негативное влияние генетического материала, сцепленного с целевым локусом; 5) при наличии негативных эффектов элиминировать часть

интрогрессированного фрагмента с помощью технологий маркер-ориентированной селекции.

В настоящей работе для поиска новых эффективных генов и локусов устойчивости к грибным болезням и их дальнейшего применения в практической селекции предложена технологическая схема, основные этапы, которой представлены на рисунке 1. Успешная реализация данной технологии невозможна без привлечения эффективных генетических маркеров, в качестве которых выступают микросателлитные локусы, характеризующиеся высоким уровнем полиморфизма и хромосом-специфичностью (Somers et al., 2004; Galal, Röder, 2007).

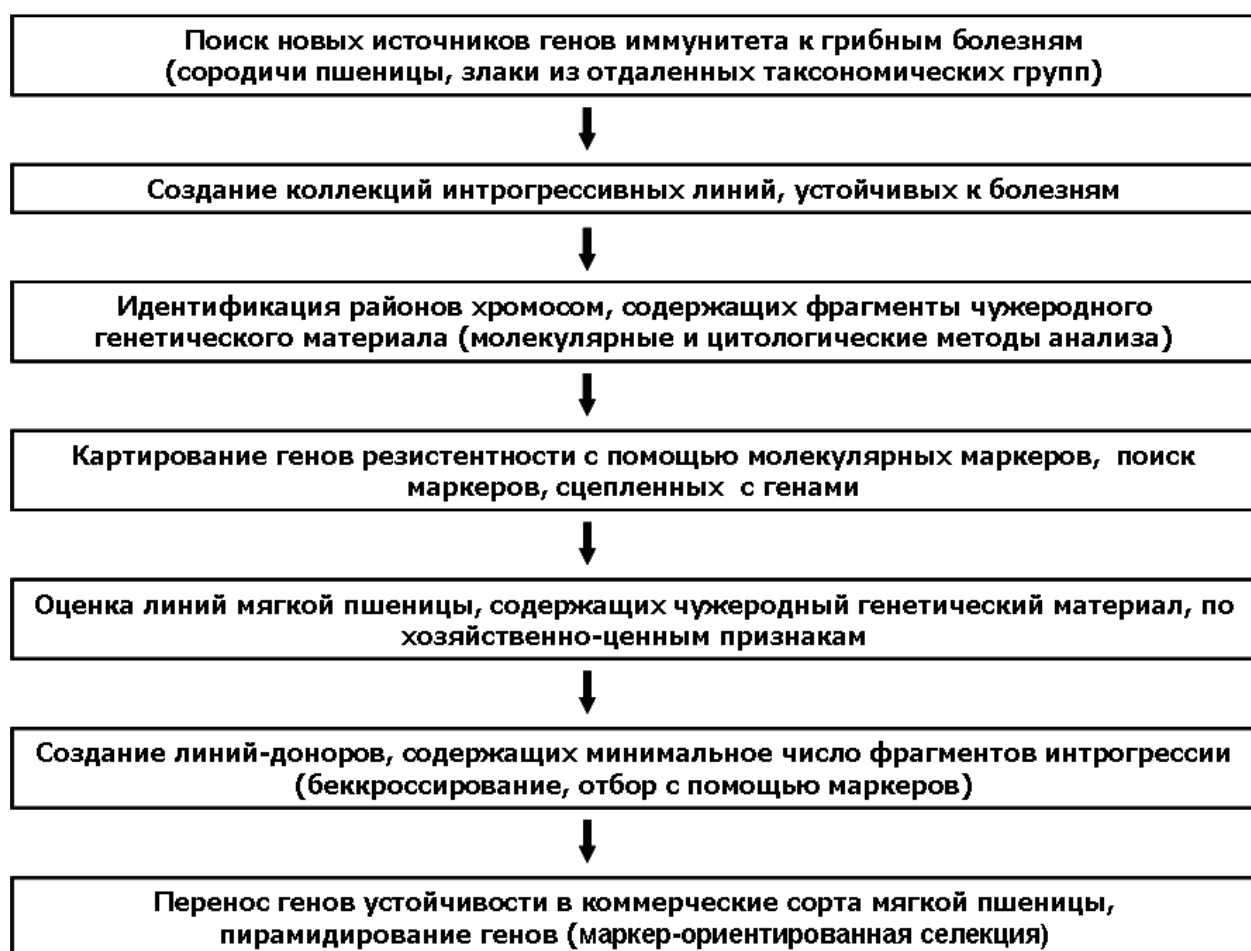


Рисунок 1. Технология создания коммерческих сортов мягкой пшеницы, устойчивых к грибным болезням.

Степень разработанности темы. До начала данного исследования в геноме *T. timopheevii* был выявлен один ген устойчивости к бурой ржавчине (*Lr18*), три гена устойчивости к стеблевой ржавчине (*Sr36*, *Sr37*, *Sr40*) и один ген устойчивости к мучнистой росе (*Pm6*) (Allard, Shands, 1954; McIntosh, Guarfas, 1971; Jørgensen, Jensen, 1973; McIntosh, 1983; Dyck, 1992). Несмотря на то, что только часть генов нашла практическое применение, интерес к этому виду регулярно возобновляется. Идентификации генов и QTLs, перенесенных в геном мягкой пшеницы от *T. timopheevii*, и разработке технологий создания на их основе новых форм, устойчивых к грибным болезням, посвящено ограниченное количество публикаций (Brown-Guedira et al., 2003; Jakobson et al., 2006; Uhrin et al., 2012). Однако литературные и собственные результаты свидетельствуют, что вид *T. timopheevii* обладает гораздо большим потенциалом и содержит другие эффективные гены резистентности (Leonova et al., 2004; Sronic et al., 2005; Murphy et al., 2007; Леонова и др., 2008; Бадаева и др., 2010).

Ранее в Институте цитологии и генетики СО РАН были созданы коллекции устойчивых к грибным болезням интрогрессивных линий, содержащих генетический материал от различных образцов *T. timopheevii* (Budashkina, Kalinina, 2001; Лайкова и др., 2004а). Интрогрессивные линии этих коллекций были использованы для изучения процессов формообразования и стабилизации гибридного генома в первых поколениях (Калинина и др., 1989; Гордеева и др., 2009). Однако до сих пор открытым оставался ряд важнейших вопросов, связанных с идентификацией и локализацией генетических факторов *T. timopheevii*, определяющих резистентность интрогрессивных линий пшеницы к грибным болезням, с установлением аллелизма с известными генами резистентности и с выявлением ранее неизвестных генов. Также до настоящего времени отсутствует информация о степени влияния (положительный/отрицательный эффекты) интрогрессированного генетического материала *T. timopheevii*, содержащего гены устойчивости к грибным болезням, на хозяйственно-ценные признаки мягкой пшеницы.

Исходя из вышеизложенного, цель и задачи настоящей работы были следующие:

Цель и задачи исследования. Основной целью исследования являлся генетический анализ факторов, определяющих устойчивость интрогрессивных линий мягкой пшеницы к грибным болезням, и оценка влияния чужеродного генетического материала на хозяйственно-ценные признаки.

В работе были поставлены следующие задачи:

1. Изучить генетическое разнообразие коллекции интрогрессивных линий *T. aestivum/T. timopheevii* по микросателлитным (SSR) локусам и устойчивости к грибным болезням в сравнении с исходными сортами мягкой пшеницы.
2. Оценить частоту, хромосомную локализацию и протяженность интрогрессированных фрагментов в геноме линий *T. aestivum/T. timopheevii*.
3. Провести генетическое картирование генов и QTLs, определяющих иммунитет к бурой ржавчине и мучнистой росе у линий *T. aestivum/T. timopheevii* и *T. aestivum – T. timopheevii/Ae. tauschii*.
4. Охарактеризовать интрогрессивные линии *T. aestivum/T. timopheevii* по хозяйственно-ценным признакам.
5. Определить генетическую локализацию локусов, ассоциированных с хозяйственно-ценными признаками у интрогрессивных линий *T. aestivum/T. timopheevii*.
6. Оценить влияние генетического материала *T. timopheevii* на проявление хозяйственно-ценных признаков.
7. С использованием схемы маркер-контролируемого беккроссного отбора создать линии-доноры, содержащих единичные транслокации с главным локусом устойчивости к бурой ржавчине *QLr.icg-5B*, и подобрать SSR-маркеры для последующего переноса локуса в геном восприимчивых форм мягкой пшеницы.

Научная новизна работы. В данном исследовании на примере интрогрессивных линий с генетическим материалом *T. timopheevii* предложена и опробована технология поиска новых локусов устойчивости к грибным болезням, происходящих из генома родичей мягкой пшеницы, и дальнейшего использования этих генов для получения резистентных форм мягкой пшеницы (рис. 1). Впервые проведена оценка генетического разнообразия интрогрессивных линий

T. aestivum/*T. timopheevii* по геномному составу и устойчивости к бурой ржавчине и мучнистой росе. Установлено влияние генотипической среды сорта-реципиента на число, хромосомную локализацию и протяженность интрогрессированных фрагментов *T. timopheevii*.

В результате проведенного исследования были идентифицированы новые, ранее не известные, гены и QTLs, контролирующие устойчивость мягкой пшеницы к бурой ржавчине (*LrTt1*, *LrTt2*, *Q_{Lr.icg-1A}* и *Q_{Lr.icg-2B}*) и мучнистой росе (*Q_{Pm.icg-6D}*). Установлен вклад локусов в фенотипическое проявление признаков устойчивости и их происхождение из генома *T. timopheevii*. Информация о генах *LrTt1* и *LrTt2* внесена в Международный Каталог генных символов (McIntosh et al., 2013).

Впервые у интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii* проведено молекулярно-генетическое картирование QTLs, ассоциированных с морфологическими признаками и признаками, определяющими продуктивность и длину вегетационного периода. Установлена кластеризация QTLs, контролирующих, разные признаки, в одинаковых районах хромосом и с максимумом проявления вблизи одних и тех же молекулярных маркеров.

Впервые показано, что фрагменты интрогрессии в хромосомах 2A, 5B, 6D, содержащие главный и минорные локусы, определяющие устойчивость к бурой ржавчине и мучнистой росе, не оказывают негативного влияния на хозяйственно-ценные признаки. Установлено, что интрогрессия генетического материала хромосомы 2G в хромосому 2B может приводить к удлинению периода всходы-колошение.

Показано, что SSR-маркеры, расположенные в районе транслокации 5BS.5BL-5GL, содержащей главный локус *Q_{Lr.icg-5B}*, определяющий устойчивость к бурой ржавчине, являются эффективными для детекции локуса в геноме интрогрессивных линий и его переноса в восприимчивые формы пшеницы. Установлено, что для переноса *Q_{Lr.icg-5B}* в геном мягкой пшеницы необходимо не менее двух SSR маркеров, фланкирующих этот локус.

Теоретическая и практическая значимость работы. Полученные в данной работе результаты могут быть использованы: в дальнейших научных исследованиях, направленных на понимание механизмов интрогрессии

чужеродного генетического материала в геном мягкой пшеницы. Интрогрессивные линии, содержащие чужеродный генетический материал, являются универсальными моделями для изучения взаимодействия главных и минорных генов и QTLs, контролирующих хозяйственно-ценные признаки.

На основе полученных результатов создана электронная база данных по 48 интрогрессивным линиям мягкой пшеницы, содержащим генетический материал *T. timopheevii*, которая включает: 1) характеристику линий по степени устойчивости к бурой ржавчине, стеблевой ржавчине и мучнистой росе; 2) хромосомную локализацию и протяженность фрагментов, интрогрессированных в мягкую пшеницу от *T. timopheevii*; 3) локализацию генов и QTLs, ассоциированных с хозяйственно-ценными признаками; 4) SSR-маркеры, выявляющие ассоциацию с хозяйственно-ценными признаками. База данных может быть использована в практических целях для подбора родительских образцов для гибридизации.

Составлена база данных по 502 SSR-маркерам мягкой пшеницы, в которой представлена информация о полиморфизме, аллельном составе микросателлитных локусов, длинах фрагментов амплификации для геномов A, A^t, B, G и D у сортов мягкой пшеницы *T. aestivum* и тетраплоидной пшеницы *T. timopheevii* var. *viticulosum*. Информация используется для скрининга гибридных форм мягкой пшеницы, содержащих чужеродные замещения и транслокации и для паспортизации сортового материала.

Разработана и опробована схема маркер-контролируемого беккроссного отбора для переноса локусов устойчивости к бурой ржавчине (*Lr*) в восприимчивые формы мягкой пшеницы.

Разработаны способы ускоренного создания линий мягкой пшеницы, устойчивых к бурой ржавчине, с использованием молекулярных маркеров (Патенты на изобретение №2219906; №2407283, №2484621; №2535985).

Созданы линии-доноры эффективных генов устойчивости к бурой ржавчине, которые в настоящее время используются в практических целях для получения устойчивых озимых и яровых сортов мягкой пшеницы.

Методология и методы диссертационного исследования. При выполнении диссертационного исследования предложена технология поиска эффективных генов и QTLs устойчивости к грибным болезням, происходящих из генома родичей

мягкой пшеницы (рис. 1). В качестве экспериментальных моделей использованы коллекции интрогрессивных линии мягкой пшеницы, полученные на основе коммерческих сортов мягкой пшеницы и содержащие значительный объем генетического материала тетраплоидной пшеницы *T. timopheevii*. Для локализации генов и QTLs созданы картирующие популяции F₂ на основе гибридизации родительских образцов, контрастных по проявлению признака. Генотипирование интрогрессивных линий и картирующих популяций проводилось хромосом-специфичными SSR-маркерами с известной локализацией в геноме *T. aestivum* и *T. timopheevii*. Устойчивость интрогрессивных линий и картирующих популяций к грибным патогенам оценивалась на разных стадиях развития в лабораторных и полевых условиях на инфекционных полях различных районов Новосибирской области. Для обработки полученных результатов использованы пакеты компьютерных программ NTSYS (кластерный анализ), MAPMAKER (построение молекулярно-генетических карт хромосом и групп сцепления и картирование генов), MapManager QTX и QTLCartographer (картирование QTLs) и пакет программ STATISTICA.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Локусы *LrTt1*, *LrTt2*, *QLr.icg-1A* и *QLr.icg-2B*, интродуцированные в геном мягкой пшеницы от *T. timopheevii*, обеспечивают эффективную устойчивость мягкой пшеницы к популяции бурой ржавчины *Puccinia triticina* Eriks., типичной для Западно-Сибирского региона России, и не идентичны ни одному из известных ранее.
2. Фрагменты интрогрессий *Triticum timopheevii* в хромосомах 2A, 5B и 6D, содержащие генетические факторы, контролирующие устойчивость к бурой ржавчине и мучнистой росе, не оказывают негативного влияния на длину вегетационного периода и признаки, определяющие урожайность мягкой пшеницы.
3. Эффективность создания устойчивых к бурой ржавчине форм мягкой пшеницы в схемах маркер-ориентированной селекции зависит от наличия тесно сцепленных диагностических кодоминантных маркеров, выявляющих гомозиготное состояние главного локуса устойчивости *QLr.icg-5B* в генотипах мягкой пшеницы.

Степень достоверности результатов. Достоверность результатов определяется достаточным числом многолетних наблюдений и публикациями в международных и отечественных журналах. Достоверность локализации генов и QTLs, контролирующей устойчивость к грибным болезням, доказана использованием нескольких картирующих популяций, полученных на основе интрогрессивных линий с различным числом и хромосомной локализацией генетического материала *T. timopheevii*. Новизна картированных генов и QTLs подтверждается совокупностью результатов по хромосомной локализации локусов, данными фитопатологической оценки линий и сравнением полученных результатов с опубликованными литературными данными. Достоверность различий интрогрессивных линий по устойчивости к грибным болезням и хозяйственно-ценным признакам доказана большим объемом данных, полученных в течение длительного периода времени (1997-2014 гг.). Достоверность групповых различий подтверждена стандартными методами статистической обработки результатов.

Апробация работы. Результаты работы были доложены на международных и всероссийских съездах, симпозиумах, конгрессах, конференциях и совещаниях, а именно: 4-й Гатерслебенской исследовательской конференции по геному растений (Гатерслебен, Германия, 1999); Международной конференции «Биоразнообразие и динамика экосистем в северной Евразии (Новосибирск, 2000), Международной конференции «Генетические коллекции, изогенные и аллоплазматические линии» (Новосибирск, 2001); 11-й, 12-й конференциях EWAS (Новосибирск, 2000; Норвич, Англия, 2002); Международном симпозиуме «Молекулярные механизмы генетических процессов и биотехнология» (Минск, 2001); Научно-методической конференции «Селекция сельскохозяйственных культур на иммунитет» (Омск, 2002); 1-й Центрально-Азиатской конференции по пшенице (Алматы, 2003); 2-й конференции Московского общества генетиков и селекционеров им. Н.И. Вавилова (Москва, 2003); Международной конференции «Отдаленная гибридизация. Современное состояние и перспективы развития» (Москва, 2003); III и VI Съездах ВОГИС (Москва, 2004; Ростов-на-Дону, 2014); V Международном совещании «Кариология, кариосистематика и молекулярная филогения растений» (Санкт-Петербург, 2005); 2-м Всероссийском съезде по защите растений (Санкт-Петербург, 2005); Всероссийской научной конференции «Устойчивость растений к

неблагоприятным факторам внешней среды» (Иркутск, 2007); симпозиуме «Наука и образование в XXI веке. Современные технологии в агропромышленном комплексе» (Новосибирск, 2007); Международной конференции «Научное наследие Н.И. Вавилова – фундамент развития отечественного и мирового сельского хозяйства» (Москва, 2007); Отчетной конференции «Биоразнообразие и динамика генофондов» (Москва, 2007); 2-й Всероссийской конференции «Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам» (Санкт-Петербург, 2008); II и III Вавиловской международной конференция (Санкт-Петербург, 2008; 2012); Российско-немецком форуме по биотехнологии (Новосибирск, 2009); V съезде Вавиловского общества генетиков и селекционеров (Москва, 2009); Международной конференции «Факторы экспериментальной эволюции организмов» (Украина, Алушта, 2009); Итоговой конференции Федерального агентства по науке и инновациям (Москва, 2009); Международной конференции «Технологии селекции растений (Австрия, Вена, 2010); 8-й международной конференции по пшенице (Санкт-Петербург, 2010); Международной конференции «Генетика, геномика и биотехнология растений» (Новосибирск, 2010); Международной конференции «Генетические ресурсы пшеницы и геномика» (Новосибирск, 2011); Всероссийской научной конференции "Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам" (Санкт-Петербург, 2012); Международной конференции «Геном растений и животных XXI» (Сан-Диего, США, 2013). Международном конгрессе по селекции растений (Турция, Анталия, 2013).

Публикации. Общее число работ по теме диссертации, включая сборники трудов конференций, составляет 51, в том числе 24 статьи в международных и отечественных журналах (из них 21 статья в изданиях, рекомендованных Перечнем ВАК РФ) и 4 патента на изобретения.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 343 страницах компьютерного текста, содержит 47 таблиц и 34 рисунка. Состоит из введения, обзора литературы, описания материалов и методов, результатов исследования, обсуждения, заключения, выводов, приложения и списка цитированной литературы, содержащего 641 источник, из них 82 отечественных.

Личный вклад автора. Диссертационная работа является результатом исследований, проведенных в ИЦиГ СО РАН в период с 1998 по 2014 гг. Автору принадлежит постановка цели и задач исследования, обработка, интерпретация и обобщение результатов. Молекулярно-генетическая часть экспериментальной работы и анализ полученных результатов выполнены автором самостоятельно. Фитопатологическое тестирование растительного материала проведено в сотрудничестве с коллегами из лабораторий молекулярной генетики и цитогенетики растений и хромосомной инженерии злаков ИЦиГ СО РАН, сотрудниками Сибирского научно-исследовательского института растениеводства и селекции (СибНИИРС) - филиала ИЦиГ СО РАН, Всероссийского НИИ фитопатологии (Московская область, п. Большие Вяземы) и зарубежными учеными.

Благодарности. Приношу глубокую благодарность за помощь при написании данной рукописи научному консультанту д.б.н., профессору Салиной Елене Артемовне. Выражаю признательность к.б.н. Е.Б. Будашкиной за помощь при проведении фитопатологических экспериментов и оценки агрономических признаков. Выражаю благодарности сотрудникам лаборатории молекулярной генетики и цитогенетики растений к.б.н. Н.П. Калининой, к.б.н. Е.М. Тимоновой, лаборантам М.В. Баклановой и В.Г. Урбах, сотрудникам СибНИИРС к.с.-х.н. Ю.А. Христову и Л.П. Сочаловой за помощь в проведении полевых экспериментов. Благодарю за помощь и поддержку коллег из ИЦиГ СО РАН – д.б.н. Л.А. Першину, член-корр. Н.П. Гончарова, к.б.н. О.Г. Силкову и всех сотрудников лаборатории молекулярной генетики и цитогенетики растений.

Исследования, положенные в основу данной работы, выполнялись при финансовой поддержке РФФИ, Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Динамика генофондов растений, животных и человека» и Программ Министерства образования и науки Российской Федерации.

Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Пшеницы группы *Timopheevi* как источник генов иммунитета к грибным болезням

1.1.1. Использование пшениц группы *Timopheevi* для улучшения селекционного материала по устойчивости к болезням

Пшеница Тимофеева была впервые найдена и описана П.М. Жуковским в небольшом районе Западной Грузии в 30-х годах прошлого века и на основании ряда морфологических признаков выделена в самостоятельный вид *Triticum timopheevii* Zhuk., который включал 2 разновидности – var. *typicum* Zhuk. и var. *viticulosum* Zhuk. (Жуковский, 1985). В настоящее время пшеницы группы *Timopheevi* включают естественно существующие тетраплоидные виды (геномная формула GGA^tA^t): культурную форму *T. timopheevii* Zhuk. и ее дикорастущую разновидность *T. araraticum* Jakubz., произрастающую на территории Турции, Ирана и Закавказском регионе, и гексаплоидный вид *T. zhukovskyi* Menabde et Erizjan. (геном GGA^tA^tA^mA^m) (обозначения геномов по Бадаевой и др., 2010; классификация по Гончарову, 2012). Голозерная пшеница *T. militinae*, отличающаяся от *T. timopheevii* по ряду морфологических признаков, в настоящее время не имеет статус вида, поскольку существует предположение о гибридогенном происхождении этой пшеницы в результате спонтанного скрещивания *T. timopheevii* и *T. carthlicum* (Гончаров, 2012).

Известно, что пшеницы группы *Timopheevi* характеризуются высокой устойчивостью к различным видам грибных патогенов - бурой, стеблевой и желтой ржавчинам, мучнистой росе, твердой и пыльной головне (Берлянд-Кожевников и др., 1978; Жуковский, 1985). Ряд данных свидетельствует об устойчивости этого вида к насекомым-вредителям: шведской и гессенской мушкам (Дорофеев и др., 1987; Brown-Guedira et al., 1996). Кроме этого *T. timopheevii* обладает повышенной холодостойкостью, высокой засухоустойчивостью, устойчивостью к избыточному увлажнению, высокими хлебопекарными качествами: содержание белка в зерне составляет 19-30%, что значительно выше, чем у мягкой пшеницы (в среднем, 14-16%) (Конарев и др., 1971; Хлебова, 2009; Романов и др., 2013).

Внимание исследователей к этому виду связано в основном с его высоким иммунитетом к грибным болезням и насекомым, что отмечал в своих работах Н.И. Вавилов (1979). В связи с постоянным появлением новых высоковирулентных рас патогенов оценка на иммунитет пшениц различной ploидности проводится регулярно, в том числе и пшениц группы *Timopheevi*. Высокая степень устойчивости к стеблевой ржавчине (*Puccinia graminis*) дикорастущих и культурных форм *T. timopheevii* отмечается и по настоящее время, что является особо актуальным в связи с появлением высоко вредоносной расы Ug99 (Уганда 99). Е.Ф. Синяк с соавт. (2011) в течение нескольких лет регулярно тестировали 40 образцов *T. timopheevii* и 26 образцов *T. araraticum* на восприимчивость к стеблевой ржавчине в полевых условиях Северо-Кавказского региона. Оказалось, что все образцы *T. araraticum* и около 70% образцов *T. timopheevii* проявляли иммунитет к этому заболеванию. По данным Л.А. Михайловой и С.Г. Смуровой (2007) среди почти 2000 проверенных образцов, относящихся к родам *Triticum* и *Aegilops*, виды *T. timopheevii* и *T. araraticum* характеризуются наибольшей долей образцов, устойчивых к темно-бурой пятнистости (патоген *Cochliobolus sativus*). Для образцов *T. timopheevii* отмечается также наличие групповой устойчивости к нескольким болезням (Волкова и др., 2009; Лихенко и др., 2009).

Однако в последние годы появилась информация о поражаемости *T. timopheevii* ржавчинными болезнями и мучнистой росой. Так, при тестировании 241 образца дикорастущего вида *T. araraticum* и 43 образцов культурного вида *T. timopheevii* на естественном инфекционном фоне у большинства из них было отмечено появление особого «колоскового» типа мучнистой росы (Тырышкин, Гашимов, 2009). При этом только у четырех представителей изученной коллекции обнаружены редкие пустулы мучнистой росы на листовых влагалищах, что подтверждает данные об устойчивости этих тетраплоидных видов к «листовой» форме мучнистой росы. Ничего необычного в таких фактах нет, поскольку по оценке П.М. Жуковского *T. timopheevii* не является абсолютно иммунным видом, хотя и обладает высокой полевой устойчивостью ко многим болезням. Им были отмечены случаи поражения *T. timopheevii* на Кавказе бурой ржавчиной и мучнистой росой, а также наличие образцов, чувствительных к этим болезням (Жуковский, 1960). П.М. Жуковский утверждал, что «...так называемые

высокоустойчивые виды являются полиморфными и представляют собой сложные гетерогенные популяции, совокупность форм с различной степенью устойчивости и восприимчивых форм».

Попытки использовать вид *T. timopheevii* в селекции существуют с момента его открытия и изучения как в нашей стране, так и за рубежом. Несмотря на то, что в скрещивания *T. timopheevii* вовлекался многократно, существуют большие проблемы получения гибридов с участием этого вида. Первые скрещивания были сделаны самим П.М. Жуковским, который провел гибридизацию *T. timopheevii* с другими тетраплоидными видами *T. dicoccoides*, *T. durum* и *T. persicum*. Оказалось, что только гибридизация с *T. persicum* позволила получить несколько всхожих зерен. Передача генетического материала от видов группы Timopheevi в геном мягкой и твердой пшеницы затруднена вследствие генетической несовместимости геномов (преимущественно, геномов В и G), которая проявляется в стерильности гибридов первого и последующих поколений и низкой жизнеспособности гибридных растений.

Изначально, в качестве одного из способов, облегчающих перенос генетического материала, предлагалось использовать искусственные амфидиплоиды, полученные с участием видов группы Timopheevi. Первый 56-хромосомный амфидиплоид *T. fungicidum*, устойчивый к грибным болезням и шведской мухе, был создан П.М. Жуковским в 1937 году на основе скрещивания *T. timopheevii* с другим устойчивым тетраплоидным видом *T. carthlicum* (Жуковский, 1985). Интересные селекционные результаты по созданию амфидиплоидов с участием *T. timopheevii* были в свое время получены А.Р. Жебраком, которому удалось от скрещивания *T. durum* и *T. timopheevii* создать амфидиплоидную форму *T. soveticum* (ВВА^uA^uGGA^tA^t) с числом хромосом 2n=56 (Жебрак, 1939). Гексаплоидный амфилоид *T. timococcum* Kost. (GGA^tA^tA^mA^m) был создан методом удвоения хромосом гибридов F₁, полученных от гибридизации *T. timopheevii* Zhuk. и *T. monococcum* L. (Goncharov et al., 2009). Недавно *T. timococcum* был ресинтезирован венгерскими исследователями после многолетнего отбора родительских образцов среди 56 представителей группы Timopheevi (Mikó et al., 2013, 2015).

Два синтетических гексаплоидных амфидиплоида (GGA^tA^tDD), устойчивых к мучнистой росе и бурой ржавчине, *Triticum kiharae* и синтетик М. Савова (Институт пшеницы и подсолнечника им. генерала Тошева, Болгария), были получены гибридизацией *T. timopheevii* и *Ae. tauschii* Coss. (Дорофеев и др., 1979; Лайкова и др., 2004а). Эти синтетики были использованы для создания селекционных линий пшеницы, устойчивых к грибным болезням (Бадаева и др., 2000; Лайкова и др., 2004 а, б). Гибридизация *T. militinae* и *Ae. tauschii* привела к созданию амфидиплоида *T. miguschovae* Zhir., использованного в дальнейшем для получения устойчивых к грибным болезням сортов мягкой пшеницы (Жиров, 1980; Davoyan et al., 1996; Zlatska et al., 2008; Давоян и др., 2012). Однако в связи с цитологической нестабильностью большинства амфидиплоидов и снижением иммунитета продвинутых поколений, они не имеют особой практической ценности, поэтому с их участием было получено ограниченное число сортов и селекционных линий пшеницы. Дополнительную информацию и характеристики амфидиплоидов, созданных с использованием пшениц группы *T. timopheevii*, можно найти в публикациях Н.П. Гончарова с соавт. (Goncharov et al., 2007, 2009).

Другим, более эффективным источником генетического материала *T. timopheevii* являются интрогрессивные линии, полученные в результате прямых или обратных скрещиваний. Этот способ в свое время был также предложен П.М. Жуковским (1970), который отмечал, что следует создавать искусственные популяции экспериментальной и естественной интрогрессии для получения устойчивых к болезням отдаленных гибридов, используя такие виды как *T. timopheevii*, *T. militinae* и др. Интрогрессивные линии обычно содержат множественные и достаточно протяженные фрагменты интрогрессии и могут рассматриваться как источник чужеродного генетического материала, содержащего ценные аллели генов и QTLs.

Работы по созданию и исследованию интрогрессивных линий мягкой пшеницы с использованием в качестве донора *T. timopheevii*, велись с середины прошлого века как в России, так и за рубежом. Так, например, Н.А. Скурыгиной с соавт. (1979) были получены интрогрессивные линии от скрещивания *T. timopheevii* и сортов мягкой пшеницы Тулун и Диамант. Линии обладали высокой устойчивостью к популяциям бурой ржавчине и мучнистой росе Северо-Западного

региона России. Для этих линий был проведен генетический анализ, показавший наличие двух генов устойчивости к мучнистой росе и гена устойчивости к бурой ржавчине (Скурыгина, 1984).

Две обширные коллекции линий мягкой пшеницы с генетическим материалом *T. timopheevii* были созданы в Институте цитологии и генетики СО РАН. Коллекция Будашкиной Е.Б. с коллегами состоит из 80 интрогрессивных линий, созданных на основе нескольких сортов мягкой пшеницы (Саратовская 29, Скала, Целинная 20, Иртышанка 10, Новосибирская 67, Пиротрикс 28) (Калинина и др., 1984; Budashkina, Kalinina, 2001). Многолетняя проверка линий в лабораторных и полевых условиях Западной Сибири и Казахстана показала их высокую резистентность к бурой ржавчине. Часть линий характеризуются эффективной устойчивостью к стеблевой ржавчине, мучнистой росе, пыльной головне, темно-бурой пятнистости, а некоторые из них обладают комплексным иммунитетом к грибным болезням (Leonova et al., 2011; Леонова и др., 2014). Цитологический и изоферментный анализ отдельных линий первых поколений показал присутствие генетического материала *T. timopheevii* в отдельных хромосомах (Шкутина и др., 1988; Badaeva et al., 1991).

Другая коллекция представляет собой иммунные аналоги сорта мягкой пшеницы Саратовская 29, полученные на основе скрещивания с синтетической пшеницей М. Савова (*T. aestivum*–*T. timopheevii*/*Ae. tauschii*) (Maystrenko et al., 1996). Линии этой коллекции получены в результате нескольких циклов беккроссирования (до 9) и характеризуются комплексной устойчивостью к бурой и стеблевой ржавчинам, мучнистой росе и пыльной головне (Лайкова и др., 2004а, б).

На основе гибридизации яровой пшеницы сорта Родина и линии озимой пшеницы 383 получены интрогрессивные линии с генетическим материалом *T. timopheevii*, *T. militinae* и *T. kiharae*, отличающиеся различным уровнем устойчивости к грибным патогенам. Линии были охарактеризованы цитологическими методами, с помощью которых выявлен различный спектр замещений и транслокаций у устойчивых и восприимчивых к болезням форм (Бадаева и др., 2000; Пухальский и др., 2007).

Некоторые линии из перечисленных выше коллекций были использованы в практических целях для создания сортов пшеницы, устойчивых к грибным болезням (Будашкина и др., 2007; Давоян и др., 2012; Лайкова и др., 2013).

Коллекция интрогрессивных линий получена в результате гибридизации озимых сортов Безостая 1 и Кавказ с амфидиплоидом *T. miguschovae*, часть этих линий охарактеризована по морфологическим признакам, электрофоретическим спектрам запасных белков и активности изоферментов (Златска и др., 1999).

Линии с иммунитетом к мучнистой росе созданы группой исследователей из Таллиннского Технического Университета на основе гибридизации озимой пшеницы и *T. militinae*. Эти линии в дальнейшем были использованы для точного картирования локусов, контролирующих признак устойчивости (Jacobson et al., 2006, 2012). В США исследователи с помощью двукратного беккроссирования создали две линии CI 12632 и CI 12633 с устойчивостью к бурой и стеблевой ржавчинам, перенесенной от *T. timopheevii* (Allard, Shands, 1954). Набор линий с устойчивостью к бурой ржавчине получен в Индии на основе скрещивания *T. timopheevii* var. *viticulosum* и сорта мягкой пшеницы NI 5439 (Tomar et al., 1988).

Кроме амфидиплоидов и интрогрессивных линий, которые используются, в основном, в фундаментальных исследованиях, был получен ряд сортов и селекционных форм пшеницы, характеризующихся устойчивостью к грибным болезням, унаследованной от *T. timopheevii*: Timvera, South Africa 43, Red Egyptian, Sabikei 12, Dipka и др. (McIntosh, 1983; Жуковский, 1985; Гончаров, 2012).

В СССР и позднее в Российской Федерации использовали иммунные свойства пшениц Timopheevi для создания устойчивых сортов мягкой пшеницы и тритикале. В НИИСХ Юго-Востока (г. Саратов) получен сорт пшеницы Саратовская 73 от скрещивания сорта Лютесценс 2014 с *T. timopheevii*, который характеризуется высокой устойчивостью к пыльной головне, толерантностью к бурой ржавчине и мучнистой росе (интернет-ресурс <http://www.arisersar.ru/sar73.html>). Сорт Памяти Майстренко, содержащий генетический материал *T. timopheevii*, отличается высокой устойчивостью к бурой и стеблевой ржавчинам, мучнистой росе и пыльной головне, а также хорошими показателями качества зерна и хлебопекарными свойствами (Лайкова и др., 2013). Сорт твердой яровой пшеницы Безенчукская Нива, созданный в Самарском

НИИСХ им. Н.М. Тулайкова, несет транслокацию от *T. timopheevii* и обладает высокой устойчивостью к мучнистой росе, слабо поражается пыльной головней и различными видами пятнистостей (интернет-ресурс <http://samniish.ru/>). С использованием амфидиплоида *T. miguschovae* Zhir. (*T. militinae*/*Ae. tauschii* Coss) в Краснодарском НИИСХ им. Лукьяненко были получены сорта озимой пшеницы Ростислав, Восторг, Жировка, Фишт с устойчивостью к ржавчинным болезням (Твердохлеб, 2009).

1.1.2. Гены устойчивости к грибным болезням, происходящие от пшениц группы Timopheevi

В настоящее время известно, что группа Timopheevi (геном GGA^tA^t) является самостоятельной эволюционной линией, которая по происхождению, генетической совместимости в процессе гибридизации и геномному составу отличается от другой эволюционной группы Emmer (геном ВВАА) (Дорофеев и др., 1979; Гончаров, 2012). Современная генетическая классификация хромосом А^t и G геномов *T. timopheevii*, основанная на принципах гомеологии хромосом, была предложена Бадаевой Е.Д. при изучении особенностей хромосомных замещений у интрогрессивных линий, полученных от скрещивания нескольких сортов мягкой пшеницы с представителями группы Timopheevi (*T. timopheevii*, *T. militinae*, *T. araraticum*) (Badaeva et al., 1991; Бадаева и др., 2010). С началом эры молекулярного маркирования появилась возможность построения молекулярно-генетических карт хромосом пшениц различного типа плоидности, в том числе и *T. timopheevii*. В настоящее время молекулярно-генетические карты 14 хромосом геномов А^t и G *T. timopheevii* включают 166 микросателлитных (SSR) маркеров (Salina et al., 2006). Наличие молекулярно-генетических карт для *T. timopheevii* позволяет более точно определять хромосомную локализацию интрогрессированных фрагментов и картировать гены и QTLs, ответственные за устойчивость к болезням (Jakobson et al., 2006; Uhrin et al., 2012).

Пшеницы группы Timopheevi неоднократно использовались для гибридизации с другими видами пшеницы с целью переноса генов иммунитета, однако к настоящему времени в геном мягкой пшеницы от *T. timopheevii* перенесено небольшое число генов. Согласно Каталогу генных символов на данный момент, кроме генов и QTLs, идентифицированных в данной работе, 2 гена

устойчивости к бурой ржавчине (*Lr18*, *Lr50*), 3 гена устойчивости к стеблевой ржавчине (*Sr36*, *Sr37*, *Sr40*) и 4 гена, контролирующих устойчивость к мучнистой росе (*Pm6*, *Pm27*, *Pm37*, *MIAG12*), было выявлено в геноме пшениц группы Timopheevi (McIntosh et al., 2013).

Ген *Lr18*, определяющий устойчивость к бурой ржавчине, был одним из первых генов, перенесенных в мягкую пшеницу от *T. timopheevii* ssp. *timopheevii*. Кариотипирование хромосом с помощью модифицированного метода С-окрашивания, показало, что образцы пшеницы, содержащие этот ген, имели уникальный N-бэнд в длинном плече хромосомы 5В (Yamamori et al., 1994; Friebe et al., 1996). При проверке сортов пшеницы Timvera (Австралия), South Africa 43 (ЮАР), Red Egyptian (Египет), Sabikei 12 (Канада) и пяти селекционных линий из России (WIR 50847, WIR 50853, WIR 50854, WIR 50855, WIR 50858) выяснилось, что устойчивость этих образцов имеет одинаковую генетическую основу и определяется геном *Lr18* (Yamamory et al., 1994).

Молекулярно-генетическое картирование гена *Lr18* до настоящего времени не проведено, также отсутствует информация о молекулярных маркерах, сцепленных с этим геном. Ген *Lr18* на данный момент не используется в практических целях для создания устойчивых сортов из-за его низкой эффективности против большинства рас бурой ржавчины. Кроме этого было установлено, что ген является температуро-чувствительным и при повышении температуры выше 25⁰ становится неэффективным (McIntosh, 1983, 1995a; Tomar et al., 1988).

Другой ген устойчивости к бурой ржавчине, *Lr50*, происходит от дикорастущего вида *T. timopheevii* ssp. *armeniicum*. С участием этого гена были созданы селекционные линии, которые в течение нескольких лет сохраняли резистентность к популяциям бурой ржавчины ряда регионов США (maswheat.ucdavis.edu/protocols/lr50/). Для этого гена проведено молекулярно-генетическое картирование, установлена локализация на длинном плече хромосомы 2В и сцепление с микросателлитными маркерами *Xgwm382* (6.7 сМ) и *Xgdm87* (9.4 сМ) (Brown-Guedira et al., 2003).

Ген устойчивости к стеблевой ржавчине *Sr36*, временный символ *SrTt1*, был перенесен в мягкую пшеницу от *T. timopheevii* ssp. *timopheevii* еще в 60-х годах

прошлого века (Allard, Shands, 1954). Оригинальные линии CI 12632 и CI 12633, содержащие этот ген, в течение более чем 40 лет использовались в селекционных программах, как источники *Sr36*. В настоящее время ген *Sr36* относится к группе генов, обеспечивающих эффективную устойчивость к наиболее агрессивной расе стеблевой ржавчины Ug99 (Tsilo et al., 2008; Yu et al., 2014). Первоначальные данные, полученные с помощью моносомного анализа, определили локализацию этого гена в коротком плече хромосомы 2В, но дальнейший цитологический анализ выявил сегмент хромосомы 2G, затрагивающий оба плеча хромосомы (Friebe et al., 1996). Молекулярно-генетическое картирование гена было выполнено разными группами исследователей, в результате чего были идентифицированы RFLP, AFLP и SSR-маркеры, сцепленные с *Sr36* (Bariana et al., 2001; Tsilo et al., 2008). Три SSR-маркера (*Xstm773-2*, *Xgwm319* и *Xwmc477*), тесно сцепленные с геном *Sr36*, являются кодоминантными, что позволило использовать их в качестве диагностических на большом наборе из 800 селекционных линий и сортов пшеницы, происходящих из 12 стран (Olsen et al., 2010a). Для маркеров *Xstm773-2*, *Xgwm319* и *Xwmc477* разработаны протоколы полимеразной цепной реакции (ПЦР) для их использования в схемах маркер-ориентированной селекции (интернет-ресурс <http://maswheat.ucdavis.edu/protocols/Sr36/index.html>).

Sr37 (временный символ *SrTt2*) также унаследован от *T. timopheevii* ssp. *timopheevii*. Результаты цитологического анализа предполагают, что ген локализован в районе транслокации 4В/4G (McIntosh, Guarfas, 1971; McIntosh et al., 1995a). Из-за большого размера фрагмента транслокации, содержащей этот ген, и негативного влияния на признаки продуктивности, *Sr37* не использовался в селекции для улучшения устойчивости сортов к стеблевой ржавчине. Была предпринята попытка уменьшить размер фрагмента хромосомы 4G, содержащего этот ген, в результате чего получены 4 линии с укороченным фрагментом, характеризующиеся низкой восприимчивостью к стеблевой ржавчине (Zhang et al., 2012). В настоящее время ген *Sr37* вновь заинтересовал селекционеров, поскольку была показана его эффективность против расы Ug99 (Yu et al., 2014).

Ген *Sr40* был перенесен в короткое плечо хромосомы 2В от дикорастущего вида *Triticum timopheevii* ssp. *armeniicum* (Dyck, 1992). Показано, что *Sr40* обеспечивает эффективный уровень устойчивости как на стадии проростков, так и

взрослых растений к Ug99 (Jin et al., 2007). Для *Sr40* проведено молекулярно-генетическое картирование и идентифицировано несколько микросателлитных локусов на хромосоме 2В, сцепленных с геном, наиболее близким из которых является локус *Xwmc344* (0.7 сМ) (Wu et al., 2009).

Согласно литературным данным четыре гена устойчивости пшеницы к мучнистой росе были идентифицированы в геноме пшениц группы *Timopheevi* – *Pm6*, *Pm27*, *Pm37* и *MIAG12*. Первым геном, перенесенным в мягкую пшеницу от *T. timopheevii*, был ген *Pm6* (Jørgensen, Jensen, 1973). Этот ген широко использовался для создания сортов пшеницы с устойчивостью к мучнистой росе и до сих пор является одним из эффективных генов во многих регионах мира, включая Европу, Китай и Северную Америку (Bennett, 1984; Alam et al., 2011). Первое генетическое картирование *Pm6*, проведенное на наборе изогенных линий с различной длиной фрагментов *T. timopheevii*, было выполнено с использованием RFLP-маркеров. Полученные результаты определили локализацию *Pm6* в длинном плече хромосомы 2В в окружении двух маркеров, *Xbcd135* и *Xbcd266*, с генетической дистанцией 1.6 сМ и 4.8 сМ, соответственно (Тао et al., 2000). В дальнейшем на основании данных первичной структуры *Xbcd135* были разработаны маркеры STS (NAU/STSB CD135-1 и NAU/STSB CD135-2), пригодные для полимеразной цепной реакции (Ji et al., 2008). Маркер NAU/STSB CD135-2 показал свою диагностическую эффективность для выявления присутствия гена в образцах при тестировании 175 коммерческих сортов и элитных линий пшеницы.

Другой ген, *Pm27*, был интродуцирован в селекционную линию мягкой пшеницы от *T. timopheevii* var. *timopheevii*, при этом наиболее вероятная локализация гена в хромосоме 6В изначально была определена моносомным анализом (Jarve et al., 2000). Дополнительно было показано, что RFLP-маркеры *Xpsr8/Xpsr964* (6BS) и *Xpsr154/Xpsr546* (6BL) фланкируют фрагмент транслокации, при этом локус, содержащий *Pm27*, тесно сцеплен с маркером *Xpsr3131-6B*.

Гены *Pm37* и *MIAG12* происходят от дикорастущего вида *T. timopheevii* var. *armeniacum*. Молекулярный анализ селекционных линий озимой пшеницы, выполненный с помощью AFLP-, микросателлитных маркеров и маркеров, разработанных на основе уникальных и EST (expressed sequence tag) последовательностей пшеницы, указывает на то, что ген *Pm37* находится в

длинном плече хромосомы 7A, при этом 2 микросателлитных маркера *Xgwm332* и *Xwmc790* фланкируют этот ген на расстоянии 0.5 сМ (Srnec et al., 2005; Perugini et al., 2008). Ген *MIAG12* также был локализован в длинном плече хромосомы 7A (Maxwell et al., 2009). Однако авторы считают, что гены *Pm37* и *MIAG12* являются совершенно разными генами, о чем свидетельствует их положение на молекулярных картах хромосомы 7AL и полиморфизм маркеров между исходными родительскими образцами.

Кроме генов с постоянными символами имеются работы по идентификации локусов количественных признаков (QTL), происходящих от пшениц группы *Timopheevi* и определяющих устойчивость к грибным патогенам. Группа исследователей из Эстонии в течение ряда лет работает с селекционными линиями, содержащими генетический материал *Triticum militinae*, устойчивыми к мучнистой росе. Авторами было выявлено несколько локусов на хромосомах 4A, 2A, 1A, 5B, 7A, ассоциированных с устойчивостью, при этом главный локус *QPm.tut-4A* расположен в длинном плече хромосомы 4A (Jakobson et al., 2006, 2012).

В литературе также имеется небольшое число сведений о генетических факторах, определяющих устойчивость к другим, не столь широко распространенным болезням, вредоносным в локальных регионах земного шара. Так, в сортах мягкой пшеницы *Sunco*, *Pelsart* и *Cook* с транслокацией от *T. timopheevii* в хромосоме 2B были выявлены локусы, ответственные за устойчивость к темно-бурой пятнистости (Christopher et al., 2007). Картирование QTLs, ассоциированных с устойчивостью яровой пшеницы RL4137 к фузариозу, показало, что главный локус *Qfhs.jic-2B* находится в хромосоме 2B и унаследован от *T. timopheevii* (Srinivasachary et al., 2008). Ген устойчивости к септориозу, обозначенный временным символом *SnbTM*, был интродуцирован в хромосому 3A гибридных линий, полученных от скрещивания тетраплоидной пшеницы *T. durum* и *T. timopheevii* (Ma, Hughes, 1995).

Таким образом, пшеницы группы *Timopheevi* регулярно вовлекаются в процессы гибридизации с мягкой и твердой пшеницами для получения образцов, обладающих устойчивостью к грибным болезням. Однако утилизация потенциала *T. timopheevii* сопряжена с трудностями, поскольку прямая гибридизация сопровождается стерильностью гибридов первых поколений и длительным

периодом цитологической стабилизации. Немногочисленные данные также свидетельствуют, что генетический материал этого вида в большинстве случаев передается большими фрагментами, которые могут содержать нежелательный материал, негативно влияющий на другие хозяйственно-ценные признаки. Тем не менее, в последнее время вновь возникает интерес как к использованию уже известных генов, так и к поиску новых эффективных генов иммунитета к грибным болезням.

1.2. Проявление хозяйственно-ценных признаков у межвидовых гибридов

1.2.1. Влияние генотипической среды на формообразовательный процесс

Вопросы влияния генотипической среды сорта-реципиента постоянно обсуждаются исследователями при создании линий и гибридных форм с чужеродным замещением отдельных хромосом или их фрагментов. Наиболее важными моментами в этой связи являются: 1) фертильность гибридов первого и последующих поколений; 2) цитологическая стабилизация гибридного генома; 3) характер межгеномных замещений; 4) проявление хозяйственно-ценных признаков в гибридном геноме.

Большое число работ посвящено изучению признака совместимости генетически отдаленных видов и фертильности различных поколений межвидовых гибридов, в том числе полученных в результате гибридизации с *T. timopheevii*. Литературные данные свидетельствуют, что фертильность первого и последующего поколений гибридов, полученных от скрещивания пшениц различных видов плоидности с *T. timopheevii* существенно зависит как от сорта пшеницы, так и от образца *T. timopheevii*, использованного для гибридизации. Изучение формообразовательного процесса в первых поколениях гибридов *T. durum*/*T. timopheevii*, полученных от скрещивания 4-х сортов *T. durum* и 3-х образцов *T. timopheevii*, показало, что озерненность полученных гибридов значительно варьировала и находилась в зависимости как от генотипа твердой пшеницы, так и пшеницы Тимофеева (Козловская, Григорьева, 1985; Григорьева, 2006). Аналогичные результаты представлены в работах Л.П. Хлебовой (2009, 2010) для гибридов, полученных на основе пяти сортов твердой пшеницы разного географического происхождения с тремя образцами *T. timopheevii* var. *viticulosum*.

Данные указывали на то, что индекс фертильности варьировал от 10 до 45% и существенно зависел от генотипа сорта-реципиента и условий вегетации.

В работах по гибридизации гексаплоидной пшеницы с *T. timopheevii* отмечена зависимость скрещиваемости от сорта, использованного в качестве материнской формы. Например, сравнение индексов озерненности межвидовых гибридов от скрещивания сортов мягкой пшеницы Скала, Новосибирская 67, Ботаническая 2, Алтайская 81, Жница и Чайниз Спринг с *T. timopheevii*, установило, что показатели были значительно выше у гибридов, полученных на основе сортов Новосибирская 67 и Скала (Козловская, Мусалитин, 1992). Этими же авторами было показано, что плоидность реципиентной формы не оказывает значимого влияния на фертильность и конъюгацию хромосом межвидовых гибридов.

Более детальное изучение роли генотипической среды на процессы формирования гибридных геномов было выполнено на наборе интрогрессивных линий, полученных от скрещивания шести сортов мягкой пшеницы *T. aestivum* и шести образцов тетраплоидных видов пшеницы (*T. durum*, *T. persicum*, *T. dicoccum*) с *T. timopheevii* (Шкутина и др., 1988; Калинина и др., 1989). Результаты проведенных исследований позволили заключить, что генотипические особенности сортов-реципиентов влияют на весь процесс интрогрессии генетического материала *T. timopheevii*, начиная от конъюгации хромосом и стабилизации гибридного генома и заканчивая уровнем включения чужеродного материала. Оказалось, что среди гибридных форм, полученных на основе разных сортов мягкой пшеницы, достоверно более высоким уровнем стабилизации в поколении BC_1F_4 выделялась комбинация сорта Саратовская 29 (48%) в сравнении с комбинациями, полученными на основе сортов Целинная 20 (41%), Скала (36%), Иртышанка 10 (37%), Новосибирская 67 (28%) и Пиротрикс 28 (19%). Сравнение гибридных форм методами изоферментного анализа установило, что наибольшая частота включения генетического материала *T. timopheevii* наблюдалась у гибридных форм, созданных на основе сортов Саратовская 29 и Пиротрикс 28 (Калинина и др., 1981; Калинина и др., 1987а, б; Шкутина и др., 1988).

Е.Д. Бадаевой с соавт. методом С-окрашивания хромосом был исследован характер межгеномных замещений у интрогрессивных линий, полученных от

скрещивания мягкой пшеницы с пшеницами группы Timopheevi (Badaeva et al., 1991; Badaeva, Gill, 1995; Бадаева и др., 2010). Кариотипирование интрогрессивных линий установило, что спектры геномных перестроек зависят как от генотипа родительской формы, так и от направления отбора. В гибридных линиях сорта Саратовская 29 часто выявлялись замещения в хромосомах 1А и 6В, тогда как в комбинации сорта Пиротрикс 28 доминировали замещения с участием хромосом 6А, 3В и 7А. Отбор гибридных линий на устойчивость к грибным болезням приводил к изменению хромосомных спектров замещений и транслокаций (Бадаева и др., 2000).

1.2.2. Влияние генотипической среды на проявление признаков устойчивости к грибным болезням

Влияние генотипической среды сорта-реципиента на проявление генов, определяющих устойчивость к грибным патогенам, специально не изучалось, но ряд данных свидетельствуют о различном уровне экспрессии факторов резистентности при интродукции резистентных генов в разные сорта и селекционные линии мягкой пшеницы. Например, оценка устойчивости к желтой ржавчине (*Puccinia striiformis* West f. sp. *tritici*), проведенная для 11 коммерческих сортов мягкой пшеницы, содержащих ген резистентности *Yr2*, выявила различный тип реакции, при этом диапазон различий в баллах по шкале иммунности составлял от 0 до 2 (Singh et al., 1990).

В другой работе при изучении разных аллелей локуса устойчивости к бурой ржавчине *Lr2* было установлено, что ген *Lr2b*, находясь в сорте Prelude, обеспечивал неполное доминирование признака устойчивости при скрещивании с сортом мягкой пшеницы Тэтчер, но был доминантным при скрещивании с сортом Red Bobs (Dyck, Samborsky, 1974). Аллель *Lr2c* в тех же условиях проявлял рецессивный характер в сорте Thatcher и доминантный в сорте Red Bobs. Для гена устойчивости к бурой ржавчине *Lr3* показано, что изоляты *P. triticina* Rob. ex Desm. f.sp. *tritici* не проявляли вирулентности на линиях сорта Thatcher с этим геном, но были вирулентны при интродукции гена *Lr3* в сорт Prelude (Haggag et al., 1973).

Влияние генотипической среды на проявление генов резистентности убедительно продемонстрировано на изогенных линиях, созданных для

диагностики патотипов бурой, стеблевой и желтой ржавчины. Наборы тестерных линий создавались в разных регионах мира на основе разных сортов-реципиентов. Например, для определения патотипов бурой ржавчины имеется 4 набора тестерных линий – Австралийский, Североамериканский, Южноафриканский и Индийский (Pretorius, Le Roux, 1988; Singh, 1991; Park, Wellings, 1992; McIntosh et al., 1995a), отличающихся сортами мягкой пшеницы, использованных для создания изогенных линий. Так, тестерная линия с геном *Lr24* Североамериканской серии создана на основе сорта Thatcher, Южноафриканской серии на основе сорта Agent, а Индийской на основе сортов Prelude и Agent. При испытании в одинаковых условиях тестерных линий из разных наборов, содержащих одни и те же гены резистентности, была установлена зависимость степени восприимчивости линий от генотипической среды реципиента. Так, гены *Sr15* и *Sr17* нуждаются в более низких температурах для экспрессии факторов резистентности в генетическом окружении сорта Chinese Spring по сравнению с сортами Renown и Norka (McIntosh et al., 1995a). Фитопатологическое тестирование изогенных линий, содержащих ген *Yr8*, проведенное на стадии проростков, свидетельствует, что экспрессия фактора резистентности к желтой ржавчине, модифицируется генотипической средой: наличие этого гена в сорте Avocet S дает больше некрозов, чем в сорте Chinese Spring или Harrier (McIntosh et al., 1995a).

Причиной таких различий в уровне экспрессии факторов резистентности может быть присутствие в сорте-реципиенте либо других, «минорных», генов, либо генов-модификаторов, которые влияют на экспрессию генов, контролирующей устойчивость. Известны факты, что взаимодействие генов резистентности и генов-супрессоров, локализованных в геноме D, значительно снижает эффективность генов устойчивости при их переносе от диплоидных и тетраплоидных видов пшеницы в гексаплоидную пшеницу. В качестве примера можно привести ген устойчивости к стеблевой ржавчине *Sr21*, перенесенный от диплоидного вида *T. monosocum*, и гена устойчивости к бурой ржавчине *Lr23*, унаследованного от тетраплоидного вида *T. turgidum* (The, Baker, 1975; Kolmer, 1996). Показано, что при переносе этих генов в мягкую пшеницу часть синтетических и инбредных линий, содержащих гены *Sr21* и *Lr23*, оставались восприимчивыми к листовым патогенам из-за подавления факторов резистентности генами-супрессорами.

Супрессор гена *Lr23* (*SuLr23*), происходящий из генома *Ae. tauschii*, был в дальнейшем картирован в коротком плече хромосомы 2D (Nelson et al., 1997).

Наличие супрессоров генов резистентности к бурой и стеблевой ржавчинам в хромосомах генома D было выявлено в экспериментах по скрещиванию 10 устойчивых форм *T. turgidum* var. *dicoccoides* с восприимчивыми сортами мягкой и твердой пшеницы (Bai, Knott, 1992). Анализ геномного состава потомства популяций F₂, отличающихся восприимчивостью к бурой ржавчине, показал, что устойчивые растения имели меньше хромосом D (в среднем, 3,2 на геном) в сравнении с чувствительными растениями (11,5). Было установлено также, что в линиях сорта Langdon с замещениями по геному D гены-супрессоры находятся в хромосомах 1D и 3D, тогда как в линиях сорта Чайниз Спринг в хромосомах 1D, 2D, 3D и 4D (Bai, Knott, 1992). В ряде публикаций приводятся свидетельства, что хромосомы геномов A и B тоже могут содержать супрессоры, ингибирующие экспрессию факторов устойчивости к ржавчинным болезням (Kema et al., 1995; Ma et al., 1995).

Несмотря на наличие информации о существовании генов-супрессоров, модифицирующих проявление генов резистентности, в настоящее время отсутствуют данные о генетической основе процесса супрессии. Практически единственным примером является работа по изучению механизмов супрессии гена устойчивости к мучнистой росе *Pm8*, унаследованного от ржи *Secale cereale* и локализованного во фрагменте транслокации 1BL-1RS. Супрессия *Pm8* была впервые обнаружена у некоторых линий мягкой пшеницы, содержащих 1R(1B) замещения или 1BL-1RS транслокации (Hanusova, 1996). Согласно предварительным данным было высказано предположение, что супрессия *Pm8* контролируется одним доминантным геном, находящимся на хромосоме 7D. Однако в дальнейшем было установлено, что ген-супрессор тесно сцеплен с локусами генов запасных белков *Gli-A1* и *Glu-A3*, которые в свою очередь находятся в тесном сцеплении с локусом *Pm3* на хромосоме 1AS (Tommasini et al., 2006; Dong et al., 2010). Недавно при использовании изолятов мучнистой росы, вирулентных к *Pm3* и авирулентных к *Pm8*, были получены результаты, позволяющие предположить, что в качестве гена-супрессора выступает ген *Pm3*, и

Pm8 экспрессируется только тогда, когда локус *Pm3* не активен или вообще отсутствует (McIntosh et al., 2011).

1.2.3. Влияние чужеродного генетического материала на проявление хозяйственно-ценных признаков

В большинстве случаев перенос чужеродного генетического материала при отдаленных скрещиваниях, происходит большими фрагментами, которые кроме целевых локусов могут содержать дополнительный генетический материал, оказывающий влияние на другие признаки. Поэтому при интродукции генов устойчивости к болезням в коммерческие сорта и селекционные линии пшеницы естественным является вопрос о влиянии чужеродных замещений и транслокаций на хозяйственно-ценные признаки, такие как тип развития, время колошения, продуктивность, качество зерна, хлебопекарные качества. Общепринятым является мнение, что дополнительный генетический материал оказывает, в основном, негативное влияние. Однако публикации, в которых приводятся данные по сравнительной оценке сортов и селекционных линий с чужеродными замещениями и транслокациями, не всегда позволяют однозначно ответить на этот вопрос.

Типичным и хорошо изученным примером чужеродных замещений и транслокаций являются гибридные формы, полученные с использованием генома ржи *Secale cereale* L., которая в течение длительного периода времени широко используется в качестве донора генов устойчивости к болезням. Оказалось, что среди многих успешных переносов генетического материала ржи в геном пшеницы только две транслокации имеют практическую ценность, причем в обоих случаях в этих транслокациях принимает участие хромосома 1RS. Транслокация T1BL-1RS, перенесенная в пшеницу от ржи сорта Кавказ, содержит комплекс генов устойчивости к бурой (*Lr26*), стеблевой (*Sr31*), желтой (*Yr9*) ржавчинам и мучнистой росе (*Pm8*) и используется, в основном, в сортах европейского происхождения. Для транслокации 1BL-1RS европейского происхождения показано, что при переносе ее в сорт Ravon происходило увеличение биомассы корней, числа зерен с колоса и повышение урожайности (Ehdaie et al., 2003). Присутствие такой же пшенично-ржаной транслокации в линиях отечественной селекции, полученных на основе сорта Омская 37, показало, что ряд линий кроме

комплексной устойчивости к листовым патогенам характеризуются более высоким качеством зерна и урожайностью (Белан и др., 2010).

Транслокация T1AL-1RS, полученная с участием ржи сорта Амиго, содержит гены устойчивости к злаковой тле (*Gb2*), мучнистой росе (*Pm17*) и стеблевой ржавчине (неизвестный ген) и используется в американских сортах. Для этой транслокации было установлено, что она не только не оказывает негативного эффекта на агрономические признаки, но и в ряде случаев может повышать засухоустойчивость, содержание белка в зерне, улучшать хлебопекарные качества (McIntosh et al., 1995b; Villareal et al., 1998; Kim et al., 2004; Mater et al., 2004; Hoffmann, 2008).

Другие пшенично-ржаные транслокации, такие как T3AS-3RS с геном *Sr27*, T4BS.4BL-5RL с геном *Lr25*, T6BS-6RL с геном *Pm20*, T2AS-2RS.2RL с геном *Lr45* и ряд линий с транслокацией T2BS-2RL, содержащей локус устойчивости к гессенской мухе, недостаточно активно используются в селекции из-за негативных эффектов на хозяйственно-ценные признаки (Friebe et al., 1990; McIntosh et al., 1995b). В тоже время для транслокации T2BS-2RL есть литературные свидетельства, что ее присутствие в геноме селекционных линий пшеницы, кроме повышения устойчивости к мучнистой росе, бурой и стеблевой ржавчинам, повышает засухоустойчивость, увеличивает число колосков в колосе и не оказывает негативного влияния на урожайность и содержание белка в зерне (Merker, Forsstrom, 2000; Hysing et al., 2007).

Разнонаправленное влияние на агрономические признаки оказывает полное замещение пшеничных хромосом на ржаные и добавление ржаного генома, как, например, в случае гекса- (BBAARR) и октоплоидных (BBAADRRR) тритикале. Установлено, что добавление ржаного генома повышает неприхотливость тритикале к почвенным условиям, увеличивает продуктивность и толерантность к биотическим и абиотическим стрессорам по сравнению с пшеницей, однако при этом страдает качество зерна и его хлебопекарные свойства (Гордей, 1992; Михайлова и др., 2009).

Изменения в проявлении признаков отмечены и в случае единичных пшенично-ржаных замещений хромосом. В работах Т.Т. Ефремовой с соавт. (2008) на примере 12 сортов мягкой пшеницы установлено, что замещение хромосомы 5A

на хромосому 5R сорта Онохойская приводит к значительному удлинению периода всходы-колошение пшенично-ржаных замещенных линий. Подобное замещение 5R(5A) у сортов Rang и Мироновская крупнозерная привело к смене ярового образа жизни на озимый. В работах этих же авторов было показано, что линии с замещением 5R(5A) отличались по показателям зерновой продуктивности главного колоса (длина колоса, число зерен и масса зерна с колоса), однако различия зависели от генотипической среды сорта-реципиента. Так, пшенично-ржаные замещенные линии по сортам Rang и Мироновская крупнозерная достоверно превышали сорта-реципиенты по числу зерен и массе зерна колоса. У пшенично-ржаных замещенных линий по сортам Diamant, Janetskis Probat, Sharbati, Sonora показано достоверное увеличение числа зерен в колосе, в то время как у линии на основе сорта Саратовская 29 происходило снижение показателей по этому признаку (Ефремова и др., 2008; Efremova et al., 2008).

Влияние единичных замещений пшеничных хромосом на хромосомы ржи зависит от того, какая хромосома участвует в замещении. Для пшенично-ржаных замещенных линий сорта Chinese Spring (CS) показано, что замещение или добавление хромосом 2R, 5R, 6R сопровождается существенным повышением содержания клетчатки, в то время как добавление или замещение по хромосомам 1R, 3R, 4R, 7R, наоборот, приводит к снижению показателей по этому признаку (Boros et al., 2002).

Что касается генов, происходящих от других родичей мягкой пшеницы, то только для некоторых из них проведено детальное исследование влияния интрогрессированных фрагментов, содержащих эти гены, на агрономические признаки. Много внимания было уделено изучению линий, содержащих фрагмент хромосомы 7E *Agropyron ponticum* с генами *Lr19* и *Sr25*. Ген *Lr19* обладает высокой эффективностью к широкому спектру изолятов патогена бурой ржавчины *Puccinia triticina* в различных регионах мира. Однако в свое время этот ген не был использован повсеместно в улучшении сортов пшеницы, поскольку чужеродный фрагмент дополнительно содержит ген *Y*, определяющий желтую окраску муки (Knott, 1980). Попытки получить линии, не содержащие ген *Y*, активно предпринимались, но мутантные линии, содержащие фрагменты различной длины, отличались нестабильным характером наследования генов резистентности (Marais,

1992). Не так давно все-таки удалось разделить гены резистентности *Lr19/Sr25* и ген *Y*, получить ряд селекционных линий, содержащих фрагменты различной длины, и подобрать молекулярные маркеры, пригодные для выявления как генов *Lr19/Lr25*, так и гена *Y* (Zhang et al., 2005a).

О влиянии гена *Lr19* на признаки урожайности и качества зерна существуют противоречивые данные. Негативный эффект на компоненты урожайности и высоту растения был показан для селекционных линий, полученных от скрещивания чешских сортов пшеницы с сортом Sunnan, содержащим транслокацию с геном *Lr19* (Šlikova et al., 2003). Противоположные результаты были получены в НИИСХ Юго-Востока (г. Саратов). Сорты Л503 и Самсар и селекционные линии Пысар 29 и Л359R, содержащие транслокацию с геном *Lr19*, на протяжении ряда лет не только надежно защищали растения от местной популяции бурой ржавчины, но и отличались более высокой продуктивностью содержанием белка в зерне по сравнению с исходным сортом мягкой пшеницы Саратовская 29 (Крупнов, Сибикеев, 2005).

Негативный эффект фрагмента генома *Aegilops umbellulata*, содержащего ген *Lr9*, был установлен для изогенных линий озимой пшеницы, при тестировании которых обнаружено снижение урожайности, продуктивной кустистости, уменьшение числа и массы зерна в колосе на 3-14% по сравнению с восприимчивым родительским сортом (Ortelli et al., 1996).

Ген *Sr22*, происходящий из генома *T. boeoticum*, несмотря на свою эффективность против расы стеблевой ржавчины Ug99, ограниченно используется в селекционных целях из-за негативного влияния на урожайность и вегетационный период (Paull et al., 1994).

Ряд примеров свидетельствует, что наличие чужеродного генетического материала, содержащего гены устойчивости к грибным патогенам, не всегда оказывает негативные эффекты на хозяйственно-ценные признаки. Положительный эффект на продуктивность был показан для некоторых генов устойчивости к грибным болезням, интродуцированных от диких родичей пшеницы. Например, ген *Sr26* от *Agropyron ponticum* широко используется в селекции для создания сортов, устойчивых к стеблевой ржавчине. Оказалось, что присутствие этого гена в Австралийских сортах повышает урожайность в периоды высокой инфекционной

нагрузки патогена, но не снижает их продуктивности в остальные годы (McIntosh et al., 1995a).

Использование гена *Lr32* от *Ae. tauschii* в генетическом окружении высокопродуктивного сорта мягкой пшеницы не повлияло на агрономические и хлебопекарные качества, и привело к снижению высоты растения и увеличению размера зерна (Thomas et al., 2010). Отсутствие негативного эффекта на текстуру эндосперма было продемонстрировано для интрогрессивных линий, содержащих гены *Lr57* и *Yr40*, унаследованных от *Ae. geniculata* (Kuraparthy et al., 2009).

Положительное влияние транслокации Т6VS.6AL (источник *Haynaldia villosa* L.) с геном устойчивости к мучнистой росе *Pm21* установлено на примере девятнадцати сортов и селекционных линий пшеницы (Li et al., 2007a). Согласно полученным результатам наличие такой транслокации повышает зерновую продуктивность (вес 1000 зерен, число и масса зерна с колоса), однако оказывает небольшой негативный эффект на выход муки и ее хлебопекарные качества. В другом исследовании тестирование коллекции изогенных линий с генами *Lr29* (*Thinopyrum ponticum*), *Lr35* (*Ae. speltoides*) и *Lr37* (*Ae. ventricosum*) установило, что наличие транслокаций, содержащих эти гены, наоборот, оказывает положительный эффект на хлебопекарные качества (Labuschagne et al., 2002).

Работы по изучению влияния генетического материала *T. timopheevii* на хозяйственно-ценные признаки малочисленны, но имеющаяся информация свидетельствует об отсутствии значительных негативных эффектов на урожайность и качество зерна. Например, ген *Sr36* использовался в селекционной практике в Австралии для повышения устойчивости к стеблевой ржавчине и на его основе созданы сорта Timgalen, Timson, Songlen, Shortim и Cook (McIntosh et al., 1995a). Наблюдения за этими сортами в течение длительного времени показали, что почти все они отличаются повышенным содержанием белка в зернах и более высоким выходом муки. Только для селекционных линий и сортов пшеницы, происходящих от сорта Cook, наличие гена *Sr36* приводило к снижению урожайности (Lehmensiek et al., 2008).

Отсутствие негативного влияния генетического материала *T. timopheevii* и *Ae. tauschii* на продуктивность и качество зерна показано для коллекции иммунных линий сорта Саратовская 29 (*T. aestivum* – *T. timopheevii*/*Ae. tauschii*), при этом ряд

линий по таким параметрам, как содержание клейковины, белка и физические свойства теста, превосходили сорт-реципиент Саратовская 29 (Лайкова и др., 2007, 2010).

В работе Е.П. Ухиновой (2009) было изучено 30 гибридных линий (поколение F₇-F₉), полученных от скрещивания сортов Новосибирская 67 и Жница с *T. timopheevii*. Оценка признаков продуктивности и технологических качеств зерна в течение нескольких лет показал, что большинство линий превышает исходные сорта по элементам структуры урожая, количеству и качеству клейковины и содержанию белка в зерне.

1.3. Генетические маркеры в изучении пшеницы и ее гибридов

1.3.1. Типы и описание генетических маркеров

1.3.1.1. Классические генетические маркеры

Под генетическим маркером понимают биологический признак, который определяется различными аллелями генетического локуса и передается от одного поколения к другому, что позволяет использовать маркер в качестве экспериментального зонда для идентификации индивидуальных организмов, тканей, клеток, ядер, хромосом или генов. Генетические маркеры, используемые для научных и практических целей, можно условно разделить на 2 категории: классические генетические маркеры и ДНК-маркеры.

К классическим генетическим маркерам принято относить морфологические, цитологические и биохимические маркеры. Морфологические маркеры выявляют генетический полиморфизм на основании фенотипических признаков, таких, например, как окраска и опушение различных органов растений, форма и размер зерна у пшеницы, высота растения и.д. Морфологические маркеры используются со времен Менделя и до настоящего времени для изучения наследования признаков, создания моносомных, добавочных и замещенных линий и поиска ассоциаций с другими агрономическими признаками. Например, морфологический признак опушения плодоножки, специфичный для ржи *Secale cereale*, был использован для создания пшенично-ржаных 5A(5R) замещенных линий (Efremova et al., 2006). Для некоторых культур (томаты, соя, кукуруза, рис) скомпонованы

наборы морфологических маркеров, доступные для генетических исследований (Khush, 1987; Xu, 2010). Многие морфологические признаки пшеницы (опушение и окраска органов, наличие остей, морфология колоса) в настоящее время локализованы на молекулярно-генетических картах, что позволяет использовать эти признаки в генетических и селекционных исследованиях (Butler et al., 2005; Pearce et al., 2011). Однако количество информативных полиморфных морфологических маркеров ограничено, поэтому на их основе невозможно построить подробные генетические карты. Кроме этого, многие морфологические маркеры имеют сложный характер наследования, зависят от условий внешней среды и достаточно редко сцеплены с хозяйственно-ценными признаками.

Цитологические маркеры показывают морфологию и структуру хромосом на основании распределения сегментов (бэндов), которые можно рассматривать в качестве специфических меток. С помощью красителей либо меченой чужеродной ДНК (С-окрашивание, *in situ* гибридизация) можно визуально показать различия в окраске, длине, распределении и положении бэндов, выявляя, таким образом, различия в составе хроматина. Использование цитологических маркеров для кариотипирования хромосом позволяет детектировать большие делеции, транслокации, локализовать хроматин, содержащий чужеродные интрогрессированные фрагменты, их положение на хромосоме и выполнять физическое картирование (Friebe et al., 1996; Бадаева и др., 2010). Количество цитологических маркеров также ограничено, поэтому они не используются широко для изучения генетического разнообразия, генетического картирования и маркер-ориентированной селекции. Однако применение цитологических маркеров в сочетании с ДНК-маркерами помогает выявлять негеномные транслокации и другие перестройки, которые невозможно определить другими методами (Timonova et al., 2013).

К биохимическим маркерам относят запасные белки (глютенины и глиадины) и изоферменты, которые ранее входили в группу молекулярных маркеров. Запасные белки локализованы в эндосперме и составляют до 75% его белка. В настоящее время среди запасных белков злаков наиболее детально изучены глиадины пшеницы, секалин ржи, гордеин ячменя и зеин кукурузы. Изучение запасных белков мягкой пшеницы показало, что их полиморфизм

обусловлен множественным аллелизмом локусов, расположенных в коротких плечах первой и шестой гомеологических групп хромосом (Payne et al., 1981; Конарев, 1983). Электрофоретические спектры глиадинов и глютеинов отражают генетические различия между видами, сортами, биотипами и линиями и могут быть использованы в качестве генетических маркеров для выявления различных перестроек в хромосомах. Дополнительно к этому аллели глиадин- и глютеин-кодирующих генов являются эффективными генетическими маркерами для изучения генов, контролирующих продуктивность и качество зерна мягкой пшеницы (William, Mujeeb-Kazi, 1995; Конарев и др., 2000). Иммунохимический анализ глютеина пшеницы показал, что он состоит, в основном, из глиадиноподобных компонентов и белков типа альбуминов и глобулинов, которые разделяются с помощью электрофореза в полиакриламидном геле и могут быть использованы в геномном анализе растений (Конарев, 1983).

Идентификация и изучение высокомолекулярных субъединиц глютеина имеет большое значение для оценки хлебопекарных свойств муки и качества теста. Установлено, например, что аллельные вариации в локусе *Glu-D1* оказывают значительно больший эффект на хлебопекарные качества, чем другие аллели локуса *Glu-1*, при этом в локусе *Glu-D1* установлены аллельные пары, определяющие хорошие либо плохие хлебопекарные качества (Payne et al., 1987; Anjum et al., 2007; Izadi-Darbandi, Yazdi-Samadi, 2012). Некоторыми исследователями запасные белки используются в качестве маркеров для выявления чужеродных интрогрессий у селекционных линий и сортов пшеницы (Gupta, Shepherd, 1992; Обухова и др., 2009; Сибикеев и др., 2010).

В группу биохимических маркеров входят изоферменты, или множественные формы ферментов, отличающиеся аминокислотным составом вследствие различий в нуклеотидных последовательностях ДНК, кодирующих белки. Аминокислотные замены приводят к изменению вторичных и третичных структур, что сопровождается разной электрофоретической подвижностью белка и является основой генетического полиморфизма. Полиморфизм изоферментов, выявляемых в результате электрофоретического анализа, зависит от ряда факторов: а) множественный аллелизм в одном локусе; б) единичные или множественные аллели во множественных локусах; в) вторичные изоферменты, возникающие в

результате посттрансляционных процессов (Micales, Bonde, 1995). В отличие от морфологических маркеров, изоферменты имеют кодоминантный тип проявления, т.е. с их помощью можно различать генотипы в гомо- и гетерозиготном состоянии.

Изоферменты до сих пор используются как генетические маркеры в селекционных целях по следующим причинам: 1) стоимость необходимых реактивов и оборудования значительно меньше, чем для ДНК-маркеров; 2) возможность проводить скрининг большого числа образцов одновременно для нескольких изоферментов; 3) наличие протоколов определения активности для большинства ферментов; 4) функция многих ферментов в метаболических процессах хорошо установлена; 5) энзимограммы легко интерпретируются в терминах аллель и локус, что позволяет анализировать расщепление потомства в скрещиваниях.

В настоящее время изоферменты используются в генетике и селекции в качестве маркеров для изучения генетического разнообразия видов, генофондов, структуры популяций и идентификации чужеродных интрогрессий (Masiaga, Paszkowski, 2004; Li et al., 2007b; Khakimzhanov et al., 2011). Однако изоферменты обладают нежелательной онтогенетической и тканевой специфичностью, что осложняет их использование в качестве универсальных генетических маркеров. Изоферментный анализ позволяет исследовать полиморфизм только кодирующих последовательностей и только у экспрессирующихся генов, при этом исключаются функционально-значимые участки генома, расположенные в нетранслируемых областях генов. Немаловажным является факт, что для некоторых видов растений для проведения анализа доступно небольшое количество (10-20) изоферментов, что ограничивает их использование при построении молекулярно-генетических карт, картировании генов и QTLs, равно как и для практического применения.

У пшеницы и родственных видов для анализа используется порядка 40 изоферментов, основными из которых являются пероксидаза, альфа и бета амилаза, аланинаминопептидаза, глутаматдегидрогеназа, глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа, кислая фосфатаза, малатдегидрогеназа, малик-фермент, неспецифические эстеразы, супероксиддисмутаза, шикиматдегидрогеназа. Основная информация о локализации генов, кодирующих изоферменты у пшеницы, была получена на основании изучения анеуплоидных линий пшеницы, линий с чужеродными

замещениями и добавочных линий (Sing, Brewer, 1969). Детальную информацию о хромосомной локализации локусов, кодирующих изоферменты у пшеницы и ее сородичей, можно найти в Каталоге генных символов (McIntosh et al., 2013).

1.3.1.2. Молекулярные, или ДНК-маркеры

ДНК-маркеры с момента их разработки в 1980-х гг. определили бурное развитие молекулярной генетики растений. В настоящее время с помощью молекулярных маркеров решается большое число задач функциональной и структурной генетики и геномики растений, часть из которых нашли свое применение в практических областях. ДНК-маркеры, также как и маркеры классического типа, являются генетическими маркерами, функция которых заключается в выявлении полиморфизма и аллельных вариантов между индивидуумами.

В литературе можно найти разные классификации ДНК-маркеров, например по числу локусов (моно- и мультилокусные) или методам детекции продуктов, но большинство исследователей условно разделяют широко используемые в настоящее время маркеры на следующие классы: 1) маркеры, основанные на методах гибридизации ДНК, такие как RFLP-маркеры (restriction fragment length polymorphism); 2) маркеры, основанные на методе полимеразной цепной реакции (ПЦР-маркеры), куда входят RAPD (random amplification of polymorphic DNA), AFLP (amplified fragment length polymorphism) и микросателлиты, или SSR-маркеры (simple sequence repeats), и 3) маркеры, основанные на однонуклеотидных заменах, или SNP-маркеры (single nucleotide polymorphism) (Somers, 2004; Röder et al., 2005; Mohler, Schwarz, 2005; Varshney et al., 2007; Sharma et al., 2008; Paux et al., 2012). Сравнительные характеристики основных классов ДНК-маркеров области их применения представлены в таблице 1.

Маркеры RFLP. Принцип RFLP-анализа состоит в обработке ДНК рестриктазами с последующим электрофоретическим разделением полученных фрагментов и гибридизацией с мечеными зондами (например, клонированные уникальные фрагменты генома). Поскольку эндонуклеазы рестрикции имеют специфические сайты узнавания, то индивидуальные различия в нуклеотидных последовательностях ДНК, вызванные отсутствием сайта рестрикции или

инсерциями/делециями, приводят к полиморфизму фрагментов рестрикции (Botstein et al., 1980; van der Berg et al., 1997).

После выхода основополагающей работы D. Botstein с соавт. (1980) RFLP-маркеры широко применялись для изучения генетического разнообразия различных видов растений, филогенетических исследований, построения молекулярно-генетических карт и групп сцепления и поиска ассоциаций с хозяйственно-ценными признаками (Tanksley et al., 1989; Ragot, Hoisington, 1993). К преимуществам RFLP-маркеров относят высокую воспроизводимость результатов и кодоминантный характер наследования. В качестве недостатков отмечается необходимость использования в анализе большого количества ДНК хорошего качества и радиоактивных зондов, а также трудоемкость метода. Кроме того, уровень полиморфизма RFLP-маркеров недостаточно высок, что затрудняет поиск полиморфных родительских пар для построения молекулярных карт. На основе фрагментов, полученных в результате RFLP-анализа, разрабатывают маркеры STS (sequence-tagged sites) и маркеры CAPS (cleaved amplified polymorphic sequence), которые основаны на методе ПЦР и более удобны в анализе (Błaszczuk et al., 2004; Mammadov et al., 2010; Mago et al., 2011).

Маркеры RAPD. RAPD были первыми маркерами, разработанными для полимеразной цепной реакции одновременно двумя группами исследователей (Welsh, McClelland, 1990; Williams et al., 1990). Маркеры этого типа используются для амплификации матричной ДНК без предварительной информации о нуклеотидной последовательности с помощью коротких пар праймеров (10-15 пар нуклеотидов). Одним из основных преимуществ маркеров RAPD является универсальность праймеров, которые можно использовать для изучения разных видов, и простота метода. Также для проведения RAPD-анализа необходимо небольшое количество ДНК, несложная приборная база, отсутствие необходимости разрабатывать специфические праймеры. Однако воспроизводимость результатов, полученных с помощью маркеров RAPD, невысока, что затрудняет сравнение данных, полученных разными группами исследователей. Кроме этого маркеры RAPD имеют доминантное наследование, не позволяющее дифференцировать гомо- и гетерозиготные генотипы (табл. 1).

Таблица 1. Сравнительные характеристики основных классов ДНК-маркеров (составлено по Collard et al., 2005; Xu, 2010)

Характеристики	RFLP	RAPD	AFLP	SSR	SNP
Встречаемость в геноме	Низкокопийные кодирующие районы	Весь геном	Весь геном	Весь геном	Весь геном
ДНК, кол-во	10-50 мкг	1-100 нг	1-100 нг	50-120 нг	50 нг
ДНК, качество	Высокое	Низкое	Высокое	Среднее	Высокое
ПЦР	нет	да	да	да	да
Тип полиморфизма	Изменения в нуклеотидном составе, делеции, инсерции	Изменения в нуклеотидном составе делеции, инсерции	Изменения в нуклеотидном составе делеции, инсерции	Изменение длины повтора	Изменения в нуклеотидном составе делеции, инсерции
Уровень полиморфизма	Средний	Высокий	Высокий	Высокий	Высокий
Тип наследования	Кодоминантный	Доминантный	Доминантный	Кодоминантный	Кодоминантный
Число полиморфных локусов	1-3	1.5-50	20-100	1-5	1
Тип праймеров	Низкокопийная ДНК или пробы кДНК	Последовательность ДНК длиной 10-15 п.н.	Специфическая последовательность	Специфическая последовательность	Аллель-специфический праймер
Возможность мультиплексного анализа	Низкая	Средняя	Высокая	Высокая	от средней до высокой
Воспроизводимость	высокая	низкая/средняя	высокая	высокая	высокая
Использование меченых зондов	да	нет	нет	нет	нет
Затраты времени	Высокие	низкие	средние	низкие	низкие
Автоматизация	Низкая	Средняя	Средняя	Высокая	Высокая
Стоимость разработки маркеров	высокая	низкая	средняя	высокая	высокая
Стоимость анализа	высокая	низкая	средняя	низкая	низкая
Использование в генетике и селекции	Генетическое картирование, построение генетических карт	Оценка генетического разнообразия	Оценка генетического разнообразия, филогенетические исследования, генетическое картирование	Широкое применение в генетике и селекции	Широкое применение в генетике и селекции

Этот тип маркеров используется, в основном, для исследования генетического разнообразия популяций, что особенно актуально при изучении малоизученных таксономических групп, и очень редко для поиска ассоциаций с хозяйственно-ценными признаками (Jones et al., 1997; Garcia et al., 2004). Как и в случае с маркерами RFLP, продукты амплификации маркеров RAPD могут быть клонированы, секвенированы и конвертированы в другие, более специфичные, сцепленные с признаками ПЦР-маркеры, такие как STS, SCAR (sequenced characterized amplified regions) или SSCP (single strand conformation polymorphism) (Varshney et al., 2007).

Маркеры AFLP. Принцип AFLP-маркирования заключается в использовании в качестве матрицы рестрицированных фрагментов ДНК, лигированных со специфическими олигонуклеотидными адаптерами, и проведении избирательной амплификации со специально сконструированными праймерами. AFLP-праймеры состоят из синтетической последовательности, комплементарной последовательности сайта рестрикции, и короткой произвольной последовательности из 2-3-х нуклеотидов, при этом каждая пара праймеров амплифицирует до 100 фрагментов, которые разделяют в полиакриламидном геле (Vos et al., 1995). В отличие от маркеров RFLP в данном методе вместо радиоактивности используются флуоресцентно-меченные праймеры для детекции фрагментов в геле или капиллярных ДНК-секвенаторах. В качестве преимуществ следует отметить высокую воспроизводимость результатов и большое число информационных фрагментов, амплифицирующихся в процессе одной реакции ПЦР. Однако, как и в случае с маркерами RFLP, эти маркеры имеют доминантный характер наследования, требуют ДНК высокого качества, а создание специфичных праймеров трудоемко и требует значительных финансовых затрат. Тем не менее, маркеры AFLP успешно используются для геномного картирования, в популяционных и филогенетических исследованиях (Schoenenberger et al., 2005; Siosemardeh et al., 2012)

Микросателлиты. Микросателлиты, также известные как SSR- (simple sequence repeats), STR- (short tandem repeats) или STMS-маркеры (sequence-tagged microsatellite sites), являются tandemно повторяющимися последовательностями ДНК с длиной мотива 1–6 нуклеотидных пар. Ди-, три- и тетрануклеотидные

повторы, такие как (CA)_n, (AAT)_n и (GATA)_n, широко представлены в геноме растений и животных (Stephenson et al., 1998; Li et al., 2002; Ganal, Röder, 2007). Микросателлиты имеют ряд преимуществ по сравнению с перечисленными выше маркерами, что позволяет эффективно использовать маркеры этого типа как для научных исследований, так и для практических целей: они кодоминантны и мультиаллельны, характеризуются высоким уровнем полиморфизма, высокой хромосомной и геномной специфичностью, детекция фрагментов амплификации может быть автоматизирована и существует возможность мультиплексного анализа (табл. 1).

С помощью маркеров SSR можно идентифицировать одни и те же локусы, находящиеся в разном генетическом окружении, и полученные результаты использовать для сравнения идентичности групп сцепления, созданных с участием других маркерных систем. Кроме этого SSR-маркеры, разработанные для одних видов, используются для изучения геномов других видов, наличие нуль-аллелей не снижает эффективности использования праймеров (Röder et al., 1998; Korzun et al., 1999; Salina et al., 2006). В качестве недостатков следует отметить высокую стоимость предварительной разработки праймеров и наличие гомоплазии внутри микросателлитного локуса.

За последнее десятилетие наборы микросателлитных маркеров, специфичных для анализа генома пшеницы, были разработаны разными группами исследователей на основе геномных и EST (expressed sequence tags) последовательностей ДНК (Röder et al., 1998; Pestsova et al., 2000; Song et al., 2002; Somers et al., 2004; Gao et al., 2004). Порядка 2500 маркеров SSR было картировано на генетических картах 21 хромосомы пшеницы, что позволяет эффективно использовать такие карты для точного картирования генов/QTLs (Stephenson et al., 1998; Sourdille et al., 2004; Somers et al., 2004; Peng, Lapitan, 2005; Ganal, Röder, 2007). Основными областями применения микросателлитных маркеров являются изучение генетического разнообразия растений, картирование генов хозяйственно-ценных признаков, поиск диагностических маркеров, тесно сцепленных с генами, и генетический анализ локусов количественных признаков (Tanksley, Nelson, 1996; Stachel et al., 2000; Huang et al., 2003a; Rehman et al., 2012).

Маркеры SNP. Этот класс маркеров основан на полиморфизме, вызванном однонуклеотидными заменами, и, также как и микросателлиты, SNP-маркеры широко распространены в геноме разных организмов. Например, в геноме пшеницы частота встречаемости таких замен составляет 1 на 540 пар оснований, в то время как в геноме кукурузы в 5 раз выше (Rafalski, 2002; Somers et al., 2003). В настоящее время используются разнообразные методы анализа для выявления аллельных вариантов при однонуклеотидных заменах: гель-электрофорез, резонансное тушение флюоресценции (FRET), детекция на микропанелях, или чипах, люминесценция, масс-спектрофотометрия, хроматография, секвенирование и т.д. (Ganal, Röder 2007; Xu, 2010).

Относительно новым классом ДНК-маркеров являются маркеры DArT (diversity array technology), разработанные CAMBIA (интернет-ресурс <http://www.diversityarrays.com>). С помощью маркеров DArT можно одновременно анализировать несколько сотен полиморфных локусов, распространенных по всему геному. Этот класс маркеров позволяет выявлять как однонуклеотидные замены, так и большие инсерции/делеции ДНК. В настоящее время маркеры DArT, наряду с маркерами AFLP и SSR, интегрированы в молекулярно-генетические карты хромосом пшеницы (Semagn et al., 2006).

Перечисленные выше маркеры, так называемые нейтральные маркеры, разработаны на основе геномной ДНК без наличия информации о ее функции. В последние годы появились маркеры на основе кодирующих последовательностей генов (ESTs) или полностью охарактеризованных последовательностей генов с известной функцией. Такие маркеры разделяются условно на две группы: а) сцепленные с геном маркеры (GTMs, gene-targeted markers), разработанные на основе нетранслируемых районов последовательностей EST, и б) функциональные маркеры (FM, functional markers), происходящие из полиморфных сайтов внутри гена (Varshney et al., 2007; Liu et al., 2012). Поскольку функциональные маркеры разработаны непосредственно из области гена, то они полностью сцеплены с признаком и имеют значительное преимущество по сравнению с остальными классами ДНК-маркеров в тех исследованиях, где необходимо анализировать большие популяции без проведения предварительного картирования генов/QTL, где существует риск потери гена вследствие рекомбинационных событий, а также

во всех программах с использованием технологий маркер-ориентированной селекции.

По последним опубликованным данным у пшеницы были клонированы аллели, происходящие из 40 локусов, контролирующих хозяйственно-ценные признаки, такие как высота растения, фотопериодичность, ответ на яровизацию, вес зерна, толерантность к абиотическим стрессорам, устойчивость к бурой и стеблевой ржавчинам и мучнистой росе, хлебопекарные качества, и на их основе разработано порядка 110 FMs (Bagge et al., 2007; He et al., 2007; Lagudah et al., 2009; Liu et al., 2012).

1.3.2. Использование ДНК-маркеров для генотипирования и молекулярно-генетического картирования пшеницы и ее гибридов

1.3.2.1. Генотипирование

Основное применение молекулярных маркерных систем, разработанных к настоящему времени, относится к генотипированию, или ДНК-фингерпринтингу, и молекулярно-генетическому картированию. Данные, полученные в процессе генотипирования на основе сравнения последовательностей ДНК, используются для изучения эволюции генома злаков, оценки генетического разнообразия, характеристики генетических коллекций, а также для картирования генов/QTL и в практических целях в технологиях маркер-ориентированной селекции.

Для проведения генотипирования подходят любые классы молекулярных маркеров, хотя более эффективно использовать те маркерные системы, которые позволяют выявлять наибольший уровень полиморфизма, что является важным в работах по изучению образцов, характеризующихся низким уровнем генетического разнообразия. Исследователи предпочитают использовать для генотипирования три класса маркеров: RAPD, SSR, ISSR, AFLP, DArT, выявляющие наибольшее число локусов ДНК (Huang et al., 2002; Martos et al., 2005; Naghavi et al., 2007). Маркеры SSR относятся к разряду высокоинформативных, поскольку кроме высокого уровня полиморфизма они характеризуются хромосом-специфичностью. Х. Huang с соавт. (2002) по результатам изучения генетического разнообразия 998 сортов гексаплоидной пшеницы из 68 стран был предложен набор из 24 наиболее полиморфных SSR-маркеров. Этот набор эффективно используют в настоящее

время для оценки биоразнообразия современных и стародавних сортов пшеницы и ее сородичей в различных регионах мира, в работах по паспортизации сортов, оценки чистоты и идентичности сортового материала (Хлесткина и др., 2004; Landjeva et al., 2006; Leonova et al., 2009; Аbugалиева и др., 2012; Бобошина, Боронникова, 2013). Австралийская компания CSIRO Plant Industry использует ID наборы из 14 маркеров, пригодные для идентификации сортов пшеницы и ячменя (интернет-ресурс <http://www.csiro.au>).

Микросателлитные маркеры, разработанные на основе А, В и D геномов гексаплоидной пшеницы, эффективно используются для изучения генетического разнообразия диких и культурных сородичей пшеницы и злаков из отдаленных таксономических групп, имеющих другой геномный состав (С, G, S, R, U и т.д.) (Röder et al., 1995; Kuleung et al., 2004; Леонова и др., 2005; Adonina et al., 2005; Varshney et al., 2005; Leonova et al., 2009; Castillo et al., 2010).

В отличие от микросателлитов маркеры AFLP и RAPD, выявляющие множественные локусы, менее информативны для определения хромосомной локализации. В случаях молекулярно-генетического картирования генов и QTLs такие маркеры обычно конвертируют в более специфические маркеры, такие как STS, SCAR, CAPS и т.д. (см. раздел 1.3.1.). Маркеры RAPD, например, из-за отсутствия хромосомной специфичности применяются в настоящее время, в основном, для сравнительной оценки внутри- и межвидовых генетических вариаций генотипов и очень редко для генетического картирования (Mantzavinou et al., 2005; Abdellatif, Abouzeid, 2011).

Одной из важных задач, решаемых с помощью генотипирования образцов ДНК-маркерами, является характеристика мирового генофонда растений, к которому относятся современные и стародавние сорта, редко встречающиеся виды, генетические коллекции, хранящиеся в мировых Генбанках, а также синтетические наборы линий с хромосомными и др. перестройками (делеционные, изогенные, замещенные и т.д.).

Молекулярное тестирование и изучение генетических коллекций позволяет решать ряд важных задач: 1) проводить скрининг коллекций на наличие новых генов и ценных аллелей; 2) оценивать частоту встречаемости и гетерозиготность аллелей в популяции; 3) идентифицировать и дифференцировать образцы; 4)

отслеживать генетический сдвиг, происходящий в процессе длительного хранения коллекций (Spooner et al., 2005; Lu et al., 2009; Nagel et al., 2014). Так, молекулярный анализ с помощью маркеров SSR коллекции образцов пшеницы, постоянно пересеваемых и исходных форм, которые хранятся в течение 50 лет в Генбанке ФРГ, показал их полную идентичность. В тоже время ДНК-фингерпринтинг образцов ржи этого Генбанка выявил существенный сдвиг в частоте аллелей микросателлитных локусов вплоть до полной потери некоторых из них (Börner et al., 2000, 2012).

Важным является использование ДНК-маркеров для выявления ценных аллелей генов агрономических признаков, особенно у межвидовых гибридов, у которых наличие таких аллелей замаскировано в геноме (Xiao et al., 1998; Fulton et al., 2000). Однако в большинстве случаев применение ДНК-маркеров ограничивается скринингом признаков, контролируемых главными генами, как, например, признаков устойчивости к грибным патогенам (Feuillet, Keller, 2004). Например, скрининг коллекции из стран Центральной и Восточной Азии и Казахстана (современные и стародавние сорта, селекционные линии пшеницы) с помощью маркера, специфичного для генов устойчивости к бурой и желтой ржавчинам *Lr34/Yr18*, позволил выявить ряд образцов, содержащих эти гены, и в дальнейшем подтвердить эти данные фитопатологическими тестами (Kokhmetova et al., 2012). В другой работе этот же маркер был использован для генотипирования 720 сортов и селекционных линий из Канады, Австралии, Европы и Японии, и была доказана, во-первых, диагностическая эффективность маркера для выявления гена в сортах; и, во-вторых, наличие множественного аллелизма гена у образцов различного происхождения (Kolmer et al., 2008).

Разработка и подбор SSR- и STS-маркеров для скрининга образцов пшеницы из мировой коллекции на присутствие аллельных вариантов генов *Rht*, контролирующих короткостебельность, показал различия в частотах встречаемости наиболее часто используемых в селекции аллелей *Rht8*, *Rht-B1a*, *Rht-B1b* и *Rht-D1b* в зависимости от географического происхождения образца и времени его создания (Korzun et al., 1998; Ellis et al., 2002; Tošović-Marić et al., 2008; Wilhelm et al., 2013).

Большой объем информации к настоящему времени получен на основании результатов генотипирования современных и стародавних сортов, диких и

культурных сородичей пшеницы с помощью различных типов ДНК-маркеров (Хлесткина и др., 2004; Teklu et al., 2007; Aghaei- Sarbarzeh et al., 2008). В работах подобного плана обычно оценивается частота встречаемости аллелей индивидуальных локусов и их разнообразие с точки зрения географического места обитания и происхождения, устойчивости к биотическим и абиотическим стрессорам и влияния факторов окружающей среды (Fahima et al., 2002; Peleg et al., 2008; Peng et al., 2009; Bhullar et al., 2010; Jaradat, 2011). Данные, полученные в результате генотипирования, в дальнейшем можно использовать в практических целях для поиска родительских форм при проведении скрещиваний, переноса фрагментов хромосом, содержащих целевые локусы, отслеживания генов в расщепляющемся потомстве с помощью сцепленных маркеров и т.д. Дополнительная обработка полученных результатов с помощью специальных компьютерных программ (NTSYS, PHYLIP, MEGA, UGENE) позволяет визуально располагать анализируемые образцы на филогенетических деревьях согласно их сходству/различию и генетическим дистанциям (Laurentin, 2009).

ДНК-маркеры нашли свое применение в работах по изучению эволюции геномов злаков. Ранее моделирование эволюционных процессов и изучение происхождения различных видов проводилось на основе анализа морфологических или экогеографических внутривидовых и межвидовых различий. Эффективными для изучения полиплоидной структуры пшеницы и выяснения внутри- и межвидовых филогенетических взаимоотношений оказались цитологические методы анализа (Friebe, Gill, 1994; Matsuoka, 2011; Feldman, Levy, 2012). Однако в ряде работ было продемонстрировано, что молекулярные маркеры, разработанные на основе митохондриального и пластидного геномов, последовательностей, кодирующих субъединицы рибосомальных генов, макросателлиты, SSR- и RFLP-маркеры оказались более эффективными для изучения филогенетических связей внутри групп пшениц различной ploидности и среди родичей пшеницы (Nevo, 2006; Zhang et al., 2007; Feldman, Levy, 2012; Mower et al., 2012).

Информация, полученная с использованием ДНК-маркеров по картированию геномов различных видов злаков, сравнительной характеристике гомеологичных локусов, расположению генов на хромосомах, позволяет проводить реконструкцию филогенетических взаимоотношений внутри видов и выдвигать новые

предположения о происхождении и эволюции геномов злаков (Gill et al., 1991; Kadosumi et al., 2005; Peng et al., 2011; Dvorak et al., 2012).

1.3.2.2. Картирование генов и локусов количественных признаков

Одной из важных задач, решаемых с помощью молекулярных маркеров, является точное определение районов хромосом, содержащих фрагменты интрогрессии, перенесенные от доноров, а также локализация и картирование генов и локусов количественных признаков. За последние десятилетия с момента разработки первых молекулярных маркеров, накоплен большой объем теоретических и практических результатов и методических разработок, описывающих этапы молекулярно-генетического картирования. В настоящее время многие процедуры картирования генов/QTLs с помощью молекулярных маркеров используются достаточно широко, в том числе, и в схемах маркер-ориентированной селекции.

Для картирования генов/QTLs в первую очередь необходимо установить ассоциации маркер – признак. Большинство широко используемых методов для выявления таких ассоциаций базируются на построении молекулярно-генетических карт или групп сцепления, генотипировании и фенотипировании картирующих популяций (Schneider, 2005; Collard et al., 2005). К настоящему моменту созданы референсные международные картирующие популяции, которые широко используются в мире для построения базовых молекулярных карт хромосом, насыщения карт новыми маркерами, картирования генов и генных локусов.

Одна из наиболее известных популяций, созданная для этих целей, популяция рекомбинантных инбредных линий ITMI (International Triticeae Mapping Initiative), была получена от скрещивания синтетической пшеницы W7984 (сорт твердой пшеницы Altar x *Ae. tauschii*) с яровой мягкой пшеницей Opata 85. Молекулярные карты хромосом, построенные для этой популяции с помощью маркеров RFLP (Nelson et al., 1995; Marino et al., 1996), были взяты за основу для интеграции в эти карты микросателлитных маркеров. В настоящее время карта популяции ITMI включает более 1000 маркеров RFLP и микросателлитные маркеры, разработанные разными группами исследователей: порядка 1200 маркеров GWM и GDM, 66 маркеров WMC, 130 маркеров BARC и более 320

маркеров CFA, CFD и GPW (Gupta et al., 2002; Guyomarc'h et al., 2002; Song et al., 2002; Ganal, Röder, 2007).

Популяция ITMI используется группами исследователей в разных странах мира для хромосомной локализации генов и QTLs, контролирующих хозяйственно-ценные признаки пшеницы. На ее основе картированы гены устойчивости пшеницы к болезням и вредоносным насекомым (болезни ржавчины, фузариоз, септориоз, темно-бурая пятнистость, злаковая тля), признаки толерантности к абиотическим стрессорам (тяжелые металлы), QTLs, контролирующие морфологические и адаптивные признаки, урожайность и качество зерна (Börner et al., 2002; Leonova et al., 2003; Bálint et al., 2006; Чесноков и др., 2012).

С использованием данных по локализации маркеров на хромосомах популяции ITMI и некоторых других картирующих популяций созданы консенсусные карты хромосом геномов А, В и D гексаплоидной пшеницы и А- и В-геномов тетраплоидной пшеницы, включающие различные классы молекулярных маркеров (Sourdille et al., 2004; Somers et al., 2004). Например, консенсусные карты хромосом тетраплоидной пшеницы *T. durum* были построены на основе результатов, полученных для 6 картирующих популяций, и содержат порядка 2000 маркеров RFLP, STS, SSR, EST-SSR, DArT, биохимических и морфологических маркеров, локализованных в 27 группах сцепления (Marone et al., 2012). Информация о хромосомной локализации молекулярных маркеров в геноме пшеницы, кроме публикаций в научных журналах, доступна в базах данных Интернет-ресурсов (<http://wheat.pw.usda.gov/GG2/index.shtml>; <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi>). Имеющие высокую плотность насыщения молекулярно-генетические карты хромосом референсных популяций обычно используются исследователями в качестве информации о локализации и порядке расположения маркеров на молекулярных картах при картировании генов и QTLs. При этом исследователь для картирования конкретного гена/QTL создает специальную популяцию на основании скрещивания родительских форм, контрастных по изучаемому признаку.

Для построения молекулярно-генетических карт и картирования генов/QTLs используется ряд статистических и специально разработанных компьютерных программ, часть из которых находится в свободном доступе и может быть

инсталлирована исследователями с интернет-сайта разработчика. Для детекции QTL обычно используются три метода: регрессионный анализ, простое интервальное картирование и составное, или сложное, интервальное картирование (Nelson, 2005). Метод линейной регрессии выявляет ассоциации маркер-признак, не требует построения групп сцепления, поэтому анализ может проводиться с помощью простых статистических программ. Недостаток этого метода заключается в том, что чем меньше маркеров используется в анализе и чем дальше от QTL расположены маркеры, тем меньше вероятность выявить локус.

Метод простого интервального картирования (SIM, simple interval mapping) требует построения молекулярных карт, определения расстояния между группами сцепленных маркеров и, соответственно, более сложных программ для картирования локусов (Lander, Botstein, 1989). Составное интервальное картирование (CIM, composite interval mapping) является более сложной статистической моделью и позволяет дополнительно оценивать взаимодействие различных локусов. Программы, наиболее широко используемые для картирования генов и локусов количественных признаков в геноме растений, представлены в таблице 2. Сравнительная характеристика различных компьютерных программ (MAPMAKER, MadMapper, MSTmap, JoinMap, RECORD), используемых для построения молекулярных групп сцепления у растений, и их возможные функции представлена в обзорной статье (Cheema, Dicks, 2009).

За последние годы с использованием ДНК-маркеров и насыщенных молекулярных карт в геноме пшеницы было картировано большое число генов и QTLs, контролирующих морфологические, адаптивные признаки, устойчивость к биотическим и абиотическим стрессорам, признаки урожайности, качества зерна и качества муки. Примеры картирования хозяйственно-ценных признаков пшеницы с помощью различных классов молекулярных маркеров представлены в обзорных публикациях (Langridge, Chalmers, 2005; Röder et al., 2005; Sharma et al., 2008; Mir, Varshney, 2012; Prentis et al., 2012), таблице 3 раздела 1.4. литературного обзора и таблицах 1-3 Приложения к диссертации. Список картированных генов, обозначенных постоянными или временными символами, и молекулярных маркеров для этих генов, публикуется в Каталоге генных символов и ежегодных приложениях (Mcintosh et al., 2013).

Таблица 2. Список компьютерных программ, используемых для картирования генов и QTLs в геноме растений

Наименование программы	Интернет-ресурс	Области применения	Какие картирующие популяции используются
ICIMapping	https://www.integratedbreeding.net/	Построение групп сцепления, картирование QTL (составное интервальное картирование, QTL-E)	BC, F ₂ , DH, RIL
JoinMap	http://www.kyazma.nl/index.php/mc.JoinMap	Построение групп сцепления диплоидных видов	BC, F ₂ , DH, RIL
MadMapper	http://cgpdb.usdavis.edu/XLinkage/MadMapper	Построение групп сцепления	RIL
MAPMAKER/QTL	http://linkage.rockefeller.edu/soft/mapmaker/	Построение групп сцепления, картирование генов/QTL	BC, F ₂ , RIL
Mapmanager QTX	http://mapmanager.org/	Картирование QTL (регрессионный анализ, простое и составное интервальное картирование)	BC, F ₂ , RIL
MapQTL	http://www.kyazma.nl/index.php/mc.MapQTL/	Картирование QTL диплоидных видов (регрессионный анализ, простое и составное интервальное картирование, непараметрическое картирование)	BC, F ₂ , DH,
MSTmap	http://alumni.cs.ucr.edu/~yonghui/mstmap.html	Построение групп сцепления (>10000 маркеров)	BC, DH, RIL
MultiQTL	http://www.multiqtl.com/	Картирование QTL (простое интервальное картирование, QTL-E)	BC, F ₂ , DH, RIL
PlabQTL	https://www.uni-hohenheim.de/plantbreeding/software/	Картирование QTL (простое и составное интервальное картирование)	F ₂ , DH
QGENE	http://qgene.org/	Картирование QTL (регрессионный анализ, простое интервальное картирование, QTL-E)	BC, F ₂ , DH
QTLcartographer	http://statgen.ncsu.edu/	Картирование QTL (регрессионный анализ, простое и составное интервальное картирование, Байесовское интервальное картирование, QTL-E, плейотропные эффекты)	BC, F ₂
RECORD	http://www.plantbreeding.wur/UK/software_record.html	Построение групп сцепления (> 500 маркеров)	BC, F ₂ , RIL
Tassel	http://www.maizegenetics.net/tassel; http://sourceforge.net/projects/tassel	Ассоциативное картирование, LD (linkage disequilibrium)	Образцы генотипов
MapChart	http://www.wageningenur.nl/en/show/Mapchart.htm	Компьютерная программа для графической презентации данных по локализации генов/QTL на генетических картах	-

1.3.2.3. Молекулярные маркеры для выявления генов устойчивости пшеницы к грибным болезням

Основные грибные заболевания пшеницы, которые наносят наибольший вред во многих регионах мира, вызываются облигатными биотрофными грибами, такими как бурая ржавчина (возбудитель *Puccinia triticina* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici* Eriks.), стеблевая ржавчина (*Puccinia graminis* Pers.: Pers. f. sp. *graminis* Eriks. & E. Henn), желтая ржавчина (*Puccinia striiformis* West. f. sp. *tritici* Eriks.) и мучнистая роса (*Blumeria graminis* f. sp. *tritici*). Возбудители грибных болезней приводят к значительным потерям урожая и снижению качества зерна, особенно в период эпифитотий. Для признаков устойчивости к грибным патогенам практически нет морфологических маркеров, количество биохимических маркеров также ограничено и проявление таких маркеров зависит от условий внешней среды и стадии развития растений.

Из морфологических признаков можно отметить хлороз листьев, характерный для гена *Sr2*, или некроз кончиков листьев, контролируемый геном *Ltn*, тесно сцепленным с генами *Lr34* и *Yr18* (Singh, 1992; Brown, 1997). Ген *Y*, определяющий желтую пигментацию эндосперма и, соответственно, желтую окраску муки, тесно сцеплен с геном *Lr19* устойчивости к бурой ржавчине и в ряде случаев может быть использован как морфологический маркер (Prins et al., 2001). Опушение колосковых чешуй, наряду с молекулярными маркерами, было использовано в качестве дополнительного морфологического маркера при картировании локусов устойчивости к мучнистой росе сорта пшеницы Suwon 92 (Xu et al., 2006). В ряде работ в качестве маркеров для диагностики чужеродных интрогрессий и генов устойчивости к грибным болезням были использованы изоферменты (Калинина и др., 1987 а, б; Winzeler et al., 1995; Tyagi et al., 2000).

Из-за трудностей, возникающих при фенотипической идентификации генов иммунитета, молекулярные маркеры оказались широко востребованными в генетических исследованиях и селекции пшеницы для решения следующих задач: 1) выявления фрагментов интрогрессий, содержащих локусы устойчивости; 2) идентификации генов устойчивости в образцах с различным генетическим окружением и с различным числом генов; 3) мониторинга процессов переноса генов от донора к реципиенту при создании нового селекционного материала.

В настоящее время в геноме пшеницы и ее сородичей идентифицировано порядка 80 генов устойчивости пшеницы к бурой ржавчине (символ *Lr*), 60 генов устойчивости к стеблевой ржавчине (символ *Sr*) и 50 генов устойчивости к мучнистой росе (символ *Pm*) (McIntosh et al., 2013). Часть этих генов была картирована с помощью молекулярных маркеров, и диагностическая эффективность маркеров проверена на сортах, селекционных и изогенных линиях и различных генотипах пшеницы, содержащих и не содержащих гены устойчивости к болезням с целью их дальнейшего использования в схемах маркер-ориентированной селекции (табл. 1-3, Приложение). Кроме генов с постоянными и временными символами были картированы QTLs, для которых определена ассоциация локуса с признаком и интервалы маркеров, включающие максимальное проявление признака (Chantret et al., 2001; Suenaga et al., 2003; Chu et al., 2009; Prins et al., 2011; Jakobson et al., 2012; Ren et al., 2012; Singh et al., 2013).

До 2000 года для молекулярно-генетической локализации использовали, преимущественно, маркеры RFLP и RAPD, и к настоящему времени более 50 таких маркеров разработано для генов устойчивости пшеницы к листостебельным болезням (Feuillet, Keller, 2004; McIntosh et al., 2013). Маркеры RFLP и RAPD и разработанные на их основе маркеры STS и SCAR до сих пор остаются востребованными в работах по идентификации генов иммунитета у местных, аборигенных сортов и селекционных линий пшеницы (Periyannan et al., 2011; Chhuneja et al., 2012). В работах последних лет для диагностики генов устойчивости к грибным патогенам используются SSR-маркеры, которые показали свою эффективность при изучении межвидовых гибридов и картировании локусов, происходящих от родичей мягкой пшеницы (табл. 1-3, Приложение).

Еще один тип маркеров, используемый для изучения и идентификации генов устойчивости к грибным болезням, основан на последовательностях клонированных генов. На данный момент у различных видов растений было клонировано более 50 генов резистентности. Большая часть этих генов относится к классу NBS-LRR (nucleotide binding site-leucine rich repeats, сайты связывания нуклеотидов – лейцин насыщенные повторы) и кодирует белки-рецепторы на пути передачи сигнала, появляющегося в ответ на воздействие патогена (Hulbert et al., 2001). NBS-LRR домен содержит короткие консервативные последовательности, на

основании которых разработаны маркеры RGAs (resistance gene analogs, аналоги генов резистентности) (Spielmeier et al., 1998). Ряд таких маркеров используется для картирования генов резистентности и разработки специфических праймеров к фрагментам чужеродного генетического материала (Huang, Gill, 2001; Guo et al., 2006; Chen et al., 2010).

Несмотря на то, что многие маркеры, сцепленные с генами резистентности на молекулярно-генетических картах конкретных картирующих популяций, были проверены на расширенном наборе сортов, селекционных линий и генотипов, содержащих гены в другом генетическом окружении (табл. 1-3, Приложение), только небольшое их число используется на практике. Поскольку в большинстве случаев это связано с большой дистанцией от гена до маркера, основная задача состоит в насыщении фрагмента, содержащего целевой ген, как можно большим числом маркеров и сокращении дистанции между маркерами и геном, особенно в случае близкородственных скрещиваний. Так, G. Li с соавт. (2009) для картирования гена *Pm41* использовали 126 маркеров SSR, 58 ISBP (insertion site base polymorphism, полиморфизм, основанный на сайтах инсерции) и 85 EST и выявили всего 1 маркер, сцепленный с геном на расстоянии 0.8 сМ. Другими авторами было использовано 967 маркеров SSR и 50 маркеров EST, чтобы найти 1 полиморфный маркер на расстоянии 1.7 сМ от гена *Pm47* (Xiao et al., 2013). Имеющийся в настоящее время арсенал маркеров различного типа (SSR, EST, DArT, SNP) позволяет проводить точное картирование генов устойчивости, насыщать районы, содержащие целевые локусы, большим количеством маркеров и выявлять информативные и полиморфные маркеры, пригодные для практического использования на различном генетическом материале.

1.4. ДНК-маркеры и маркер-ориентированная селекция

1.4.1. Задачи и схемы маркер-ориентированной селекции

Применение молекулярных маркеров в практической селекции обозначается термином MAS (marker-assisted selection), который в русскоязычной литературе имеет несколько вариантов перевода, таких, например, как «маркер-вспомогательная селекция», «маркер-опосредованная селекция», «маркер-ориентированная селекция», «молекулярная селекция», либо «селекция с

использованием молекулярных маркеров». Основной принцип MAS заключается в идентификации тесного сцепления между маркером и геном, контролирующим признак, и использовании ассоциаций маркер–признак в практических целях для создания новых сортов и селекционных линий. После того, как ассоциации маркер–признак установлены, создание новых генотипов может идти с привлечением традиционных методов селекции (скрещивание, беккроссирование, самоопыление и отбор).

MAS, как методический подход, используется в селекции для решения следующих задач:

1. Оценка чистоты/идентичности сортового материала и оценка генетического разнообразия современных сортов. Для этой цели обычно используют набор маркеров, выявляющих в геноме наибольшее число аллелей (Huang et al., 2002). Компании, работающие в области биотехнологии, создают наборы молекулярных маркеров, пригодные для идентификации сортового материала зерновых культур (интернет-ресурсы: <http://www.csiro.au>; <http://www.traitgenetics.com>; <http://www.kws.com>).
2. Контроль различных типов скрещивания. Используется во всех ныне существующих схемах MAS (в сочетании с фенотипической селекцией) для выявления родительских форм, обладающих лучшими характеристиками. С помощью маркеров можно получить информацию о протяженности фрагмента, содержащего целевой локус, числе генов, контролирующих признак, содержании генома рекуррентного родителя. Особенно эффективны молекулярные маркеры для анализа потомства при сложных скрещиваниях, когда используются несколько родительских форм, например 3W (tree way crossing, скрещивание трех родительских форм, (AxB)xC) или 4W (four way crossing, скрещивание четырех родительских форм: (AxB)x (CxD)), либо для контроля процессов инбридинга и получения двойных гаплоидов (Collard, Mackill, 2008; Xu, 2010).
3. Интрогрессия генов/QTL в различных схемах MAS. В сравнении с методами традиционной селекции позволяет уменьшить число этапов (например, беккроссов), необходимых для интрогрессии локуса, сократить размер выборки

и контролировать длину чужеродного фрагмента (Herzog, Frisch, 2011; Timonova et al., 2013).

4. Пирамидирование генов. Пирамидированием называется процесс объединения в одном генотипе нескольких генов, контролирующих один и тот же признак. Использование маркеров для пирамидирования генов является одним из важных преимуществ MAS по сравнению с методами традиционной селекции. Например, для признаков устойчивости к грибным патогенам достаточно сложно на основании фенотипических данных идентифицировать растения, имеющие более одного гена устойчивости. Применение маркеров позволяет выявлять генотипы, содержащие комбинации генов, на более ранних стадиях, например в популяциях F₂ (Sivasamy et al., 2009; Беспалова и др., 2012).
5. Селекция признаков с количественным наследованием. Использование молекулярных маркеров в сочетании со статистическими компьютерными программами для картирования QTL позволяет локализовать «минорные» локусы, которые трудно выявляются методами фенотипической селекции вследствие низкого вклада в фенотипическое проявление признака, эпистатических взаимодействий и влияния окружающей среды. Так, экспрессия большинства генов устойчивости зависит от окружающей среды (состав инокулюма, температурные условия, влажность). То же относится к более сложным признакам, определяющим урожайность и качество зерна.

В сочетании с методами классической селекции MAS существенно сокращает время, необходимое для создания новых генотипов. В качестве примера можно привести данные Н. Kuchel с соавт. (2008), которые использовали стратегию MAS для интрогрессии признака устойчивости к ржавчине в коммерческий сорт мягкой пшеницы *Stylet*. Для создания устойчивого сорта понадобилось 5 лет, что оказалось на 7 лет меньше, если бы такой сорт создавали с помощью традиционных методов селекции. Кроме сокращения времени, MAS имеет ряд дополнительных преимуществ по сравнению с фенотипической селекцией.

1. Анализ ДНК-маркерами можно проводить в лабораторных условиях на любой стадии развития (от семян до взрослого растения). Отсутствует необходимость проведения фенотипической оценки в полевых условиях в определенное время года, в определенном регионе. Существенное снижение материальных затрат

из-за сокращения числа анализируемых образцов (анализ может быть проведен на нескольких растениях). В случае создания устойчивых сортов нет необходимости иметь и постоянно поддерживать расы патогенов и тестерные линии с генами резистентности.

2. «Непрямая» селекция признаков, которые (i) трудно фенотипируются, либо стоимость фенотипического анализа высока; (ii) признаков, на проявление которых существенно влияет окружающая среда; (iii) признаков с мультигенным контролем. Например, для генов устойчивости к патогенам могут существовать ограничения по карантину либо отсутствует набор рас патогена для проведения фенотипической оценки. В некоторых случаях фенотипическая оценка может приводить к гибели растений.
3. Контроль интрогрессии генетического материала донора и протяженности фрагмента донорского генома, выявление и поддержание в популяции рецессивных аллелей генов.

Поиск диагностических маркеров к генам и QTL и их использование в практических схемах MAS включает ряд этапов, начиная от создания конкретных картирующих популяций, поиска ассоциаций маркер-признак и заканчивая проверкой маркеров на широком наборе образцов, содержащих и не содержащих целевой локус (рис. 2.). В селекционных программах для интрогрессии и пирамидирования генов наиболее часто используется маркер-контролируемый беккроссный отбор (MABS, marker-assisted backcross selection) в качестве частного случая технологий MAS. В схемах MABS оптимальными являются три стадии, когда наиболее выгодно использовать ДНК-маркеры. Эти стадии включают: а) отбор донора, содержащего целевой локус», или «foreground selection»; б) рекомбинантную селекцию; и в) оценку содержания генома рекуррентного родителя, или «background selection» (Collard, Mackill, 2008) (рис. 2).

На первом этапе у линии-донора признака определяют хромосомную локализацию фрагмента, содержащего целевой локус. Это особенно важно для признаков, которые сложно фенотипируются, либо для признаков с рецессивным наследованием, которые в классических схемах проходят несколько этапов самоопыления потомства. Стадия рекомбинантной селекции включает оценку рекомбинационных событий вокруг фрагмента донорского генома и выявление

фланкирующих маркеров, сцепленных с локусом. Также целью данного этапа является редукция протяженности фрагмента, содержащего целевой локус.



Рисунок 2. Схематическое изображение этапов, необходимых для поиска и валидации молекулярных маркеров к генам/QTL. На рисунке добавлены стадии, которые используются в схемах маркер-контролируемого беккроссного отбора.

На 3-й стадии определяют содержание генома рекуррентного родителя с использованием маркеров, локализованных по всему геному и не сцепленных с донорским фрагментом. Эти три стадии в том или ином сочетании используются в селекционных программах для интрогрессии и пирамидирования генов.

В беккроссных селекционных программах исследователи используют, в основном, три схемы MABS, состоящих из разных этапов (табл. 3). Схема из двух этапов включает «foreground selection» с отбором целевого локуса по 1-2 маркерам и последующий анализ остального генома расширенным числом маркеров для выявления потомства, содержащего максимальный процент генома рекуррентного родителя.

Таблица 3. Схемы и этапы маркер-контролируемого беккроссного отбора (MABS)

Схема	Этап 1	Этап 2	Этап 3	Этап 4
Двухэтапный MABS	Отбор донора хромосомы с целевым локусом (foreground selection)	Оценка содержания генетического материала рекуррентного родителя в других хромосомах (background selection)	—	—
Трехэтапный MABS	Отбор донора хромосомы с целевым локусом (foreground selection)	Отбор рекомбинантов по фланкирующим маркерам целевого локуса (recombinant selection)	Оценка содержания генетического материала рекуррентного родителя в других хромосомах (background selection)	—
Четырехэтапный MABS	Отбор донора хромосомы с целевым локусом (foreground selection)	Отбор рекомбинантов по фланкирующим маркерам целевого локуса (recombinant selection)	Анализ хромосомы-с целевым локусом на содержание генетического материала рекуррентного родителя	Оценка содержания генетического материала рекуррентного родителя в других хромосомах (background selection)

Схема, состоящая из трех этапов, отличается от предыдущей наличием стадии рекомбинантной селекции для поиска рекомбинантов по двум маркерам, фланкирующим целевой локус. В случае необходимости можно использовать схему из четырех этапов, которая имеет дополнительный шаг, включающий анализ хромосомы с целевым локусом расширенным числом маркеров для выявления рекомбинаций в других районах данной хромосомы (Welz, Geiger, 1999; Frisch,

Melchinger, 2005). Увеличение числа стадий в селекционных схемах позволяет сократить размер анализируемой популяции и уменьшить количество необходимых для анализа маркеров для получения максимального результата (выявление потомства с целевым локусом, уменьшение размера интрогрессированного фрагмента и восстановление генома рекуррентного родителя).

Беккроссирование является одним из основных методических приемов, который широко применяется в классической селекции с начала прошлого века для интрогрессии одного или нескольких генов. Однако использование ДНК-маркеров, как уже было упомянуто выше, в беккроссных программах в сочетании с фенотипической селекцией значительно ускоряет получение селекционного материала. Компьютерное моделирование процессов беккроссирования показало, что для интрогрессии одного доминантного гена необходимо провести минимум 6 беккроссов, чтобы в итоге содержание генома рекуррентного родителя составило 99% (Frisch, Melchinger, 2005). При этом считается, что уже после первого беккросса содержание генома рекуррентного родителя должно составлять в среднем 75%. Практические результаты свидетельствуют, что только небольшое число потомков имеет такой показатель и выявить эти генотипы на ранних стадиях можно только ДНК-маркерами (Tanksley et al., 1989; Frisch, 2004).

Теоретически и экспериментально доказано, что даже после большого числа беккроссов (>10) содержание в потомстве генома рекуррентного родителя может быть не более 90% (Tanksley et al., 1989). В случае межвидовых скрещиваний использование полиморфных маркеров позволяет сократить число необходимых беккроссов до 2–4 и уменьшить размер генетического материала, переносимого вместе с целевым локусом (Falke et al., 2009; Timonova et al., 2013). Теоретическая оценка скорости восстановления генома рекуррентного родителя при беккроссировании, проведенная на основании данных RFLP-анализа, показала, что в селекционных схемах MABS почти полное восстановление генома рекуррентного родителя в районах, не сцепленных с целевым локусом, происходит за три беккросса, а в классических селекционных схемах необходимо не менее 6-ти беккроссов (Tanksley et al., 1989; Ribaut, Hoisington, 1998; Frisch, 2004). В то же время для восстановления генома рекуррентного родителя в районе локализации

целевого локуса необходимо 2 беккросса при использовании схем MABS и 100 беккроссов при использовании методов классической селекции (Ribaut, Hoisington, 1998).

В ряде работ проведено компьютерное моделирование с последующим практическим подтверждением различных стратегий MAS, в котором принимались во внимание такие параметры как число интрогрессированных генов, их доминантное или рецессивное состояние (Kuchel et al., 2007; Herzog, Frisch, 2011). Эти работы фокусировались на оптимизации дизайна стратегий, включающих число беккроссов, оптимальный размер анализируемой популяции, число используемых в анализе маркеров, их локализации на хромосоме и расстоянии от целевого локуса.

Показано, что размер исследуемой популяции в схемах MABS существенно влияет на эффективность выявления рекомбинантов по целевому локусу и на оценку содержания генома рекуррентного родителя в районе его локализации. Так, для выявления двойных рекомбинантов при использовании фланкирующих маркеров, расположенных на расстоянии 25 сМ от целевого гена, размер популяции должен быть не менее 300 индивидуумов (Frisch et al., 1999). Если дистанция между геном и маркером составляет 5 сМ и менее, размер популяции должен быть увеличен до 2000 индивидуумов (Randhawa et al., 2009). Увеличение числа маркеров для анализа хромосомы, содержащей целевой локус, позволяет сократить размер анализируемой популяции (Wang et al., 2007; Herzog, Frisch, 2011). Также на размер популяции влияет выбор стратегии MABS. Показано, что использование схемы MABS, состоящей из трех стадий, почти на 50% уменьшает размер анализируемой популяции по сравнению со схемой из двух стадий (Frisch et al., 2004).

Одним из успешных примеров использования молекулярных маркеров для создания новых селекционных форм является метод, предложенный S.D. Tanksley и J.C. Nelson (1996), который называется АВ-QTL анализ (advanced-backcross). Метод направлен на выявление ценных аллелей локусов количественных признаков, происходящие от диких видов или стародавних сортов, и перенос таких локусов в коммерческие сорта. Согласно данному методу картирование QTLs с помощью молекулярных маркеров проводят в поколениях первых беккроссов (BC₁-

BC₃) одновременно с фенотипической оценкой потомства по признаку, что позволяет выявлять локусы, оказывающие негативный эффект, на ранних стадиях. Этот метод успешно был использован для переноса QTLs от диких видов в селекционные линии томатов (Fulton et al., 2000), пшеницы (Huang et al., 2003a, 2004), риса (Xiao et al., 1998).

При создании генотипов, обладающих комплексом хозяйственно-ценных признаков, возникает необходимость интеграции в геном селекционных линий нескольких генов одновременно. Такой процесс называется пирамидированием и используется, преимущественно, для получения линий с длительной устойчивостью к одному или нескольким болезням и вредоносным насекомым. Создание селекционных форм, содержащих комбинации разных генов/QTLs с помощью методов классической селекции, обычно занимает длительный период времени.

В случае генов устойчивости к грибным болезням пирамидирование практически невозможно провести, поскольку отсутствуют тест-изоляты патогенов, специфические для определенных генов резистентности, с помощью которых можно проводить отбор потомства по фенотипу. Использование ДНК-маркеров, тесно сцепленных с генами и QTL, контролирующими устойчивость к болезням, позволяет проводить скрининг потомства на наличие нескольких локусов устойчивости одновременно, начиная со стадии F₂. Например, гены устойчивости к бурой ржавчине (*Lr19*) и стеблевой ржавчине (*Sr36*) были интегрированы в геном 15 восприимчивых сортов пшеницы за три цикла беккроссирования (Sivasamy et al., 2009). Генотипы пшеницы, имеющие пирамиду генов, состоящую из доминантного гена *Lr24* и рецессивного гена *Lr48*, были выявлены на стадии популяции F₃, что невозможно сделать методами классической селекции (Samsampour et al., 2009). В работе D. Datta (2007) с использованием доноров генов устойчивости к бурой ржавчине (*Lr19*, *Lr24*, *Lr26*), стеблевой ржавчине (*Sr24*, *Sr25*, *Sr31*) и желтой ржавчине (*Yr9*, *Yr27*) были получены образцы коммерческого сорта мягкой пшеницы, содержащие разные комбинации из шести генов резистентности к грибным патогенам.

Примеры успешного использования схем MAS для интрогрессии, пирамидирования генов и создания библиотек изогенных линий злаков приведены в табл. 4.

Таблица 4. Примеры использования ДНК-маркеров в схемах MAS

Признак, вид растения	Ген/QTL	Тип маркера	Конечный результат/стадии применения ДНК-маркеров	Литературный источник
Бактериальный ожог, рис	<i>xa5, xa13</i> и <i>Xa21</i>	STS	Пирамидирование трех генов <i>Xa</i> в коммерческом сорте риса/ BC ₁₋₂ F ₁₋₂	Singh et al., 2001
Бурая и желтая ржавчина, гены карликовости, глютенины, пшеница	<i>Lr34/Yr18, Lr46/Yr29, Lr24/Sr24, Rht, Glu-D1, Glu-A3</i>	SSR, RFLP	Практическая отработка стратегии MAS для получения потомства с различными комбинациями генов/BC ₁ F ₁ и дигаплоиды	Kuchel et al., 2007
Стеблевая ржавчина, пшеница	<i>QYrtn.pau-2A</i> <i>QYrtb.pau-5A</i>	SSR	Интрогрессия QTLs в мягкую пшеницу и валидация маркеров/BC ₁ F ₃	Chhuneja et al., 2008
Прорастание зерна на корню, пшеница	QTLs	SSR, EST	Библиотека интрогрессивных линий пшеницы, содержащих локусы, контролирующего прорастание на корню/BC ₃ F ₂	Torada et al., 2008
Хлебопекарные качества, рожь	Различные фрагменты хромосом	AFLP, SSR	Библиотека интрогрессивных линий ржи/BC ₁₋₂ S ₃	Falke et al., 2009
Устойчивость к бурой ржавчине, пшеница	<i>Lr9, Lr24, Lr25, Lr29, Lr35, Lr37</i>	STS, SCAR, RAPD	Интрогрессия генов в озимые сорта пшеницы и валидация маркеров/BC ₁ F ₁ и дигаплоиды	Vida et al., 2009
Устойчивость к фузариозу, пшеница	<i>Fhb</i> и <i>Qfhs.ifa-5A</i>	SSR	Интрогрессия двух QTLs/BC ₂ F ₅	Salameh et al., 2011
Урожайность и хлебопекарные качества, пшеница	QTLs	SSR, Glu-B3	Библиотека из 82 интрогрессивных линий пшеницы с различными сочетаниями QTLs/BC ₃ F ₂₋₆	Li et al., 2012

1.4.2. Валидация молекулярных маркеров

Прежде, чем молекулярный маркер будет использован в практических целях для детекции признака, он должен пройти путь от выявления ассоциаций маркер–признак до валидации (рис. 2). Валидация означает тестирование способности ДНК-маркеров предсказывать фенотип на широком наборе сортов, изогенных линий, популяций, в различном генетическом окружении и в различных условиях окружающей среды.

По данным Y. Xu (2010) несколько ключевых компонентов необходимы для результативного использования маркеров в программах MAS, а именно, надежные генетические маркеры, насыщенные молекулярные карты и наличие установленных ассоциаций маркер–признак. В целом идеальный маркер должен обладать определенными характеристиками, чтобы его можно было использовать для «непрямой» селекции генов/QTL:

- широкий полиморфизм, распространенность по всему геному, нейтральность по отношению к условиям окружающей среды;
- кодоминантное наследование (способность выявлять генотипы в гомо- и гетерозиготном состоянии);
- маркер должен находиться как можно ближе к гену/QTL (<5 cM), в противном случае рекомбинация между районами, содержащими локус и маркер, снижает эффективность выявления генотипов с целевым локусом;
- доступность маркера, его невысокая стоимость, простота, надежность, воспроизводимость метода и промежуток времени, необходимый для проведения анализа.

К идеальным маркерам можно отнести так называемые функциональные маркеры, разработанные на основании нуклеотидных последовательностей гена, которые позволяют не только выявлять наличие данной последовательности в генотипе, но и различать его аллельные варианты (Varshney et al., 2005; Liu et al., 2012). Диагностическая ценность остальных классов ДНК-маркеров, разработанных из генетически нейтральных участков генома, зависит от ряда факторов, поэтому только часть маркеров, разработанных для диагностики генов в конкретных картирующих популяциях, широко применяется в практической селекции. Это убедительно продемонстрировано экспериментами, проведенными

на базе нескольких научных лабораторий Западной Европы, по оценке диагностической ценности маркеров, сцепленных с эффективными генами устойчивости к бурой ржавчине (Chelkowski et al., 2003; Właszczyk et al., 2004, 2008; Singh et al., 2004b; Vida et al., 2009). Данные, полученные с использованием более 45 изогенных линий сорта Тэтчер и сортов пшеницы, содержащих различные *Lr* гены устойчивости к бурой ржавчине, показали, что некоторые маркеры не подходят для скрининга популяций в селекционных программах (табл. 5).

Методы выявления ассоциаций маркер–признак основаны на построении молекулярно-генетических карт для картирующих (расщепляющихся) популяций, полученных на основе скрещивания родительских форм, контрастных по изучаемому признаку. Для этой цели можно использовать популяции F_2 , BC_1F_1 , ДН (двойные гаплоиды), RIL (рекомбинантные инбредные линии), каждая из которых обладает как преимуществами, так и недостатками (Ху, 2010). Эффективность MAS зависит главным образом от: а) насколько тесно сцеплен маркер с признаком и б) насколько насыщенным являются молекулярно-генетические карты. Показано, что минимум три маркера необходимы для проведения MAS: один должен косегрегировать с признаком и его используют, в основном, на стадии «foreground selection», два других маркера должны фланкировать фрагмент донорского генома и быть эффективными для этапа рекомбинантной селекции. Однако это не означает, что одни и те же маркеры должны входить в данный набор. В основном это имеет отношение к маркерам, фланкирующим целевой локус. Для того, чтобы набор из трех маркеров работал на разных популяциях, приходится анализировать большое число маркеров, чтобы найти те, которые наиболее являются наиболее оптимальными для выявления целевого локуса.

Выявление сцепления маркер–признак на конкретной картирующей популяции не означает, что данный маркер будет эффективен для предсказания фенотипа в другом селекционном материале. Во многих случаях результаты картирования, полученные для конкретных скрещиваний, не переносятся автоматически на другие скрещивания, особенно если признак имеет количественное наследование. Это можно объяснить несколькими причинами:

- 1) Рекомбинационными событиями, происходящими в процессе переноса гена от донора к реципиенту, которые зависят от генетической дистанции между геном и

маркером и от генетического сходства родительских форм. Ряд примеров свидетельствует, что рекомбинация может с низкой частотой иметь место и в процессе отдаленной гибридизации. Известно, например, что фрагмент, перенесенный из генома *Agropyrum elongatum*, содержащий ген устойчивости к бурой ржавчине *Lr19*, практически не рекомбинирует с гомеологичными хромосомами пшеницы. Тем не менее, W. Zhang с соавт. (2005a) были получены рекомбинантные линии, содержащие укороченный фрагмент с геном *Lr19*, в котором отсутствовал один из диагностических маркеров.

Несмотря на сниженную рекомбинацию между хромосомами *T. aestivum* и *T. boeoticum*, были получены рекомбинантные линии пшеницы с укороченными фрагментами *T. boeoticum*, в которых отсутствовал диагностический маркер для гена *Sr22* (Olson et al., 2010a). В другой работе было показано, что кластер из 8 диагностических ДНК-маркеров косегрегировал с фрагментом, содержащим гены *Lr20-Pm1-Sr15* от *T. aestivum*, только в двух из трех картирующих популяций (Neu et al., 2002). Согласно литературным данным четыре SSR локуса (*Xwmc477*, *Xgwn319*, *Xgwm271* и *Xgwm501*) тесно сцеплены с геном *Sr36*, происходящим из генома *T. timopheevii* (Tsilo et al., 2008). Однако диагностическую ценность имеет только *Xwmc477*, тогда как остальные маркеры неэффективны для детекции гена из-за рекомбинации между *Sr36* и SSR-локусами (Olson et al., 2010b).

2) Отсутствием маркера в другом генетическом окружении. Например, маркер, разработанный для гена *Lr21*, амплифицировал специфические фрагменты только в линиях пшеницы, использованных для его разработки, и не амплифицировал их в изогенных линиях Тэтчер, которые также содержали ген *Lr21* (Błaszczuk et al., 2008).

3) Аллельной гомоплазией (идентичность фрагментов по длине, но не идентичность по нуклеотидной последовательности). Это убедительно продемонстрировано на примере маркера *Xgwm533*, разработанного и валидированного для гена устойчивости к стеблевой ржавчине *Sr2* (Spielmeier et al., 2003; Hayden et al., 2004).

Таблица 5. Амплификация маркеров, разработанных для генов *Lr*, у изогенных линий сорта Тэтчер и сортов пшеницы, содержащих гены устойчивости к бурой ржавчине

Изогенные линии Тэтчер и сорта с генами <i>Lr</i>	Наименование ДНК-маркера, использованного для диагностики гена (наличие (+)/отсутствие (-) амплификации фрагмента)										
	pTAG621 (ген <i>Lr1</i>)	2 маркера J13 и SCS5 (ген <i>Lr9</i>)	FL2245 (ген <i>Lr10</i>)	2 маркера Gb и STS265 (ген <i>Lr19</i>)	J9 (ген <i>Lr24</i>)	SCS73 (ген <i>Lr24</i>)	P6M12-P (ген <i>Lr26</i>)	Lr28-01 (ген <i>Lr28</i>)	SCS421 (ген <i>Lr28</i>)	csIVrga13 (ген <i>Lr37</i>)	PS10 (ген <i>Lr47</i>)
<i>Lr1</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lr3</i>	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Lr9</i>	+	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Lr10</i>	+	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Lr11, 12, 13, 14, 15, 22, 23, 42</i>	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Lr16, 17, 18</i>	+	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-
<i>Lr19</i>	-	-	-	+	-	+	-	+	-	-	-
<i>Lr20</i>	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Lr21</i>	+	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-
<i>Lr24</i>	+	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-
<i>Lr25</i>	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Lr26</i>	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Lr28</i>	+	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-
<i>Lr29</i>	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Lr30</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lr37</i>	+	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-
<i>Lr44</i>	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>LrB</i> (сорт Carina)	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>LrB</i> (Pl 268316)	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Lr47</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Сорт Тэтчер	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Примечание: в таблице суммированы результаты, приведенные в статьях Chelkovski et al., 2003; Błaszczyk et al., 2004, 2008; Singh et al., 2004b; Vida et al., 2009.

Прежде чем молекулярные маркеры будут использованы в реальных схемах MAS, необходима проверка ассоциаций маркер–признак на выборке, состоящей из картирующих популяций, селекционных и изогенных линий, и желательно в различных условиях окружающей среды. По данным каталога генных символов, до настоящего времени опубликовано около 80 генов устойчивости пшеницы к бурой ржавчине (гены *Lr*) с постоянными и временными символами (McIntosh et al., 2013). Однако ДНК-маркеры, сцепленные с геном, определены для 50% генов и только для 15% генов маркеры валидированы для использования в схемах MAS (рис. 3). Для других генов устойчивости к грибным патогенам эти соотношения еще меньше.

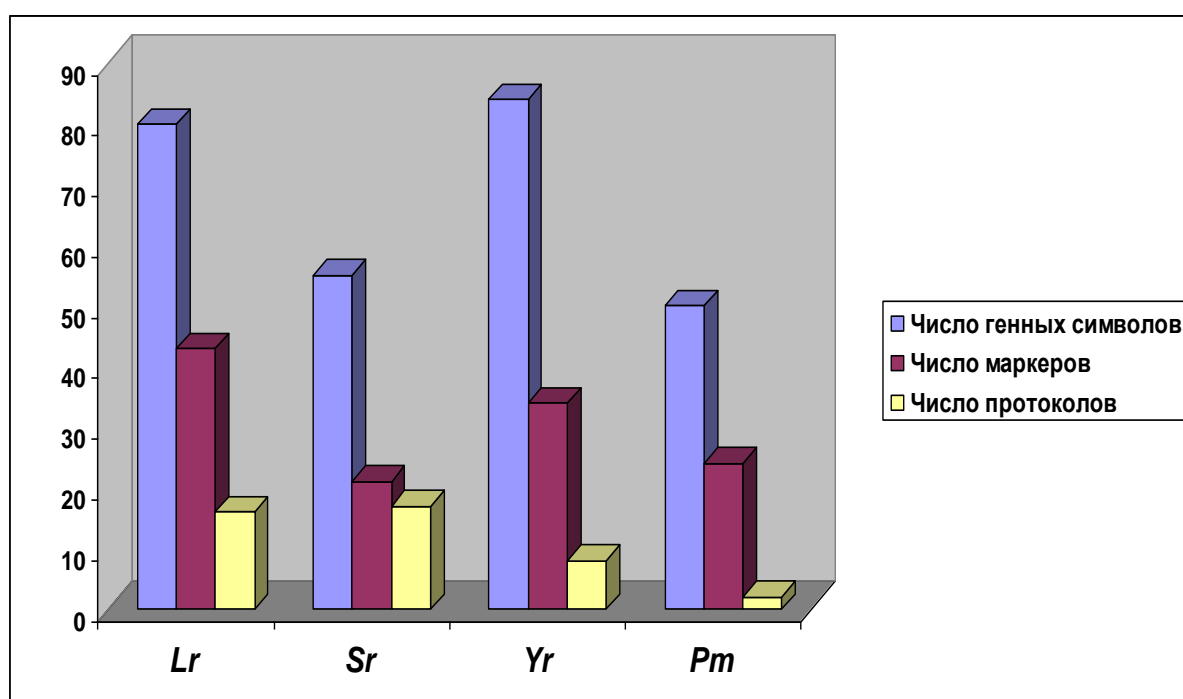


Рисунок 3. Диаграмма, иллюстрирующая количество известных генов устойчивости к бурой (*Lr*), стеблевой (*Sr*) и желтой (*Yr*) ржавчине и мучнистой росе (*Pm*), число ДНК-маркеров, сцепленных с генами, и число протоколов, разработанных для MAS.

Информация о маркерах, валидированных для MAS пшеницы, представлена в интернет-ресурсе <http://maswheat.ucdavis.edu>. Этот сайт содержит описание протоколов ПЦР для различных признаков, данные по картирующим популяциям и

родительским образцам, а также различные обучающие материалы и литературные ссылки. Список признаков, к которым разработаны протоколы, включает гены устойчивости к биотическим и абиотическим стрессам, гены, определяющие качество зерна и ряд других агрономических признаков.

Эффективность валидированных ДНК-маркеров для выявления генов устойчивости к патогенам была исследована в ряде зарубежных и отечественных работ (Własczyk et al., 2008; Kolmer et al., 2008; Liu et al., 2010; Беспалова и др., 2012). Эти авторы на примере большого набора сортов, селекционных и изогенных линий, содержащих единичные гены и их комбинации, показали, что молекулярные маркеры во многих случаях обладают большей эффективностью по сравнению с фитопатологическими тестами и анализом родословных.

1.4.3. Ограничения для внедрения ДНК-технологий в практическую селекцию

Несмотря на постоянное совершенствование методов маркирования ДНК и огромный потенциал MAS, практическое применение молекулярных маркеров для создания коммерческих сортов пшеницы до сих пор имеет ограниченный характер. К одной из главных причин можно отнести высокую стоимость MAS. Стоимость технологий молекулярного маркирования с течением времени снижается, однако затраты для проведения некоторых этапов MAS требуют значительных денежных инвестиций. Здесь, несомненно, важна финансовая поддержка со стороны государственного сектора экономики, особенно в развивающихся странах. Экономическая сторона внедрения ДНК-технологий в практическую селекцию описана в ряде зарубежных публикаций (Delannay et al., 2012). Кроме финансовых затрат на интеграцию современных и классических методов селекции влияют дополнительные факторы:

а) точность картирования генов/QTL и отсутствие тесного сцепления ген-признак, что приводит к необходимости перепроверять ассоциации маркер-признак на нескольких картирующих популяциях;

б) необходимость валидации маркера для доказательства его надежности выявления генов/QTL у широкого круга образцов и в различном генетическом окружении;

в) отсутствие достаточного количества полиморфных и кодоминантных маркеров для тестирования селекционного материала, что является важным как в скрещиваниях между близкородственными сортами, так и для отдаленной гибридизации;

г) трудности интрогрессии «минорных» QTL для признаков с мультигенным контролем, подверженных влиянию окружающей среды и эпистатическим взаимодействиям;

д) человеческий фактор: отсутствие в институтах и компаниях, занимающихся практической селекцией, квалифицированного персонала, владеющего современными молекулярными методами анализа генома растений и статистическими программами для картирования генов/QTL. С другой стороны, методические основы фенотипической селекции не всегда знакомы специалистам, работающим в области молекулярной генетики.

В настоящее время в литературе мало доступной информации о практических результатах использования MAS в создании новых сортов и селекционных линий. В ряде стран (Австралия, США, Мексика, Канада, Индия, Аргентина, Великобритания, Франция, Чехия, Китай) технологии MAS были опробованы в крупных программах, которые финансировались на государственном уровне и частными селекционными компаниями. В Австралии начиная с 1996 г. ряд программ был опробован для создания сортов ячменя и пшеницы с помощью ДНК-маркеров. В качестве положительного результата можно отметить, что в одной из программ для пшеницы (West Australian Wheat Breeding Programm) за 5 лет были разработаны маркеры для 42 признаков/генов, внедрены мультиплексные технологии, созданы фенотипические и маркерные базы данных по признакам и логистические программы, интенсифицирующие взаимодействие молекулярных биологов и селекционеров (Cakir et al., 2008). В Индии и Непале технологии MAS были использованы в программе для создания селекционных линий с генетическими локусами, контролирующими засухоустойчивость риса (интернет-ресурс <http://teca.fao.org>). В США финансовую поддержку со стороны государства получили крупные проекты (2001–2009 гг.), участниками которых были как научно-исследовательские лаборатории, так и селекционные компании. Список созданных в ходе выполнения этих проектов селекционных линий и список

опубликованных результатов представлены в интернет-ресурсе <http://maswheat.ucdavis.edu/achievements/>.

В последние годы были разработаны компьютерные программы и составлены электронные базы данных, которые могут оказать помощь селекционерам при выполнении селекционных задач с использованием различных схем MAS. Например, программа OptiMAS на основании данных по маркерам, расположенным в области локализации целевого локуса, помогает выбирать оптимальные стратегии MAS, родительские пары для проведения скрещиваний и отслеживать в потомстве «ценные» аллели генов/QTL (интернет-ресурс <http://moulon.inra.fr/optimas/>). Базы данных Panzea, PlantDB, CEREALAB предназначены для сбора информации по фенотипическим и геномным данным различных видов и сортов пшеницы, ячменя, риса, кукурузы, тритикале, для выбора родительских образцов и маркеров, сцепленных с хозяйственными признаками (Canaran et al., 2008; Exner et al., 2008; Milc et al., 2011). Ряд примеров успешного применения технологий MAS на практике и перечень проектов и программ MAS можно также найти в обзорных статьях и на сайтах некоторых компаний (Monsanto, Pioneer, TraitGenetics, KWS Lochow и др.) (Xu, 2010; Gupta et al., 2010).

1.5. Заключение

К настоящему времени в литературе опубликовано достаточное количество работ, которые позволяют составить представление об уникальности *Triticum timopheevii* Zhuk. как высоко иммунного вида, представляющего интерес в качестве источника генов резистентности к болезням. Однако основная часть исследований ограничивается описанием уровня болезнеустойчивости представителей этого вида, значительно меньшее число работ исследуют процессы гибридизации *Triticum timopheevii* с представителями других видов пшеницы и считанное количество публикаций посвящено идентификации и локализации генов и генных локусов, определяющих устойчивость к грибным болезням.

Небольшое число исследований по картированию генов и QTLs, перенесенных в геном мягкой пшеницы от *T. timopheevii*, включает, в основном, публикации зарубежных авторов. В отечественной литературе таких исследований

до последнего времени не проводилось за исключением нескольких статей, посвященных карiotипированию линий, полученных на основе гибридизации мягкой пшеницы с представителями группы *Timopheevi* (Бадаева и др., 2000; 2010).

Несмотря на высокий иммунитет пшениц группы *Timopheevi* к болезням и насекомым, на момент начала данного исследования было идентифицировано пять генов: 1 ген устойчивости к бурой ржавчине, 3 гена к стеблевой ржавчине и 1 ген к мучнистой росе, что значительно меньше, если сравнивать с другими родичами мягкой пшеницы (McIntosh et al., 2013). Следует отметить, что большая часть этих генов не нашла практического применения. Это объясняется разными причинами: 1) низкой эффективностью против рас патогенов; 2) отсутствием сцепленных с генами маркеров, облегчающих интрогрессию целевых локусов в восприимчивые сорта; 3) негативным влиянием фрагментов интрогрессий, содержащих гены резистентности, на другие хозяйственно-ценные признаки; 4) отсутствием линий-доноров, содержащих более короткие фрагменты интрогрессии с целевыми локусами (Tomar et al., 1988; Dyck, 1992; McIntosh et al., 1995a).

Трудности, ограничивающие использование потенциала *T. timopheevii* и осложняющие идентификацию новых генов иммунитета, также усугубляются отсутствием подходящих экспериментальных моделей, с помощью которых можно проводить генетическую диссекцию факторов, лежащих в основе признаков устойчивости к болезням, и оценивать вклад компонентов в формирование признака. Такими моделями могут быть цитологически стабильные интрогрессивные линии мягкой пшеницы, содержащие множественные и единичные фрагменты интрогрессии *T. timopheevii* в генетическом окружении коммерческих сортов мягкой пшеницы (Леонова и др., 2002; Timonova et al., 2013).

Использование интрогрессивных линий *T. aestivum/T. timopheevii* в качестве экспериментальных моделей позволило бы решить широкий круг задач научного и прикладного плана, включающих выявление закономерностей передачи генетического материала при отдаленных скрещиваниях, изучение процессов стабилизации гибридного генома, идентификацию локусов устойчивости к болезням, разработку схем маркер-контролируемого отбора для создания доноров генов резистентности. Результаты анализа количественных признаков,

проведенного на основе линий, содержащих различный набор интрогрессированных фрагментов, позволили бы выявить генетические факторы, ассоциированных с хозяйственно-ценными признаками, и оценить их взаимодействие. Однако на данный момент исследования такого плана в литературе отсутствуют.

Важным моментом, который следует учитывать при создании новых форм, является оценка генетического разнообразия растительного материала не только по признакам устойчивости к болезням, но и по молекулярным локусам. Несмотря на то, что этой проблеме посвящено большое количество работ, основной массив опубликованных данных описывает сравнительный внутри- и межпопуляционный полиморфизм различных видов злаковых культур, стародавних и современных сортов и диких и культурных сородичей пшеницы, которые характеризуются большим диапазоном изменчивости. В небольшом количестве литературных источников, анализирующих генетическое разнообразие селекционных линий, полученных в результате близкородственных либо возвратных скрещиваний, представлены результаты, которые не позволяют сделать однозначные выводы о тенденциях изменения генетического разнообразия. Что касается исследований генетического разнообразия интрогрессивных линий, полученных в результате межвидовой гибридизации, и выявления тенденций его изменения под влиянием факторов отбора, то такие оценки в настоящее время отсутствуют. Однако результаты подобного плана были полезны специалистам в области практической селекции при выборе родительских пар для гибридизации.

В настоящее время существует устоявшееся мнение, что при отдаленных скрещиваниях генетический материал передается протяженными фрагментами, содержащими кроме целевых локусов, «генетический мусор», негативно влияющий на проявление других агрономических признаков. Работы по изучению влияния генетического материала *T. timopheevii* в синтезированных гибридных формах на другие хозяйственно-ценные признаки, практически отсутствуют. Необходимо детальное изучение локусов, входящих в состав интрогрессированных фрагментов, для выявления негативных эффектов на морфологические и адаптивные признаки и признаки продуктивности и качества зерна.

В плане практического приложения, возникает необходимость использования результатов, полученных в ходе выполнения работы, для создания селекционных форм, устойчивых к грибным болезням. С этой точки зрения важным является наличие теоретических работ, в которых детально рассматриваются вопросы применения молекулярных маркеров в селекционных процессах. Опубликованные на данный момент работы позволяют разработать оптимальные схемы MAS, включающие число беккроссов, размер анализируемой популяции, число используемых маркеров для переноса целевого локуса и т.д.

Дополнительно следует отметить, что для решения поставленных в данной работе задач имеется большой выбор различных классов молекулярных маркеров, сравнительные характеристики которых представлены в публикациях и табл. 1 литературного обзора. Это позволяет сделать выбор маркеров, наиболее оптимальных для конкретных научных и прикладных исследований. Наличие опубликованных молекулярно-генетических карт хромосом пшениц различной ploidy (Somers et al., 2004; Ganai, Röder, 2007; Marone et al., 2012), в том числе *T. timopheevii* (Salina et al., 2006), которые включают различные классы генетических маркеров, является предпосылкой эффективного решения задач, запланированных в данном исследовании.

Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1. Растительный материал

2.1.1. Интрогрессивные линии *T. aestivum*/*T. timopheevii*

В работе было использовано 36 интрогрессивных линий, полученных от скрещивания 5-ти сортов яровой мягкой пшеницы *T. aestivum* с тетраплоидной пшеницей *T. timopheevii* var. *viticulosum* (BC₁F₁₈₋₂₂, 2n=42): 1) линии 742, 744, 747, 760, 768, 811, 821, 832-2, 837, 838, 842-1, 842-1 созданы на основе сорта Саратовская 29; 2) линии 141, 157, 169, 175, 178, 184 на основе сорта Скала; 3) линии 10, 28, 38, 67, 73, 87, 84, 114, 140 на основе сорта Иртышанка 10; 4) линии 191, 199, 206, 208, 212 на основе сорта Целинная 20; 5) линии 676, 699, 728, 732 на основе сорта Новосибирская 67. Стерильные гибриды F₁ были однократно беккроссированы исходным сортом мягкой пшеницы с последующим самоопылением потомства BC₁F₁ и других поколений в условиях изоляции. В поколениях BC₁F₄-BC₁F₅ проводился отбор растений по числу хромосом (2n=42) и устойчивости к полевой популяции бурой ржавчины (*Puccinia triticina* Eriks.) (Budashkina, Kalinina, 2001). Линии были любезно предоставлены Будашкиной Е.Б. (ИЦиГ СО РАН, г. Новосибирск).

2.1.2. Интрогрессивные линии *T. aestivum* – *T. timopheevii*/*Ae. tauschii*

В работе использовано 12 интрогрессивных линий *T. aestivum* – *T. timopheevii*/*Ae. tauschii*, полученных от скрещивания сорта мягкой пшеницы Саратовская 29 и синтетического амфидиплоида «синтетик Савова» (*T. timopheevii*/*Ae. tauschii*, образец 71-72/23, Институт пшеницы и подсолнечника им. генерала Тошева, Болгария). Образец *T. timopheevii*, использованный для создания амфидиплоида, неизвестен. Гибриды F₁ были многократно беккроссированы на исходный сорт мягкой пшеницы и в поколениях BC₂-BC₅ проводился отбор цитологически стабильных форм (2n=42) и отбор на устойчивость к бурой ржавчине (Maystrenko et al., 1996; Лайкова и др. 2004а). В работе были использованы растения поколений BC₅F₅ (образец 10256), BC₅F₆ (образец 21903, 21973), BC₆F₁ (образец 4416), BC₆F₄ (образец 22270), BC₈F₇ (образцы 20422 и 20443) и BC₉F₄ (образцы 21337, 21429, 21521, 21623 и 21687).

Линии были любезно предоставлены Лайковой Л.И. (ИЦиГ СО РАН, г. Новосибирск).

2.1.3. Популяции для картирования генов и локусов количественных признаков (QTL)

Картирующие популяции получены на основе интрогрессивных линий 842-1, 842-2, 832-2 (*T. aestivum*/*T. timopheevii*) и линий BC₃F₄ (образец 21903, далее 'BC5') и BC₉F₄ (образец 21337, далее 'BC9') (*T. aestivum* – *T. timopheevii*/*Ae. tauschii*). Интрогрессивные линии в качестве материнских растений были скрещены с сортом мягкой пшеницы Скала, гибриды F₁ самоопылены до F₂. Размер картирующих популяций F₂ был следующим: 1) линия 842-1 – 370 растений; 2) линия 842-2– 148 растений; 3) линия 832-2– 111 растений; 4) 'BC5' и 'BC9' – по 109 растений. Генотипирование проводилось с использованием индивидуальных растений популяции F₂. Для фенотипирования использовались потомство растений F₂ (семейства популяции F₃ и F₄), в которых более точно определялось расщепление по признаку.

2.2. Выделение ДНК и микросателлитный анализ

2.2.1. Выделение ДНК из растительного материала

Геномную ДНК выделяли из 5-7-дневных проростков или молодых листьев индивидуальных растений по методу Плашке с соавт. (Plaschke et al., 1995). Растительную ткань помещали в пробирку Эппендорф объемом 1.5 мл, добавляли 700 мкл свежеприготовленного буфера для экстракции, содержащего 100 мМ Трис-НСl (рН 7.5–8.0), 500 мМ NaCl, 50 мМ ЭДТА, 1.25% SDS и 0.38% бисульфита натрия Na₂S₂O₅, гомогенизировали и полученную смесь инкубировали в водяном термостате в течение 30 мин. при 60⁰С, периодически помешивая. По окончании инкубации добавляли 700 мкл смеси хлороформ – изоамиловый спирт (24:1), осторожно перемешивали и суспензию центрифугировали при 10000-12000 оборотов/мин. на центрифуге Эппендорф (модель 5408 R). Верхнюю фракцию помещали в новую пробирку Эппендорф объемом 2.0 мл, добавляли 1.4 мл холодного (-20⁰С) 96% этанола, осторожно перемешивали и центрифугировали 15 мин. при 10000-12000 об./мин. Осадок промывали небольшим количеством 70%

этанола, центрифугировали 5 мин. при 5000 об./мин и высушивали на воздухе или под вакуумом (~ 7 мин.). Осадок растворяли в 50 мкл 10 мМ ТЕ буфера или воды (Millipore).

2.2.2. Микросателлитный анализ

В работе были использованы микросателлитные маркеры *Xgwm* (Röder et al., 1998; Ganal, Röder, 2007), *Xgdm* (Pestsova et al., 2000), *Xwmc* (Gupta et al., 2002), *Xbarc* (Song et al., 2002, 2005), *Xcfd* (Guyomarc'h et al., 2002) и специфичные для запасных белков маркеры *Taglgar* и *Taglut* (Devos et al., 1995). Праймеры, использованные для микросателлитного анализа, перечислены в табл. 4 и 5 Приложения. Структура ряда праймеров приведена в соответствующих публикациях и базах данных, представленных в интернет-ресурсах <http://wheat.pw.usda.gov/GG2/index.shtml> и <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/>. Праймеры *Xgwm* с номерами от 674 до 1302 были любезно предоставлены др. М.С. Родер (Röder M.S., Institute of Plant Genetics and Crop Plant Research, Гатерслебен, ФРГ) и др. М. Ганалом (Ganal M., TraitGenetics GmbH, Гатерслебен, ФРГ).

ПЦР проводили согласно протоколу M. Röder с соавт. (1998) в реакционной смеси объемом 25 мкл, содержащей 50-100 нг геномной ДНК, 0.2 мМ каждого дНТФ, 0.25 мкМ каждого праймера, 1.5 мМ MgCl₂, 1 ед. Taq-полимеразы согласно следующей схемы: после денатурации в течение 3-х минут при 94°C проводится 45 циклов – 1 мин. при 94°C, 1 мин. при 50, 55 или 60°C (в зависимости от микросателлитного праймера), 2 мин. при 72°C и финальной завершающей стадии 10 мин. при 72°C. Анализ фрагментов ПЦР проводили на автоматических лазерных флуоресцентных секвенаторах ALF (Pharmacia) и ALFexpress (Amersham Biosciences) в 6% полиакриламидном геле с использованием SequaGel XR (Biozym) для секвенатора ALF и ReproGel™ High Resolution (Amersham Biosciences) для секвенатора ALFexpress. Для разделения фрагментов ПЦР в геле использовали буфер 1 x ТБЕ (0.09 М трис-борат, 2 мМ ЭДТА, pH 8.3). Размер фрагментов ДНК определяли с помощью компьютерной программы Fragment Manager Version 1.2 (Pharmacia) относительно стандартных образцов ДНК известной длины.

2.3. Оценка устойчивости к грибным болезням

2.3.1. Оценка устойчивости к мучнистой росе (*Blumeria graminis*) и бурой ржавчине (*Puccinia triticina*) на стадии взрослых растений

Устойчивость к грибным патогенам на стадии взрослых растений оценивалась на экспериментальных участках ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики СО РАН» (ИЦиГ СО РАН, г. Новосибирск) и СибНИИРС – филиале ИЦиГ СО РАН (Новосибирская область, п. Краснообск). Растения выращивали на делянках шириной 50 см, по 20 зерен в ряду и с расстоянием между рядами 25 см. Для оценки устойчивости к бурой ржавчине создавали искусственный инфекционный фон с дополнительной инокуляцией растений на стадии кущения и трубкования суспензией спор, состоящей из рас гриба местной популяции. Устойчивость к мучнистой росе оценивали путем создания провокационного фона. Для этого делянки экспериментальных растений располагались между полосами универсально-чувствительных к болезням сортов озимой пшеницы Альбидум 12 и Днепровская 521. В качестве контроля высевали стандартные восприимчивые сорта яровой пшеницы Скала и Новосибирская 67. Фенотипирование картирующих популяций проводили с использованием поколения F₃₋₄, при этом анализировали не менее 20–25 растений каждого F₃ семейства и не менее 100 растений F₄ семейства.

Устойчивость к мучнистой росе на стадии взрослых растений определяли по модифицированной шкале Саари и Прескотта от 1 до 9 баллов (Захаренко и др., 2000; табл. 6).

Оценку устойчивости к бурой ржавчине проводили в динамике с момента появления первых симптомов заболевания до полного усыхания листьев с периодичностью 7 дней. Степень поражения растений оценивали по 0–4-бальной шкале Майнса и Джексона и в процентах модифицированной шкале Кобба (Mains, Jackson, 1926; Peterson, 1948).

2.3.2. Оценка устойчивости к бурой ржавчине на стадии проростков (ювенильной стадии)

Оценка устойчивости растений к бурой ржавчине на ювенильной стадии развития проводилась в СибНИИРС – филиале ИЦиГ СО РАН с использованием

метода отсеченных листьев (Михайлова, Квитко, 1970). Отрезки листьев длиной 0.5 см помещали в чашки Петри на фильтровальную бумагу, смоченную водным 0.04% раствором бензимидазола, и инокулировали суспензией спор популяции возбудителя бурой ржавчины, специфичной для Западно-Сибирского региона. После инокуляции образцы помещали в инкубационную камеру на 24 часа в условиях отсутствия освещения при температуре 18-20⁰С. По окончании инкубации образцы выдерживали при температуре 18-20⁰С в условиях полного освещения в течение нескольких дней. Тип реакции оценивали на 7-й день после инокуляции по 0–4-балльной шкале иммунности (Mains, Jackson, 1926; Roelfs et al., 1992; табл. 7).

Таблица 6. Шкала восприимчивости растений к мучнистой росе

Поражение поверхности растения, %	Характер проявления болезни	Устойчивость, балл	Степень устойчивости
0–10	От отсутствия инфекции до слабого поражения нижней трети растения, нижние листья поражены умеренно	9–8	Устойчивый
11–25	Растение поражено от основания до середины: нижние листья – сильно, а вышерасположенные – умеренно и слабо	7–6	Средне-устойчивый
26–40	Значительная инфекция на нижней части растения, умеренная – на средних листьях, слабая инфекция на листьях, расположенных выше середины растения	5	Средне-восприимчивый
41–65	Растение поражено до флагового листа: листья нижнего яруса поражены очень сильно, наблюдается их гибель, листья среднего яруса – умеренно или сильно, флаговый лист – слабо	4–3	Восприимчивый
66–100	Поражено все растение: до предфлагового листа сильно; флаговый лист – умеренно или сильно, наблюдается гибель листьев в нижних и средних ярусах, инфекция на колосковых чешуях и остях	2–1	Сильно восприимчивый

Фенотипический анализ восприимчивости растений картирующих популяций F₃, полученных на основе линий 842-1, 'BC5' и 'BC9', на стадии проростков был проведен в условиях теплицы Института генетики и селекции растений (ИРК, Гатерслебен, ФРГ). Двадцать проростков каждого F₃ семейства и родительские образцы выращивали в течение 2-х недель в вазонах с почвенным грунтом и на стадии 1-2-х листьев инокулировали смесью изолятов бурой ржавчины, содержащих комбинации рас, вирулентных / авирулентных к генам *Lr1*, *2a*, *2b*, *2c*, *3bg*, *3ka*, *10*, *11*, *13*, *14a*, *14b*, *15*, *16*, *17*, *18*, *20*, *21*, *23*, *26*, *28*, *30*, *32*, *33*, *35*, *37*, *38*, *44* (табл. 8). Оценку степени поражения проводили на 10-й день после инокуляции по 0–4-бальной шкале иммунности.

Таблица 7. Шкала оценки восприимчивости растений к бурой ржавчине

Степень устойчивости (восприимчивости)	Баллы иммунности	Характер проявления болезни
Иммунный тип	0	Пустул не образуется, могут быть мелкие пятна отмершей ткани
Весьма устойчивый	1	Пустулы ржавчины исключительно мелкие, окаймлены участками некроза
Умеренно устойчивый	2	Пустулы от мелких до средней величины, некрозы, расположенные в зеленых островках ткани, окаймленные участками хлоротической или отмершей ткани
Гетерогенный	X	Редко расположенные различного размера пустулы на единственном листе
Умеренно восприимчивый	3	Пустулы рассеянные, средней величины, некрозов нет, но хлоротические участки могут быть
Весьма восприимчивый	4	Пустулы крупные, зачастую сливающиеся вместе, участков отмершей ткани нет, но может быть пожелтение листьев

Сравнительный фенотипический анализ восприимчивости интрогрессивной линии 842-2 и изогенной линии Тэтчер (RL6009), содержащей ген *Lr18*, к различным комбинациям рас бурой ржавчины был проведен в Федеральном Исследовательском Центре культурных растений (Клайнмахнов, ФРГ). Тридцать растений каждого образца выращивали в течение 14 дней в вазонах с почвенным

грунтом. Сегменты, вырезанные из центральной части листа, помещали адаксиальной стороной в чашку Петри с 1.5% агаром и инокулировали тремя изолятами (7147661074, 7747660174, 263701675) бурой ржавчины, вирулентных к гену *Lr18*. Обозначение изолятов соответствует восьмеричной номенклатуре J. Gilmour (1973). В качестве контроля использовали универсально чувствительный к бурой ржавчине сорт пшеницы Monopol. После инокуляции растительный материал выдерживали в климатической камере в течение 24-х часов в условиях отсутствия освещения при температуре 16°C, 100% влажности и далее в течение 10 дней при 24-часовой освещенности, температуре 16°C и влажности 70-80%. Тип реакции оценивали в баллах от 0 (нет симптомов поражения) до 6 (крупные пустулы, часто сливающиеся вместе). Контрольный сорт Monopol проявлял тип реакции от 5 до 6.

Таблица 8. Список тест-изолятов бурой ржавчины *Puccinia triticina*, использованных для оценки восприимчивости интрогрессивных линий 842-1, 'BC5' и 'BC9'

Тест-изоляты	Вирулентность/авирулентность к генам <i>Lr</i>
1	2b, 2c, 10, 11, 13, 14a, 14b, 16, 17, 18, 21, 22, 28, 32, 33, 37, 44, B, W/1, 2a, 3, 3bg, 3ka, 9, 15, 19, 20, 24, 25, 26, 29, 30, 38
2	1, 2a, 2b, 2c, 10, 11, 13, 14a, 14b, 15, 16, 17, 18, 20, 21, 23, 28, 32, 33, 37, B/3, 3bg, 3ka, 9, 19, 24, 25, 26, 29, 30, 38, 44, W
3	2c, 10, 11, 13, 14a, 14b, 16, 17, 18, 20, 21, 23, 26, 28, 32, 33, 37, 44, B/1, 2a, 2b, 3, 3bg, 3ka, 9, 15, 19, 24, 25, 29, 30, 38, W
4	1, 2a, 2b, 2c, 10, 11, 13, 14a, 14b, 15, 16, 17, 18, 20, 21, 23, 26, 28, 28, 30, 32, 33, 37, B/3, 3bg, 3ka, 9, 19, 24, 25, 29, 38, 44, W
5	1, 2a, 2b, 2c, 3, 3bg, 3ka, 10, 11, 13, 14a, 14b, 15, 16, 17, 18, 20, 21, 23, 26, 28, 30, 32, 33, 37, B / 9, 19, 24, 25, 29, 38, 44, W

Оценку устойчивости к бурой ржавчине интрогрессивной линии 832-2 на стадии проростков проводили в отделе микологии и иммунитета ФГБНУ ВНИИ фитопатологии (Московская область, п. Большие Вяземы). Опыты проводили в

камере искусственного климата при температуре воздуха 20⁰С, относительной влажности 60-70%, фотопериоде 16 часов и освещенности 10 тыс. люкс. Растения в фазе 1-го листа инокулировали урединиоспорами 10 тест-изолятов, содержащих комбинации рас, вирулентных к различным генам *Lr* (табл. 9). После инокуляции растения сутки выдерживали во влажной камере, затем на 9 суток помещали в камеру искусственного климата при вышеуказанных параметрах. Учет типов реакции проводили на 10-й день.

Таблица 9. Список тест-изолятов бурой ржавчины *Puccinia triticina*, использованных для оценки восприимчивости интрогрессивной линии 832-2

Тест-изоляты	Вирулентность к генам <i>Lr</i>
681-13	1, 2b, 2c, 3a, 3bg, 3ka, 10, 11, 14a, 17, 18, 20, 25, 26, 27+31, 30, 33, 36, 39, 40, B
625-1	1, 2a, 2b, 2c, 3a, 3bg, 3ka, 10, 11, 14a, 14b, 17, 18, 19, 20, 21, 23, 25, 26, 30, 33, 39, 40, B
683-3	1, 2b, 2c, 3a, 3bg, 3ka, 10, 11, 14a, 15, 16, 17, 18, 20, 23, 25, 26, 27+31, 30, 32, 33, 36, 39, 40, B
492-8	1, 2a, 2b, 2c, 3a, 3bg, 3ka, 10, 11, 14a, 14b, 17, 18, 19, 20, 21, 23, 25, 26, 27+31, 28, 30, 33, 39, 40, B
558-3	1, 2a, 2b, 2c, 3a, 3bg, 10, 11, 14a, 14b, 17, 18, 19, 20, 25, 26, 27+31, 30, 32, 33, 36, 39, 40, B
621-5	1, 2a, 2b, 2c, 3a, 3bg, 3ka, 10, 11, 14a, 14b, 17, 18, 19, 20, 21, 25, 26, 27+31, 28, 30, 32, 33, 36, 40, B
556-5	1, 2c, 3a, 3bg, 3ka, 10, 11, 14a, 14b, 17, 18, 20, 21, 25, 26, 27+31, 30, 33, 40, B
624-1	1, 2b, 2c, 3a, 3bg, 3ka, 10, 11, 14a, 15, 16, 17, 18, 20, 23, 25, 26, 27+31, 30, 32, 33, 36, 39, 40, B
595-4	1, 2a, 2b, 2c, 3a, 3bg, 3ka, 10, 11, 14a, 14b, 17, 18, 19, 20, 21, 23, 25, 26, 27+31, 30, 32, 33, 40, B
685-5	1, 2b, 2c, 3a, 3bg, 11, 14a, 16, 17, 18, 20, 26, 27+31, 30, 32, 33, 36, 40, B

2.4. Оценка хозяйственно-ценных признаков

Оценка растительного материала по хозяйственно-ценным признакам проводилась в полевых условиях Новосибирской области на экспериментальных

участках ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики СО РАН».

Растения выращивались на делянках шириной 50 см, по 15-20 зерен в ряду и с расстоянием между рядами 25 см. Для оценки были выбраны следующие признаки: 1) период всходы - колошение; 2) число продуктивных побегов; 3) высота растения; 4) длина колоса; 5) число колосков в колосе; 6) число зерен в колосе; 7) масса зерна с колоса; 8) масса зерна с растения; 9) масса 1000 зерен.

Период всходы – колошение рассчитывался в днях от времени появления всходов до выхода не менее $\frac{1}{2}$ колоса из трубки. Число продуктивных побегов определялось как число всех озерненных побегов растения. Высота растения рассчитывалась от уровня почвы до верхушки колоса (исключая ости). Длина колоса измерялась от его основания до верхушки, исключая ости. Показатель массы 1000 зерен рассчитывался в граммах на основании данных двух-трех колосьев для 20 растений каждого образца. Для статистической обработки результатов, полученных для остальных признаков, использовали 25 случайным образом выбранных растений.

Метеоусловия проведения полевых испытаний согласно данным метеостанции пос. Огурцово (Новосибирская область; интернет-ресурс <http://rp5.ru>) приведены в таблице 10.

Таблица 10. Метеоусловия вегетационных периодов проведения полевых испытаний по оценке количественных признаков

Месяц	Год									
	Температура, град. (С)					Осадки, мм				
	2000	2003	2007	2009	2012	2000	2003	2007	2009	2012
Май	11.9	14.0	11.1	14.1	12.0	70.2	23.6	62.9	21.5	12.9
Июнь	17.8	20.1	15.9	16.9	21.3	70.6	28.1	61.2	65.9	20.5
Июль	18.1	18.5	20.1	18.2	22.5	43.5	59.6	81.0	93.7	3.0
Август	17.6	17.4	15.8	17.4	17.9	85.6	4.6	33.4	30.8	72.8
Среднее	16.4	17.4	15.7	16.7	18.4	270.0	115.9	238.5	211.9	109.2

В годы проведения полевых экспериментов метеоусловия значительно отличались как по количеству выпавших осадков, так и по температурному

режиму. Так, 2003 и 2012 гг. характеризовались как годы с недостаточным увлажнением. В 2003 гг. суммарное количество выпавших осадков за май – август было в 2 раза меньше среднеголетних показателей. Наименьшее количество осадков и наиболее высокий температурный режим за период май – август были зафиксированы в 2012 г. Метеоусловия в 2000, 2007 и 2009 гг. отличались большим количеством выпавших осадков, которые существенно превышали суммарные среднеголетние значения.

2.5. Статистический анализ

2.5.1. Построение молекулярно-генетических карт хромосом, групп сцепления и картирование генов

Для построения молекулярно-генетических карт хромосом, групп сцепления и для картирования генов использовали компьютерную программу MAPMAKER/Exp version 3.0b (Lander et al., 1987). Генетические дистанции между маркерами рассчитывали с помощью функции Косамби (Kosambi, 1944) при LOD ≥ 3.0 . Для определения основной ('core') последовательности в группе сцепления и порядка расположения в ней маркеров использовали программы 'order' и 'ripple'. Остальные маркеры добавляли с помощью программы 'try' и порядок их расположения проверялся командами 'ripple' и 'compare'. Соответствие групп сцепления определенным хромосомам пшеницы устанавливалось на основании консенсусных хромосомных карт пшеницы и молекулярно-генетических карт популяции ITMI (Somers et al., 2004; Sourdille et al., 2004; Ganal, Röder 2007; интернет-ресурс <http://www.wheat.pw.usda.gov>). Для оценки протяженности фрагментов интрогрессии в геноме интрогрессивных линий использованы молекулярно-генетические карты популяции ITMI (Ganal, Röder 2007) и молекулярно-генетические карты хромосом *T. timopheevii* (Salina et al., 2006).

2.5.2. Картирование локусов количественных признаков (QTL)

Локализацию локусов количественных признаков (QTL) проводили с помощью программ MapManager QTX version b20 (Manly et al., 2001) и QTLCartographer version 2.5-011 (Wang et al., 2012). Для выявления ассоциаций между фенотипическими и генотипическими данными использовали метод регрессионного анализа. Локализацию QTL в группах сцепления определяли с

использованием простого (SIM, simple interval mapping) и составного (CIM, composite interval mapping) интервального картирования. Уровень статистической достоверности LRS (likelihood ratio statistics) и LOD (logarithm of odds) для картирования локусов рассчитывали с использованием метода перестановки для 1000 итераций. Вклад QTL в фенотипическое проявление признака (R^2), ассоциированный с индивидуальным локусом, рассчитывался на основании коэффициентов регрессии для каждой комбинации маркер/фенотип. Фенотипическое изменение признака (A) в %, ассоциированное с присутствием донорского аллеля в области локализации QTL, рассчитывали как $\%A = 100 \times$ (аддитивный коэффициент регрессии/AA), где AA – фенотипическое среднее для интрогрессивной линии (Narasimhamoorthy et al., 2006).

Для графического представления молекулярных карт и групп сцепления использовали программу MapChart v. 2.2 (Voorrips, 2002; www.biometris.nl).

2.5.3. Кластерный анализ

Кластерный анализ проводили с помощью пакета программ NTSYS-рс 2.11Q (Rohlf, 1998). Экспериментальные данные амплификации фрагментов микросателлитными маркерами, представленные как 1 (наличие) или 0 (отсутствие), были конвертированы в бинарную матрицу данных с использованием алгоритма попарного невзвешенного кластирования с арифметическим усреднением (UPGMA, unweighted pair-group method with arithmetic average). Генетические сходства рассчитывались для каждой пары образцов с использованием индекса сходства DICE (Dice, 1945).

Величину генетического разнообразия линий и родительских образцов оценивали по индексу H, рассчитанного для каждого микросателлитного локуса по формуле Нэя: $H = 1 - \sum x_{ik}^2$, где x_i – частота аллеля, k – число аллелей (Nei, 1973).

Для оценки достоверности различий между средними значениями двух выборочных совокупностей использовали *t*-критерий Стьюдента (Рокитский, 1967). Сравнение интрогрессивных линий и родительских сортов по хозяйственно-ценным признакам проводили с помощью дисперсионного анализа, достоверность различий оценивали по критерию Фишера (F). Внутрикласовые коэффициенты корреляции рассчитывали согласно Л.А. Васильевой (2004). Статистическая обработка проводилась с помощью программ Microsoft Excel и STATISTICA v. 7.0.

Глава 3. РЕЗУЛЬТАТЫ

3.1. Молекулярно-генетическое разнообразие интрогрессивных линий мягкой пшеницы *T. aestivum*/*T. timopheevii*

Изучение коллекции интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii* (BC₁F₁₈₋₂₂) с помощью ДНК-маркеров и по устойчивости к грибным болезням является необходимым этапом характеристики линий. Полученные результаты позволяют: 1) оценить генетическое разнообразие интрогрессивных линий, прошедших отбор на устойчивость к бурой ржавчине в первых поколениях; 2) провести сравнительный анализ линий по генетическому сходству/различию с исходными родительскими формами; 3) выявить хромосомную локализацию и оценить протяженность фрагментов чужеродного генетического материала; 4) подобрать линии для создания популяций и картирования генов/QTL, контролирующих локусы устойчивости к грибным болезням.

3.1.1. Устойчивость интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii* к бурой ржавчине и мучнистой росе

Мониторинг устойчивости интрогрессивных линий и исходных родительских сортов мягкой пшеницы к популяциям бурой ржавчины и мучнистой росы, распространенных на территории Новосибирской области, проводился в течение длительного периода времени (1997 по 2014 гг.) (табл. 11, таблица 4 Приложения). При этом данные фитопатологических тестов, проведенных в период 1997 – 2006 гг., были получены в лаборатории цитогенетики ИЦиГ СО РАН и любезно предоставлены Будашкиной Е.Б.

В зависимости от года проведения испытаний уровень устойчивости линий к бурой ржавчине варьировал от иммунного (балл 0 по шкале иммунности) до среднеустойчивого (балл 2). Линии, происходящие от разных сортов, располагались по степени устойчивости к патогену бурой ржавчины в следующей последовательности: л. Саратовская 29 > л. Иртышанка 10 > л. Скала > л. Целинная 20 > л. Новосибирская 67. Наиболее высокий уровень резистентности демонстрировали линии, полученные на основе сорта Саратовская 29, в то время как линии сортов Целинная 20 (206 и 212) и Новосибирская 67 (676, 699, 728)

проявили среднечувствительный тип реакции (балл 3) в годы с высокой инфекционной нагрузкой патогена (2002, 2007 и 2008).

Таблица 11. Мониторинг восприимчивости интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii* к бурой ржавчине и мучнистой росе в полевых условиях Новосибирской области за период 1997 – 2014 гг.

Родительский сорт мягкой пшеницы	Линия	Тип реакции (баллы)	
		Бурая ржавчина	Мучнистая роса
Саратовская 29	742, 744	0/1	7-6
	760	0/1	5/7-6
	768	1/2	5
	811, 838	0/1/2	7-6/9-8
	821, 837	0/1	7-6/9-8
	842-1	2	5/7-6
	832-2, 842-2	0/1	9-8
Скала	141, 157, 169, 178	1/2	9-8
	175	2	5/7-6
	184	1/2	5/7-6
Иртышанка 10	10, 38	0/1	5/7-6
	28, 67, 140	0/1/2	7-6/9-8
	73	0/1	9-8
	87	1/2	7-6
	94	1/2/3	9-8
	114	0/1/2	5
Целинная 20	191, 208	1/2	9-8
	199	1/2	5
	206, 212	1/2/3	9-8
Новосибирская 67	676	0/1/2/3	7-6
	699	1/2/3	5/7-6
	728	0/1/2/3	4-3/5
	732	0/1/2	9-8
Саратовская 29		4	4-3/5
Скала		4	4-3/5
Иртышанка 10		4	4-3/5
Целинная 20		4	4-3/5
Новосибирская 67		4	4-3/5

Оценка линий по восприимчивости к мучнистой росе показала, что 13 линий проявляли высокоустойчивый тип реакции (балл 9-8) во все годы проведения полевых испытаний, у остальных тип реакции варьировал от среднечувствительного до высокоустойчивого, за исключением линии 728, для которой, в основном, характерна была высокая восприимчивость (балл 4-3) (табл. 11). Для исходных родительских сортов мягкой пшеницы показан чувствительный

тип реакции к возбудителям как бурой ржавчины (балл 3-4), так и мучнистой росы (балл 5/4-3) во все годы проведения испытаний. Полученные результаты свидетельствуют, что иммунитет, сформировавшийся в процессе отбора гибридных линий на устойчивость к бурой ржавчине, стабильно сохраняется в течение длительного периода времени, при этом ряд линий характеризуются комплексным иммунитетом к грибным болезням.

3.1.2. Генетическое разнообразие гибридных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii* по микросателлитным локусам

Генетическое разнообразие 36 интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii*, устойчивых к бурой ржавчине, было изучено в сравнении с исходными родительскими сортами мягкой пшеницы Саратовская 29, Скала, Иртышанка 10, Целинная 20 и Новосибирская 67. Для этой цели использовано 143 микросателлитных (*Xgwm*, *Xgdm*) маркера с известной локализацией на хромосомах *T. aestivum* и *T. timopheevii*, 12 из которых имели множественную локализацию в геноме, всего был проанализирован 161 микросателлитный локус (табл. 12, табл. 5 Приложения).

Оценка генетического разнообразия проведена отдельно для родительских сортов мягкой пшеницы и для интрогрессивных линий на основании информации о числе аллелей микросателлитных локусов и индексам генетического разнообразия *H*. Результаты анализа спектров амплификации 161 микросателлитного локуса показали, что в геноме гибридных линий и родительских сортов выявляется 521 и 440 аллелей (включая нуль-аллели), соответственно, т.е. в среднем по 3.24 и 2.73 аллеля на локус (табл. 13-14, табл. 5 Приложения).

Оценка SSR-маркеров на полиморфизм показала, что наиболее информативными оказались 10 маркеров: *Xgwm273* (хромосома 1BL), *Xgwm614* (2AS), *Xgwm372* (2AL), *Xgwm720* (3AL), *Xgwm566* (3BL), *Xgwm736* (5AL), *Xgwm617* (5AL), *Xgwm66* (5BL), *Xgwm1165* (5BL) и *Xgwm843* (5BL), идентифицирующие большинство исходных родительских форм, использованных для гибридизации (табл. 5 Приложения). Пятнадцать маркеров (*Xgwm* 2, 18, 30, 129, 154, 157, 162, 190, 205, 259, 410, 666, 820, 845, 1191) амплифицировали только мономорфные фрагменты, как у родительских сортов мягкой пшеницы, так и гибридных линий. Среди трех исследованных геномов наиболее полиморфными оказались маркеры

гена В, выявляющие, в среднем, 3.58 и 2.93 аллеля на локус у интрогрессивных линий и сортов пшеницы, соответственно, по сравнению с геномами А (2.67/3.18) и D (2.43/2.63) (табл. 13).

Таблица 12. Список SSR-маркеров, использованных для генотипирования интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii*

Хромосома	Маркеры
1A	<i>Xgwm</i> : 33a, 99, 135*, 164*, 357, 633, 666c* ^{нп} , 691*, 750*, 752*, 791*
1B	<i>Xgwm</i> : 11*, 18, 33b*, 124, 259*, 264a, 268, 273, 403*, 413*, 498*, 550*, 784
1D	<i>Xgwm</i> : 33c*, 337*, 458*, 820*
2A	<i>Xgwm</i> : 95, 122, 265, 312, 372, 526, 614, 817*
2B	<i>Xgwm</i> : 120*, 129b*, 148*, 410b*, 501*, 619, 630*
2D	<i>Xgwm</i> : 30a*, 102*, 157*, 320*, 455*
3A	<i>Xgwm</i> : 2b, 30b*, 32*, 155*, 162, 369, 480, 666b*, 720*, 751
3B	<i>Xgwm</i> : 108*, 264b*, 299, 340*, 389*, 493*, 566*, 845, 853*
3D	<i>Xgwm</i> : 2a*, 52, 161*, 314*, 456*
4A	<i>Xgwm</i> : 165, 397, 601, 610, 637*, 781, 832
4B	<i>Xgwm</i> : 375, 513, 710*, 736a, 856
4D	<i>Xgwm</i> : 194*, 624*, 819* <i>Xgdm</i> : 129*
5A	<i>Xgwm</i> : 126, 129a, 154, 156, 179, 186, 205a, 291*, 293, 304, 410a ^{нп} , 415, 617b*, 639b, 666e, 736b*, 982, 1171a*, 1191 ^{нп} , 1236
5B	<i>Xgwm</i> : 66*, 67*, 213, 234, 335, 371, 408, 443, 499, 540, 544*, 604*, 639c, 777*, 810, 831*, 843*, 1016, 1043, 1165*, 1180
5D	<i>Xgwm</i> : 190*, 205b*, 639a*, <i>Xgdm</i> : 138*
6A	<i>Xgwm</i> : 334, 427, 459*, 494, 570*, 617a
6B	<i>Xgwm</i> : 219*, 508, 518*, 613*, 626*
6D	<i>Xgwm</i> : 325*, 469, 732*, 760*
7A	<i>Xgwm</i> : 130, 276, 666a* ^{нп} , 748, 1171b
7B	<i>Xgwm</i> : 46*, 302*, 344, 400*
7D	<i>Xgwm</i> : 37*, 44, 676, 780

нп - непалиморфные маркеры; * - маркеры, где отсутствует фрагмент амплификации у *Triticum timopheevii*

Сравнительный анализ индивидуальных хромосом по уровню полиморфизма микросателлитных локусов свидетельствует, что наиболее полиморфными являются маркеры, локализованные на хромосомах 5В, 2А и 6А, выявляющие 4.62/3.81, 4.14/3.25 и 4.0/3.50 аллелей на локус у линий и родительских образцов, соответственно.

Таблица 13. Характеристика родительских сортов мягкой пшеницы и интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii* по числу аллелей микросателлитных локусов в индивидуальных хромосомах, гомеологичных группах и геномах

Гомеологичная группа хромосом	Геном									Всего		
	А			В			D			Локусов	Аллелей (сорта/ линии)	Аллелей на локус (сорта/ линии)
	Число локусов	Число аллелей (сорта/ линии)	Число аллелей на локус (сорта/ линии)	Число локусов	Число аллелей (сорта/ линии)	Число аллелей на локус (сорта/ линии)	Число локусов	Число аллелей (сорта/ линии)	Число аллелей на локус (сорта/ линии)			
1	11	31/40	2.82/3.64	13	35/42	2.69/3.23	4	11/11	2.75/2.75	28	77/93	2.75/3.32
2	8	26/33	3.25/4.14	7	15/20	2.14/2.86	5	11/12	2.20/2.40	20	52/65	2.60/3.25
3	10	22/24	2.20/2.40	9	22/27	2.44/3.00	5	16/16	3.20/3.20	24	60/67	2.50/2.79
4	7	17/17	2.43/2.43	5	15/17	3.00/3.40	4	7/7	1.75/1.75	16	39/41	2.44/2.56
5	20	52/63	2.60/3.15	21	80/97	3.81/4.62	4	6/7	1.00/1.17	45	138/167	3.07/3.71
6	6	21/24	3.50/4.00	5	10/15	2.00/3.00	4	9/13	2.25/3.25	15	40/52	2.67/3.47
7	5	10/12	2.00/2.40	4	11/11	2.75/2.75	4	13/13	3.25/3.25	13	34/36	2.62/2.77
Всего	67	179/213	2.67/3.18	64	188/229	2.93/3.58	30	73/79	2.43/2.63	161	440/521	2.73/3.24

В группу хромосом с наименее полиморфными микросателлитными локусами вошли хромосомы 5D и 4D, у которых определялось менее 2-х аллелей на локус (табл. 13; Леонова и др., 2014). Анализ данных аллельного разнообразия среди гомеологичных групп свидетельствует, что локусы, расположенные в 5-й гомеологичной группе хромосом имеют, в среднем, наибольшее число аллелей на локус (3.71/3.07 у линий и сортов) по сравнению с остальными группами. Наименее полиморфными у исследованных образцов оказались маркеры 3-й, 4-й и 7-й гомеологичных групп, выявляющие 2.79/2.50, 2.56/2.44 и 2.77/2.62 аллеля на локус у гибридных линий и сортов, соответственно.

Для описания генетического разнообразия интрогрессивных линий мягкой пшеницы и исходных родительских форм был рассчитан индекс Н, являющийся общепринятым критерием в популяционной генетике. Индекс генетического разнообразия Н варьировал от 0.00 до 0.82 в зависимости от микросателлитного локуса и был, в среднем, выше у интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii* (0.47) по сравнению с родительскими сортами (0.42) (табл. 14). Сравнение индексов Н индивидуальных хромосом свидетельствует, что хромосомы 4D и 5D характеризуются наиболее низким разнообразием микросателлитных локусов ($H=0.16-0.21$) как у родительских сортов, так и у гибридных *T. aestivum*/*T. timopheevii*, а наиболее высокий индекс Н (0.62-0.68) показан для хромосом 5B, 2A и 6A. Индексы Н, усредненные для разных геномов, показывают, что геномы D родительских сортов и гибридных линий сравнимы, тогда как по геномам А и В генетическое разнообразие линий выше, чем исходных родительских сортов (табл. 14). Характеристика интрогрессивных линий и родительских сортов мягкой пшеницы по аллельному составу микросателлитных локусов и индексу Н показывает, что отличия между индивидуальными геномами имеют тенденцию $B>A>D$.

Для характеристики генетического разнообразия внутри различных групп интрогрессивных линий был использован кластерный анализ, проведенный суммарно для всех трех геномов и отдельно для геномов А, В и D на основе данных по длинам фрагментов ПЦР SSR-маркеров.

Таблица 14. Индексы генетического разнообразия H для индивидуальных хромосом, гомеологичных групп хромосом и геномов родительских сортов и интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii*

Группа хромосом	Геном						Среднее по группам хромосом	
	А		В		D		Сорта	Линии
	Сорта	Линии	Сорта	Линии	Сорта	Линии		
1	0.45	0.54	0.44	0.49	0.36	0.36	0.42±0.049	0.46±0.039
2	0.57	0.65	0.36	0.47	0.40	0.40	0.44±0.048	0.51±0.047
3	0.30	0.35	0.42	0.45	0.51	0.49	0.42±0.056	0.43±0.054
4	0.51	0.50	0.56	0.57	0.16	0.16	0.41±0.059	0.41±0.057
5	0.36	0.41	0.66	0.68	0.20	0.21	0.41±0.032	0.43±0.029
6	0.62	0.65	0.21	0.57	0.42	0.50	0.42±0.071	0.57±0.033
7	0.29	0.34	0.52	0.56	0.56	0.56	0.46±0.056	0.49±0.054
Среднее по геному	0.44±0.032	0.49±0.029	0.45±0.029	0.55±0.024	0.37±0.047	0.38±0.048		
Среднее по трем геномам	0.42±0.019	0.47±0.018						

Кластеризация показала, что все интрогрессивные линии распадаются на 5 групп, согласно их происхождению от сорта мягкой пшеницы, при этом наблюдается низкое генетическое сходство интрогрессивных линий с родительской формой *T. timopheevii* var. *vitivulosum* (рис. 4). Коэффициент генетического сходства внутри групп варьировал от 0.6 до 0.97, наибольший диапазон различий наблюдался в группах, происходящих от сортов Новосибирская 67 и Скала. Высокий коэффициент генетического сходства от 0.87 и выше отмечен в кластере, происходящем от сорта Саратовская 29, где у двух линий (837 и 842-1) наблюдается почти полное генетическое сходство по микросателлитным локусам.

Положение линий 157 и 728 в кластерных группах свидетельствует, что генетические различия между этими линиями и линиями, входящими в соответствующие кластеры, значительно выше и составляют 35-40% (рис. 4). Анализ фрагментов ПЦР для ряда микросателлитных маркеров обнаружил отличия в спектрах амплификации у линий 157 и 732 в сравнении с исходными родительскими сортами, что позволяет сделать предположение о возможном происхождении этих линий от других образцов мягкой пшеницы.

Для оценки вклада каждого из трех геномов в генетическое разнообразие интрогрессивных линий был проведен кластерный анализ на основе результатов амплификации маркеров, принадлежащих индивидуальным геномам. Полученные дендрограммы практически не повлияли на групповую кластеризацию интрогрессивных линий (рис. 1-3 Приложения). Не отмечено также существенных отличий в коэффициентах генетического сходства линий внутри кластерных групп для маркеров геномов А и В.

При использовании маркеров генома D выявилась полная идентичность интрогрессивных линий, происходящих от сорта Иртышанка 10, большинства линий, за исключением трех (744, 760 и 832-2), происходящих от сорта Саратовская 29, а также высокое генетическое сходство линий сорта Целинная 20. Генетические различия по маркерам генома D наблюдались в группах, происходящих от сортов Скала и Новосибирская 67, которые невозможно объяснить наличием чужеродного хроматина.

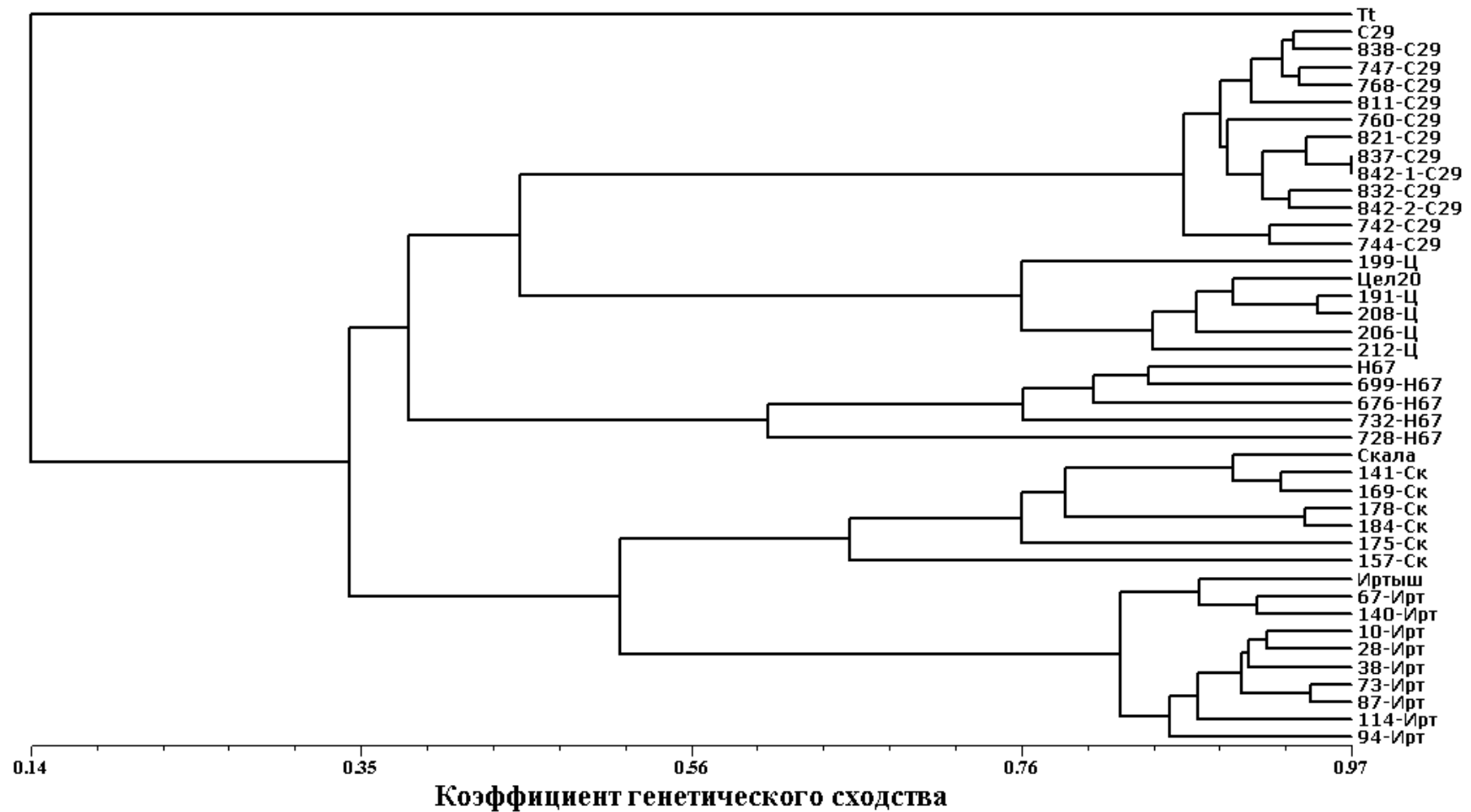


Рисунок 4. Дендрограмма генетического сходства интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii* и родительских сортов мягкой пшеницы. Для построения дендрограммы использованы результаты, полученные для микросателлитных локусов геномов А, В и D. Сорт мягкой пшеницы, участвующий в гибридизации, указан справа от номера линии. Tt-*T. timopheevii* ssp. *viticulosum*, C29 – Саратовская 29, Ц – Целинная 20, Ирт – Иртышанка 10, Ск – Скала, H67 – Новосибирская 67.

Особое положение линий 157 и 728 в кластерных группах, построенных на основании результатов амплификации маркеров индивидуальных геномов, сохранилось, но при этом было показано, что по данным анализа маркеров, относящихся к геному D, линия 157 вошла в группу, происходящую от сорта Новосибирская 67.

3.1.3. Хромосомная локализация и протяженность фрагментов чужеродного хроматина в геноме интрогрессивных линий

Оценка хромосомной локализации и протяженности фрагментов интрогрессии *T. timopheevii* в геноме интрогрессивных линий проводилась с использованием полиморфных маркеров, в том числе и тех, которые не амплифицируют фрагменты у исходных родительских форм (табл. 12, табл. 5 Приложения). Для уточнения границ интрогрессированных фрагментов было привлечено дополнительное число SSR-маркеров для хромосом 1A (*Xgwm497*, *1104*), 1B (*Xgwm153*, *659*), 1D (*Xgwm232*), 2A (*Xgwm275*, *294*, *359*, *636*, *1036*, *1070*, *1198*), 2B (*Xgwm257*, *388*, *739*, *1027*, *1128*), 2D (*Xgwm261*, *301*, *539*), 3D (*Xgwm664*, *707*, *Xgdm72*), 4A (*Xgwm160*), 4B (*Xgwm149*, *251*, *368*), 4D (*Xgwm608*, *609*, *Xgdm61*), 5D (*Xgwm174*, *654*, *Xgdm68*), 6B (*Xgwm88*, *771*, *785*, *889*, *1233*, *1255*), 6D (*Xgwm774*), 7A (*Xgwm60*, *282*, *471*, *631*, *681*, *698*), 7B (*Xgwm43*, *577*, *767*), 7D (*Xgwm295*, *428*, *437*, *635*). Таким образом, общее число использованных пар праймеров составило 196. Информация по длинам фрагментов амплификации дополнительных маркеров в геноме *T. aestivum* и *T. timopheevii* var. *viticulosum* представлена в таблице 8 (Приложение).

Из 196 пар праймеров в геноме *T. timopheevii* амплифицировали фрагменты 70% маркеров, специфичных для генома A, и 40% маркеров генома B. Что касается генома D, то только семь маркеров (*GWM 44*, *52*, *469*, *608*, *676*, *780*, *GDM61*) из 45 (16%) амплифицировали фрагменты у *T. timopheevii*. С учетом нуль-аллелей процент полиморфных маркеров составил 95% суммарно по трем геномам.

По результатам генотипирования интрогрессивных линий хромосомы, содержащие замещения или транслокации, были условно разделены на 2 группы. В первую группу вошли хромосомы 1А, 2А, 2В, 5А, 5В и 6В, где интрогрессии встречались с высокой частотой и у значительного числа исследованных линий (рис. 5; Leonova et al., 2011).

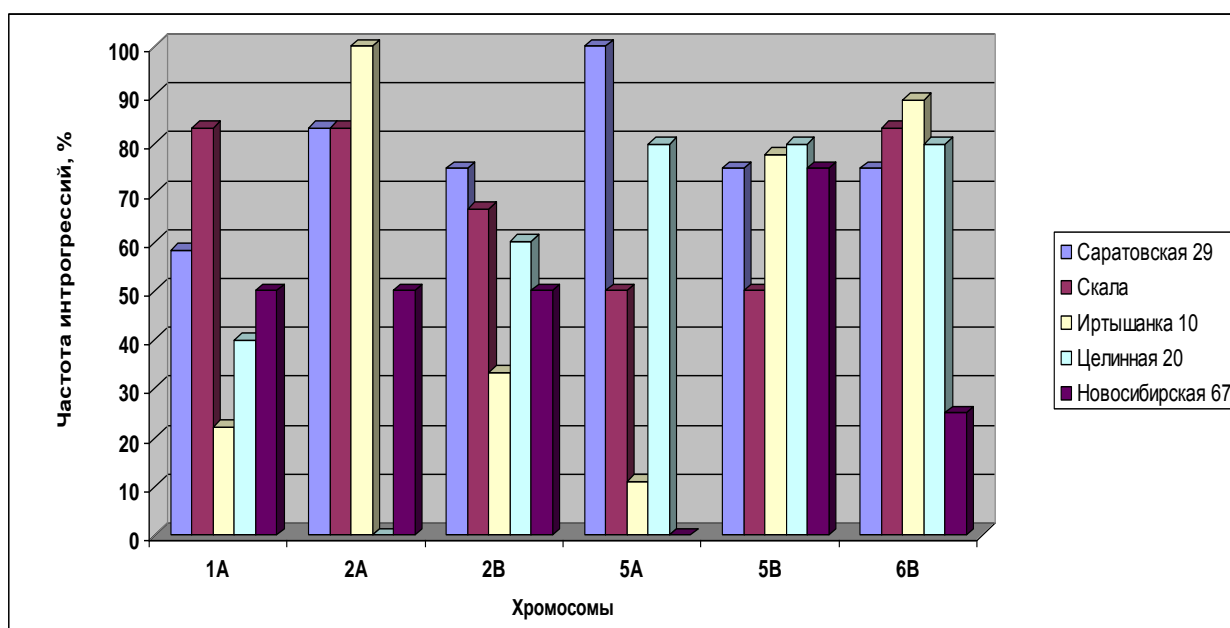


Рисунок 5. Частота замещений и транслокаций в хромосомах 1А, 2А, 2В, 5А, 5В и 6В интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii*, созданных на основе сортов Саратовская 29, Скала, Иртышанка 10, Целинная 20 и Новосибирская 67.

Интрогрессии в хромосоме 1А были обнаружены у 19 линий, при этом выявлено 6 типов фрагментов, различающихся по длине (табл. 15, рис. 6; Леонова и др., 2002; Гордеева и др., 2009). Так, у линий 744, 768, 114 и 178 фрагмент интрогрессии захватывал полностью длинное и часть короткого плеча хромосомы 1А.

Таблица 15. Хромосомная локализация фрагментов *T. timopheevii* в геноме интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii*

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	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+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	-	-	-	-

Таблица 15. Продолжение

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
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	-	-	-	-
	114	+SL	-	-	+L	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+L	-	-	+SL	-	-	-	-
	140	-	+S	-	+L	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+SL	-	-	-	-
Целинная 20	191	-	-	-	-	+SL	-	-	-	-	-	-	-	+L	+L	-	-	+L	-	-	-	-
	199	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+L	-	+SL	+SL	-	-	-	-	-	-	-
	206	+L	-	-	-	+SL	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+SL	+S	-	-	+SL	
	208	-	+S	-	-	+SL	-	-	-	-	-	-	-	+L	+L	-	-	+SL	-	-	-	-
	212	+L	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+L	+L	-	-	+SL	-	-	-	-
Новосибирская 67	676	+L	-	-	+L	-	-	-	-	-	-	-	-	+SL	-	-	+L	-	-	-	-	
	699	-	-	-	+S,L	+L	-	-	-	-	-	-	-	+L	-	-	-	-	-	-	-	
	728	+L	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+L	-	-	-	+S	+L	-	-	
	732	-	+SL	-	-	+L	-	-	-	-	-	-	-	+L	-	-	-	+S	+L	-	-	

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

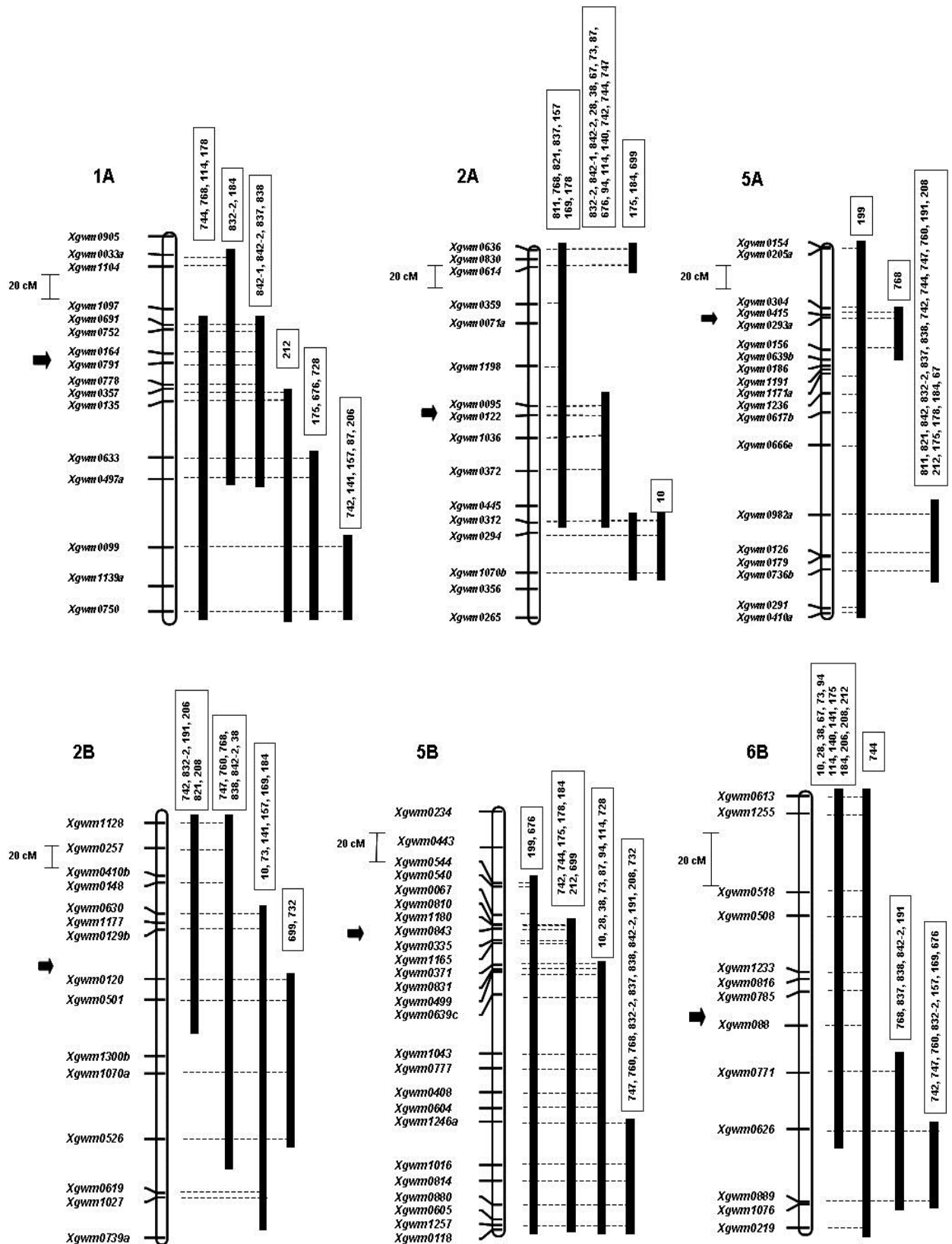


Рисунок 6. Схематическая иллюстрация хромосомной локализации фрагментов *T. timopheevii* в геноме интрогрессивных линий. Черные блоки указывают протяженность фрагментов интрогрессии, номера линий помещены над блоками. Порядок маркеров и относительные дистанции между ними соответствуют генетическим картам хромосом *T. aestivum* и *T. timopheevii* (Ganal, Röder, 2007; Salina et al., 2006). Стрелками указано вероятное положение центromеры.

У шести линий (832-2, 842-1, 842-2, 837, 838, 184) обнаружены фрагменты интрогрессии различной длины, которые затрагивают часть длинного и часть короткого плеча хромосомы, но у линий 832-2 и 184 фрагменты в длинном плече более протяженные. У 9-ти линий выявлены интрогрессированные фрагменты, различающиеся по длине, только в длинном плече хромосомы, при этом у линии 212 длинное плечо хромосомы 1А замещено полностью. Наиболее короткий фрагмент из всех обнаруженных находится в теломерной области длинного плеча хромосомы 1А у пяти линий (742, 141, 157, 87 и 206) в интервале между микросателлитными маркерами *Xgwm99* – *Xgwm750* (рис. 6).

Высокая частота интрогрессий отмечена для хромосом А и В второй и пятой гомеологичных групп (рис. 5). Показано, что практически все линии за исключением трех (199, 212 и 728) имеют фрагменты *T. timopheevii* либо в хромосоме 2А, либо в хромосоме 2В, при этом 13 линий содержат интрогрессированные участки в обеих хромосомах (табл. 15). В хромосоме 2А выявлены три типа интрогрессированных фрагментов: 7 линий содержат фрагмент, захватывающий полностью короткое плечо хромосомы и часть длинного плеча, у 16 линий обнаружены транслокации разной протяженности в длинном плече хромосомы (рис. 6). У трех линий (175, 184 и 199) обнаружено два фрагмента малой протяженности (не более $\frac{1}{4}$ от исходной длины плеча), локализованные в обоих плечах хромосом.

Фрагменты генетического материала *T. timopheevii* в хромосоме 5А обнаружены у 20 линий, при этом у всех линий за исключением двух (199 и 768) изменения в спектрах амплификации отмечены только для четырех микросателлитных локусов (*Xgwm*: 982, 126, 179 и 736), расположенных в теломерной области длинного плеча. У линии 199 хромосома 5А сорта Целинная 20, по-видимому, полностью замещена на хромосому 5А^t *T. timopheevii*, а у линии 768 выявлен небольшой фрагмент в дистальной части длинного плеча хромосомы в интервале между маркерами *Xgwm415* – *Xgwm156* (рис. 6). Следует также отметить, что у некоторых линий микросателлитные локусы в областях, содержащих интрогрессии в хромосоме 5А, выявляются в гетерозиготном состоянии.

Для большинства линий, содержащих интрогрессии в хромосомах генома В характерно наличие протяженных фрагментов, захватывающих оба хромосомных плеча (рис. 6). Так, протяженные фрагменты двух типов обнаружены в хромосоме 2В у 18 гибридных линий, при этом 12 линий содержат полное замещение короткого плеча и замещения длинного плеча различной длины. У шести линий, наоборот, выявлены фрагменты, затрагивающие длинное и часть короткого плеча хромосомы. У двух линий (699 и 732) транслокации выявляются только в длинном плече хромосомы 2В.

Фрагменты генома *T. timopheevii* в хромосоме 5В обнаружены у 27 гибридных линий, при этом у 25 из них отмечается либо полное замещение длинного плеча, либо транслокации разной протяженности (табл. 15; рис. 6). Относительно короткие фрагменты в теломерной области длинного плеча хромосомы, находящиеся в интервале между микросателлитными маркерами *Xgwm1246* – *Xgwm1257* и составляющие приблизительно 30% от его длины, обнаружены у 10 линий.

Для 27 интрогрессивных линий показано изменение спектров амплификации маркеров, специфичных для хромосомы 6В, при этом у линии 744, по-видимому, произошло полное замещение хромосомы 6В сорта Саратовская 29 на генетический материал *T. timopheevii* (табл. 15; рис. 6). У 12 линий (768, 837, 842-2, 191, 742, 747, 760, 832-2, 157, 169, 676) предполагается наличие транслокаций различной длины в длинном плече хромосомы.

К группе хромосом с низкой частотой перестроек были отнесены хромосомы 1В, 3А, 3В, 4В и 7А, в которых фрагменты генома *T. timopheevii* были обнаружены у ограниченного числа интрогрессивных линий, либо частота не превышала 40%, как в случае с хромосомой 1В (табл. 16).

Таблица 16. Частота замещений и транслокаций в хромосомах 1В, 3А, 3В, 4А, 4В, 6А, 7А и 7В у интрогрессивных линий *T. aestivum/T. timopheevii*

Сорт мягкой пшеницы	Хромосомы							
	1В	3А	3В	4А	4В	6А	7А	7В
С29	16%	8%	25%	0	30%	0	0	0
Скала	16%	0	0	0	0	0	16%	0
Ирт10	41%	11%	11%	0	11%	0	11%	0
Цел20	40%	0	0	0	20%	0	0	0
Н67	25%	0	0	0	0	0	50%	0

Молекулярным анализом не выявлено изменений в спектрах амплификации маркеров, специфичных для хромосом 4A, 6A и 7B у всех исследованных интрогрессивных линий.

Анализ SSR локусов, специфичных для генома D, позволяет предположить наличие транслокаций в хромосомах 2D, 5D и 6D у трех линий (744, 760, 832-2), происходящих от сорта Саратовская 29, и в хромосоме 7D у линии 206 сорта Целинная 20 (табл. 15). Наличие негомеологичной транслокации в хромосоме 2D у сестринских линий 744 и 744-1 подтверждено методами гибридизации *in situ* и С-окрашиванием (Бадаева и др., 2010; Timonova et al., 2013). Также косвенным доказательством существования данной транслокации у линии 744 является проявление морфологического признака «ветвистоколосость», который контролируется генетическими факторами, локализованными в коротком плече хромосомы 2D (McIntosh et al., 2013). Наличие транслокаций 5DS.5DL-5GL и 6DS.6DL-6A⁴L у 744 и 832-2 подтверждено методом С-окрашивания (Бадаева Е.Д., неопубликованные данные).

Следует отметить межсортовые отличия по хромосомной локализации фрагментов интрогрессии и по количеству фрагментов на геном. У всех линий на основе сорта Целинная 20 не выявлены изменения в спектрах амплификации маркеров, специфичных для хромосомы 2A, что позволяет предположить отсутствие интрогрессий в эту хромосому (табл. 15). Наоборот, все линии, созданные на основе сорта Иртышанка 10, имеют чужеродный генетический материал в хромосоме 2A, при этом у семи линий из 9 этой комбинации скрещивания отсутствуют интрогрессии в хромосому 1A.

Для линий, полученных на основе сортов Саратовская 29 и Скала, характерна высокая частота интрогрессий в хромосомы 1A, 2A и 2B. У линий сорта Саратовская 29, в отличие от других комбинаций скрещивания, обнаружены транслокации в теломерную область хромосом 3B и 4B, а для линий сорта Иртышанка 10 и Целинная 20 наблюдается повышенная частота интрогрессий в короткое плечо хромосомы 1B (табл. 15).

По результатам генотипирования линий не обнаружено межсортовых отличий в длинах интрогрессированных фрагментов. Число интрогрессированных фрагментов в геноме гибридных линий варьировало от трех до девяти, при этом, в

среднем, линии по числу фрагментов на геном располагались в следующей последовательности: л. С29 (5.7) > л. Скала (4.5) > л. Ирт10 (4.3) > л. Ц20 (4.1) > л. Н67 (4.0).

Заключение к главе 3.1.

Таким образом, результаты оценки интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii* по аллельному составу микросателлитных локусов и индексу Н свидетельствуют, что по сравнению с родительскими сортами мягкой пшеницы генетическое разнообразие линий выше, что, в первую очередь, связано с наличием чужеродного хроматина, перенесенного от *T. timopheevii*. Несмотря на длительный отбор на устойчивость к бурой ржавчине и большое число поколений самоопыления, генетическое разнообразие интрогрессивных линий по SSR-локусам сохраняется, что свидетельствует о стабильности чужеродного генетического материала, интрогрессированного в мягкую пшеницу.

Селекция линий на устойчивость к бурой ржавчине в первых поколениях привела к преимущественному отбору образцов, содержащих высокую частоту замещений и транслокаций в хромосомах А и В второй и пятой гомеологичных групп и хромосомах 1А и 6В. Этот факт позволяет сделать предположение, что данные хромосомы могут содержать эффективные гены резистентности к бурой ржавчине и другим грибным болезням, перенесенные от *T. timopheevii*.

Анализ хромосомной локализации фрагментов интрогрессии показал, что линии, полученные на основе разных сортов мягкой пшеницы, отличаются как спектром замещений и транслокаций, так и их числом. При этом не было выявлено межсортовых различий по длине интрогрессированных фрагментов.

Результаты молекулярного и фитопатологического тестов показывают, что группировка линий, согласно данным по устойчивости к бурой ржавчине и мучнистой росе, имеет сходство с кластеризацией на основе молекулярных данных, что, по-видимому, отражает генетические изменения, произошедшие в геноме линий в процессе интрогрессивной гибридизации.

3.2. Локализация генов и QTLs, определяющих устойчивость интрогрессивных линий с генетическим материалом *T. timopheevii* к бурой ржавчине и мучнистой росе

Картирование генов и QTLs, контролирующих устойчивость к бурой ржавчине, было проведено с использованием интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii* и *T. aestivum* – *T. timopheevii*/*Ae. tauschii*, содержащих генетический материал от разных образцов *T. timopheevii*. Для создания картирующих популяций использованы линии, полученные на генетической основе одного и того же сорта мягкой пшеницы (Саратовская 29). Это позволило сравнить генетический контроль устойчивости к бурой ржавчине и вклад QTLs в фенотипическое проявление признака у разных линий без учета влияния генотипической среды.

3.2.1 Картирование локусов устойчивости к бурой ржавчине (*Lr*) у интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii*

Для локализации локусов *Lr*, контролирующих устойчивость линий *T. aestivum*/*T. timopheevii* к бурой ржавчине, были использованы картирующие популяции F₂, полученные от скрещивания образцов, различающихся хромосомной локализацией фрагментов интрогрессии *T. timopheevii*. Интрогрессивные линии, полученные на основе сорта Саратовская 29, характеризуются разнообразием по числу и хромосомной локализации фрагментов генома *T. timopheevii* и более высокой устойчивостью на разных стадиях развития к популяции бурой ржавчины по сравнению с линиями других комбинаций скрещивания (табл. 15, 17, рис. 6).

Проведенный ранее генетический анализ наследования признака устойчивости, позволил предположить, что устойчивость линий *T. aestivum*/*T. timopheevii* к бурой ржавчине имеет полигенную природу и контролируется генами с различным типом взаимодействия (Budashkina, Kalinina, 2001).

Для создания картирующих популяций были использованы линии 832-2, 842-1 и 842-2, различающиеся числом, хромосомной локализацией и протяженностью интрогрессированных фрагментов (табл. 17). Линии были скрещены с восприимчивым к бурой ржавчине сортом пшеницы Скала,

индивидуальные растения популяции F_2 генотипированы SSR маркерами, фенотипическая оценка признака проводилась у потомства популяций F_{3-4} .

На первом этапе было проведено генетическое картирование локусов *Lr* у линии 842-2, содержащей шесть фрагментов интрогрессии. Восприимчивость к бурой ржавчине потомства F_3 (842-2 x Скала) на стадии взрослых растений оценивалась на инфекционных полях Новосибирской области в 2004-2005 гг.

Таблица 17. Характеристика линий *T. aestivum/T. timopheevii*, полученных на основе сорта Саратовская 29, по устойчивости к бурой ржавчине и хромосомной локализации фрагментов интрогрессии

Образцы	Устойчивость к бурой ржавчине		Хромосомная локализация фрагментов интрогрессии	Число фрагментов
	Ювенильная стадия	Стадия взрослых растений		
<i>T. timopheevii</i>	0	0	-	-
Саратовская 29	4	4	-	-
742	1	0/1	1A, 2A, 2B, 4B, 5A, 5B, 6B, 6D	8
744	0/1	0/1	1A, 2A, 2D, 3B, 5A, 5B, 5D, 6B	8
760	1	0/1	1B, 2B, 3B, 5A, 5B, 6B, 6D	7
768	0	1/2	1A, 2A, 2B, 5A, 5B, 6B	6
811	2	0/1/2	2A, 3A, 5A	3
821	2	0/1	2A, 2B, 4B, 5A	4
832-2	0	0/1	1A, 2A, 2B, 3B, 4B, 5A, 5B, 6B, 6D	9
837	2	0/1	2A, 2B, 5A, 5B, 6B	5
838	1	0/1/2	1A, 1B, 2B, 5A, 5B, 6B	6
842-1	2	2	1A, 2A, 5A	3
842-2	0	0/1	1A, 2A, 2B, 5A, 5B, 6B	6

Из рисунка 7 видно, что фенотипическое распределение растений F_3 по устойчивости отклонялось от нормального и имело трансгрессивный характер, что предполагает наличие более чем одного гена устойчивости. Для генотипирования индивидуальных растений популяции F_2 линии 842-2 использовали 103 информативных *Xgwm*, *Xbarc* и *Xwmc* маркеров, локализованных в хромосомах, содержащих фрагменты интрогрессии, и выявляющих полиморфизм среди родительских форм (табл. 18). Полученные результаты показали, что порядок расположения маркеров на молекулярно-генетических картах хромосом 1A, 2A, 2B, 5A, 5B и 6B линии 842-2 практически не отличался от соответствующих карт

популяции ITMI (Ganal, Röder, 2007; интернет-ресурс <http://wheat.pw.usda.gov>). Однако наблюдались отличия в генетических дистанциях между маркерами в связи с возможным снижением степени рекомбинации гомеологичных хромосом, что часто имеет место у межвидовых гибридов.

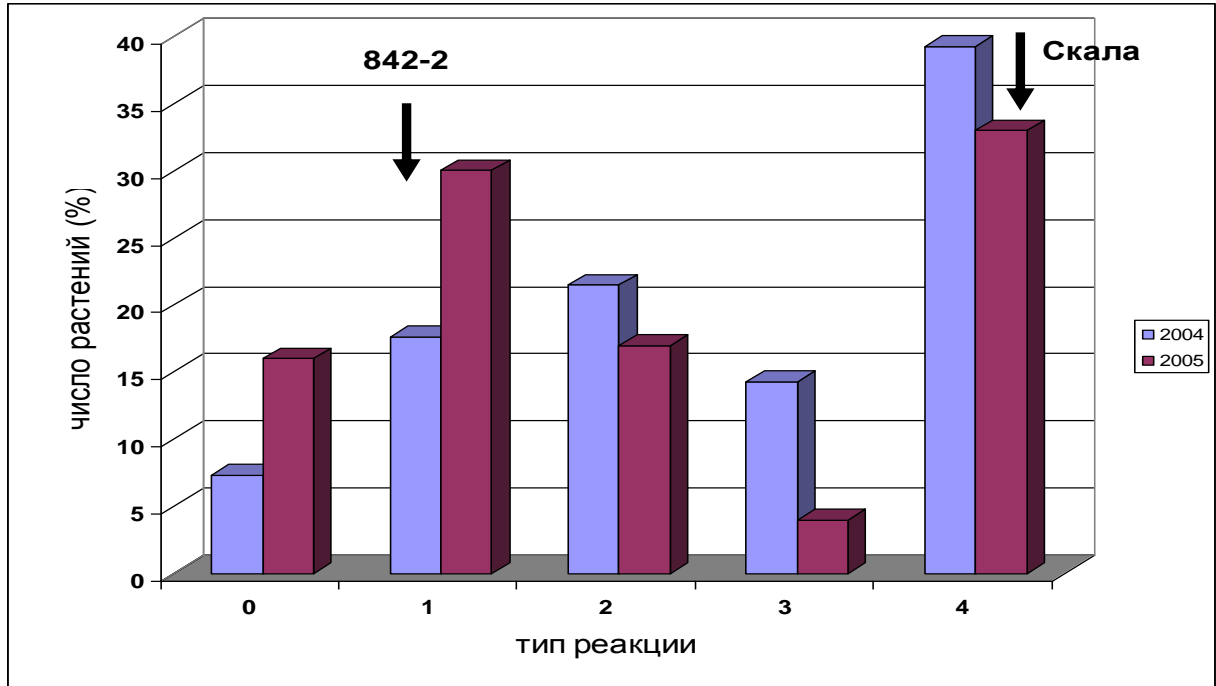


Рисунок 7. Фенотипическое распределение растений популяции F_3 (л. 842-2 x Скала) по устойчивости к бурой ржавчине в 2004-2005 гг. Стрелками указан уровень устойчивости родительских образцов.

Результаты картирования локусов, ассоциированных с устойчивостью линии 842-2 к бурой ржавчине, представлены в таблице 19, рис. 8 и рис. 4 Приложения (Леонова и др., 2008; Leonova et al., 2011). Простое интервальное картирование (SIM) выявило три локуса с различным уровнем значимости в хромосомах 5B, 2A и 1A. Главный локус в хромосоме 5B, картированный в интервале микросателлитных маркеров *Xgwm408* - *Xgwm1257* с высоким уровнем достоверности ($LRS=186.0$, $P<0.0001$) и определяющий 72% фенотипического проявления признака, был обозначен *QLr.icg-5B* (рис. 8). Маркеры *Xgwm814*, *Xgwm1246* и *Xgwm1257*, наиболее близко расположенные к этому локусу, амплифицировали фрагменты, типичные для хромосомы 5G *T. timopheevii*, что позволило сделать вывод о происхождении локуса *QLr.icg-5B* из этой хромосомы.

Таблица 18. Список микросателлитных маркеров, использованных для генотипирования популяции F₂ (л. 842-2 x Скала)

Хромосома	Маркер
1A	<i>Xgwm</i> : 33*, 99*, 633*, 691, 752, 778, 905, 1097, 1139*, 1148, <i>Xbarc263*</i> , <i>Xwmc24*</i>
2A	<i>Xgwm</i> : 71, 95, 275, 296, 359, 312, 372*, 382, 515, 614*, 636*, 726, 830, 846, 1036, 1070*, 1054a*, 1198, 1256*
2B	<i>Xgwm</i> : 120, 133a*, 148, 257, 429, 501, 526, 619, 630, 739, 785a*, 972, 1027*, 1067*, 1128, 1177*, 1249, 1300*
4B	<i>Xgwm</i> : 165, 513, 495, 736a*, 898, 910, 925, 930, 935, 940, 946
5A	<i>Xgwm</i> : 126*, 129, 205*, 291*, 293, 304*, 617, 666, 736*, 1171, 982*, 995*, 1171
5B	<i>Xgwm</i> : 118*, 234, 371, 408, 497*, 499, 540, 604, 777, 810, 814*, 880, 1016, 1043, 1054b, 1072, 1246*, 1257*,
6B	<i>Xgwm</i> : 219, 133c, 518*, 608, 785b, 790, 816, 889*, 1076, 1199, 1233, 1255

* - обозначены маркеры, картированные в геноме *T. timopheevii* (Salina et al., 2006).

Локус в хромосоме 2A (*QLr.icg-2A*) находится между маркерами *Xgwm71b* и *Xgwm1070a* с максимумом, расположенным на расстоянии 10 сМ от *Xgwm312*. Локус контролирует 7% фенотипического проявления признака (LRS=18.9, p<0.01) и происходит из хромосомы 2A^t *T. timopheevii*. Третий, минорный, локус *QLr.icg-1A* был картирован с более низким уровнем значимости (LRS=8.5, p<0.05) в длинном плече хромосомы 1A и с максимумом проявления в районе маркера *Xgwm633*.

Таблица 19. Хромосомная локализация локусов, ассоциированных с устойчивостью линии 842-2 к бурой ржавчине на стадии взрослых растений

Статистика	Хромосома/интервалы маркеров					
	1A		2A		5B	
	<i>Xgwm778-Xgwm633</i>		<i>Xgwm71b-Xgwm1070a</i>		<i>Xgwm408-Xgwm1257</i>	
	SIM	CIM	SIM	CIM	SIM	CIM
R ²	5.0	2.0	7.0	7.2	72	74
LRS	8.5*	1.8	18.9**	16.3**	186.0****	198.5****

R² - % фенотипической вариации признака, ассоциированного с локусом; LRS - статистика отношения правдоподобия для ассоциации признака с локусом; Уровень значимости: * p<0.05, ** p<0.01, **** p<0.0001.

Регрессионный анализ выявил в хромосоме 5В три микросателлитных маркера *Xgwm1072*, *Xgwm814* и *Xgwm1257*, с высокой вероятностью ($p < 0.0001$) проявляющих ассоциацию с устойчивостью к бурой ржавчине. Эти маркеры были использованы в качестве бэкграунда при проведении составного интервального картирования (СІМ).

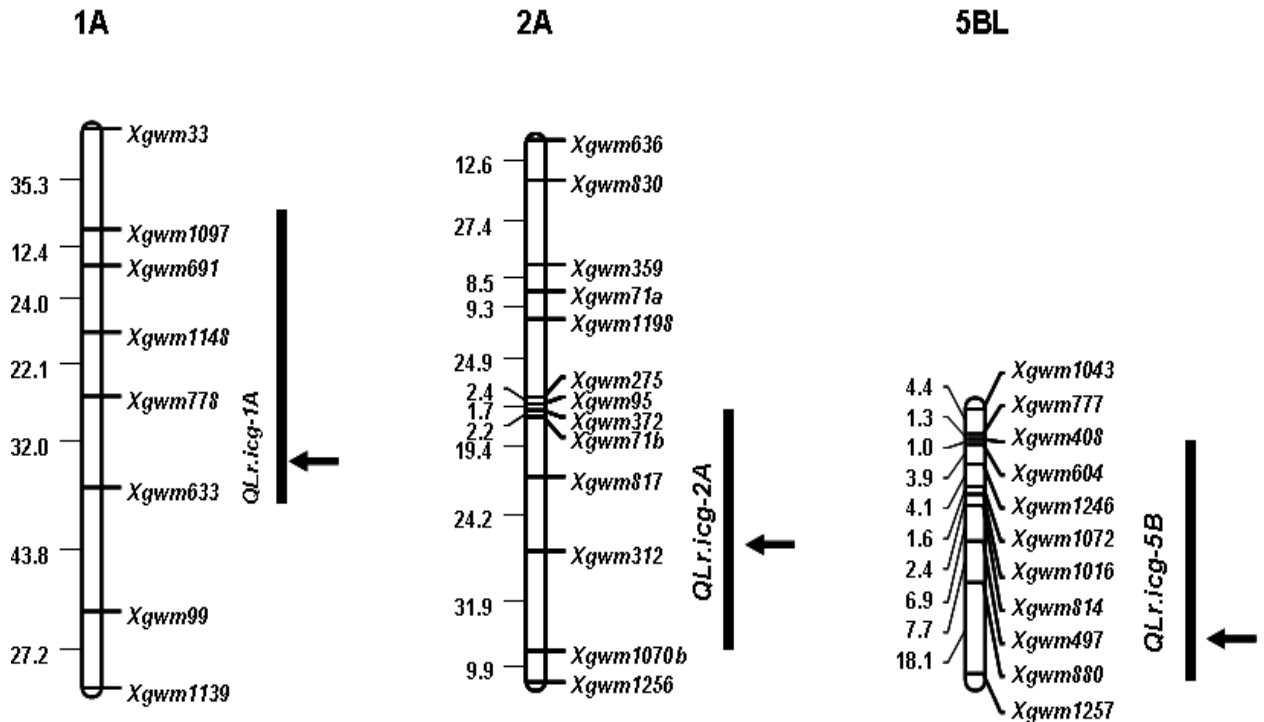


Рисунок 8. Локализация локусов устойчивости к бурой ржавчине у интрогрессивной линии 842-2. Молекулярно-генетические карты хромосом 1А, 2А и 5ВL получены с помощью программы MAPMAKER на основе генотипирования SSR-маркерами картирующей популяции F₂ (л. 842-2 x Скала). Справа от хромосомы указаны микросателлитные маркеры, использованные для построения генетических карт, слева – расстояние между маркерами в сМ. Черный блок показывает протяженность фрагмента интрогрессии. Картирование QTLs проведено с помощью программ MapManager QTX и QTLCartographer. Стрелка указывает наиболее вероятное положение локуса. Графическое распределение ассоциаций маркер-признак представлено на рисунке 4 Приложения.

Результаты СІМ показали, что проявление минорного локуса *Lr* в хромосоме 1А существенно ингибируется при использовании *Xgwm1072*, *Xgwm814* и *Xgwm1257* в качестве кофакторов (табл. 19). Также было установлено, что QTL в хромосоме 5В не оказывал влияния на проявление локуса *Lr* в хромосоме 2А

(LRS=16.3, R²=7.2). Это позволило предположить, что локусы *QLr.icg-5B* и *QLr.icg-2A* являются независимыми и суммарно определяют около 80% фенотипического проявления признака.

Для подтверждения результатов молекулярно-генетического картирования, полученных с использованием интрогрессивной линии 842-2, и выявления локусов *Lr* в других хромосомах интрогрессивных линий, в том числе происходящих от мягкой пшеницы, была использована картирующая популяция, созданная на основе линии 832-2. Предварительный молекулярный анализ показал, что линия 832-2 имеет дополнительные фрагменты интрогрессии в хромосомах 3В, 4В и 6D (табл. 15, 17). Для построения молекулярно-генетических карт хромосом линии 832-2 было использовано 502 маркера. Подробные результаты картирования генома линии 832-2, построения генетических карт хромосом и локализации локусов, контролирующих хозяйственно-ценные признаки, представлены в разделе 3.3.

Для доказательства наличия у линии 832-2 генов устойчивости к бурой ржавчине (*Lr*) линия была предварительно протестирована на восприимчивость в фазе всходов к 10 тест-изолятам, состоящим из патотипов *Puccinia triticina*, вирулентных к различным генам *Lr* (табл. 9). Тесты на восприимчивость к патогену бурой ржавчины были выполнены в отделе микологии и иммунитета ФГБНУ ВНИИ фитопатологии (Московская область, п. Большие Вяземы). В качестве контроля использовали изогенную линию сорта Тэтчер, содержащую ген *Lr10* (ThLr10; RL6004). Результаты показали, что линия 832-2 была восприимчива к шести тест-изолятам возбудителя бурой ржавчины (681-13, 621-5, 558-3, 556-5, 624-1, 595-4) и устойчива к четырем (625-1, 683-3, 492-8, 685-5) (табл. 20). При этом родительский сорт Саратовская 29 был полностью восприимчив ко всем тест-изолятам (балл 4 по шкале иммунности). Сравнение типов реакций линии 832-2 и линии Тэтчер (ThLr10) позволило предположить наличие в геноме линии 832-2 трех неизвестных генов (Leonova et al., 2010b).

Оценка восприимчивости потомства F₃₋₄ картирующей популяции (л. 832-2 x Скала) на стадии взрослых растений проводилась на инфекционных полях Новосибирской области в течение двух полевых сезонов (2007 и 2009 гг.). Результаты показали, что, так же как и у линии 842-2, расщепление популяции по устойчивости имело отклонение от нормального распределения и было

трансгрессивным (рис. 9). Однако у линии 832-2 наблюдались различия в распределении потомства по устойчивости в зависимости от года проведения эксперимента.

Таблица 20. Сравнительная характеристика линии 832-2, сорта мягкой пшеницы Саратовская 29 и изогенной линии Тэтчер (ThLr10) по степени восприимчивости к тест-изолятам *Puccinia triticina*

Образцы	Тест-изоляты/тип реакции в баллах									
	681-13	625-1	683-3	492-8	558-3	621-5	556-5	624-1	595-4	685-5
Саратовская 29	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
Линия 832-2	3	0;	0;	0;	2-3	2-3	X+	3	X	1-2
ThLr10	3	3	3	3	3	3	3	3	3	1-2

0; - иммунный тип реакции с некрозами; X и X+ – гетерогенный тип реакции с пустулами, отличающимися по размеру.

В 2007 году сдвиг популяции был в сторону восприимчивого сорта Скала, а в 2009 году в сторону линии 832-2, что, по-видимому, связано с величиной инфекционной нагрузки или различиями в расовом составе популяции в годы проведения эксперимента. Факторный дисперсионный анализ результатов оценки восприимчивости к бурой ржавчине растений семейств популяций F₃₋₄ показал, что и генотип (F=103.37, p<0.00001), и условия окружающей среды (F=10.83, p<0.001), и их взаимодействие (F=16.4, p<0.0001) с высокой степенью достоверности влияли на устойчивость линии 832-2 к возбудителю данного заболевания, при этом вклад генотипа в фенотипическое проявление признака устойчивости составлял 57%.

Регрессионный анализ, проведенный по результатам генотипирования и фитопатологических тестов, определил 5 хромосом, ассоциированных с возрастной устойчивостью к бурой ржавчине. Основной вклад в устойчивость, как и у линии 842-2, вносят три локуса из генома *T. timopheevii*: *QLr.icg-5B*, *QLr.icg-2A* и *QLr.icg-1A*, которые выявлялись в оба года проведения полевых испытаний (табл. 21-22: Leonova et al., 2011). Согласно полученным результатам локусы *Lr* находятся практически в тех же интервалах микросателлитных маркеров, что и локусы *Lr* линии 842-2 (табл. 19). Анализ CIM свидетельствует, что *QLr.icg-5B* и *QLr.icg-2A* являются независимыми, также как и у линии 842-2.

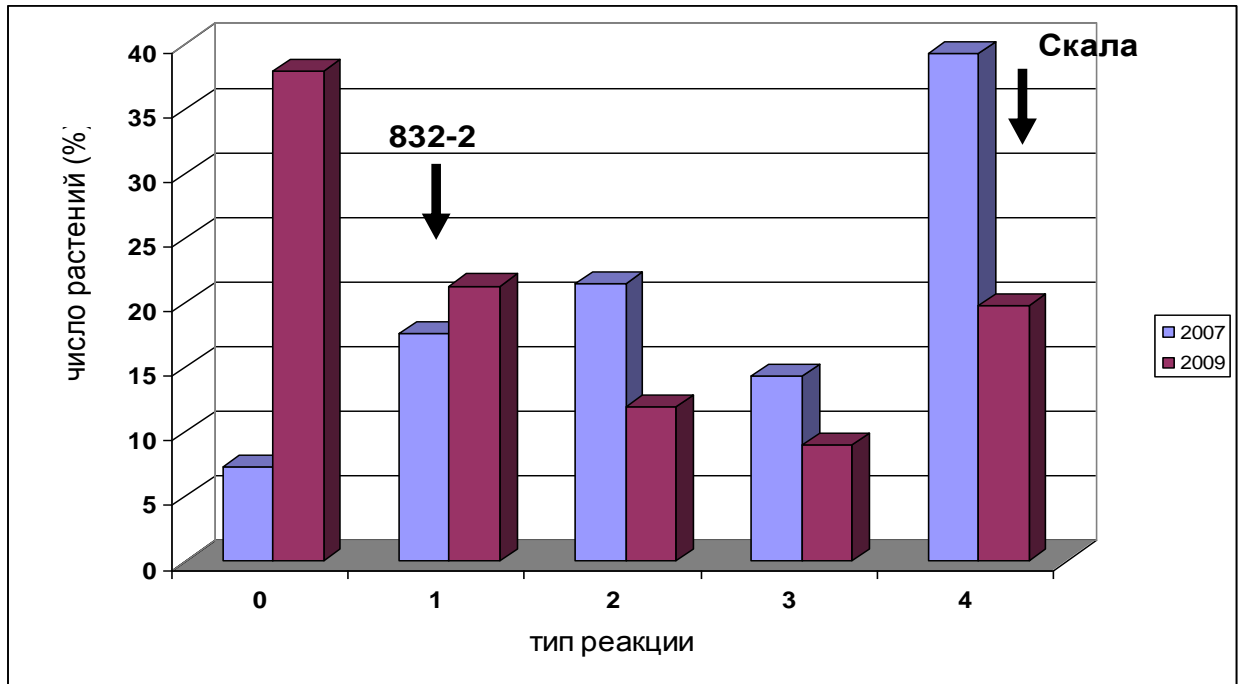


Рисунок 9. Фенотипическое распределение растений популяции F_{3-4} , полученной на основе скрещивания линии 832-2 и мягкой пшеницы сорта Скала, по устойчивости к бурой ржавчине. Стрелками указан уровень устойчивости родительских образцов.

Кроме трех основных локусов, у линии 832-2 было картировано 2 дополнительных минорных локуса в хромосомах 6D и 7B, при этом локус *Lr* на хромосоме 6D был зафиксирован только по результатам полевого сезона 2007 г. (табл. 21-22). Микросателлитные маркеры, расположенные в районе локализации локусов *QLr.icg-6D* и *QLr.icg-7B* амплифицировали фрагменты, специфичные для мягкой пшеницы.

Для CIM анализа в качестве кофактора был использован маркер *Xgwm1257*, наиболее тесно сцепленный с главным локусом *QLr.icg-5B*. Составное интервальное картирование показало, что проявление локусов *Lr* в хромосомах 1A, 6D и 7B существенно ингибировалось главным локусом, при этом вклад локуса *QLr.icg-2A* в фенотипическое проявление признака оставался практически без изменения (табл. 22).

Для выявления локусов *Lr*, ассоциированных с ювенильной устойчивостью, картирующая популяция F_2 (л. 832-2 x Скала) была протестирована в лабораторных

условиях на восприимчивость к популяции *Puccinia triticina*, специфичной для Новосибирской области.

Таблица 21. Суммарные данные по результатам картирования локусов *Lr*, ответственных за устойчивость линии 832-2 к бурой ржавчине на разных стадиях развития

Стадия развития/год/локус	Хромосома	Наиболее близко расположенный маркер	RLS	R ² (SIM)	Источник резистентности
Стадия взрослых растений					
2007					
<i>QLr.icg-1A</i>	1AL	<i>Xgwm633</i>	12.0**	10	<i>T. timopheevii</i>
<i>QLr.icg-2A</i>	2AL	<i>Xgwm312</i>	13.6***	11	<i>T. timopheevii</i>
<i>QLr.icg-5B</i>	5BL	<i>Xgwm1257</i>	122.0****	85	<i>T. timopheevii</i>
<i>QLr.icg-6D</i>	6DL	<i>Xbarc146c</i>	18.8***	16	<i>T. aestivum</i>
<i>QLr.icg-7B</i>	7BS	<i>Xgwm46</i>	17.5***	15	<i>T. aestivum</i>
2009					
<i>QLr.icg-1A</i>	1AL	<i>Xgwm633</i>	13.8***	14	<i>T. timopheevii</i>
<i>QLr.icg-2A</i>	2AL	<i>Xgwm312</i>	13.0**	10	<i>T. timopheevii</i>
<i>QLr.icg-5B</i>	5BL	<i>Xgwm1257</i>	75.4****	67	<i>T. timopheevii</i>
<i>QLr.icg-7B</i>	7BS	<i>Xgwm871</i>	11.3**	13	<i>T. aestivum</i>
Ювенильная стадия					
<i>QLr.icg-1A</i>	1AL	<i>Xgwm633</i>	12.3**	11	<i>T. timopheevii</i>
<i>QLr.icg-2A</i>	2AL	<i>Xgwm312</i>	44.2****	29	<i>T. timopheevii</i>
<i>QLr.icg-5B</i>	5BL	<i>Xgwm1257</i>	21.6***	18	<i>T. timopheevii</i>
<i>QLr.icg-6D</i>	6DL	<i>Xbarc146c</i>	16.9***	11	<i>T. aestivum</i>

R² - % вариации признака, ассоциированного с индивидуальным локусом (без учета взаимодействия локусов); LRS - статистика отношения правдоподобия для ассоциации признака с локусом; уровень значимости: * p<0.05, ** p<0.01, *** p<0.001, ****p<0.0001.

Фитопатологическая оценка была выполнена в СибНИИРС – филиале ИЦиГ СО РАН (п. Краснообск, Новосибирская область) с использованием уредоспор, собранных в Новосибирской области. На основании проведенных тестов было картировано 4 локуса в хромосомах 1A, 2A, 5B и 6D (табл. 21-22). Три локуса (*QLr.icg-1A*, *QLr.icg-2A* и *QLr.icg-5B*) происходят из генома *T. timopheevii*, однако в отличие от стадии взрослых растений наибольший эффект на фенотипическое проявление признака был отмечен для локуса *QLr.icg-2A* (R₂=29). Локус в хромосоме 6D находится в том же интервале микросателлитных маркеров, что и для стадии возрастной устойчивости.

Таблица 22. Хромосомная локализация и внутрихромосомная позиция локусов *Lr*, контролирующих устойчивость интрогрессивной линии 832-2 к бурой ржавчине на стадии проростков и взрослых растений

Статистика	Хромосома/интервал маркеров								
	Стадия взрослых растений (представлены результаты 2007 г.)					Стадия проростков			
	1A	2A	5B	6D	7B	1A	2A	5B	6D
	<i>Xgwm778- Xgwm633</i>	<i>Xgwm95- Xgwm312</i>	<i>Xgwm1246a- Xgwm1257</i>	<i>Xgwm1241- Xwmc748</i>	<i>Xgwm573- Xgwm333</i>	<i>Xgwm1097- Xgwm633</i>	<i>Xgwm515- Xgwm312</i>	<i>Xgwm1246a- Xgwm1257</i>	<i>Xgwm1268- Xwmc748</i>
SIM									
R ²	10.0%	11.0%	80.0%	16.0%	15.0%	11.0%	29.0%	18.0%	11.0%
RLS	11.6**	13.6***	122.0*****	18.8*****	17.5***	12.3***	44.2*****	21.6*****	16.9***
CIM									
R ²	4%	10%	кофактор <i>Xgwm312</i> 78%	6%	3%	кофакторы <i>Xgwm1257</i> 2.7% <i>Xgwm312</i> 6%	кофактор <i>Xgwm1257</i> 16.2%	кофактор <i>Xgwm312</i> 17.0%	кофакторы <i>Xgwm1257</i> 1.9% <i>Xgwm312</i> 10%
RLS	13.5***	13.1***	76.5*****	12.8***	12.5***	9.3**	36.2*****	15.3***	1) 10.1** 2) 15.0****
Add	0.33	0.37	1.77	0.42	0.38	0.49	0.8	1.62	0.26

R² – вклад локуса (%) в фенотипическое проявление признака; LRS - статистика отношения правдоподобия для ассоциации признака с локусом; Add - аддитивный эффект; уровень значимости: * p<0.05, ** p<0.01, *** p<0.001, *****p<0.0001.

Для CIM анализа были использованы маркеры *Xgwm312* и *Xgwm1257*, наиболее близко расположенные к локусам *QLr.icg-2A* и *QLr.icg-5B*, соответственно. Ингибирующий эффект *QLr.icg-5B* отмечен для всех QTLs, за исключением локуса *QLr.icg-2A* (табл. 22). Как и в случае возрастной устойчивости, было установлено, что *QLr.icg-2A* и *QLr.icg-5B* локусы являются независимыми и суммарно обеспечивают более 45% фенотипического проявления признака.

Более точная локализация локуса *QLr.icg-2A* была проведена с использованием F₂ популяции линии 842-1, содержащей три фрагмента интрогрессии в хромосомах 1A, 2A и 5A (табл. 15, 17). Результаты картирования локусов *Lr* у линий 842-2 и 832-2 позволяют предположить, что основной вклад в контроль признака устойчивости к бурой ржавчине у линии 842-1 могут оказывать минорные локусы *QLr.icg-2A* и *QLr.icg-1A*. Картирование было проведено с использованием программы MAPMAKER, разработанной для локализации генетических факторов, оказывающие больший вклад в фенотипическое проявление признака.

Ген *Lr* был картирован в длинном плече хромосомы 2A между маркерами *Xgwm817* и *Xgwm312* на расстоянии 12.9 и 11.3 сМ, соответственно, и обозначен символом *LrTt1* (рис. 10; Leonova et al., 2004).

Аналогичным образом, картирование с помощью программы MAPMAKER главного локуса, оказывающего наибольший вклад в устойчивость линий 842-2 и 832-2 к бурой ржавчине, установило, что ген, обозначенный символом *LrTt2*, расположен между микросателлитными маркерами *Xgwm814* и *Xgwm1257* в длинном плече хромосомы 5B (Leonova et al., 2010a; 2011).

Согласно литературным данным в теломерной области длинного плеча хромосомы 5B локализован ген *Lr18*, перенесенный в мягкую пшеницу из генома *T. timopheevii* ssp. *timopheevii*. Для выяснения вопроса, является ли ген *LrTt2* новым геном, линия 842-2 и изогенная линия сорта Тэтчер (RL6009) с геном *Lr18* были протестированы на восприимчивость к трем изолятам *Puccinia triticina*, вирулентных к гену *Lr18*. Из таблицы 23 можно видеть, что линия 842-2 проявляет более устойчивый тип реакции ко всем тест-изолятам по сравнению с линией

Тэтчер. Дополнительная характеристика RL6009 с помощью *Xgwm* праймеров, специфичных для хромосомы 5В, показала, что RL6009 и 842-2 отличаются как точками транслокации, так и длиной фрагментов амплификации маркеров *Xgwm814* и *Xgwm1257*, фланкирующих ген *LrTt2* (табл. 24).

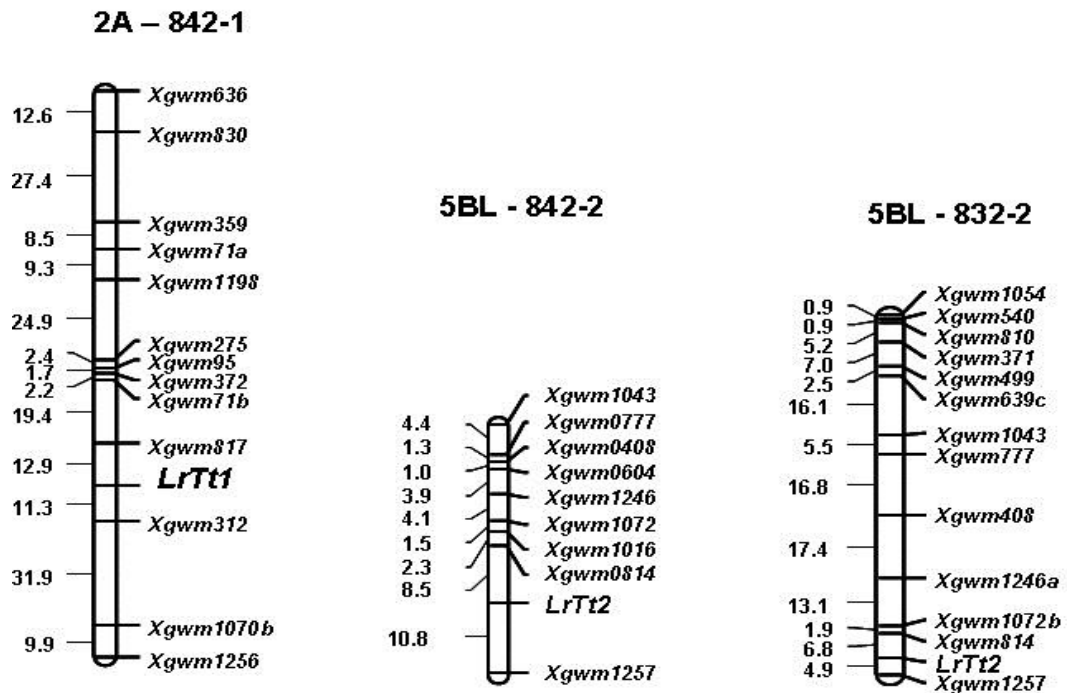


Рисунок 10. Молекулярно-генетические карты районов хромосом 2А и 5ВL линий 842-1, 842-2 и 832-2, содержащих гены *LrTt1* и *LrTt2*. Справа от хромосомы указаны микросателлитные маркеры, использованные для генотипирования популяций F₂, слева – генетические дистанции в сМ.

Таблица 23. Восприимчивость линии 842-2 и изогенной линии Тэтчер (RL6009) к изолятам *Puccinia triticina*, вирулентных к гену *Lr18*

образец	Тип реакции (в баллах по шкале иммунности)		
	Изолят 7147661074*	Изолят 7747660174	Изолят 263701675
RL6009	4.5	5.1	4.6
линия 842-2	2.3	3.0	2.2

* - обозначение вирулентности соответствует восьмеричной шкале J. Gilmour (1973).

Таблица 24. Длины фрагментов ПЦР с SSR-маркерами, специфичными для хромосомы 5В, у линий 842-2, 'RL6009', *T. timopheevii* var. *viticulosum* и сортов пшеницы Саратовская 29 и Тэтчер

SSR-маркер	Размер фрагмента ПЦР (п.н.)		
	<i>T. timopheevii</i> var. <i>viticulosum</i>	линия 842-2/С29	'RL6009'/Тэтчер
<i>Xgwm234</i>	240	246/246	244/244
<i>Xgwm540</i>	124	124/124	124/124
<i>Xgwm499</i>	120	133/133	null/null
<i>Xgwm777</i>	null	110/110	108/108
<i>Xgwm408</i>	178	178/182	180/180
<i>Xgwm604</i>	null	null/113	118/118
<i>Xgwm1246</i>	223	223/236	232/232
<i>Xgwm1072</i>	180	180/195	180/195
<i>Xgwm814</i>	null	null/145	126/145
<i>Xgwm1257</i>	263	263/246	260/262

Результаты фитопатологического тестирования в сочетании с данными генотипирования линии 842-2 и изогенной линии Тэтчер (RL6009) позволяют сделать заключение, что *LrTi2* является новым, более эффективным, чем *Lr18*, геном, перенесенным в мягкую пшеницу из хромосомы 5G *T. timopheevii* var. *viticulosum*.

3.2.2. Картирование локусов устойчивости к бурой ржавчине (*Lr*) у интрогрессивных линий *T. aestivum* - *T. timopheevii*/*Ae. tauschii*

В качестве источника генетических факторов резистентности к бурой ржавчине, унаследованных из генома *T. timopheevii*, были использованы иммунные линии, полученные от скрещивания сорта Саратовская 29 с амфидиплоидом *T. timopheevii*/*Ae. tauschii* с последующим многократным беккроссированием на исходный сорт мягкой пшеницы. Предварительно потомство разных беккроссов было охарактеризовано SSR-маркерами для выявления возможных чужеродных замещений и транслокаций. Для этой цели было использовано 235 маркеров *Xgwm*, из которых от 70 до 90%, в зависимости от генома, выявляли полиморфизм между родительскими образцами. Наибольший полиморфизм был характерен для маркеров генома А (91%) по сравнению с геномами В (85%) и D (72%).

Анализ линий, полученных в результате разных беккроссов, показал присутствие генетического материала синтетической пшеницы в хромосомах 1D, 2D, 2В и 6В (рис. 11; Leonova et al., 2007). Оказалось, что интрогрессии в хромосомах генома D включают замещения по коротким плечам, тогда как оба чужеродных фрагмента в геноме В представляют собой, по-видимому, внутривхромосомные перестройки. Число фрагментов интрогрессии уменьшалось по мере увеличения числа беккроссов (четыре фрагмента у линий 'BC5', три – в потомстве 'BC6' и по одному фрагменту у потомков 'BC8' и 'BC9'). Дополнительно следует отметить, что протяженность фрагментов интрогрессии в хромосомах 2D и 6В была меньше у потомков 'BC6' по сравнению с 'BC5', тогда как длина чужеродного фрагмента в хромосоме 2В осталась без изменения у потомков всех изученных беккроссов. Сравнительный анализ длин фрагментов ПЦР беккроссных линий и родительских образцов показал, что замещения по геному D относятся к фрагментам *Ae. tauschii*, тогда как В-геномные транслокации представляют собой фрагменты *T. timopheevii*.

Для картирования локусов *Lr* было выбрано 2 линии: линия 'BC5', содержащая 4 интрогрессивных фрагмента - два от *Ae. tauschii* (хромосомы 1D и 2D) и два от *T. timopheevii* (хромосомы 2В и 6В), и линия 'BC9' с одним фрагментом от *T. timopheevii* в хромосоме 2В. Обе линии характеризуются высокой устойчивостью к бурой ржавчине на стадии проростков и взрослых растений по

сравнению с сортами мягкой пшеницы Саратовская 29 или Скала (Лайкова и др., 2004а).

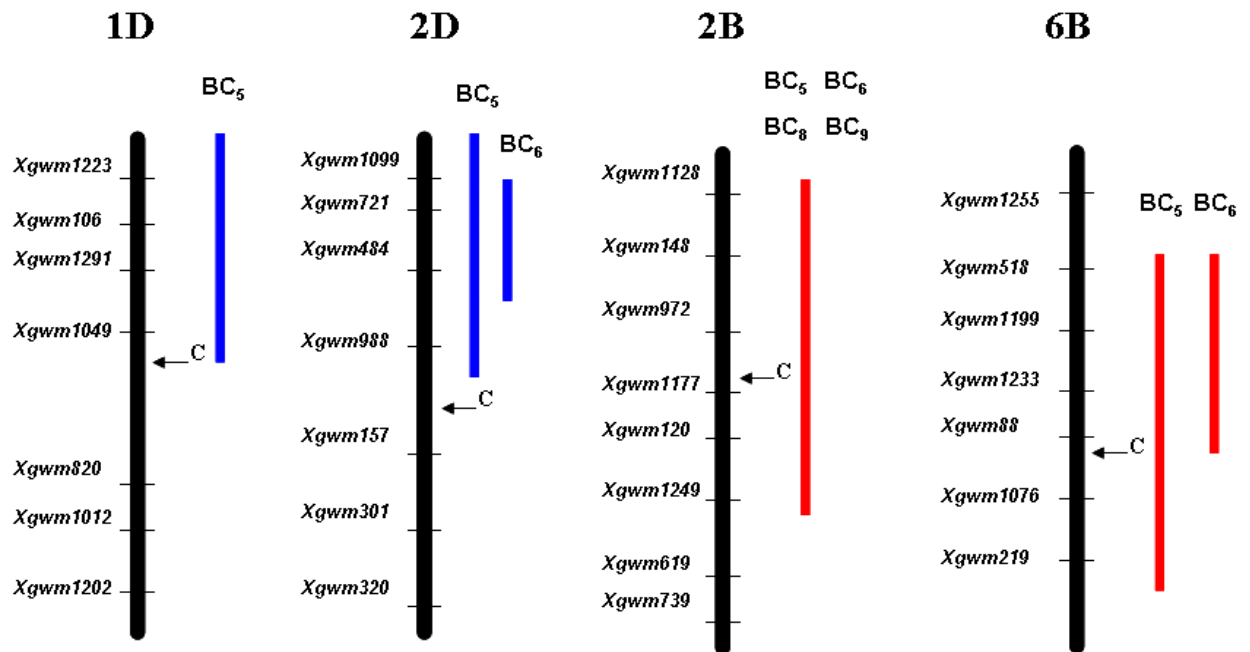


Рисунок 11. Графическая презентация хромосомной локализации фрагментов интрогрессии синтетической пшеницы *T. timopheevii*/*Ae. tauschii* у разных беккроссных линий сорта Саратовская 29. Слева представлены SSR-маркеры, использованные для генотипирования линий. Синие блоки справа от хромосомы обозначают протяженность фрагментов интрогрессии *Ae. tauschii*, красные блоки – *T. timopheevii*. Порядок расположения маркеров на хромосомах соответствует молекулярно-генетическим картам популяции ITMI (Ganal, Röder, 2007). С – вероятное положение центromеры.

Тесты на устойчивость потомства картирующих популяций и исходных родительских образцов были проведены на стадии проростков (популяция 'BC9') и стадии взрослых растений (популяции 'BC5' и 'BC9') в течение двух сезонов вегетации (2004-2005 гг.). Расщепление потомства картирующих популяций F₃ по устойчивости к бурой ржавчине в сравнении с родительскими образцами представлено на рис. 12. Распределение по устойчивости на стадии проростков потомства картирующей популяции, полученной на основе линии 'BC9', было трансгрессивным и отклонялось от нормального, при этом 40% растений имели восприимчивый фенотип (балл 4 по шкале иммунности). Распределение по уровню устойчивости на стадии взрослых растений потомства обеих картирующих

популяций ('BC5' и 'BC9') также имело трансгрессивный характер, однако отклонение в расщеплении имело тенденцию в сторону устойчивого родителя.

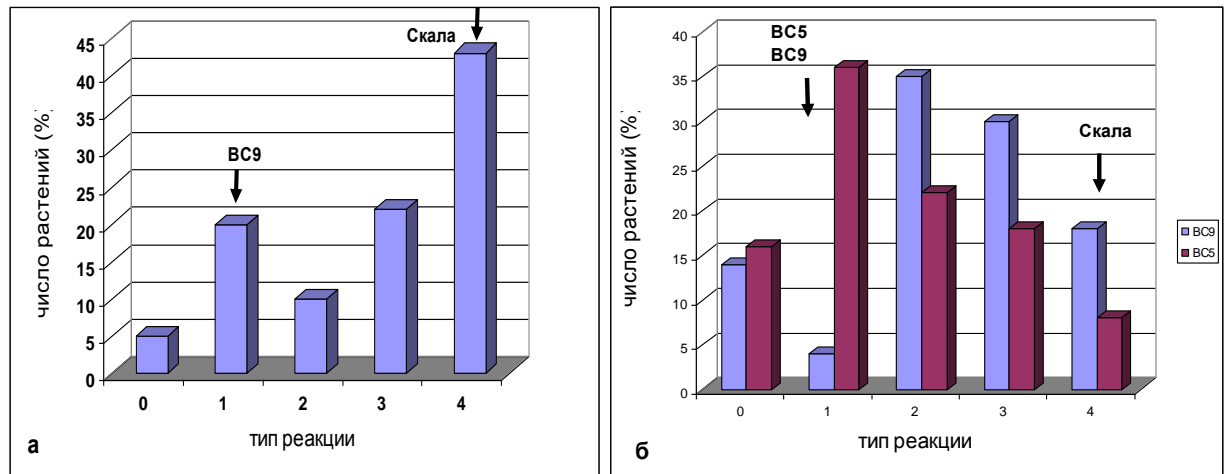


Рисунок 12. Распределение по устойчивости к бурой ржавчине на стадии проростков (а) и взрослых растений (б) потомства популяций F₃, полученных от скрещивания линий 'BC5' и 'BC9' с сортом пшеницы Скала. Уровень устойчивости родительских образцов указан стрелками.

Для локализации локусов устойчивости у линии 'BC5' было протестировано 76 SSR маркеров, относящихся к хромосомам 1D, 2D, 2В и 6В, из которых 53 маркера были полиморфными, из них 22 маркера не амплифицировали фрагменты ПЦР у линии 'BC5' (табл. 25).

Таблица 25. Список микросателлитных маркеров (*Xgwm*), использованных для генотипирования картирующих популяций, полученных на основе линий 'BC5' и 'BC9'

Хромосома	Маркер
1D	<i>Xgwm</i> : 106, 642, 793, 820, 848, 1012, 1049, 1202, 1223, 1230, 1291
2D	<i>Xgwm</i> : 102, 157, 249, 261, 301, 320, 349, 382, 455, 484, 539, 721, 815, 988, 1099*, 1186, 1235, 1264, 1274
2В	<i>Xgwm</i> : 47, 55, 120*, 129*, 148*, 257*, 319, 374*, 388, 410, 429*, 501*, 526*, 619, 630*, 739, 846*, 877*, 912, 940*, 972*, 1027, 1067, 1070, 1128, 1177, 1249*, 1273, 1300*
6В	<i>Xgwm</i> : 88*, 132*, 133*, 219*, 361, 518, 626, 680, 771, 785, 816*, 825, 889, 1076, 1199*, 1233, 1255

* отмечены маркеры, не амплифицирующие фрагменты в геноме линий 'BC5' и 'BC9'.

Четыре SSR маркера, картированные в геноме *T. timopheevii* (Salina et al., 2006), амплифицировали аллели, типичные для хромосомы 2G (*Xgwm1177* и *Xgwm785*) и 6G (*Xgwm518* и *Xgwm889*). Амплификация специфичных для *T. timopheevii* аллелей предполагает наличие гомеологичных транслокаций 2B/2G и 6B/6G.

Анализ полиморфизма микросателлитных маркеров между родительскими образцами 'BC9' и Скала показал, что из 29 маркеров, специфичных для хромосомы 2B, двадцать были информативными, при этом 15 маркеров не амплифицировали фрагменты у 'BC9'. Из пяти микросателлитных маркеров (*Xgwm619*, *Xgwm785*, *Xgwm1177*, *Xgwm1027*, *Xgwm1300*), картированных на хромосоме 2G, два (*Xgwm785* и *Xgwm1177*) амплифицировали специфичные для *T. timopheevii* фрагменты. Три маркера (*Xgwm739*, *Xgwm1027*, *Xgwm619*), расположенные дистально точки транслокации в хромосоме 2BL, выявляли только аллели сорта Саратовская 29.

Как и в случае с интрогрессивными линиями *T. aestivum/T. timopheevii*, порядок расположения маркеров на молекулярно-генетических картах хромосом, содержащих фрагменты интрогрессии, соответствовал генетическим картам пшеницы, однако для карт хромосом 2B и 6B генетические дистанции между маркерами были значительно редуцированы вследствие снижения рекомбинации между гомеологичными хромосомами.

Простое интервальное картирование показало, что у линии 'BC5' две хромосомы 2B и 2D вносят вклад в устойчивость к бурой ржавчине (табл. 26, рис. 13 а, б). Лocus на хромосоме 2B (*QLr.icg-2B*) является главным ($R^2=31$; LRS=41.2) и расположен между маркерами *Xgwm257* и *Xgwm120*, с максимумом проявления в районе *Xgwm785a* (рис. 13б). Лocus происходит из хромосомы 2G амфидиплоида и определяет 31% фенотипического проявления признака. Второй locus, *QLr.icg-2D*, происходящий от *Ae. tauschii* и картированный в хромосоме 2D в районе *Xgwm261*, определяет порядка 19% проявления признака (LRS=22.7) (рис. 13 а).

С помощью составного интервального картирования (*Xgwm785a* в качестве кофактора) было установлено, что locus *QLr.icg-2B* не оказывал влияния на проявление *QLr.icg-2D* (LRS = 29, $R^2=18\%$). Полученные результаты позволяют предположить, что locus *QLr.icg-2B* и *QLr.icg-2D* являются независимыми и

определяют до 50% фенотипического проявления признака устойчивости у линии 'BC5'.

Таблица 26. Локусы *Lr*, определяющие устойчивость линий 'BC5' и 'BC9' (*T. aestivum* – *T. timopheevii/Ae. tauschii*) к бурой ржавчине на стадии проростков и взрослых растений

Статистика	линия 'BC5'		линия 'BC9'		
	Стадия взрослых растений		Стадия проростков		Стадия взрослых растений
	локус/интервал маркеров				
	<i>QLr.icg-2B/ Xgwm257- Xgwm120</i>	<i>QLr.icg-2D/ Xgwm1099- Xgwm484</i>	<i>QLr.icg-2B/ Xgwm257- Xgwm1177</i>	<i>QLr.icg-6B/ Xgwm518- Xgwm889</i>	<i>QLr.icg-2B/ Xgwm257- Xgwm1177</i>
R ²	31	19	49	7	57
LRS	41.2***	22.7**	48.6***	7.9*	44.7***

R² – вклад локуса (%) в фенотипическое проявление признака; LRS - статистика отношения правдоподобия для ассоциации признака с локусом; уровень значимости - *p<0.05, **p<0.01, ***p<0.001.

Известно, что вид *Ae. tauschii* является донором нескольких генов устойчивости к бурой ржавчине, два из которых - *Lr22a* и *Lr39* картированы в дистальной области хромосомы 2DS в районе локализации микросателлитных локусов *Xgwm210*, *Xgdm35* и *Xgwm296* (Singh et al., 2004a; Hiebert et al., 2007). QTL в хромосоме 2D у линии 'BC5' также находится в области локализации этих маркеров с максимумом проявления в районе *Xgwm261*, расположенного вблизи *Xgwm210* согласно карте популяции ITMI (Röder et al., 1998; Somers et al., 2004). Это позволяет предположить, что локус *QLr.icg-2D* может быть геном *Lr39*.

Анализ пула ДНК, выделенной из 10 чувствительных и 10 устойчивых к патогену бурой ржавчины растений популяции F₂ линии 'BC9', выявил ассоциацию признака устойчивости на стадии взрослых растений с микросателлитными локусами *Xgwm630* и *Xgwm972* в хромосоме 2B. Интервальное картирование установило, что локус *Lr*, который несет линия 'BC9', на обеих стадиях развития с высокой степенью достоверности (p<0.001) определяется в

хромосоме 2В в интервале между маркерами *Xgwm257* и *Xgwm1177* (рис. 13в) с максимумом проявления на расстоянии 8.0–10.0 сМ проксимальнее локуса *Xgwm630*.

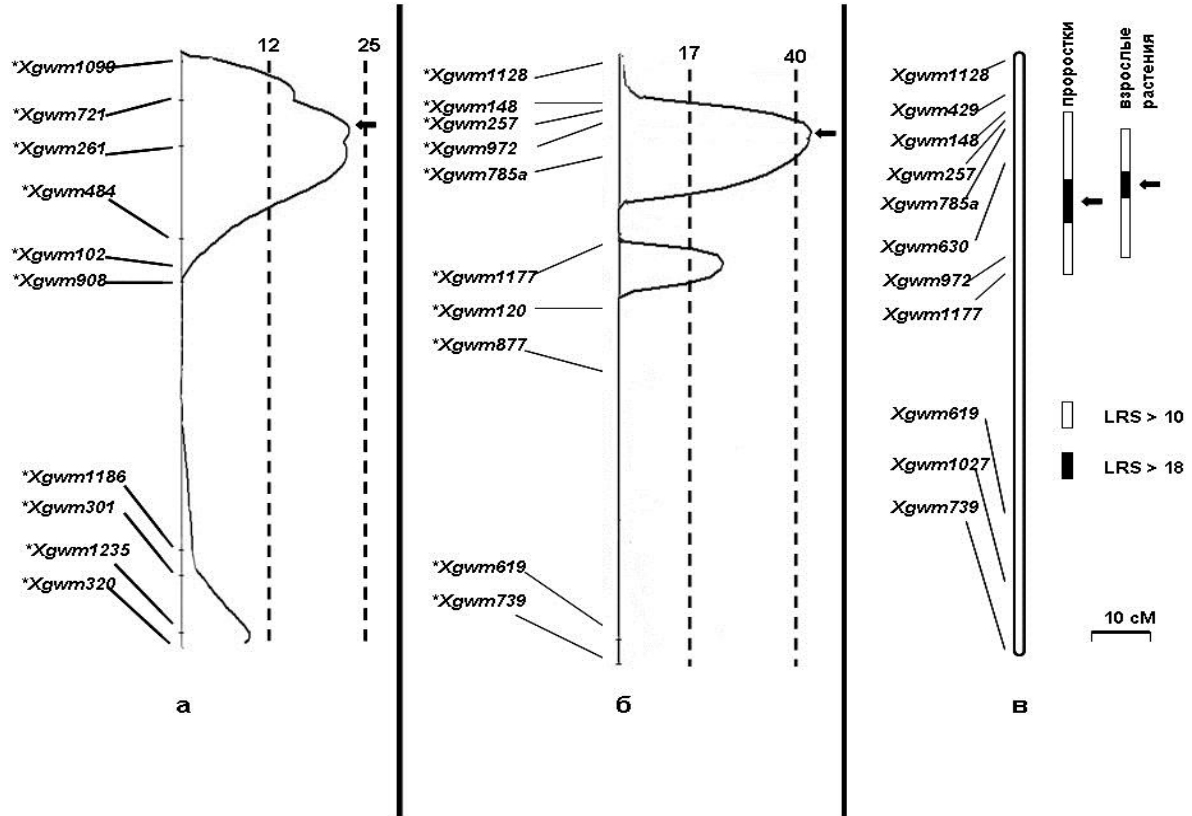


Рисунок 13. Вероятность распределения ассоциаций маркер-признак для устойчивости к бурой ржавчине в хромосомах 2D (а) и 2В (б и в) у линий ‘BC5’ (а, б) и ‘BC9’ (в). LRS – статистика отношения правдоподобия для ассоциаций маркер-признак. Вертикальные прерывистые линии и цифры над ними обозначают уровни достоверности ($LRS > 10$, $p < 0.01$ и $LRS > 18$, $p < 0.001$). Стрелка указывает наиболее вероятную локализацию локуса (область максимального значения LRS).

Сравнительный анализ аллелей в микросателлитных локусах линии ‘BC9’ свидетельствует о том, что устойчивый аллель локуса *Lr* унаследован из хромосомы 2G амфидиплоида и определяет 49 - 57% фенотипического проявления признака на стадии проростков и взрослых растений, соответственно (табл. 26). Дополнительно кариотипирование линии ‘BC9’ методом С-окрашивания показало наличие у линии замещения хромосомы 2В на хромосому 2G *T. timopheevii* (рис. 14; Бадаева Е.Д., неопубликованные данные).

Картирование локусов *Lr* у линии 'BC9' выявило в хромосоме 6В между микросателлитными локусами *Xgwm518* и *Xgwm889* минорный QTL проростковой устойчивости, контролирующей 7% признака (LRS=7.9, $p < 0.05$). Анализ амплификации SSR-маркеров свидетельствует, что этот локус принадлежит геному родительского сорта Саратовская 29.

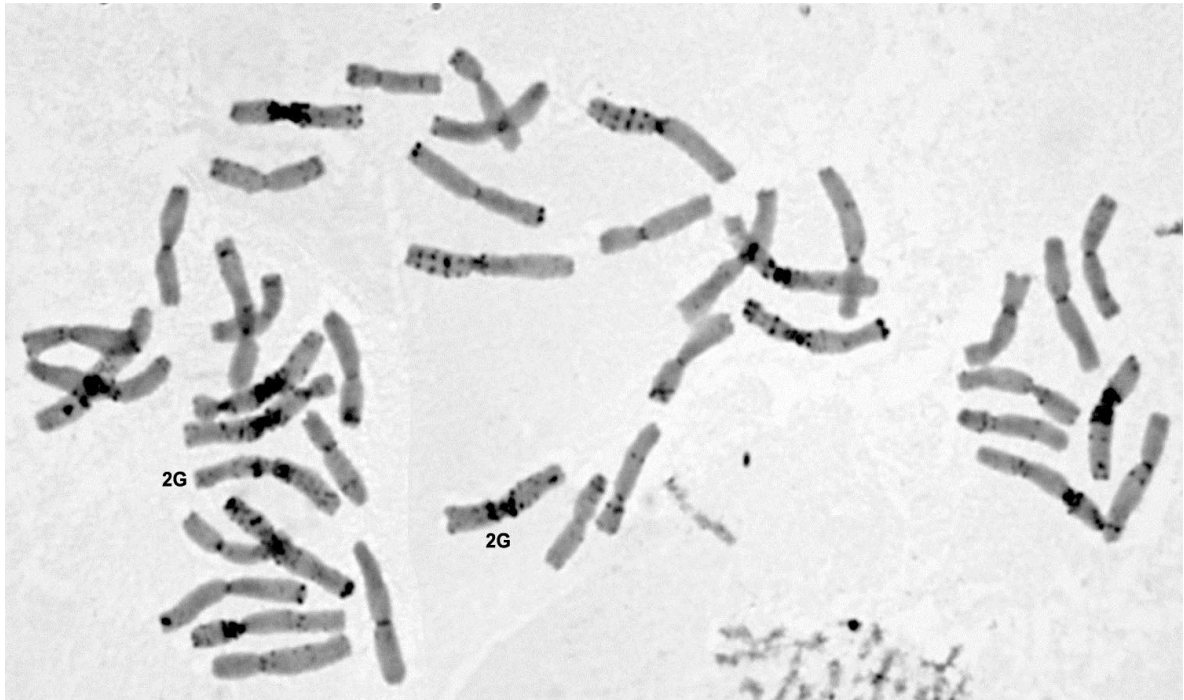


Рисунок 14. С-окрашенные метафазные пластинки линии 'BC9' (*T. aestivum* – *T. timopheevii*/*Ae. tauschii*). Вместо пары хромосом 2В присутствует пара хромосом 2G *Triticum timopheevii*. Данные любезно предоставлены Бадаевой Е.Д. (Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова, г. Москва).

График распределения главных локусов *Lr* в хромосоме 2В у линий 'BC5' и 'BC9' (рис. 13) показывает почти идентичное положение максимального значения LRS, что позволяет сделать предположение об одинаковом генетический контроле устойчивости к бурой ржавчине у этих линий.

Известно, что в хромосоме 2В были ранее картированы гены устойчивости к бурой ржавчине *Lr13*, *Lr23*, *Lr35* и *Lr50* (Nelson et al., 1997; Brown-Guedira et al., 2003; Xu et al., 2005a). Все гены *Lr*, кроме *Lr50*, находятся в коротком плече хромосомы и происходят от *T. aestivum* (*Lr13*), *T. durum* (*Lr23*) и *Ae. speltoides* (*Lr35*). *Lr50* перенесен в мягкую пшеницу от дикорастущего образца *T. timopheevii*

ssp. *armeniacum* и тесно сцеплен с микросателлитными локусами *Xgwm382* и *Xgdm87* длинного плеча хромосомы 2В. Положение локуса *QLr.icg-2B* в хромосоме 2В линий *T. aestivum* – *T. timopheevii/Ae. tauschii* и его происхождение позволяет заключить, что *QLr.icg-2B* является новым локусом устойчивости к бурой ржавчине, унаследованным от *T. timopheevii*.

Сравнение результатов картирования локусов *Lr* у интрогрессивных линий, полученных на основе сорта Саратовская 29, но с генетическим материалом от различных образцов *T. timopheevii*, показывает, что генетические факторы, оказывающие максимальный вклад в устойчивость линий к бурой ржавчине, имеют различную хромосомную локализацию и различное происхождение из генома *T. timopheevii*: транслокация 5В/5G у линий *T. aestivum/T. timopheevii* и транслокация 2В/2G у линий ‘BC5’ и ‘BC9’, полученных на основе амфидиплоида *T. timopheevii/Ae. tauschii*.

Следует также отметить, что регрессионный анализ не выявил ассоциаций между маркерами SSR, специфичными для хромосомы 2В, и устойчивостью к бурой ржавчине линий *T. aestivum/T. timopheevii*. Проведенный ранее генетический анализ показал отсутствие аллелизма между локусами *Lr*, контролирующими устойчивость интрогрессивных линий *T. aestivum/T. timopheevii* и *T. aestivum* – *T. timopheevii/Ae. tauschii* (Будашкина и др., 2004). Совокупность изложенных фактов позволяет заключить, что контроль признака устойчивости интрогрессивных линий *T. aestivum/T. timopheevii* и *T. aestivum* – *T. timopheevii/Ae. tauschii* к бурой ржавчине имеет разную генетическую основу. Картированные локусы *Lr* являются новыми эффективными локусами, перенесенными в мягкую пшеницу из генома тетраплоидной пшеницы *T. timopheevii*.

3.2.3. Картирование локусов устойчивости к мучнистой росе (*Pm*) у интрогрессивных линий *T. aestivum/T. timopheevii*

Для выявления QTLs, ассоциированных с устойчивостью интрогрессивных линий *T. aestivum/T. timopheevii* к мучнистой росе, была использована картирующая популяция, полученная на основе линии 832-2. Полевые и лабораторные испытания устойчивости линии 832-2 к различным патотипам *Blumeria graminis*

свидетельствуют о высоком уровне резистентности линии к возбудителю данного заболевания (Будашкина и др., 2008). Восприимчивость растений картирующей популяции линии 832-2 к мучнистой росе оценивали на стадии взрослых растений в течение двух полевых сезонов (2009 и 2012 гг.). Линия 832-2 показала стабильно высокий уровень устойчивости к мучнистой росе в оба года проведения фенотипической оценки (балл 9-8 по шкале иммунности), тогда как сорт Скала в 2009 году был более восприимчив к патогену, чем в 2012 году (рис. 15). Также по данным 2009 года наблюдалось отклонение в сторону резистентной родительской линии 832-2.

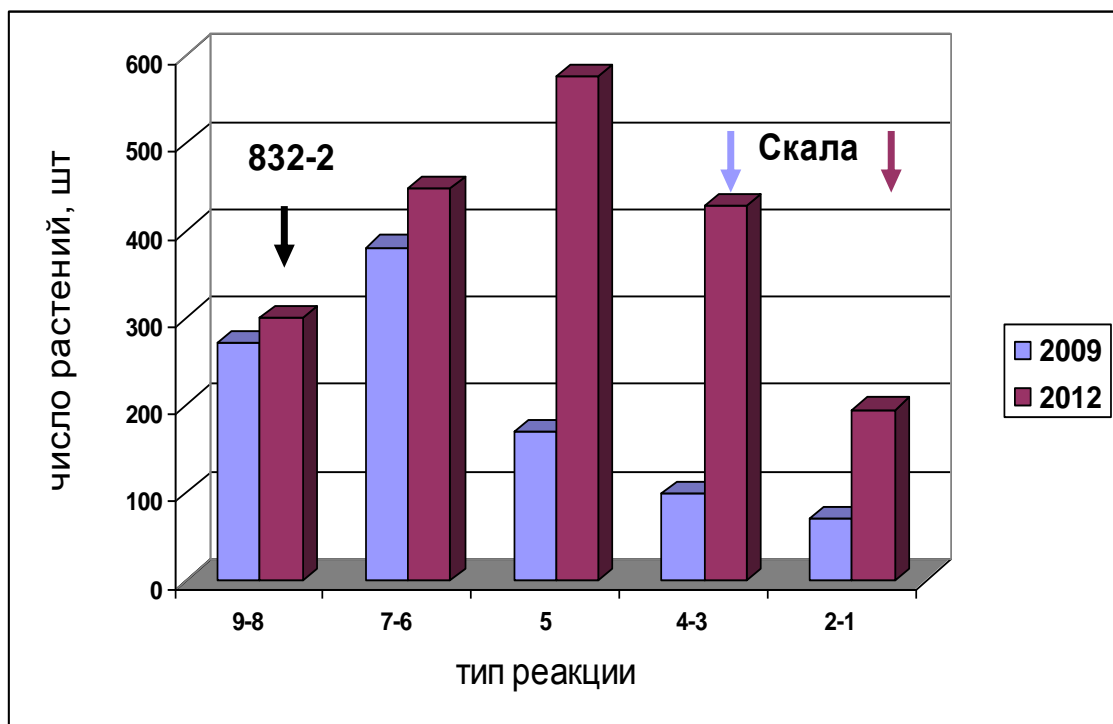


Рисунок 15. Фенотипическое распределение растений популяции F_{3-4} (л. 832-2 x Скала) по устойчивости к мучнистой росе. Стрелками указан уровень устойчивости родительских образцов (линия 832-2 и сорт Скала), использованных для создания картирующей популяции.

Результаты картирования локусов, ассоциированных с устойчивостью линии 832-2 к мучнистой росе, приведены в таблице 27. Суммарно было выявлено 5 локусов в хромосомах 1B, 2A, 2D, 4A и 6D, которые вносят вклад в устойчивость. По результатам двух полевых сезонов с высоким уровнем достоверности был картирован главный локус устойчивости *QPm.icg-6D*. Локус находится в интервале

микросателлитных маркеров *Xwmc146c* – *Xgwm1017a* с максимумом проявления вблизи *Xgwm1103* и определяет до 39% фенотипического проявления признака в зависимости от года проведения полевых испытаний (табл. 27, рис. 16). Локусы на хромосомах 2D и 6D были выявлены также по результатам двух полевых сезонов, но с разным уровнем достоверности, в то время как QTLs в хромосомах 1B и 4A детектировались только в 2012 году.

Таблица 27. Суммарные данные по результатам картирования локусов *Pm*, ответственных за устойчивость интрогрессивной линии 832-2 к мучнистой росе

Год/QTL	Хромо-сома	Ближай-ший маркер	SIM		CIM		Источник резистентности
			RLS	R ²	RLS	R ²	
2009							
<i>QPm.icg-2A</i>	2AS	<i>Xgwm71a</i>	20.3***	25	7.1*	5	<i>T. aestivum</i>
<i>QPm.icg-2D</i>	2DS	<i>Xgwm539</i>	11.5**	15	8.1*	3	<i>T. aestivum</i>
<i>QPm.icg-6D</i>	6DL	<i>Xgwm1103</i>	24.5*****	42	24.0*****	39.0	<i>T. timopheevii</i>
2012							
<i>QLr.icg-1B</i>	1BL	<i>Xgwm268</i>	13.9***	19	13.2***	17	<i>T. aestivum</i>
<i>QPm.icg-2D</i>	2DS	<i>Xgwm539</i>	22.2***	14	12.0***	9	<i>T. aestivum</i>
<i>QPm.icg-6D</i>	6DL	<i>Xgwm1103</i>	37.0*****	24	35.6*****	23	<i>T. timopheevii</i>
<i>QLr.icg-4A</i>	4AL	<i>Xgwm160</i>	12.9**	13	14.8***	8	<i>T. aestivum</i>

R² - вклад локуса (в %) в фенотипическое проявление признака; LRS - статистика отношения правдоподобия для ассоциации признака с локусом; уровень значимости: *p<0.05, **p<0.01, ***p<0.001, ****p<0.0001

Анализ взаимодействия локусов *Pm* показывает, что проявление QTLs в хромосомах 2A, 2D и 4A подавляется главным локусом *QPm.icg-6D*. Наибольшее ингибирование наблюдалось для локуса *QPm.icg-2A* (80%), снижение вклада хромосомы 1B в признак устойчивости по данным CIM анализа составляло 10% (табл. 27). Анализ происхождения минорных *Pm* локусов свидетельствует, что локусы в хромосомах 2A, 2D, 1B и 4A унаследованы от *T. aestivum*.

Из литературных данных известно, что для устойчивых к грибным патогенам линий, полученных на основе скрещивания мягкой пшеницы с *T. timopheevii*, характерна повышенная частота замещений 6B(6G) и транслокаций 6B/6G (Бадаева и др., 2010). Так, ген устойчивости *Pm27*, унаследованный от *T. timopheevii* ssp. *timopheevii*, был картирован в хромосоме 6B, содержащей фрагмент хромосомы 6G

(Järve et al., 2000). В данном исследовании регрессионным анализом не было выявлено ассоциаций признака устойчивости к мучнистой росе с маркерами SSR, специфичными для хромосом 6B и 6G.

Сравнительный анализ амплификации маркеров, картированных в хромосомах 6A и 6A^t, у линии 832-2, *T. timopheevii* var. *viticulosum* и сортов Саратовская 29 и Скала позволяет сделать вывод, что локус *QPm.icg-6D* расположен в районе транслокации 6DS.6DL-6A^tL и происходит из хромосомы 6A^t *T. timopheevii* (табл. 7, приложение). Об этом также свидетельствуют данные кариотипирования хромосом линии 832-2, подтверждающие наличие 6D/6A^t транслокации (рис. 17).

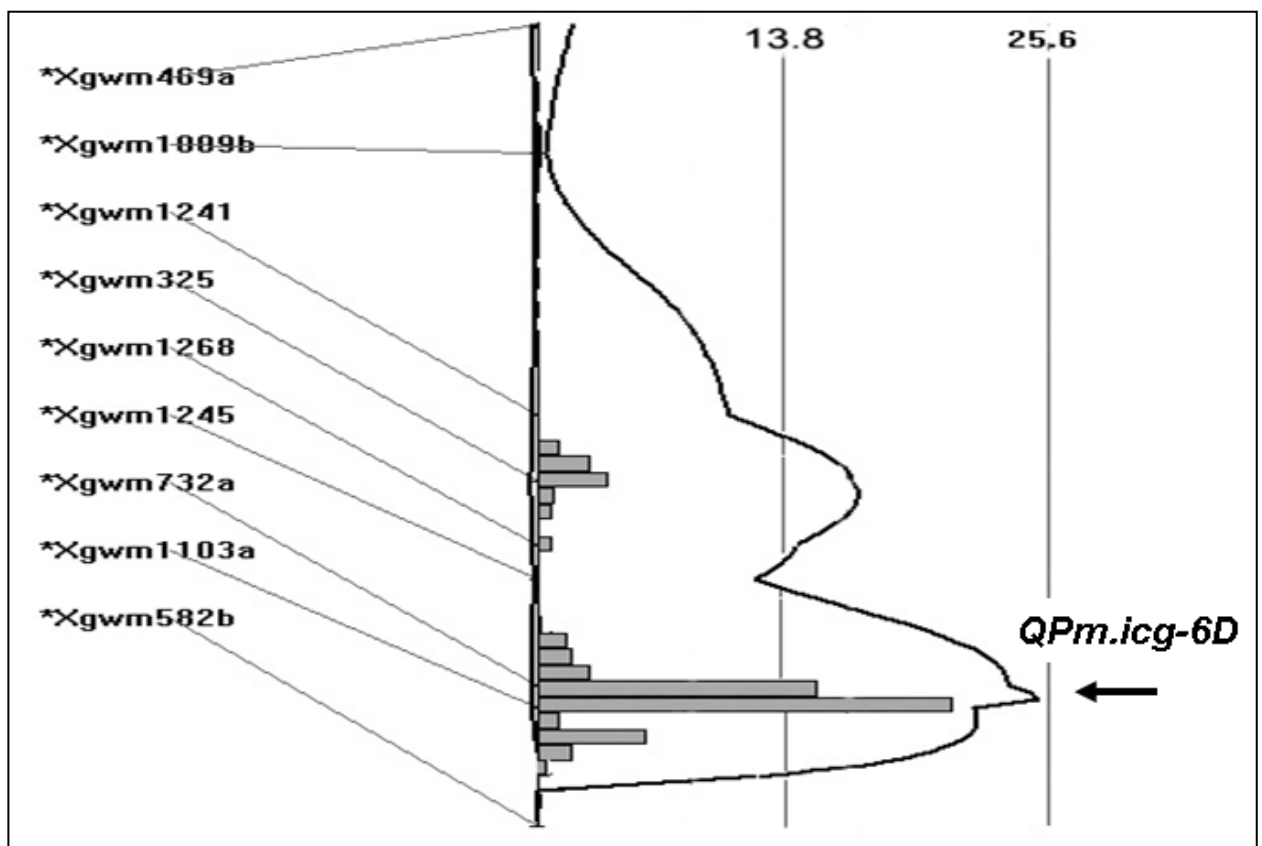


Рисунок 16. Вероятность распределения ассоциаций маркер-признак устойчивости к мучнистой росе в хромосоме 6D интрогессивной линии 832-2. Вертикальные линии и цифры над ними обозначают уровни достоверности ($LRS > 13.8$, $p < 0.001$; $LRS > 25$, $p < 0.0001$). Результаты бутстрэп-анализа представлены в виде гистограммы.



Рисунок 17. С-окрашенные метафазные пластинки интрогрессивной линии 832-2 (*T. aestivum*/*T. timopheevii*). Стрелками указана хромосома, содержащая транслокацию 6DS.6DL-6A^tL. Данные любезно предоставлены Бадаевой Е.Д. (Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова, г. Москва).

Заключение к главе 3.2.

Таким образом, в данной главе представлены результаты картирования локусов устойчивости к бурой ржавчине (*Lr*) и мучнистой росе (*Pm*) у интрогрессивных линий, содержащих генетический материал от разных образцов *T. timopheevii*. Результаты, полученные с использованием трех линий (842-1, 842-2 и 832-2), содержащих разное число интрогрессированных фрагментов, свидетельствуют, что основной генетический контроль устойчивости линий *T. aestivum*/*T. timopheevii* к бурой ржавчине осуществляют три локуса *QLr.icg-5B*, *QLr.icg-2A* и *QLr.icg-1A* в хромосомах 5B, 2A и 1A, соответственно. Сравнительный анализ SSR-локусов, специфичных для этих хромосом, свидетельствует, что локусы *Lr* перенесены в мягкую пшеницу из хромосом 5BL, 2A^t и 1A^t *T. timopheevii*. С помощью метода составного интервального

картирования было установлено, что локусы *Q_{Lr.icg-5B}* и *Q_{Lr.icg-2A}* являются независимыми и оказывают ингибирующий эффект на проявление локуса *Q_{Lr.icg-1A}*. Дополнительное картирование локусов *Q_{Lr.icg-5B}* и *Q_{Lr.icg-2A}* с помощью программы MAPMAKER позволило более точно установить положение этих локусов на молекулярно-генетических картах хромосом 2A и 5B. На основе полученных результатов локусам *Q_{Lr.icg-2A}* и *Q_{Lr.icg-5B}* были присвоены генные символы *LrTt1* и *LrTt2*, соответственно.

Исследование генетических факторов, контролирующих устойчивость к бурой ржавчине интрогрессивных линий *T. aestivum* – *T. timopheevii*/*Ae. tauschii*, показало, что главный локус *Lr*, унаследованный от *T. timopheevii*, локализуется в коротком плече хромосомы 2B и происходит из хромосомы 2G *T. timopheevii*. Также было установлено, что фрагмент интрогрессии от *Ae. tauschii* в хромосоме 2D содержит QTL, контролирующей устойчивость к бурой ржавчине потомства ранних беккроссов ('BC5', 'BC6').

Локализация QTLs, определяющих устойчивость интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii* к мучнистой росе, установила, что основной вклад в признак устойчивости вносит локус *Q_{Pm.icg-6D}*, перенесенный в мягкую пшеницу от *T. timopheevii*. Сравнительный анализ амплификации маркеров, специфичных для хромосомы 6A и 6D мягкой пшеницы и 6A^t *T. timopheevii* var. *viticulosum* позволяет сделать вывод, что локус *Q_{Pm.icg-6D}* расположен в районе транслокации 6DS.6DL-6A^tL и происходит из хромосомы 6A^t *T. timopheevii*.

Сопоставление полученных в данном разделе результатов с литературными данными о локализации генов, происходящих от пшениц группы *Timopheevi*, позволяет заключить, что картированные локусы *Lr* и *Pm* являются новыми, ранее не идентифицированными локусами, определяющими устойчивость интрогрессивных линий мягкой пшеницы к бурой ржавчине и мучнистой росе.

3.3. Влияние чужеродного хроматина на проявление хозяйственно-ценных признаков у интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii*

Известно, что в процессе межвидовой гибридизации чужеродный генетический материал в большинстве случаев переносится в геном мягкой пшеницы протяженными фрагментами. При этом размер чужеродного хроматина в значительной степени зависит от гомеологии хромосом (Friebe et al., 1996; Timonova et al., 2013). Существует предположение, что фрагменты чужеродных интрогрессий, кроме целевых локусов, могут содержать генетический материал, оказывающий как отрицательное, так положительное влияние на продолжительность вегетационного периода, урожайность и качество зерна коммерческих сортов.

В данном исследовании было показано, что фрагменты *T. timopheevii* перенесены в геном интрогрессивных линий крупными блоками (см. раздел 3.1). Для дальнейшего использования линий в качестве источников и доноров локусов устойчивости важно было выяснить, содержат ли фрагменты интрогрессии, наряду с локусами *Lr* и *Pm*, другие генетические факторы, оказывающие положительное/отрицательное влияние на хозяйственно-ценные признаки.

Для решения данного вопроса необходимо было выполнить следующие исследования:

а) провести сравнительную оценку интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii* и родительских сортов мягкой пшеницы по хозяйственно-ценным признакам; б) определить молекулярно-генетическую локализацию QTLs, проявляющих ассоциацию с хозяйственно-ценными признаками мягкой пшеницы, оценить их вклад в фенотипическое проявление признаков и степень влияния (положительный/отрицательный эффекты) на признаки.

3.3.1. Характеристика интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii* по хозяйственно-ценным признакам

Для характеристики интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii* и родительских сортов мягкой пшеницы были использованы следующие признаки: высота растения, число продуктивных побегов, длина колоса, число колосков и зерен в колосе, масса зерна с колоса, масса зерна с растения и масса 1000 зерен.

Суммарные результаты, полученные для 31 интрогрессивной линии в течение трех полевых сезонов (2000, 2003 и 2007 гг.), представлены в таблице 28, таблицах 6-7 Приложения и на рисунках 5-10 Приложения. Чтобы составить представление о тенденциях изменения признаков у интрогрессивных линий по сравнению с родительскими сортами, полученные результаты проанализированы для каждой интрогрессивной линии и для каждой комбинации скрещивания отдельно по полевым сезонам и в виде средних значений за три полевых сезона.

Высота растения. Оценка интрогрессивных линий по высоте показала значительную внутригрупповую вариацию данного признака в зависимости от года проведения испытаний. По результатам оценки 2000 г. наблюдалась тенденция уменьшения высоты растения для семи линий сорта Иртышанка 10 и всех линий сорта Целинная 20, которые, в среднем, были достоверно ниже на 10 см, чем исходный сорт. Наоборот, для большинства гибридных линий сорта Саратовская 29 и Скала в 2000 г. наблюдалось увеличение высоты, по сравнению с родительскими сортами, при этом достоверное увеличение на 10-14 см. отмечалось у 7 линий (742, 760, 821, 155, 157, 178 и 184). Результаты полевого сезона 2003 года свидетельствуют о снижении высоты растений для большинства линий всех комбинаций скрещивания по сравнению с исходными сортами (табл. 6 Приложения).

Усредненная оценка данных трех сезонов вегетации показала, что тенденция снижения высоты растения наблюдается для интрогрессивных линий всех комбинаций скрещивания, при этом для линий сортов Иртышанка 10 и Целинная 20 установлено достоверное уменьшение высоты растения по сравнению с исходными сортами (табл. 28, рис. 5 Приложения).

Число продуктивных побегов. Характеристика линий по трем полевым сезонам показывает достоверное повышение числа продуктивных побегов для двух линий сорта Саратовская 29 (742 и 842-2) и пяти линий сорта Скала (155, 157, 175, 178, 184). У линий 199, 206 и 208 от сорта Целинная 20, наоборот, наблюдалось снижение продуктивной кустистости по сравнению с исходным сортом (табл. 28). Усредненная оценка результатов трех полевых сезонов, выполненная по комбинациям скрещивания, установила достоверное повышение числа

продуктивных побегов для комбинации, полученной на основе сорта Скала (табл. 28, рис. 6 Приложения).

Длина колоса. Результаты трех сезонов вегетации показали достоверное уменьшение длины колоса у половины исследованных интрогрессивных линий: у всех линий сорта Новосибирская 67, четырех линий сорта Иртышанка 10 (10, 28, 73, 140), трех линий сорта Скала (155, 157, 169), у двух линий сорта Целинная 20 (191 и 206) и линии 842-2 сорта Саратовская 29. Для линии 832-2 отмечено достоверное увеличение длины колоса во все годы проведения экспериментов. Усредненная оценка результатов всех полевых сезонов показала достоверное снижение длины колоса в группе сорта Новосибирская 67 (табл. 28, рис. 7 Приложения).

Число колосков, число зерен в колосе и масса зерна с колоса. По признаку число колосков выделяются комбинации скрещивания сортов Целинная 20 и Новосибирская 67, у которых наблюдалось снижение показателей этого признака как индивидуально по линиям, так и в среднем по комбинациям согласно усредненным результатам двух полевых сезонов (табл. 28, табл. 7 Приложения, рис. 8-9 Приложения).

Для линий, происходящих от сорта Скала, за исключением линии 157, наоборот, показано увеличение числа колосков в колосе в среднем по результатам полевых сезонов 2003 и 2007 гг., при этом не отмечено различий по числу зерен в колосе в сравнении с исходным сортом пшеницы.

Для признака число зерен в колосе отмечены значительные вариации в зависимости от года проведения полевых испытаний (табл. 7 Приложения). Так, у всех гибридных линий снижение числа зерен в колосе от 25 до 35% отмечалось в 2000 году, при этом у 26 линий отличия были достоверны. Результаты 2007 г. свидетельствуют, что большинство интрогрессивных линий превышали исходные сорта по этому признаку. Усредненные данные трех полевых сезонов показали достоверное снижение числа зерен в колосе для 13 линий из разных комбинаций скрещивания (821, 832-2, 842-2, 175, 178, 184, 94, 199, 206, 208, 212, 699, 732). Достоверное снижение числа зерен в колосе, в среднем, по комбинациям скрещивания установлено для линий сорта Целинная 20 (табл. 28, рис. 8 Приложения).

Таблица 28. Суммарные результаты оценки интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii* и родительских сортов мягкой пшеницы по хозяйственно-ценным признакам

Образец	Высота растения, см	Число продуктивных побегов, шт.	Длина колоса, см	Число колосков в колосе, шт.	Число зерен в колосе, шт.	Масса зерна с колоса, г	Масса зерна с растения, г	Масса 1000 зерен, г
Саратовская 29	109.8±2.3	3.6±0.40	9.0±0.19	15.0±0.32	30.0±1.1	1.00±0.07	2.45±0.25	31.6±2.4
742	110.6±2.8	5.1±0.50*	8.7±0.19	14.7±0.26	27.6±1.8	1.04±0.07	2.64±0.49	31.0±1.9
744	103.9±2.9*	4.1±0.34	9.1±0.25	14.3±0.30	31.3±1.4	0.84±0.06*	1.98±0.40*	26.5±1.3*
760	114.4±3.4	4.2±0.32	9.1±0.37	13.5±0.33*	30.8±1.7	0.95±0.05	2.62±0.38	30.3±1.7
811	97.4±2.9*	3.4±0.45	9.5±0.45	14.2±0.67	30.9±2.5	1.16±0.12	2.68±0.27	35.9±3.3
821	111.8±2.7	4.4±0.34	9.6±0.23	15.3±0.20	27.5±1.2*	1.06±0.05	2.39±0.27	35.8±1.6
832-2	106.7±3.5	4.1±0.27	10.3±0.22*	14.7±0.26	26.4±1.8*	0.93±0.06	2.21±0.11	33.0±2.3
842-2	117.5±2.6*	5.1±0.40*	8.2±0.28*	13.2±0.25**	23.3±1.3**	0.66±0.05**	2.32±0.22	28.6±1.9
ИЛ С29	108.9±2.5	4.3±0.20	9.2±0.28	14.3±0.32	28.3±1.7	0.95±0.07	2.41±0.30	31.1±1.9
Скала	111.8±2.1	3.7±0.45	8.9±0.34	13.9±0.40	31.4±1.0	1.02±0.04	2.39±0.18	31.0±2.0
141	103.4±1.7*	4.3±0.25	9.2±0.36	14.6±0.21*	30.9±2.1	1.23±0.11*	3.53±0.36*	36.9±1.9*
155	107.1±2.1	4.8±0.35*	7.8±0.32*	16.3±0.35**	31.0±1.7	1.03±0.08	3.55±0.23*	31.5±1.6
157	103.3±3.2*	5.3±0.33**	7.9±0.24*	14.3±0.26	31.7±1.3	0.98±0.04	4.44±0.32**	30.7±1.3
169	104.5±2.4*	3.8±0.35	8.0±0.23*	14.7±0.22*	28.3±2.0	0.81±0.06*	2.66±0.29	26.4±2.1*
175	108.1±3.1	4.6±0.32*	9.5±0.34	14.6±0.20*	24.7±1.0*	0.90±0.13	2.92±0.26*	35.6±1.9*
178	111.7±2.1	4.6±0.38*	9.1±0.26	14.9±0.22*	27.9±1.3*	1.02±0.06	3.18±0.29*	34.4±1.7
184	115.1±1.8	4.7±0.32*	9.2±0.38	15.7±0.21**	26.8±1.4*	1.07±0.04	3.13±0.43*	34.2±2.2
ИЛ Скала	107.6±2.5	4.6±0.32*	8.7±0.30	15.0±0.24*	28.8±1.5	1.00±0.07	3.34±0.31*	32.8±1.8

Таблица 28. Продолжение

Образец	Высота растения, см	Число продуктивных побегов, шт.	Длина колоса, см	Число колосков в колосе, шт.	Число зерен в колосе, шт.	Масса зерна с колоса, г	Масса зерна с растения, г	Масса 1000 зерен, г
Иртышанка 10	115.1±2.4	4.2±0.32	8.5±0.24	15.4±0.50	32.7±1.9	1.08±0.05	3.08±0.27	31.5±1.4
10	112.2±2.2	4.9±0.33	7.6±0.21*	16.8±0.30*	32.4±2.3	0.96±0.09	2.97±0.24	30.3±1.8
28	107.2±2.1*	4.2±0.39	7.5±0.36*	16.3±0.25*	31.1±2.5	0.89±0.08*	3.00±0.39	28.7±1.6
64	105.6±1.8**	4.3±0.30	8.5±0.26	11.9±0.20***	29.2±1.2	0.88±0.04*	2.38±0.28*	35.5±1.6
67	102.9±2.6**	3.7±0.27	8.3±0.24	14.9±0.15	32.2±0.8	1.06±0.04	2.53±0.19	34.8±1.6
73	103.2±2.3**	4.5±0.34	7.4±0.18**	14.8±0.25	29.2±1.5	1.02±0.05	3.21±0.42	33.3±1.7
94	111.2±3.3	3.9±0.25	8.4±0.25	15.0±0.35	17.5±2.1***	0.70±0.09**	2.02±0.26**	35.3±2.4
114	110.7±2.4	4.0±0.30	7.9±0.23	16.0±0.30	35.5±2.1	1.34±0.09**	3.29±0.58	36.1±1.7*
140	104.7±2.2**	3.8±0.28	7.8±0.27*	14.5±0.15	29.6±1.1	1.09±0.05	2.70±0.25	37.3±1.8*
ИЛ Ирт 10	103.7±2.8**	4.3±0.31	7.9±0.28	15.0±0.25	29.6±1.7	0.99±0.07	2.76±0.32	33.9±2.6
Целинная 20	117.9±2.3	4.9±0.30	8.8±0.45	16.6±0.33	35.8±1.4	1.00±0.05	3.38±0.41	27.7±1.5
191	104.2±2.0**	5.3±0.47	6.9±0.15**	14.5±0.30**	34.6±1.2	0.98±0.04	3.44±0.39	26.5±1.6
199	108.2±3.4**	3.5±0.25*	8.3±0.22	14.9±0.25*	29.7±1.7*	0.79±0.06*	2.83±0.38	25.9±1.6
206	98.1±2.6***	4.0±0.25*	6.9±0.19**	14.8±0.30*	28.0±2.2*	0.87±0.08	2.71±0.49	24.5±1.3*
208	108.4±2.2**	4.1±0.28*	8.9±0.26	14.7±0.35*	29.0±2.2*	1.03±0.07	2.17±0.26*	26.0±1.7
212	115.8±2.4	4.8±0.35	8.6±0.21	15.7±0.25	29.3±2.6*	0.79±0.08*	2.15±0.33*	23.9±2.1*
ИЛ Ц20	106.9±2.6**	4.4±0.32	8.0±0.24	14.9±0.29*	30.1±2.0*	0.89±0.06	2.66±0.37	25.5±1.7
Новосибирская 67	113.3±2.0	4.8±0.32	10.2±0.36	18.1±0.34	34.4±1.1	1.25±0.11	4.92±0.57	31.8±1.7
676	108.5±2.8*	4.6±0.34	6.4±0.14**	16.4±0.33**	31.8±1.2	1.02±0.05*	2.78±0.29**	28.9±1.1
699	104.6±2.9**	4.2±0.43	8.3±0.30**	16.4±0.28**	38.3±1.7**	0.96±0.05*	3.45±0.39*	30.8±2.0
728	115.8±2.2	4.4±0.32	7.5±0.18**	15.9±0.23**	32.4±2.2	1.33±0.08	3.07±0.39**	29.6±1.6
732	109.1±2.8	5.6±0.43*	9.3±0.26*	16.4±0.34**	25.7±1.3**	0.91±0.06*	3.16±0.51**	27.5±2.9
ИЛ Н67	109.5±3.8	4.7±0.38	7.9±0.22**	16.3±0.30**	32.1±1.6	1.05±0.06*	3.11±0.39**	29.2±1.9

Примечание к таблице: в таблице приведены данные, усредненные по трем сезонам вегетации, за исключением признака число колосков в колосе (2 сезона); * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

Для признака масса зерна с колоса также установлено значительное варьирование результатов в зависимости от полевого сезона. Результаты оценки линий свидетельствуют, что показатели в 2000 г. были снижены у всех интрогрессивных линий, при этом снижение массы зерна с колоса у ряда линий составляло 10-30% по сравнению с исходными сортами (табл. 7 Приложения).

Данные 2003 года показали, что большинство линий сорта Скала, Иртышанка 10 и Новосибирская 67 значительно превышали исходные сорта по массе зерна с колоса. В 2007 г. наблюдалось увеличение массы зерна с колоса у линий сортов Саратовская 29 и Скала, тогда как для линий остальных комбинаций скрещивания выявлено снижение показателей (табл. 7 Приложения). В среднем, по результатам трех полевых сезонов наблюдалась тенденция снижения массы зерна с колоса у всех комбинаций скрещивания, достоверное уменьшение показано для комбинации скрещивания, полученной на основе сорта Новосибирская 67 (табл. 28, рис. 9 Приложения).

Масса зерна с растения и масса 1000 зерен. Снижение массы зерна с растения показано для большинства линий сортов Саратовская 29, Иртышанка 10 и Новосибирская 67 в 2000 г. (табл. 6 Приложения). В остальные годы большинство линий были сравнимы с исходными родительскими сортами, а в ряде случаев, как, например, у линий сорта Скала, наоборот, наблюдалось повышение показателей по сравнению с исходным родительским сортом. Усредненные групповые характеристики линий по результатам всех полевых сезонов свидетельствуют о достоверном увеличении массы зерна с растения для комбинации сорта Скала и снижении для комбинации сорта Новосибирская 67 (табл. 28, рис. 10 Приложения).

Анализ результатов, полученных для признака масса 1000 зерен, показывает, что наиболее благоприятными были условия 2003 и 2007 гг., когда большинство интрогрессивных линий превышали исходные сорта мягкой пшеницы по этому признаку или практически от них не отличались. Например, для ряда линий сортов Скала и Иртышанка 10 в 2003 г. масса 1000 зерен была выше, чем у исходных сортов в 1.3-1.6 раза (табл. 6 Приложения).

В среднем, достоверное снижение массы 1000 зерен по результатам трех полевых сезонов установлено для трех интрогрессивных линий (744, 169, 206), увеличение для 4-х линий (141, 175, 114, 140), остальные линии не отличались от

исходных родительских сортов. Не было установлено достоверных групповых отличий по этому признаку согласно усредненным данным трех полевых сезонов (табл. 28, рис. 10 Приложения).

Результаты оценки хозяйственно-ценных признаков у интрогрессивных линий и родительских сортов подтверждаются данными факторного дисперсионного анализа, представленного в таблице (табл. 29). В целом, по результатам трех полевых сезонов для всех комбинаций скрещивания показано достоверное влияние условий вегетации на проявление исследованных признаков.

Достоверный вклад генотипа в фенотипические различия между интрогрессивными линиями и исходными родительскими сортами отмечен только в нескольких случаях: в группе Скала для признака число продуктивных побегов, в группе Иртышанка 10 для признака высота растения, в группе Целинная 20 для признаков высота растения, число колосков в колосе и число зерен в колосе и в группе Новосибирская 67 для признаков длина колоса, число колосков в колосе и масса зерна с растения.

Многолетние полевые наблюдения свидетельствуют, что большинство интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii* отличаются от исходных сортов мягкой пшеницы более длинным периодом всходы-колошение. Оценка данного признака была проведена в 2013-2014 гг. для выборки из 24 интрогрессивных линий. Из рисунка 18 видно, что все линии комбинаций скрещивания сортов Саратовская 29 и Скала выколашиваются значительно позднее, чем родительские сорта, при этом для некоторых линий (821, 832-2, 837, 842-2, 157, 175, 184) разница в сроках колошения составляет 5-7 дней. Для линий сортов Иртышанка 10, Целинная 20 и Новосибирская 67 отмечена вариация по признаку. Так, три линии сорта Иртышанка (10, 38, 94) имели более длинный период всходы-колошение, линия 67 выколашивалась на 2 дня раньше, а линия 140 не отличалась от исходного сорта по этому признаку. Следует также отметить, что различия в сроках появления колоса в группах, происходящих от сортов Целинная 20 и Новосибирская 67, значительно меньше, чем в остальных группах.

Таблица 29. Факторный дисперсионный анализ, выполненный по результатам оценки хозяйственно-ценных признаков у интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii* и родительских сортов мягкой пшеницы

Признак	Генотип		Год		Генотип x Год		Γ_w	
	MS	F	MS	F	MS	F	Γ_{wg}	Γ_{we}
Саратовская 29								
Высота растения	39.3	0.929	781.2	18.44***	61.2	1.44	0.11	0.41
Число побегов	1.39	1.92	5.66	6.66**	0.63	0.74	0.10	0.26
Длина колоса	0.22	0.40	3.85	2.51	0.02	0.36	0.13	0.09
Число колосков в колосе	1.14	1.38	0.08	0.09	0.84	1.02	0.17	0.09
Число зерен в колосе	38.10	1.83	45.47	3.63*	127.84	6.14**	0.05	0.14
Масса зерна с колоса	0.03	0.69	0.67	13.78***	0.09	1.87	0.01	0.33
Масса зерна с растения	0.22	0.37	0.12	0.19	1.33	2.2	0.05	0.07
Масса 1000 зерен	2.99	0.13	303.6	10.94***	19.68	0.71	0.04	0.29
Скала								
Высота растения	46.9	1.63	392.0	11.40***	31.5	0.92	0.15	0.31
Число побегов	2.16	4.92*	1.3	2.37	0.10	0.18	0.27	0.20
Длина колоса	0.27	0.45	0.91	1.54	0.11	0.18	0.07	0.12
Число колосков в колосе	2.15	0.38	0.05	0.07	0.65	0.32	0.15	0.08
Число зерен в колосе	18.83	0.91	72.67	3.51*	20.05	0.97	0.10	0.41
Масса зерна с колоса	0.01	0.10	0.39	7.61**	0.19	3.8*	0.05	0.61
Масса зерна с растения	2.33	2.07	0.10	0.09	0.69	0.62	0.11	0.05
Масса 1000 зерен	8.20	0.25	154.32	4.75*	70.71	2.18	0.06	0.48
Иртышанка 10								
Высота растения	164.0	7.4*	762.5	34.41****	8.7	0.39	0.11	0.79
Число побегов	0.01	0.02	1.15	3.50*	0.09	0.26	0.12	0.35
Длина колоса	1.13	4.11	2.26	8.23**	0.1	0.35	0.16	0.54
Число колосков в колосе	3.15	0.76	0.03	0.007	0.50	0.12	0.04	0.06
Число зерен в колосе	123.5	4.26*	175.7	5.10*	26.38	0.71	0.13	0.30
Масса зерна с колоса	0.04	0.61	0.30	5.28*	0.1	1.28	0.05	0.50
Масса зерна с растения	0.92	1.11	0.89	1.07	2.78	3.33	0.08	0.13
Масса 1000 зерен	9.86	0.42	81.73	4.38*	24.92	1.06	0.10	0.32

Таблица 29. Продолжение

Признак	Генотип		Год		Генотип x Год		r_w	
	MS	F	MS	F	MS	F	r_{wg}	r_{we}
Целинная 20								
Высота растения	302.7	4.75*	407.0	6.42**	35.4	0.56	0.18	0.54
Число побегов	0.72	0.99	0.15	0.20	0.49	0.67	0.05	0.06
Длина колоса	2.3	2.26	0.02	0.04	0.04	0.04	0.12	0.06
Число колосков в колосе	5.67	6.73**	0.033	0.029	1.47	1.31	0.28	0.06
Число зерен в колосе	82.94	3.58*	87.54	3.90*	1.73	0.08	0.19	0.41
Масса зерна с колоса	0.07	2.97	0.24	10.90**	0.005	0.22	0.07	0.73
Масса зерна с растения	1.28	2.25	2.56	4.51*	0.27	0.48	0.11	0.22
Масса 1000 зерен	13.99	0.94	26.5	1.77	10.02	0.67	0.09	0.37
Новосибирская 67								
Высота растения	34.2	0.91	587.5	15.50***	39.9	1.05	0.02	0.86
Число побегов	0.0005	0.0009	0.65	1.12	0.35	0.60	0.08	0.04
Длина колоса	16.37	5.18*	5.78	2.89	0.11	0.06	0.43	0.02
Число колосков	4.76	9.8*	0.68	1.39	0.19	0.40	0.32	0.17
Число зерен в колосе	14.32	0.31	69.73	1.50	38.39	0.83	0.09	0.04
Масса зерна с колоса	0.20	2.46	0.31	3.68	0.15	1.79	0.11	0.20
Масса зерна с растения	7.82	17.05***	2.99	6.51*	2.78	6.06*	0.47	0.37
Масса 1000 зерен	31.18	1.64	10.04	0.53	16.67	0.88	0.09	0.05

MS – средний квадрат отклонений; F – критерий Фишера; r_{wg} и r_{we} – коэффициенты корреляции, определяющие вклад генотипа и внешней среды в фенотипическое проявление признака; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$; **** $p < 0.0001$

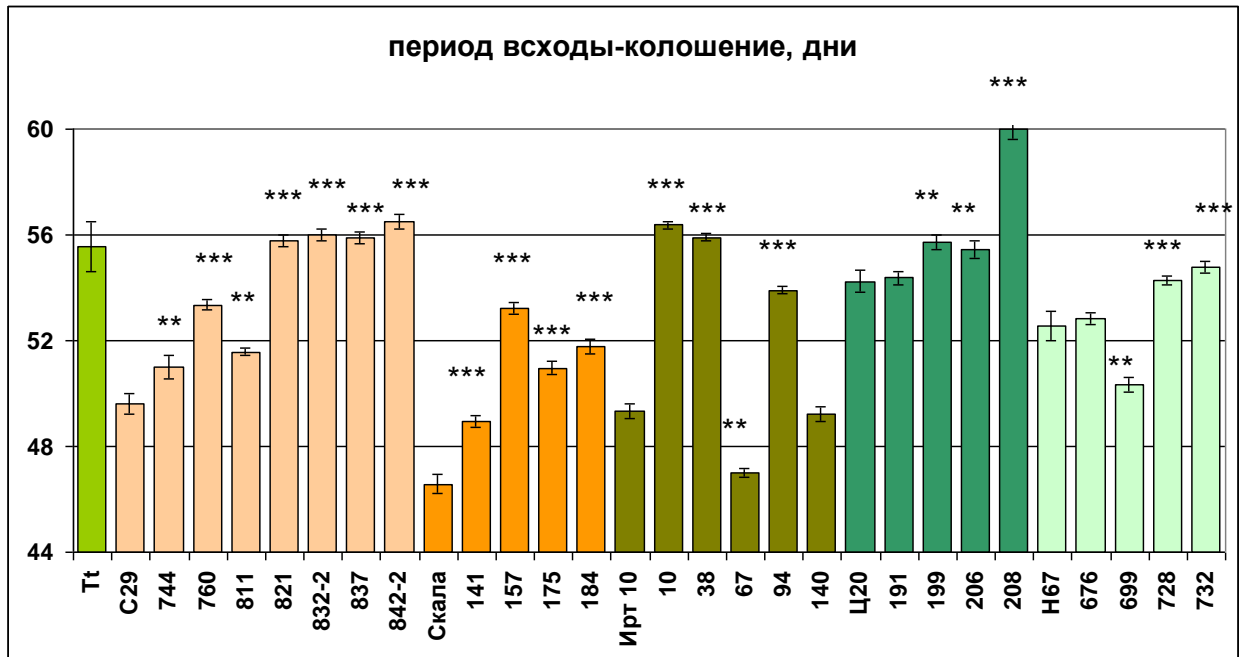


Рисунок 18. Характеристика интрогрессивных линий *T. aestivum/T. timopheevii* и родительских сортов мягкой пшеницы по признаку период всходы-колошение. *отмечены линии, достоверно отличающиеся от исходных сортов (** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$).

Таким образом, результаты сравнительной оценки хозяйственно-ценных признаков у интрогрессивных линий *T. aestivum/T. timopheevii* и исходных родительских сортов свидетельствуют о том, что значительный вклад в фенотипические различия между линиями и сортами вносят условия внешней среды.

Усредненные данные, полученные для отдельных интрогрессивных линий и для комбинаций скрещивания, выявили как положительные, так и негативные тенденции в изменении ряда признаков, что может быть вызвано влиянием чужеродного генетического материала. К положительным эффектам следует отнести достоверное снижение высоты растения у линий сорта Иртышанка и Целинная 20, увеличение числа продуктивных побегов, числа колосков в колосе и массы зерна с растения у линий сорта Скала.

Из негативных эффектов отмечено снижение числа колосков и зерен в колосе у линий сорта Целинная 20 и уменьшение показателей продуктивности колоса и массы зерна с растения у линий сорта Новосибирская 67.

Анализ полученных результатов не выявил видимых корреляций между снижением средних значений по хозяйственно-ценным признакам в группах, полученных от разных сортов мягкой пшеницы, и количеством интрогрессированного чужеродного материала. Так, например, комбинации скрещивания, полученные на основе сортов Новосибирская 67 и Саратовская 29, значительно отличаются числом фрагментов интрогрессии (см. раздел 3.1). Однако результаты показывают, что в группе сорта Новосибирская 67 наблюдается достоверное снижение средних значений для ряда изученных признаков, в то время как для группы сорта Саратовская 29 не выявлено достоверных отличий от исходного сорта. Сравнение комбинаций скрещивания, полученных на основе разных сортов мягкой пшеницы, указывает на то, что генотипическая среда сорта-реципиента может усиливать негативный эффект чужеродного генетического материала на проявление хозяйственно-ценных признаков.

3.3.2. Картирование локусов хозяйственно-ценных признаков у интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii*

3.3.2.1. Сравнительная оценка хозяйственно-ценных признаков у картирующей популяции F₃₋₄ и исходных родительских образцов

Для локализации QTLs, проявляющих ассоциацию с хозяйственно-ценными признаками, была использована картирующая популяция, полученная на основе скрещивания интрогрессивной линии 832-2 (*T. aestivum*/*T. timopheevii*) с сортом пшеницы Скала. Предварительный молекулярный анализ, выполненный с использованием SSR-маркеров, выявил в геноме линии 9 фрагментов интрогрессии *T. timopheevii* (табл. 15).

Сравнительная оценка картирующей популяции F₃₋₄ и родительских образцов (линия 832-2 и сорт Скала) проведена по 9 признакам: период всходы-колошение, высота растения, число продуктивных побегов, длина колоса, число колосков в колосе, число зерен в колосе, масса зерна с колоса, масса зерна с растения и масса 1000 зерен. Оценка признаков, за исключением периода всходы-колошение, проводили в течение трех сезонов вегетации (2007, 2009 и 2012 гг.) в полевых условиях Новосибирской области. Результаты оценки признаков приведены в таблице 30 и на рисунке 11 Приложения.

Таблица 30. Показатели хозяйственно-ценных признаков у популяции F₃₋₄ (л. 832-2 х Скала), интрогрессивной линии 832-2 и сорта мягкой пшеницы Скала в 2007, 2009 и 2012 гг.

Признак	Год	Родительские формы		Популяция F ₃₋₄		
		832-2	Скала	Среднее	минимум–максимум	r _{wg} /F
Период всходы-колошение, дни	2007	59.70 ± 0.29	51.03 ± 0.41	56.13 ± 0.11	49.0 – 64.0	0.93/28.19*****
	2009	56.00 ± 0.20	46.58 ± 0.34	52.4 ± 0.55	45.0 – 65.0	0.90/15.3*****
	2007-2009	57.90 ± 0.22****	48.81 ± 0.40	54.27 ± 0.38***	45.0 – 65.0	0.92/18.0*****
Высота, см	2007	96.36 ± 0.31	101.19 ± 0.28	89.82 ± 0.53	50.0 – 122.9	0.81/9.14****
	2009	90.28 ± 0.71	100.76 ± 0.24	91.81 ± 0.71	46.9 – 132.0	0.43/2.5
	2012	94.97 ± 0.49	91.92 ± 0.86	88.11 ± 0.32	54.0 – 117.3	0.80/9.2****
	2007 – 2012	95.16 ± 0.45*	97.82 ± 0.49	89.49 ± 0.29**	50.0 – 132.0	0.81/9.14****
Число продуктивных побегов, шт.	2007	6.67 ± 0.20	6.37 ± 0.29	6.75 ± 0.09	1.0 – 8.0	0.14/0.68
	2009	3.0 ± 0.02	1.8 ± 0.05	2.65 ± 0.06	1.0 – 6.0	0.35/2.07
	2012	2.71 ± 0.06	2.20 ± 0.09	2.26 ± 0.03	1.0 – 6.0	0.47/2.77
	2007 – 2012	4.15 ± 0.07**	3.45 ± 0.13	4.03 ± 0.06**	1.0 – 8.0	0.28/0.68
Длина колоса, см	2007	9.91 ± 0.16	8.31 ± 0.11	8.99 ± 0.05	4.80 – 14.0	0.82/9.91****
	2009	9.50 ± 0.71	7.35 ± 0.19	9.40 ± 0.07	5.0 – 13.6	0.64/4.63*
	2012	8.41 ± 0.28	7.50 ± 0.13	8.34 ± 0.04	5.5 – 13.1	0.67/5.04**
	2007 – 2012	9.35 ± 0.15**	7.85 ± 0.11	8.71 ± 0.03**	4.8 – 14.0	0.72/9.41*****
Число колосков, шт.	2007	14.39 ± 0.24	14.89 ± 0.21	14.91 ± 0.07	8.0 – 20.0	0.33/2.00
	2009	14.44 ± 0.33	12.20 ± 0.20	14.20 ± 0.10	7.0 – 19.0	0.48/2.99
	2012	12.07 ± 0.38	12.13 ± 0.22	12.96 ± 0.05	7.0 – 18.0	0.57/3.7*
	2007 – 2012	13.72 ± 0.24	13.09 ± 0.23	13.93 ± 0.04	7.0 – 20.0	0.40/2.00
Число зерен в колосе, шт.	2007	25.66 ± 1.59	27.26 ± 0.88	23.74 ± 0.31	1.0 – 54.0	0.59/3.88*
	2009	18.33 ± 1.52	20.60 ± 1.91	24.70 ± 0.52	1.0 – 56.0	0.40/1.09
	2012	18.07 ± 1.39	23.15 ± 0.93	21.37 ± 0.19	4.0 – 46.0	0.58/3.82*
	2007 – 2012	21.68 ± 1.18*	25.76 ± 0.7	22.91 ± 0.19*	1.0 – 56.0	0.55/3.88*

Таблица 30. Продолжение

Признак	Год	Родительские формы		Популяция F ₃₋₄		
		832-2	Скала	Среднее	минимум–максимум	r _{wg} /F
Масса зерна с колоса, г	2007	0.70 ± 0.05	0.66 ± 0.04	0.59 ± 0.01	0.01 – 1.79	0.33/2.00
	2009	0.56 ± 0.10	0.52 ± 0.04	0.72 ± 0.02	0.01 – 2.03	0.26/0.86
	2012	0.63 ± 0.06	0.94 ± 0.07	0.68 ± 0.01	0.06 – 2.15	0.78/8.06***
	2007 – 2012	0.66 ± 0.04	0.72 ± 0.04	0.65 ± 0.01*	0.01 – 2.15	0.33/2.00
Масса зерна с растения, г	2007	2.13 ± 0.23	1.89 ± 0.17	1.81 ± 0.05	0.01 – 10.64	0.21/0.48
	2009	1.02 ± 0.06	0.71 ± 0.04	2.17 ± 0.15	0.45 – 5.73	0.48/3.8*
	2012	1.10 ± 0.12	1.58 ± 0.15	1.12 ± 0.02	0.11 – 3.69	0.87/14.99*****
	2007 – 2012	1.42 ± 0.16	1.38 ± 0.12	1.70 ± 0.03**	0.01 – 13.27	0.41/0.48
Масса 1000 зерен, г	2007	27.71 ± 1.40	23.70 ± 0.87	23.95 ± 0.27	0.67 – 46.67	0.53/3.23
	2009	29.81 ± 1.01	19.98 ± 2.71	27.72 ± 0.33	6.67 – 53.70	0.33/2.00
	2012	30.63 ± 1.88	32.50 ± 1.99	29.31 ± 0.19	12.73 – 54.06	0.84/11.24****
	2007 – 2009	29.18 ± 0.95*	26.90 ± 0.97	27.04 ± 0.16	0.67 – 64.06	0.52/3.21*

Звездочками для линии 832-2 и популяции F₃₋₄ отмечены достоверные отличия от сорта Скала по результатам трех полевых сезонов; r_{wg} – коэффициент корреляции, определяющий вклад генотипа; F – критерий Фишера; *p<0.05; **p<0.01; ***p<0.001; ****p<0.0001, *****p<0.00001

По данным трех полевых сезонов родительские образцы (линия 832-2 и сорт Скала) достоверно отличались друг от друга по шести признакам (период всходы – колошение, высота растения, число продуктивных побегов, длина колоса, число зерен в колосе и масса 1000 зерен), по остальным признакам различия были недостоверны. По числу продуктивных побегов линия 832-2 превышала сорт Скала, в среднем, в 1.2 раза. Озерненность колоса у линии 832-2 была на 18% ниже, чем у сорта Скала, при этом линия превышала сорт Скала по массе 1000 зерен. Особенно значительные различия наблюдались для периода всходы-колошение, которые по результатам 2007 и 2009 гг. составляли, в среднем, 9 дней.

Оценка картирующей популяции свидетельствует, что растения популяции F₃₋₄ были более низкорослыми и имели более высокие значения массы зерна с растения, чем родительские формы. По остальным признакам средние значения для популяции F₃₋₄ находились в диапазоне значений родительских форм (табл. 30).

Анализ однофакторного дисперсионного комплекса (фактор–год), проведенный отдельно для каждого сезона вегетации и суммарно за три полевых сезона, показал, что вклад генетических факторов (r_{wg}) значительно варьирует в зависимости от признака (табл. 30). Наиболее высокий вклад генотипа отмечен для признаков период всходы-колошение ($r_{wg} = 0.92$), высота растения ($r_{wg} = 0.81$) и длина колоса ($r_{wg} = 0.72$). Низкий вклад наследственных факторов показан для признаков число продуктивных побегов ($r_{wg} = 0.28$), число колосков в колосе ($r_{wg} = 0.40$), масса зерна с колоса ($r_{wg} = 0.28$) и масса зерна с растения ($r_{wg} = 0.41$).

Анализ двухфакторного дисперсионного комплекса (факторы генотип и год) свидетельствует, что условия вегетации оказывали существенное влияние на фенотипические различия между образцами по всем признакам без исключения (табл. 31). Достоверный вклад генотипа отмечен для четырех признаков: период всходы-колошение, высота растения, длина колоса и масса 1000 зерен.

Корреляционный анализ, выполненный для популяции F₃₋₄ по результатам трех полевых сезонов, показал, что признаки, определяющие продуктивность растения (число зерен в колосе, масса зерна с колоса, масса 1000 зерен и масса зерна с растения) имели положительные корреляции (табл. 32). Наиболее высокие коэффициенты корреляций были выявлены для признаков число зерен с колоса и масса зерна с колоса (0.8-0.9), масса зерна с колоса и масса 1000 зерен (0.7-0.8) и

длина колоса и число колосков в колосе (0.5). Негативные корреляции выявлялись между признаком период всходы – колошение и всеми остальными признаками в 2007 г. По данным 2009 г. отмечается положительная корреляция периода всходы-колошение с числом продуктивных побегов и массой 1000 зерен. Наличие положительных достоверных корреляций между хозяйственно-ценными признаками предполагает, что отбор по одному из таких признаков может привести к непрямой селекции других признаков.

Таблица 31. Факторный дисперсионный анализ, проведенный по результатам оценки хозяйственно-ценных признаков у популяции F₃₋₄, линии 832-2 и сорта Скала (факторы генотип и год)

Признак	Генотип		Год		Генотип x год	
	MS	F	MS	F	MS	F
Период всходы – колошение	206.3	22.23****	266.8	4.5*	150.3	2.05
Высота растения	320.0	4.06*	1386	8.93****	696	4.48**
Число продуктивных побегов	3.22	0.94	481.91	140.27*****	3.60	1.05
Длина колоса	29.04	16.67****	25.58	14.68****	4.61	2.65*
Число колосков в колосе	17.09	3.82	129.86	36.14*****	6.95	2.10
Число зерен в колосе	120.68	1.66	428.21	6.62**	210.13	3.25*
Масса зерна с колоса	0.07	0.69	0.32	3.45*	0.34	3.68**
Масса зерна с растения	2.03	1.53	10.10	8.62***	7.22	5.45***
Масса 1000 зерен	115.2	3.25*	1155.9	22.62*****	262.4	5.13***

MS – средний квадрат отклонений; F – критерий Фишера; *p<0.05; **p<0.01; ***p<0.001; ****p<0.0001, *****p<0.00001

Таблица 32. Коэффициент корреляции Пирсона, рассчитанный на основании результатов оценки хозяйственно-ценных признаков у популяции F₃₋₄ (л. 832-2 х Скала), Уровень достоверности: *p<0.05, **p<0.01, ***p<0.001; а) 2007 г.; б) 2009 г.; в) 2012 г.

Признаки	Всходы – колошение		Число продуктивных побегов	Длина растения	Длина колоса	Число колосков в колосе	Число зерен в колосе	Масса зерна с колоса	Масса зерна с растения	Масса 1000 зерен
	а)	б)								
Число продуктивных побегов	0.11**	0.23**								
			0.27***							
Длина растения	- 0.33**		0.15							
	- 0.29**		0.19*							
	- в)									
Длина колоса	-0.24***		0.37**	0.54**						
	-0.19**		-0.09	0.24*						
	-		- 0.01	0.53**						
Число колосков в колосе	- 0.11**		0.31***	0.31**	0.71***					
	- 0.15**		-0.15	0.12	0.73***					
	-		0.07	0.27***	0.50**					
Число зерен в колосе	- 0.19***		0.33**	0.59**	0.52***	0.43***				
	- 0.21***		0.12	0.29**	0.56***	0.44***				
	-		- 0.02	0.43**	0.54**	0.45**				
Масса зерна с колоса	- 0.17***		0.28***	0.65**	0.48***	0.35***	0.84***			
	- 0.19***		0.23*	0.28**	0.50***	0.36***	0.92***			
	-		- 0.04	0.54**	0.57**	0.34**	0.86***			
Масса зерна с растения	- 0.24***		0.50**	0.61**	0.48***	0.35***	0.63***	0.75***		
	-0.08		0.29**	0.06	0.02	0.04	0.17	0.22*		
	-		0.51**	0.51**	0.38**	0.27***	0.54***	0.64***		
Масса 1000 зерен	- 0.09*		0.13***	0.54**	0.28**	0.13***	0.37***	0.77***	0.56***	
	0.12*		0.34***	0.25**	0.33**	0.16	0.58***	0.81***	0.25**	
	-		0.14***	0.43**	0.33**	0.03	0.28**	0.66***	0.44**	

3.3.2.2. Картирование QTLs, ассоциированных с хозяйственно-ценными признаками

Для построения молекулярно-генетических карт хромосом и групп сцепления линии 832-2 и уточнения хромосомной локализации фрагментов интрогрессии *T. timopheevii* было использовано 502 маркера *Xgwm*, *Xgdm*, *Xbarc*, *Xwmc*, *Xcfd*, *Xtaglgap* и *Xtaglut* с известной локализацией на консенсусных картах хромосом гексаплоидной пшеницы *T. aestivum* и картах *T. timopheevii* (Somers et al., 2004; Sourdille et al., 2004; Salina et al., 2006; Ganal, Röder, 2007). Проверка маркеров на полиморфизм у родительских образцов (линия 832-2, Саратовская 29, Скала и *T. timopheevii* var. *viticulosum*) установила, что 336 маркеров (68.5%) являются информативными, 237 из них было использовано для построения молекулярных групп сцепления линии 832-2 (табл. 8 Приложения). Молекулярные карты 21 хромосомы линии 832-2 с обозначением картированных локусов хозяйственно-ценных признаков представлены на рис. 19.

Суммарная длина молекулярно-генетических карт и групп сцепления составляет 3721.9 сМ, включает 264 микросателлитных локуса со средней дистанцией между локусами 14.1 сМ. Однако хромосомы и группы сцепления значительно отличались по концентрации маркеров и дистанции между ними. Порядок расположения маркеров на хромосомах, в основном, соответствует консенсусным микросателлитным картам пшеницы (Somers et al., 2004; Ganal, Röder, 2007).

В хромосомах геномов А, В и D было локализовано 91, 95 и 78 локусов, соответственно, наибольшее число микросателлитных локусов картировано в хромосомах 2А (19 локусов) и 6D (20 локусов). В связи с низким полиморфизмом маркеров хромосомы 4D на карту этой хромосомы было нанесено всего 4 маркера. Результаты также показали, что 23 маркера выявляют 2 и более локусов в разных хромосомах интрогрессивной линии 832-2 (рис. 19, табл. 33, табл. 8 Приложения).

Полученные результаты показали, что в геноме линии 832-2 содержится 11 фрагментов различной протяженности, длина которых варьирует от 2-х сМ в теломерной области длинного плеча хромосомы 3В до 95 сМ в хромосоме 1А. В хромосоме 2А был обнаружен дополнительный фрагмент в теломерной области

короткого плеча хромосомы, который не выявлялся ранее при использовании ограниченного числа маркеров (рис. 19, табл. 33).

Таблица 33. Характеристика генома интрогрессивной линии 832-2 по числу картированных SSR-локусов, длинам молекулярных групп сцепления, числу картированных QTLs и размерам фрагментов интрогрессии *T. timopheevii*

Хромосома	Число SSR-локусов	Длина групп сцепления, сМ	Длина фрагмента интрогрессии, сМ	Число QTLs*	
				общее	в том числе в участках интрогрессии генома <i>T. timopheevii</i>
1A	12	132.0	95.3	2	2
1B	9	197.0	-	2	0
1D	9	211.5	-	0	0
2A	3 + 16	228.1	7.4 + 30.8	6	5
2B	17	181.3	60.6	4	4
2D	13	274.8	-	5	0
3A	14	159.1	-	0	0
3B	11	160.0	2.1	2	0
3D	9	177.8	-	4	0
4A	10	197.8	3.9	1	0
4B	17	75.5	22.9	4	3
4D	4	43.4	-	0	0
5A	12	228.3	39.8	5	5
5B	13	95.1	26.7	8	3
5D	11	179.0	-	1	0
6A	10	189.6	-	2	0
6B	11 + 2	84.5	13.1	0	0
6D	20	202.2	58.2	7	2
7A	14	173.3	-	3	0
7B	15	284.6	-	7	0
7D	12	247.0	-	0	0
Геном А	91	1308.2	177.2	19	12
Геном В	95	1064.9	112.3	27	10
Геном D	78	1335.7	58.2	17	2
Всего	264	3721.9	358.8	63	24

* - число QTLs приведено с учетом локусов, контролирующих устойчивость к бурой ржавчине и мучнистой росе (раздел 3.2.)

Анализ амплификации трех микросателлитных маркеров (*Xgwm855*, *Xgwm1258* и *Xgwm1077*) позволяет предположить наличие фрагмента *T. timopheevii* в теломерной области хромосомы 4A. Два микросателлитных локуса (*Xgwm889b* и *Xgwm785c*) свидетельствовали о наличии фрагмента генома *T. timopheevii* в хромосоме 6B, однако эти локусы не удалось интегрировать в общую группу сцепления этой хромосомы.

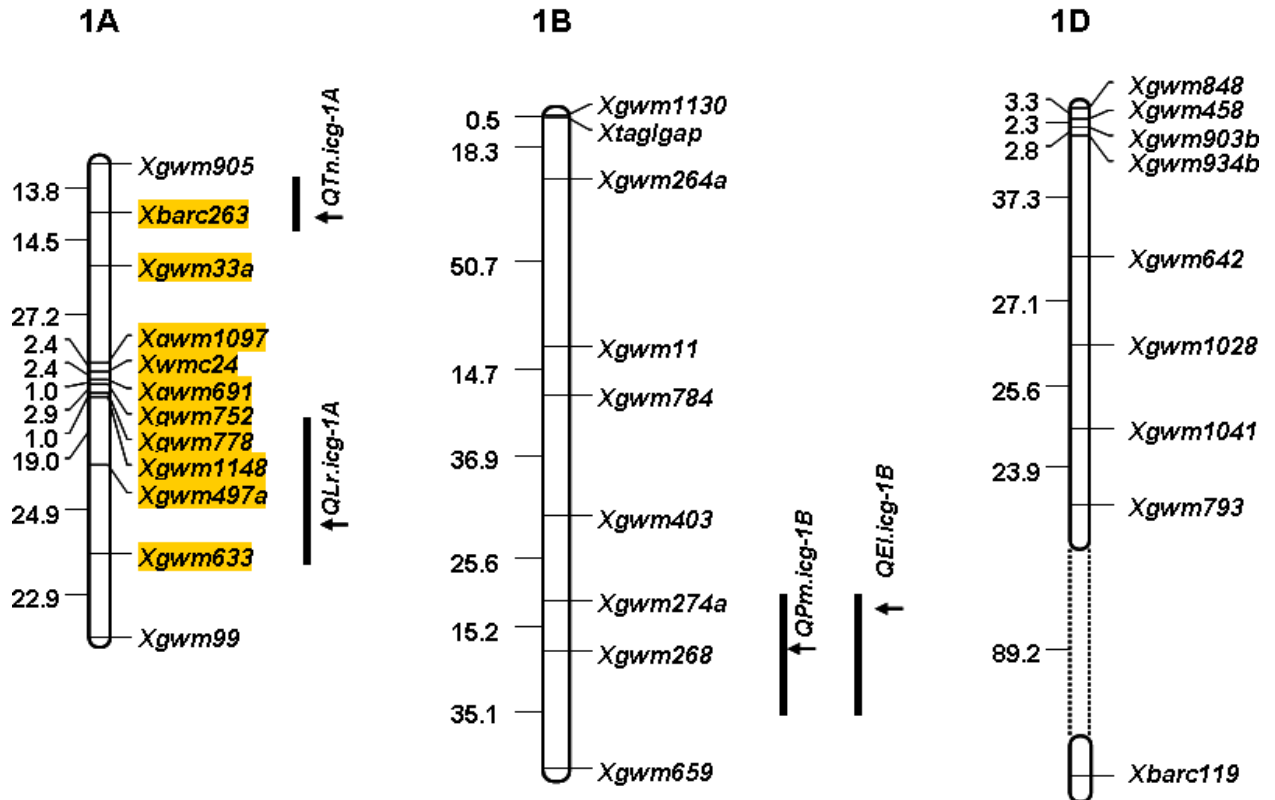


Рисунок 19. Молекулярно-генетические карты хромосом линии 832-2. Цветом отмечены микросателлитные локусы, унаследованные из генома *T. timopheevii*. Черные блоки обозначают интервал локализации QTL, стрелка – наиболее вероятное положение локуса (максимальное значение LRS). Hd (heading date) – период всходы-колошение; Tn (tiller number) – число продуктивных побегов; Ht (plant height) – высота растения; El (ear length) – длина колоса; Spn (spikelet number) – число колосков в колосе; Gne (ear grain number) – число зерен в колосе; Gwe (ear grain weight) – масса зерна с колоса; Gwp (plant grain weight) – масса зерна с растения; Tgw (thousand grain weight) – масса 1000 зерен.

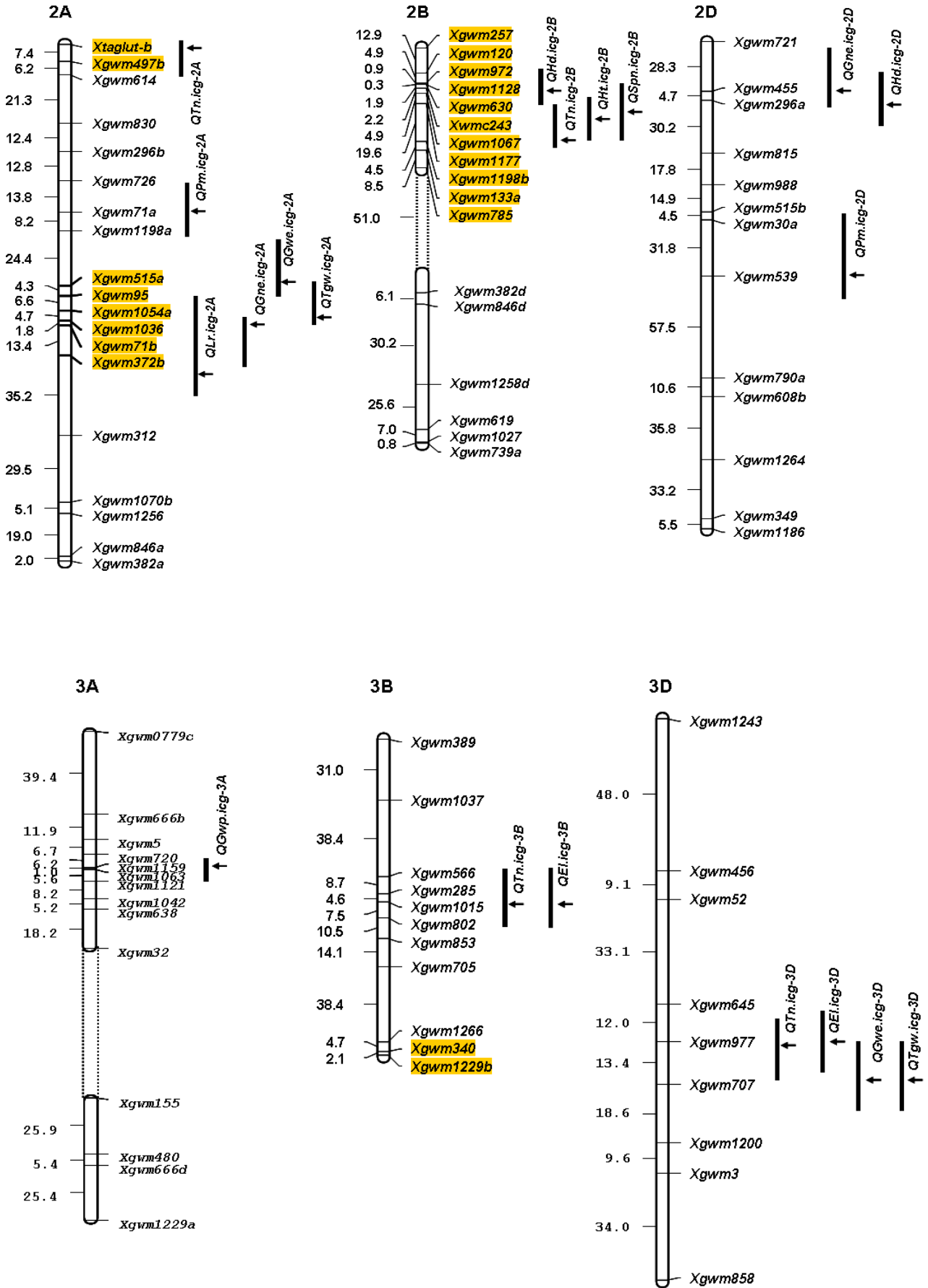


Рисунок 19. Продолжение.

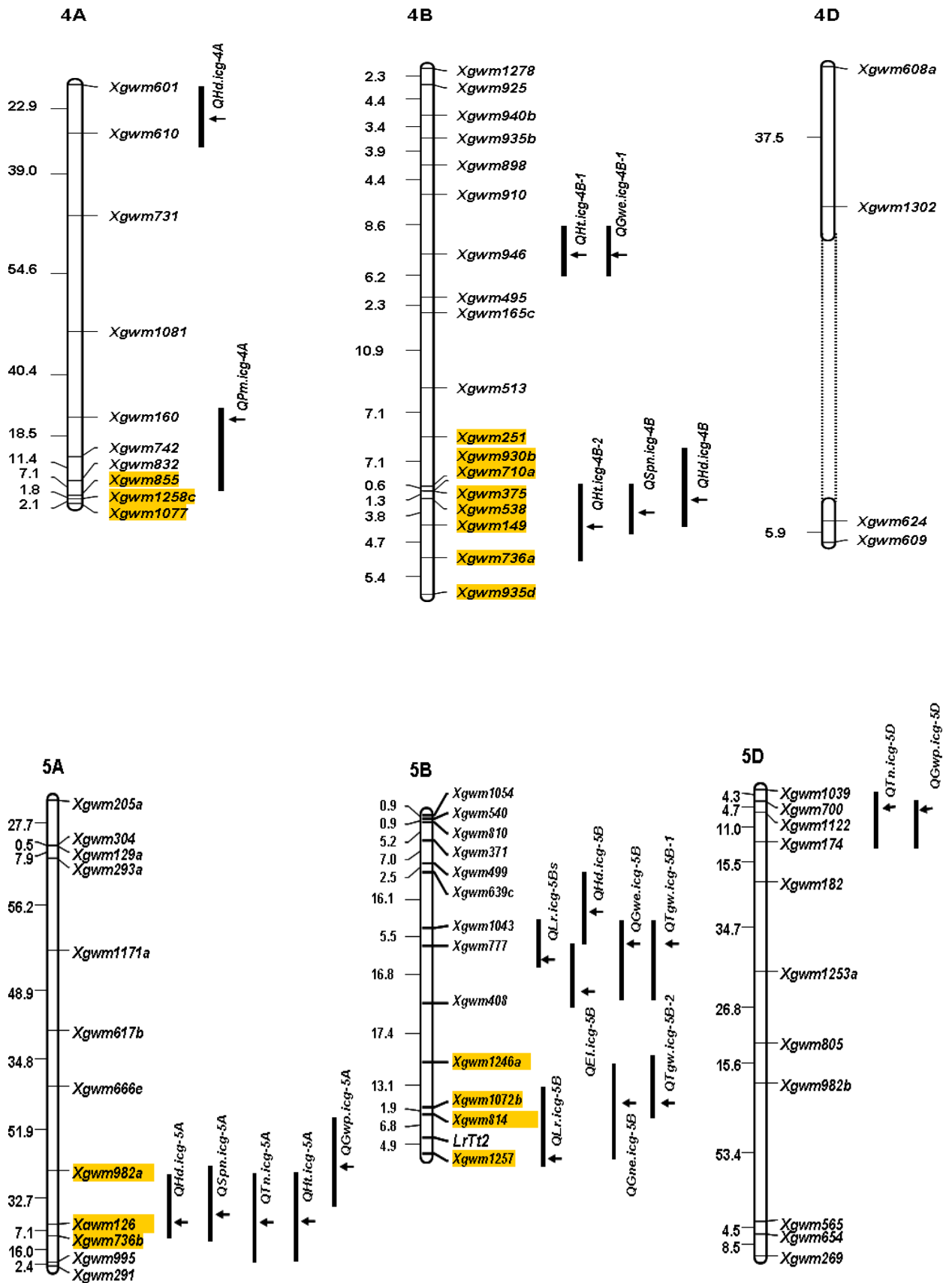


Рисунок 19. Продолжение.

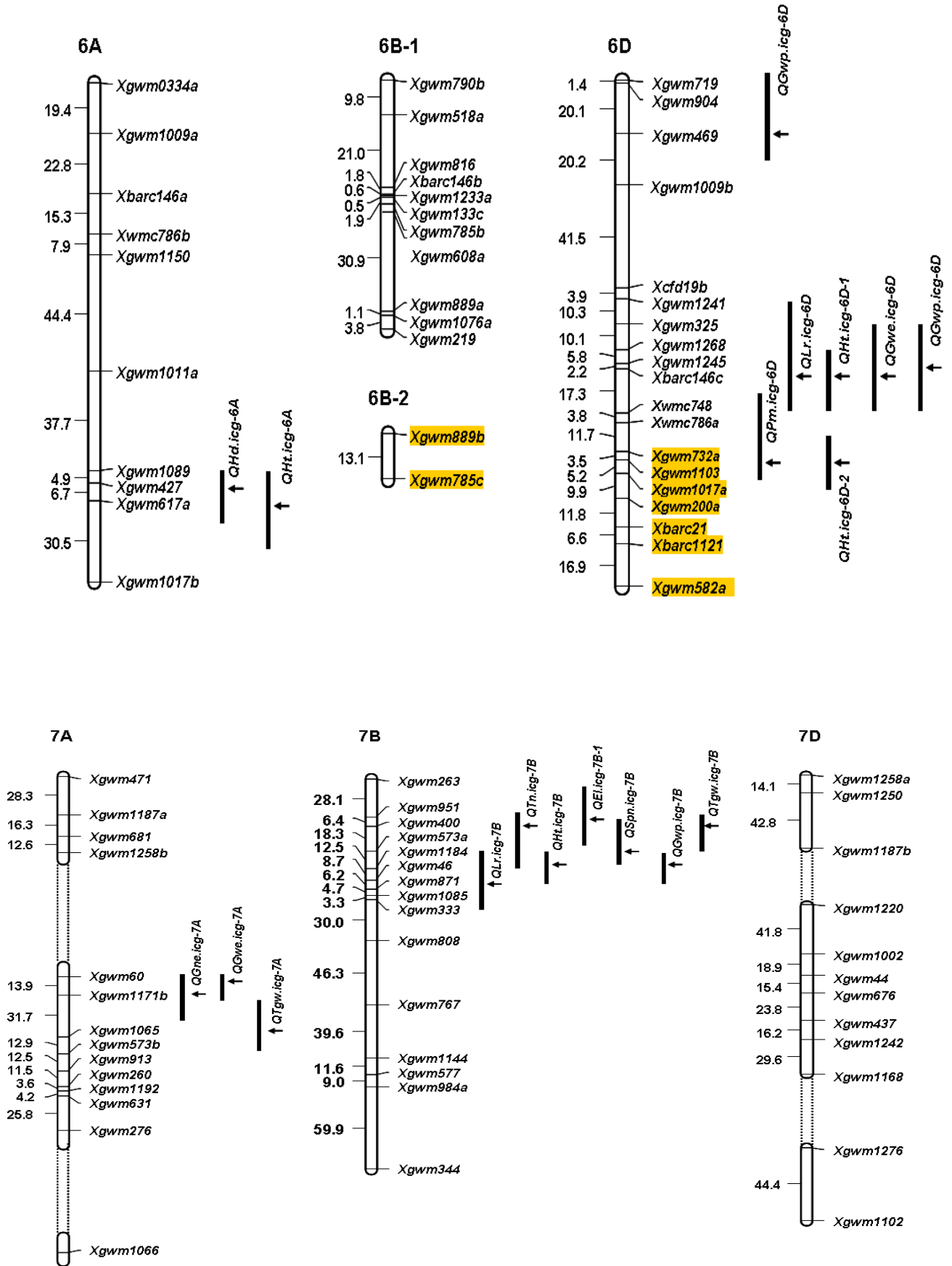


Рисунок 19. Продолжение.

Молекулярно-генетические карты хромосом линии 832-2 были использованы для картирования QTLs, ассоциированных с хозяйственно-ценными признаками мягкой пшеницы. На основании результатов оценки признаков у семейств популяции F₃₋₄ в течение трех сезонов вегетации было выявлено 52 локуса (без учета локусов устойчивости к грибным болезням), локализация 19 из них совпадает с локализацией фрагментов интрогрессии *T. timopheevii*. Суммарный список всех картированных локусов, их хромосомная локализация, геномное происхождение и позиция на хромосоме представлен в таблицах 33-34 и на рис. 19. При картировании QTL учитывались, преимущественно, локусы, выявляемые методом составного интервального картирования, с главными ($LRS \geq 13.8$) или минорными ($9.2 \leq LRS < 13.8$) эффектами и по результатам не менее 2-х полевых сезонов (за исключением признака период всходы – колошение, оценка которого проводилась 2 полевых сезона).

Период всходы-колошение. Оценка F₃₋₄ популяции по признаку период всходы – колошение проводилась в течение двух полевых сезонов (2007 и 2009 гг.) и выявила 6 предполагаемых QTLs на хромосомах 2B, 2D, 4B, 5A, 5B и 6A. Локусы в хромосомах 2B, 2D, 5A, 5B и 6A были зафиксированы по результатам двух сезонов вегетации, локус на хромосоме 4B только в 2007 г. Молекулярный анализ показал, что 3 локуса находятся в участках интрогрессии генома *T. timopheevii*, из них локусы *QNd.icg-2B* и *QNd.icg-5A* удлиняют время колошения предположительно на 2.9 % (1.7 дня) и 0.72% (0.4 дня), соответственно, тогда как локус *QNd.icg-4B* на хромосоме 4B укорачивал сроки на 0.34 дня. Наиболее высокий вклад в фенотипическое проявление признака вносили локусы *QNd.icg-2B* ($R^2=36.2$), *QNd.icg-4B* ($R^2=11.4$) и *QNd.icg-6A* ($R^2=11.7$).

Число продуктивных побегов. Для признака число продуктивных побегов было выявлено семь QTLs, пять из которых в хромосомах 1A, 2A, 2B, 3B и 5A определялись по результатам оценки 2-х лет, а локусы в хромосомах 3D и 7B по результатам трех полевых сезонов. Все QTLs, за исключением *QTn.icg-1A*, оказывали положительное влияние на фенотипическое проявление признака, при этом наибольший вклад отмечен для локусов *QTn.icg-5A* ($R^2=17.1$) и *QTn.icg-2A* ($R^2=14.5$). Четыре локуса, *QTn.icg-1A*, *QTn.icg-2A*, *QTn.icg-2B* и *QTn.icg-5A*, локализованы в участках интрогрессии генома *T. timopheevii*, при этом было

показано, что *QTn.icg-1A* оказывал негативное влияние на число побегов, а остальные локусы увеличивали число побегов на 18%, суммарно.

Высота растения. Для признака высота растения было картировано девять предполагаемых QTLs в хромосомах 2B, 2D, 4B, 5A, 6A, 6D и 7B. Все локусы, за исключением *QHt.icg-7B* и *QHt.icg-4B-1* в хромосомах 7B и 4B, оказывали отрицательный аддитивный эффект на признак (табл. 34, рис. 19). В хромосомах 4B и 6D выявлялось по 2 локуса, аллели которых унаследованы и от мягкой пшеницы и от *T. timopheevii*. В местах локализации фрагментов *T. timopheevii* выявлены локусы *QHt.icg-2B*, *QHt.icg-4B-2*, *QHt.icg-5A* и *QHt.icg-6D-2* с отрицательным аддитивным эффектом, что позволяет предположить, что эти локусы могут уменьшать высоту растения в случае их интрогрессии в геном мягкой пшеницы.

Длина колоса. Шесть предполагаемых QTLs в хромосомах 1B, 2D, 3B, 3D, 5B и 7B было картировано для признака длина колоса, при этом локусы *QEl.icg-3B* и *QEl.icg-3D* оказывали отрицательный аддитивный эффект на признак (табл. 34). Результаты SIM и CIM не выявили QTLs, ассоциированных с длиной колоса, расположенных в районах интрогрессии генома *T. timopheevii*. Этот факт позволяет предположить, что увеличение длины колоса у линии 832-2 является следствием взаимодействия других генетических факторов.

Число колосков в колосе. Для признака число колосков в колосе было картировано четыре предполагаемых QTLs, три из которых находятся в хромосомах 2B, 4B и 5A и локализованы в районах интрогрессии *T. timopheevii*. Локусы *QSpn.icg-4B* и *QSpn.icg-5A* негативно влияли на признак, тогда как *QSpn.icg-2B* производил положительный аддитивный эффект, увеличивая число колосков на 3.6% (табл. 34). Максимальное фенотипическое проявление признака показано для локуса *QSpn.icg-7B* ($R^2=22.8$, $\%A=5.9$), происходящего от мягкой пшеницы.

Число зерен в колосе. Четыре QTLs, ассоциированных с признаком число зерен в колосе, было выявлено в хромосомах 2A, 2D, 5B и 7A. Фрагменты интрогрессии *T. timopheevii* содержат локусы *QGne.icg-2A* и *QGne.icg-5B*, которые оказывали положительное влияние на признак, увеличивая число зерен в колосе на 18 и 10%, соответственно (табл. 34).

Таблица 34. Результаты картирования локусов, ассоциированных с хозяйственно-ценными признаками у интрогрессивной линии 832-2 (*T. aestivum*/*T. timopheevii*)

Признак	QTL	Хро-мо-сома	Интервал, в котором выявлен QTL /Ближайший к QTL маркер	LRS	R ² (%)	Add	(%A)	Происхождение
Период всходы-колошение (Hd)	<i>QHd.icg-2B</i> ^{07 09}	2B	<i>Xgwm120-Xgwm1177/Xgwm1067</i>	63.0****	36.2	1.66	2.89	<i>T. timopheevii</i>
	<i>QHd.icg-2D</i> ^{07 09}	2D	<i>Xgwm721-Xgwm296a/Xgwm296a</i>	10.6**	4.0	0.60	1.05	<i>T. aestivum</i>
	<i>QHd.icg-4B</i> ⁰⁷	4B	<i>Xgwm251-Xgwm149/Xgwm375</i>	12.8***	11.4	-0.33	-0.58	<i>T. timopheevii</i>
	<i>QHd.icg-5A</i> ^{07 09}	5A	<i>Xgwm982a-Xgwm995/Xgwm126</i>	9.5**	2.5	0.41	0.72	<i>T. timopheevii</i>
	<i>QHd.icg-5B</i> ^{07 09}	5B	<i>Xgwm639c-Xgwm777/Xgwm1043</i>	14.3***	6.4	-0.30	-0.52	<i>T. aestivum</i>
	<i>QHd.icg-6A</i> ^{07 09}	6A	<i>Xgwm1089-Xgwm617a/Xgwm427</i>	20.9***	11.7	0.98	1.71	<i>T.aestivum</i>
Число продуктивных побегов (Tn)	<i>QTn.icg-1A</i> ^{07 09 12}	1A	<i>Xgwm905-Xgwm33a/Xbarc263</i>	11.7***	5.0	-0.40	-9.6	<i>T. timopheevii</i>
	<i>QTn.icg-2A</i> ^{09 12}	2A	<i>Xtaglut-b-Xgwm614/Xtaglut-b</i>	14.5***	14.5	0.27	6.5	<i>T. timopheevii</i>
	<i>QTn.icg-2B</i> ^{09 12}	2B	<i>Xgwm1177-Xgwm133a/Xgwm1198b</i>	12.0***	10.0	0.23	5.5	<i>T. timopheevii</i>
	<i>QTn.icg-3B</i> ^{09 12}	3B	<i>Xgwm566-Xgwm802/Xgwm1015</i>	13.4***	8.7	0.24	5.8	<i>T. aestivum</i>
	<i>QTn.icg-3D</i> ^{07 09 12}	3D	<i>Xgwm645-Xgwm707/Xgwm977</i>	12.4***	12.7	0.35	8.4	<i>T. aestivum</i>
	<i>QTn.icg-5A</i> ^{07 12}	5A	<i>Xgwm982a-Xgwm995/Xgwm126</i>	13.4***	17.1	0.27	6.6	<i>T. timopheevii</i>
	<i>QTn.icg-7B</i> ^{07 09 12}	7B	<i>Xgwm951-Xgwm1184/Xgwm400</i>	14.0***	7.7	0.21	5.1	<i>T. aestivum</i>
Высота растения (Ht)	<i>QHt.icg-2B</i> ^{07 09}	2B	<i>Xgwm1067-Xgwm1198b/Xgwm1177</i>	47.1*****	7.0	-2.60	-2.7	<i>T. timopheevii</i>
	<i>QHt.icg-2D</i> ^{07 09 12}	2D	<i>Xgwm721-Xgwm296a/Xgwm296a</i>	10.9**	8.8	-2.42	-2.5	<i>T. aestivum</i>
	<i>QHt.icg-4B-1</i> ^{07 12}	4B	<i>Xgwm910-Xgwm495/Xgwm946</i> ^{07 12}	11.1**	5.8	1.24	1.3	<i>T. aestivum</i>
	<i>QHt.icg-4B-2</i> ^{09 12}		<i>Xgwm930b-Xgwm736a/Xgwm149</i> ^{09 12}	14.6***	11.9	-3.45	-3.6	<i>T. timopheevii</i>
	<i>QHt.icg-5A</i> ^{09 12}	5A	<i>Xgwm982a-Xgwm995/Xgwm126</i>	16.5***	5.9	-1.05	-1.1	<i>T. timopheevii</i>
	<i>QHt.icg-6A</i> ^{07 09}	6A	<i>Xgwm1089-Xgwm1017/Xgwm617a</i>	17.7***	22.1	-3.6	-3.8	<i>T. aestivum</i>
	<i>QHt.icg-6D-1</i> ^{07 09 12}	6D	<i>Xgwm1268-Xwmc748/Xbarc146c</i> ^{07 09 12}	11.5***	3.9	-1.1	-1.1	<i>T. aestivum</i>
	<i>QHt.icg-6D-2</i> ^{09 12}		<i>Xgwm732a-Xgwm1017a/Xgwm1103</i> ^{09 12}	15.7***	7.8	-1.85	-1.9	<i>T. timopheevii</i>
<i>QHt.icg-7B</i> ^{07 12}	7B	<i>Xgwm573a-Xgwm46/Xgwm1184</i>	11.7***	13.4	3.27	3.4	<i>T. aestivum</i>	

Таблица 34. Продолжение

Признак	QTL	Хро-мо-сома	Интервал, в котором выявлен QTL /Ближайший к QTL маркер	LRS	R ² (%)	Add	(%A)	Происхождение
Длина колоса (El)	<i>QEl.icg-1B</i> ⁰⁷⁰⁹	1B	<i>Xgwm274a-Xgwm268/Xgwm274a</i>	13.8***	8.7	0.65	6.7	<i>T. aestivum</i>
	<i>QEl.icg-2D</i> ⁰⁷⁰⁹	2D	<i>Xgwm721-Xgwm296a/Xgwm455</i>	25.8***	12.0	0.53	5.6	<i>T. aestivum</i>
	<i>QEl.icg-3B</i> ⁰⁷⁰⁹¹²	3B	<i>Xgwm566-Xgwm802/Xgwm1015</i>	18.4***	17.4	-0.49	-5.2	<i>T. aestivum</i>
	<i>QEl.icg-3D</i> ⁰⁷¹²	3D	<i>Xgwm645-Xgwm707/Xgwm977</i>	10.2**	7.7	-0.15	-1.6	<i>T. aestivum</i>
	<i>QEl.icg-5B</i> ⁰⁹¹²	5B	<i>Xgwm777-Xgwm408/Xgwm408</i>	12.0**	14	0.42	5.1	<i>T. aestivum</i>
	<i>QEL.icg-7B</i> ⁰⁷⁰⁹¹²	7B	<i>Xgwm263-Xgwm573a/Xgwm400</i>	25.0****	23.1	0.49	5.9	<i>T. aestivum</i>
Число колосков в колосе (Spn)	<i>QSpn.icg-2B</i> ⁰⁷⁰⁹	2B	<i>Xgwm630-Xgwm1198b/Xgwm1067</i>	17.6***	12.0	0.49	3.6	<i>T. timopheevii</i>
	<i>QSpn.icg-4B</i> ⁰⁷⁰⁹	4B	<i>Xgwm375-Xgwm149/Xgwm538</i>	11.0**	11.0	-0.79	-5.8	<i>T. timopheevii</i>
	<i>QSpn.icg-5A</i> ⁰⁷⁰⁹¹²	5A	<i>Xgwm982a-Xgwm736b/Xgwm126</i>	24.1****	13.0	-0.74	-5.4	<i>T. timopheevii</i>
	<i>QSpn.icg-7B</i> ⁰⁷¹²	7B	<i>Xgwm400-Xgwm1184/Xgwm573a</i>	21.2***	22.8	0.82	5.9	<i>T. aestivum</i>
Число зерен в колосе (Gne)	<i>QGne.icg-2A</i> ⁰⁹¹²	2A	<i>Xgwm1036-Xgwm372b/Xgwm71b</i>	14.7***	16.2	2.3	10.6	<i>T. timopheevii</i>
	<i>QGne.icg-2D</i> ⁰⁷⁰⁹	2D	<i>Xgwm721-Xgwm296a/Xgwm455</i>	12.1***	15.9	-2.88	-13.3	<i>T. aestivum</i>
	<i>QGne.icg-5B</i> ⁰⁷⁰⁹	5B	<i>Xgwm1246a-Xgwm1257/Xgwm1072b</i>	23.2***	14.0	3.91	18.0	<i>T. timopheevii</i>
	<i>QGne.icg-7A</i> ⁰⁹¹²	7A	<i>Xgwm60-Xgwm1065/Xgwm1171b</i>	12.3***	12.0	-2.2	-10.1	<i>T. aestivum</i>
Масса зерна с колоса (Gwe)	<i>QGwe.icg-2A</i> ⁰⁹¹²	2A	<i>Xgwm1198a-Xgwm95/Xgwm515a</i>	9.7**	3.2	0.01	1.5	<i>T. timopheevii</i>
	<i>QGwe.icg-3D</i> ⁰⁷¹²	3D	<i>Xgwm977-Xgwm1200/Xgwm707</i>	9.6**	8.2	-0.05	-7.6	<i>T. aestivum</i>
	<i>QGwe.icg-5B</i> ⁰⁷⁰⁹¹²	5B	<i>Xgwm1043-Xgwm408/Xgwm777</i> ⁰⁷⁰⁹	11.7***	8.0	0.07	10.6	<i>T. aestivum</i>
			<i>Xgwm1043-Xgwm408/Xgwm777</i> ¹²	12.0***	12.0	-0.06	-9.1	
	<i>QGwe.icg-6D</i> ⁰⁷⁰⁹	6D	<i>Xgwm325-Xwmc748/Xbarc146c</i>	20.8***	9.6	0.06	9.1	<i>T. aestivum</i>
<i>QGwe.icg-7A</i> ⁰⁹¹²	7A	<i>Xgwm60-Xwmc1171b/Xgwm60</i>	15.9***	9.8	0.05	7.6	<i>T. aestivum</i>	

Таблица 34. Продолжение

Признак	QTL	Хро-мо-сома	Интервал, в котором выявлен QTL /Ближайший к QTL маркер	LRS	R ² (%)	Add	(%A)	Происхождение
Масса зерна с растения (Gwp)	<i>QHt.icg-5A</i> ⁰⁷⁰⁹	5A	<i>Xgwm666e-Xgwm126/Xgwm982a</i>	11.7**	64.0	1.04	7.3	<i>T. timopheevii</i>
	<i>QGwp.icg-5D</i> ⁰⁹¹²	5D	<i>Xgwm700-Xgwm174/Xgwm700</i>	19.2****	12.0	0.02	0.14	<i>T. aestivum</i>
	<i>QGwp.icg-6D-1</i> ⁰⁷⁰⁹¹²	6D	<i>Xgwm719-Xgwm1009/Xgwm469</i>	18.6****	7.9	0.10	0.70	<i>T. aestivum</i>
	<i>QGwp.icg-6D-2</i> ⁰⁷⁰⁹¹²		<i>Xgwm325-Xwmc748/Xgwm1245</i>	9.2**	9.7	0.17	1.20	<i>T. aestivum</i>
	<i>QGwp.icg-7B</i> ⁰⁷¹²	7B	<i>Xgwm573a-Xgwm46/Xgwm1184</i>	20.3****	38.2	0.23	1.60	<i>T. aestivum</i>
Масса 1000 зерен (Tgw)	<i>QTgw.icg-2A</i> ⁰⁷¹²	2A	<i>Xgwm515a-Xgwm71b/Xgwm1036</i>	17.6****	30.0	2.15	7.4	<i>T. timopheevii</i>
	<i>QTgw.icg-3D</i> ¹²	3D	<i>Xgwm977-Xgwm1200/Xgwm707b</i>	16.0****	16.9	-1.56	-5.3	<i>T. aestivum</i>
	<i>QTgw.icg-5B-1</i> ⁰⁷⁰⁹	5B	<i>Xgwm1043-Xgwm408/Xgwm777</i>	14.5****	16.7	3.22	11.0	<i>T. aestivum</i>
	<i>QTgw.icg-5B-2</i> ⁰⁷⁰⁹		<i>Xgwm1246-Xgwm814/Xgwm1072b</i>	9.6**	6.7	2.55	8.7	<i>T. timopheevii</i>
	<i>QTgw.icg-7A</i> ⁰⁷¹²	7A	<i>Xgwm1171b-Xgwm573b/Xgwm1065</i> ⁰⁷¹²	11.9****	18.2	2.61	8.9	<i>T. aestivum</i>
<i>QTgw.icg-7B</i> ⁰⁹	7B	<i>Xgwm951-Xgwm573a/Xgwm400</i>	18.8****	9.8	-1.94	-6.7	<i>T. aestivum</i>	

LRS – статистика отношения правдоподобия; R² – фенотипическая вариация, рассчитанная на основании данных регрессионного анализа ассоциаций маркер – признак; Add – аддитивный эффект локуса; %A – изменение признака в % в сравнении с линией 832-2 (аддитивный коэффициент регрессии/AA) x 100, где AA – среднее значение признака для интрогрессивной линии 832-2; Hd (heading date) – период всходы-колошение; Tn (tiller number) – число продуктивных побегов; Ht (plant height) – высота растения; El (ear length) – длина колоса; Spn (spikelet number) – число колосков в колосе; Gne (ear grain number) – число зерен в колосе; Gwe (ear grain weight) – масса зерна с колоса; Gwp (plant grain weight) – масса зерна с растения; Tgw (thousand grain weight) – масса 1000 зерен; ⁰⁷⁰⁹¹² – год вегетации; * p<0.05, **p<0.01, ***p<0.001, ****p<0.0001.

Масса зерна с колоса. Для признака масса зерна с колоса была установлена ассоциация с локусами в хромосомах 2A, 3D, 5B, 6D и 7A. Все QTLs, за исключением *QGwe.icg-2A*, происходят из генома *T. aestivum*. Локус *QGwe.icg-5B* проявлялся во все три года проведения полевых оценок, однако оказывал на признак различное влияние. Так, по результатам 2007 и 2009 гг. аддитивный эффект этого локуса был положительным и увеличивал вес зерна с колоса приблизительно на 10%, в то время как в 2012 г. был показан отрицательный аддитивный эффект (табл. 34). Локус *QGwe.icg-2A*, картированный в районе фрагмента интрогрессии *T. timopheevii*, оказывал минорный, по сравнению с остальными локусами, эффект на признак ($R^2=3.2$), увеличивая значение признака на 1.5%.

Масса зерна с растения. Для признака масса зерна с растения было локализовано пять предполагаемых QTLs в хромосомах 5A, 5D, 6D и 7B. В хромосоме 6D выявлялось 2 локуса с разной степенью достоверности: в коротком и длинном плечах хромосомы. Оба локуса относятся к геному мягкой пшеницы и незначительно отличаются по вкладу в фенотипическое проявление признака. В хромосоме 5A был картирован локус *QGwp.icg-5A*, который оказывал наиболее высокий вклад из всех QTLs ($R^2=34$, $\%A=49$), что коррелирует с высокими средними значениями для этого признака у растений популяции F₃₋₄ в 2009 году (табл. 34).

Масса 1000 зерен. Шесть локусов проявили ассоциацию с признаком масса 1000 зерен в хромосомах 2A, 3D, 5B, 7A и 7B, два из которых *QTgw.icg-3D* и *QTgw.icg-7B* оказывали негативное влияние на признак. Все остальные QTLs, в том числе локусы *QTgw.icg-2A* и *QTgw.icg-5B-2*, локализованные в районах фрагмента интрогрессии *T. timopheevii*, оказывали положительные аддитивные эффекты, увеличивая значения признака на 7.4 и 8.7%, соответственно (табл. 34).

Заключение к Главе 3.3.

Результаты сравнительной оценки интрогрессивных линий *T. aestivum/T. timopheevii* и родительских сортов мягкой пшеницы по комплексу хозяйственно-ценных признаков выявили как положительные, так и отрицательные тенденции в изменения ряда признаков. Тенденция снижения высоты растений отмечена для большинства линий всех комбинаций скрещивания, при этом

достоверное снижение высоты растения показано для групп, происходящих от сортов Иртышанка 10 и Целинная 20. Увеличение средних значений для признаков число продуктивных побегов, число колосков в колосе и массы зерна с растения установлено для группы, созданной на основе сорта Скала (табл. 28).

Из негативных эффектов отмечено снижение продуктивности колоса в группах сортов Целинная 20 и Новосибирская 67. Несмотря на то, что значительный вклад в фенотипические различия вносят условия внешней среды, выявленные негативные эффекты для некоторых признаков могут быть вызваны влиянием интрогрессированного чужеродного генетического материала. Также нельзя исключить факт, что генетическая среда сорта-реципиента может усиливать негативное влияние чужеродного генетического материала на проявление хозяйственно-ценных признаков, что можно видеть на примере линий, созданных на основе сорта Новосибирская 67.

Картирование QTLs, выполненное с использованием интрогрессивной линии 832-2, содержащей большой объем чужеродного генетического материала, выявило 63 локуса, которые проявляли ассоциацию с хозяйственно-ценными признаками, включая устойчивость к бурой ржавчине и мучнистой росе (табл. 33-34, рис. 19). Наибольшее число локусов локализовано в хромосомах 2-й и 5-й гомеологичных групп, и в хромосомах 3D, 4B, 6D и 7B. Также было показано, что микросателлитные маркеры, специфичные для хромосом 1D, 3A, 4D, 6B и 7D, не проявили ассоциаций ни с одним из исследованных признаков.

Предварительное молекулярное генотипирование линии 832-2 свидетельствовало о том, что линия содержит 9 фрагментов интрогрессии *T. timopheevii* (табл. 15). Генотипирование генома линии 832-2 расширенным количеством SSR-маркеров выявило 2 дополнительных фрагмента: в коротком плече хромосомы 2A и длинном плече хромосомы 4A (рис. 19). В районах локализации фрагментов интрогрессии генома *T. timopheevii* было обнаружено двадцать четыре QTLs, проявляющих ассоциацию с различными признаками, включая локусы устойчивости к бурой ржавчине и мучнистой росе. Список фрагментов интрогрессии *T. timopheevii* и степень их влияния на признаки представлен в табл. 35.

Таблица 35. Список фрагментов, происходящих из генома *T. timopheevii*, и степень их влияния на проявление хозяйственно-ценных признаков интрогрессивной линии 832-2

Хромосомная локализация фрагмента интрогрессии	Признак								
	Устойчивость к грибным патогенам	Период всходы – колошение	Высота растения	Число продуктивных побегов	Число колосков в колосе	Число зерен в колосе	Масса зерна с колоса	Масса зерна с растения	Масса 1000 зерен
1A	<i>Lr</i> ↑			↓					
2A-1				↑					
2A-2	<i>Lr</i> ↑					↑	↑		↑
2B		↕	↓	↑	↕				
4B		↕	↓		↕				
5A		↑	↓	↑	↓			↑	
5B	<i>Lr</i> ↑					↑			↑
6D	<i>Pm</i> ↑		↓						

стрелкой обозначен положительный (↑) или отрицательный (↓) аддитивный эффект QTL на признак.

Фрагмент интрогрессии в хромосоме 1A содержит 2 локуса, один из которых *QLr.icg-1A* повышал устойчивость к бурой ржавчине, второй, расположенный в коротком плече хромосомы, оказывал негативное влияние на число продуктивных побегов (рис. 19, табл. 34).

В хромосоме 2A было выявлено 2 фрагмента интрогрессии, в одном из них (2A-2) картирован локус *QLr.icg-2A*, контролирующей устойчивость к бурой ржавчине. Дополнительно к локусу *Lr* в этом фрагменте были обнаружены генетические факторы, оказывающие положительные эффекты на признаки продуктивности (число зерен в колосе, масса зерна с колоса и масса 1000 зерен) (рис. 19, табл. 34-35). Другая транслокация в этой хромосоме (2A-1), расположенная в теломерной области короткого плеча, содержит QTL, оказывающий положительный эффект на число продуктивных побегов.

Фрагмент интрогрессии в хромосоме 5B, содержащий главный локус устойчивости к бурой ржавчине *QLr.icg-5B*, оказывал положительный эффект на признаки число зерен в колосе и масса 1000 зерен. Фрагмент транслокации в длинном плече хромосомы 6D, содержит 2 локуса, один из которых контролирует устойчивость интрогрессивной линии к мучнистой росе (*QPm.icg-6D*), другой оказывает положительный эффект на высоту растения.

Перечисленные выше результаты позволяют заключить, что фрагменты интрогрессии, содержащие локусы *Lr* и *Pm*, контролирующие устойчивость к грибным болезням, не имеют других генетических факторов, отрицательно влияющих на хозяйственно-ценные признаки.

Для других фрагментов интрогрессии, не содержащих локусов устойчивости к грибным патогенам, было установлено, что фрагмент транслокации в хромосоме 2B содержит четыре локуса, ассоциированных с признаками период всходы-колошение, высота растения, число продуктивных побегов и число колосков в колосе. Негативный эффект отмечен только для QTL, влияющего на сроки колошения, остальные локусы имели положительное влияние на признаки.

Положительное влияние генетического материала *T. timopheevii* отмечается для фрагмента интрогрессии в теломерную область хромосомы 4B, в котором выявлены генетические факторы, проявляющие ассоциации с признаками высота растения и период всходы-колошение (табл. 34-35).

Транслокация в длинном плече хромосомы 5А содержит пять генетических факторов, ассоциированных с признаками период всходы-колошение, высота растения, число продуктивных побегов, число колосков в колосе и масса зерна с растения. Из них только для двух QTLs были установлены негативные эффекты в отношении признаков период всходы-колошение и число колосков в колосе.

Сравнение интрогрессивных линий, полученных на основе сорта Саратовская 29, показало, что часть из них имеет более длинный колос, при этом для линии 832-2 были показаны достоверные отличия по этому признаку от исходного сорта (табл. 28, 30). Однако картирование не выявило в геноме линии локусов, расположенных в районах локализации фрагментов интрогрессии *T. timopheevii*, которые проявляли бы ассоциации с длиной колоса. Это позволяет предположить, что увеличение длины колоса у линии 832-2 является следствием влияния других генетических факторов.

Для транслокаций, расположенных в теломерных областях хромосом 3ВL и 4АL, и для группы сцепления хромосомы 6В-2 (рис. 19) не было установлено положительных или отрицательных ассоциаций маркер—признак ни с одним из исследованных признаков.

3.4. Использование интрогрессивных линий в качестве доноров генов иммунитета в схемах маркер-ориентированной селекции

Интрогрессивные линии, содержащие множественные фрагменты чужеродного генетического материала не всегда пригодны для практического применения, поскольку их использование в качестве доноров целевых локусов сопряжено с определенными трудностями. Во-первых, чужеродный генетический материал других фрагментов интрогрессии, не содержащих целевые локусы, при переносе в коммерческие сорта мягкой пшеницы может оказывать негативное влияние на другие признаки. Во-вторых, процесс отбора потомства по целевому признаку при наличии множественных интрогрессий является трудоемким с точки зрения размера анализируемой популяции и интервала времени. Поэтому для практического использования необходимо создавать формы, в которых фрагмент интрогрессии, содержащий целевой локус, находится в единичном состоянии.

Получение линий-доноров значительно облегчается при использовании технологий маркер-ориентированной селекции, в которых отбор потомства, содержащего целевые локусы, проводится на ранних стадиях. В данной главе представлены результаты создания линий-доноров главного локуса устойчивости к бурой ржавчине (*QLr.icg-5B*) с помощью схемы маркер-контролируемого беккроссного отбора, и использование созданных линий-доноров для переноса локуса в восприимчивые формы мягкой пшеницы.

3.4.1. Получение интрогрессивных линий с единичной транслокацией от *T. timopheevii*, содержащей главный локус устойчивости к бурой ржавчине *QLr.icg-5B*

Для получения интрогрессивных линий с единичными транслокациями в теломерной области хромосомы 5В, содержащими главный локус устойчивости к бурой ржавчине *QLr.icg-5B*, была использована схема маркер-контролируемого беккроссного отбора (MABS, marker-assisted backcross selection) (рис. 20). Ключевыми этапами данной схемы являются: 1) подбор молекулярных маркеров, специфичных для фрагмента интрогрессии, содержащего целевой локус; 2) отбор генотипов, содержащих интрогрессированный фрагмент с целевым локусом в гомозиготном состоянии.

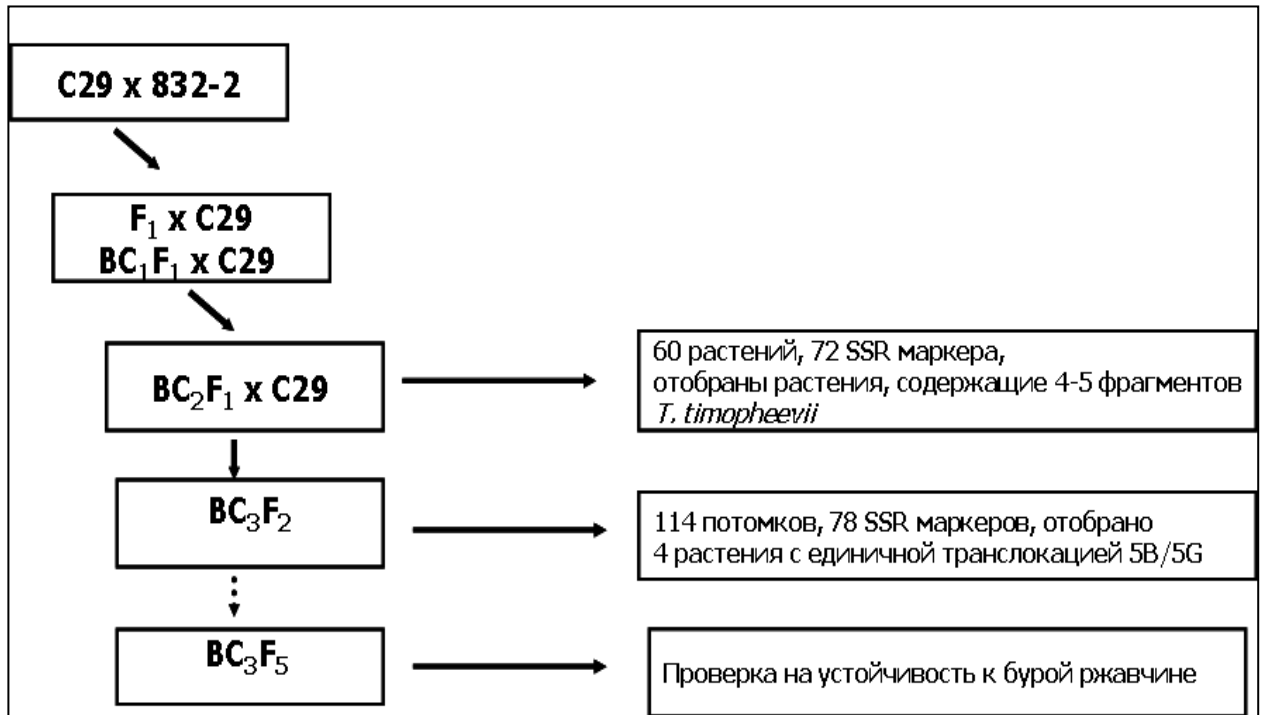


Рисунок 20. Схема маркер-контролируемого беккроссного отбора для получения линий, содержащих фрагмент транслокации в хромосоме 5BL с локусом *Q_{Lr.icg-5B}*, определяющим устойчивость к бурой ржавчине.

Для получения линий с единичной транслокацией по хромосоме 5B была использована интрогрессивная линия 832-2, которая характеризуется высокой устойчивостью к бурой ржавчине на стадии проростков и взрослых растений (табл. 17). Молекулярный анализ свидетельствует, что кроме транслокации в хромосоме 5B, содержащей главный локус устойчивости к бурой ржавчине *Q_{Lr.icg-5B}*, линия содержит множественные фрагменты генома *T. timopheevii* в других хромосомах (рис. 19). Линия 832-2 была скрещена с сортом Саратовская 29 и последовательно беккроссирована этим сортом. После проведения двух беккроссов 60 потомков BC_2F_1 были генотипированы с помощью 72 полиморфных маркеров *Xgwm*, картированных на хромосомах, содержащих фрагменты интрогрессии в исходной родительской линии. На основании результатов молекулярного анализа были отобраны растения, содержащие комбинации из 4-5 фрагментов *T. timopheevii*, в том числе в теломерной области хромосомы 5B: 1) $1A^t$, $2A^t$, 2G, 5G, 6G; 2) $1A^t$, $2A^t$, 2G, 5G; 3) $1A^t$, $2A^t$, 5G, 6G.

Растения BC_2F_1 , отобранные маркерами на первом этапе, были использованы для проведения третьего беккросса, в результате которого получено 114 потомков. После самоопыления потомство BC_3F_2 было генотипировано 78 маркерами *Xgwm*, *Xwmc* и *Xbarc*, в среднем от 4 до 16 маркеров на хромосомы, содержащие фрагменты интрогрессии.

По результатам этого этапа из потомства BC_3F_2 отобрано четыре растения с единичной транслокацией в длинном плече хромосомы 5В в районе расположения локуса устойчивости *QLr.icg-5B*. Гибридные растения 5352-75, 5366-157, 5366-180 и 5360-191/28 после трех этапов самоопыления были проверены на разных стадиях развития на устойчивость к популяции бурой ржавчине, специфичной для Западно-Сибирского региона. Полученные результаты представлены в табл. 36.

Таблица 36. Характеристика линий мягкой пшеницы (поколение BC_3F_5), полученных с помощью схемы маркер-контролируемого беккроссного отбора, родительской линии 832-2 и сорта мягкой пшеницы Саратовская 29 по устойчивости к бурой ржавчине на стадии проростков и взрослых растений

№ линии	Тип реакции (баллы по шкале иммунности)				
	проростки	взрослые растения			
		СибНИИРС 2009 г.	ИЦиГ 2010 г.	СибНИИРС 2010 г.	СибНИИРС 2011 г.
5352-75	1-2	2	2	-	-
5366-157	2	1	1-2	1-2	1-2
5366-180	2	0	0-1	0	0-1
5360-191/28	2	1	1	1-2	2
832-2	0	0	0-1	0	0
Саратовская 29	4	4	4	4	4

Фитопатологические тесты на стадии проростков показали, что растения BC_3F_5 имеют среднеустойчивый тип реакции (балл 2) к популяции бурой ржавчины, типичной для Западно-Сибирского региона. Проверка на стадии взрослых растений проводилась в течение трех полевых сезонов (2009-2011 гг.) на инфекционных полях ИЦиГ СО РАН и СибНИИРС – филиале ИЦиГ СО РАН. Результаты полевых испытаний показали, что тип реакции к бурой ржавчине

варьировал от иммунного (балл 0) до среднеустойчивого (балл 2) в зависимости от года проведения полевых опытов, при этом наиболее высокий уровень устойчивости был показан для линии 5366-180. Линия 832-2, использованная для создания интрогрессивных линий с единичными транслокациями, проявляла иммунный тип реакции (балл 0) на обеих стадиях развития, сорт Саратовская 29 был полностью восприимчив к патогену бурой ржавчины.

3.4.2. Перенос локуса *QLr.icg-5B* в геном восприимчивых форм мягкой пшеницы

Линия 5366-180 была использована в качестве донора для переноса локуса устойчивости к бурой ржавчине *QLr.icg-5B* в геном мягкой пшеницы. В качестве восприимчивого образца была взята селекционная линия мягкой пшеницы 183/2-2 (Chinese Spring/*T. durum*), проявляющая восприимчивый тип реакции к бурой ржавчине (балл 4). Линия 183/2-2 была скрещена с донорской линией 5366-180 и 71 растение поколения F₂ генотипировано SSR-маркерами из области локализации *QLr.icg-5B* локуса.

В качестве маркеров были использованы микросателлитные локусы *Xgwm1016*, *Xgwm814* и *Xgwm1257*, наиболее близко расположенные к *QLr.icg-5B* на молекулярно-генетической карте хромосомы 5BL линии 832-2 (рис. 19). Два микросателлитных локуса (*Xgwm1016* и *Xgwm814*) являются доминантными и в геноме линии 183/2-2 амплифицируют фрагменты, длиной 156 и 149 п.н., соответственно. При этом эти маркеры не амплифицируют фрагменты ПЦР у *T. timopheevii* и линии-донора 5366-180 (нуль-аллели). Маркер *Xgwm1257* является кодоминантным и амплифицирует фрагменты как у образца мягкой пшеницы 183/2-2, так и у линии-донора 5366-180. На рисунке 21 представлены результаты ПЦР, полученные с использованием маркера *Xgwm1257*. Можно видеть, что у линии-реципиента 183/2-2 амплифицируется фрагмент длиной 244 п.н., тогда как у линии-донора 5366-180 и *T. timopheevii* var. *viticulosum* длина фрагмента составляет 263 п.н.

Генотипирование растений популяции F₂ с использованием трех SSR-маркеров установило, что спектры амплификации 15 растений соответствовали спектрам линии 183/2-2 (рис. 21, табл. 37).

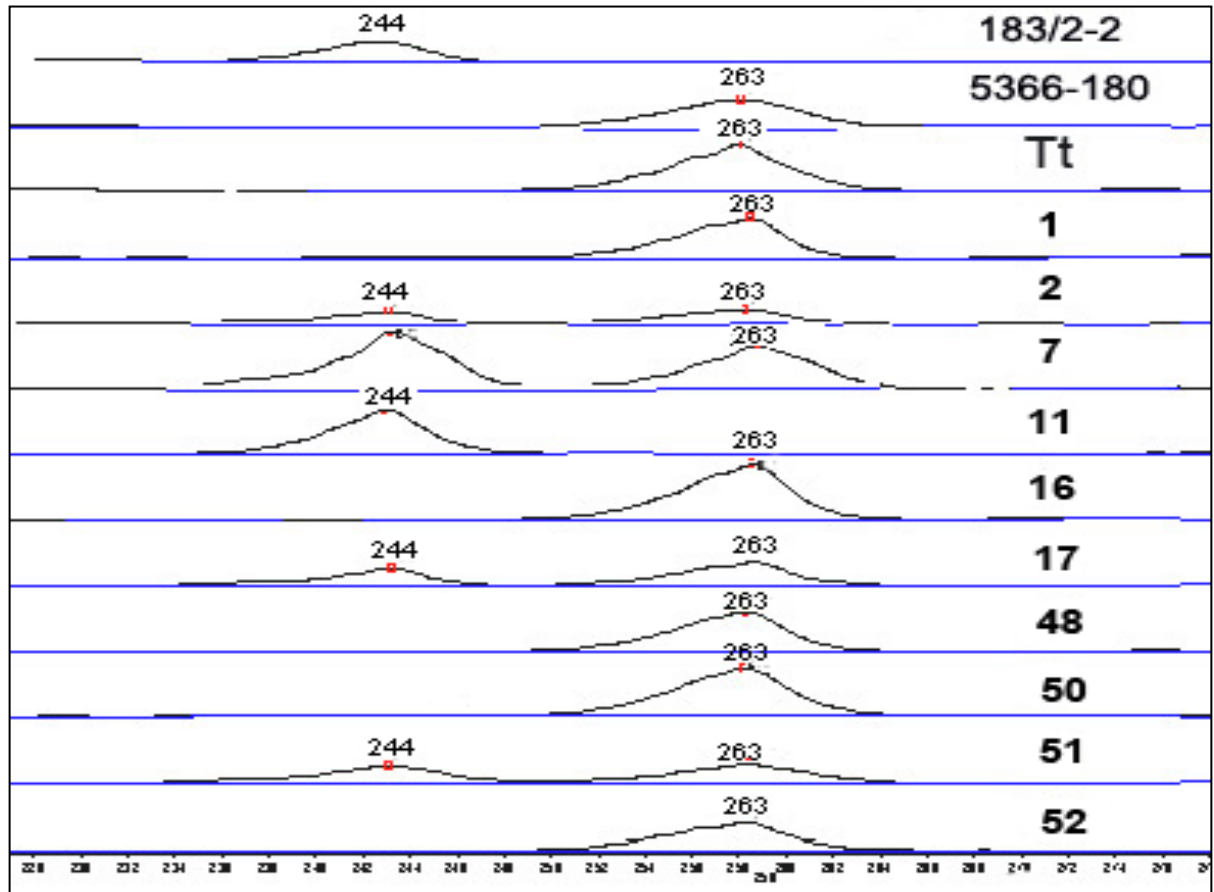


Рисунок 21. Электрофореграмма продуктов ПЦР, полученных в результате амплификации маркера *Xgwm1257* с ДНК родительских образцов 183/2-2, 5366-180, *T. timopheevii* var. *viticulosum* и растений популяции F₂ (№1, 2, 7, 11, 16, 17, 48, 50, 51, 52). Размер фрагментов амплификации в п.н. указан над пиками.

Для 20 растений было установлено гомозиготное состояние по трем микросателлитным локусам, соответствующее генотипу родительской линии 5366-180 и *T. timopheevii*, что предполагает наличие у этих растений фрагмента транслокации, содержащего локус *QLr.icg-5B*. Двадцать пять растений популяции F₂ оказались гетерозиготами по SSR-локусу *Xgwm1257*, при этом для локусов *Xgwm814* и *Xgwm1016* установить гомо- или гетерозиготное состояние у этих растений не представлялось возможным. Из оставшихся 11 растений восемь (№ 3, 8, 10, 18, 19, 21, 22, 25) были гомозиготами по локусу *Xgwm1257*, а три растения

(21, 41, 44) по двум локусам, *Xgwm814* и *Xgwm1257*, со спектрами ПЦР, типичными для *T. timopheevii* и линии 5366-180 (табл. 37). Этот факт позволяет предположить наличие рекомбинантов по фрагменту транслокации в хромосоме 5BL.

Таблица 37. Размер фрагментов амплификации SSR-маркеров *Xgwm1016*, *Xgwm814* и *Xgwm1257* у потомков популяции F₂, полученных от скрещивания донорской линии 5366-180 и селекционной линии мягкой пшеницы 183/2-2

Образец	Размер фрагмента, п.н.			Образец	Размер фрагмента, п.н.		
	<i>Xgwm1016</i>	<i>Xgwm814</i>	<i>Xgwm1257</i>		<i>Xgwm1016</i>	<i>Xgwm814</i>	<i>Xgwm1257</i>
183/2-2	156	149	244	№ F ₂			
5366-180	null	null	263	35	156	149	244, 263
<i>T. timopheevii</i>	null	null	263	36	156	149	244
№ F ₂				37	156	149	244
1	null	null	263	38	156	149	244, 263
2	156	149	244, 263	39	156	149	244, 263
3	156	149	263	40	null	null	263
4	156	149	244	41	156	null	263
5	156	149	244	42	156	149	244, 263
6	null	null	263	43	null	null	263
7	156	149	244, 263	44	156	null	263
8	156	149	263	45	156	149	244, 263
9	156	149	244, 263	46	null	null	263
10	156	149	263	47	156	149	244
11	156	149	244	48	null	null	263
12	156	149	244	49	156	149	244
13	156	149	244, 263	50	null	null	263
14	null	null	263	51	156	149	244, 263
15	null	null	263	52	null	null	263
16	null	null	263	53	156	149	263
17	156	149	244, 263	54	156	149	244, 263
18	156	149	263	55	156	149	244
19	156	149	263	56	156	149	244, 263
20	156	149	244, 263	57	156	149	244, 263
21	156	null	263	58	156	149	244, 263
22	156	149	263	59	156	149	244
23	null	null	263	60	156	149	244
24	156	149	244	61	null	null	263
25	156	149	263	62	156	149	244, 263
26	156	149	244, 263	63	156	149	244
27	null	null	263	64	null	null	263
28	156	149	244, 263	65	156	149	244, 263
29	156	149	244	66	null	null	263
30	156	149	244, 263	67	null	null	263
31	null	null	263	68	156	149	244, 263
32	156	149	244	69	null	null	263
33	156	149	244, 263	70	156	149	244, 263
34	156	149	244, 263	71	null	null	263

Примечание к таблице: зеленым цветом отмечены гомозиготные по трем маркерам генотипы, амплифицирующие фрагменты, специфичные для *T. timopheevii* и линии-донора 5366-180; желтым – фрагменты, специфичные для линии 183/2-2; коричневым – генотипы, гетерозиготные по маркеру *Xgwm1257*; голубым – рекомбинантные генотипы с различными точками транслокации.

Потомство популяции F₂ было условно поделено на 5 групп в зависимости от состояния (гомо- или гетерозиготное) микросателлитных локусов *Xgwm1016*, *Xgwm814* и *Xgwm1257*. Оценка восприимчивости к бурой ржавчине семейств F₂₋₃ (183/2-2 x 5366-180) проводилась в течение двух сезонов вегетации (2013-2014 гг.) на инфекционных полях ИЦиГ СО РАН. Полученные результаты представлены в табл. 38 и на рис. 22.

Таблица 38. Восприимчивость к бурой ржавчине растений популяции F₃ (183/2-2 x 5366-180) в полевых условиях Новосибирской области

Группа	Образец	Степень поражения бурой ржавчиной (в %)	SSR маркеры, длина фрагмента ПЦР, п.н.		
			<i>Xgwm1016</i>	<i>Xgwm814</i>	<i>Xgwm1257</i>
	183/2-2	80-100	156	149	244
	5366-180	0-5	null	null	263
	<i>T. timopheevii</i>	0	null	null	263
	№ F ₂₋₃				
I	11	80-100	156	149	244
	24	80-100	156	149	244
II	14	0	null	null	263
	16	1-5	null	null	263
	23	1-5	null	null	263
	43	0	null	null	263
	71	1-5	null	null	263
III	21	0	156	null	263
	44	0	156	null	263
IV	18	1-5	156	149	263
	19	1-5	156	149	263
	22	10	156	149	263
	25	1-5	156	149	263
	53	10	156	149	263
V	39	65-80	156	149	244, 263
	51	10-65	156	149	244, 263
	56	10-65-100	156	149	244, 263

Примечание к таблице: цветом выделены SSR-локусы, спектры ПЦР которых совпадают со спектрами линии-донора 5366-180 и *T. timopheevii* var. *viticulosum*.

Результаты показали, что степень поражения родительской линии 183/2-2 составляла 80-100% по шкале Кобба, тогда как поражение линии 5366-180 не превышало 5%. Растения группы I были сходны с линией 183/2-2 по фрагментам амплификации трех микросателлитных локусов и не отличались от нее по степени поражения бурой ржавчиной.

У растений, входящих в группу II и III, в гомозиготном состоянии определялись три и два SSR-локуса, соответственно, при этом для них были характерны спектры ПЦР, типичные для *T. timopheevii* и донорской линии 5366-180. Степень поражения растений, входящих в состав этих групп, составляла 0-5% и была сходна с линией 5366-180 (рис. 22, табл. 38).

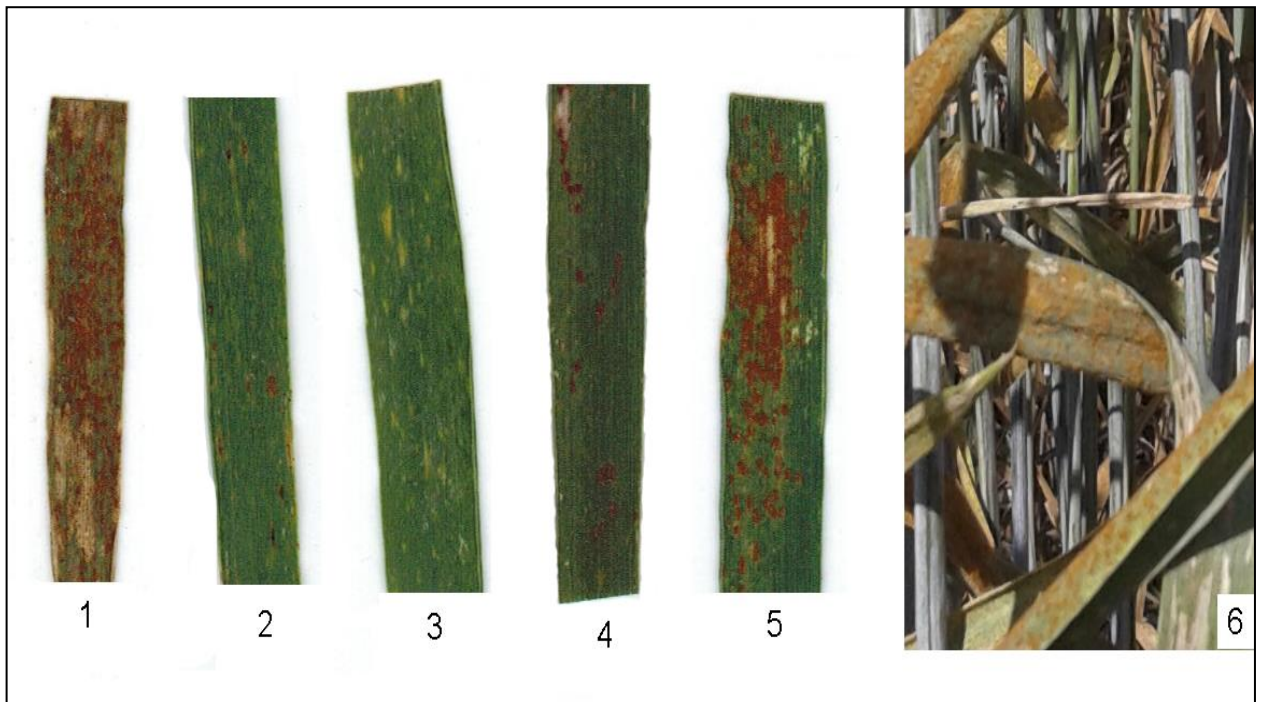


Рисунок 22. Листовые пластинки линии-реципиента 183/2-2, линии-донора 5366-180 и растений популяции F_{2-3} в условиях инфекционного поля (2014 г.): 1 – линия 182-2, 2 – линия-донор 5366-180 (*T. aestivum*/*T. timopheevii*); 3, 4, 5 - растения F_{2-3} популяции №14, 51 и 56. Справа (6) представлена фотография растений контрольного сорта Новосибирская 67.

У растений IV-й группы маркер *Xgwm1257* выявлялся в гомозиготном состоянии, типичном для линии донора 5366-180. Для этой группы также была

характерна низкая восприимчивостью к бурой ржавчине (1-5%), за исключением образцов 22 и 53, у которых поражение составляло 10%. В группе V гибридные растения были гетерозиготами по кодоминантному маркеру *Xgwm1257*. Поскольку остальные маркеры у растений данной группы являются доминантными, невозможно было оценить состояние всего фрагмента транслокации в целом. Для растений этой группы была характерна высокая степень поражения бурой ржавчиной (50-80%), при этом для двух F₂₋₃ (№51 и 56) семейств наблюдалось расщепление по устойчивости.

Заключение к главе 3.4

В данной работе для создания линий с единичными транслокациями в хромосоме 5BL, содержащих главный locus устойчивости к бурой ржавчине, была использована схема маркер-контролируемого беккроссного отбора (MABS), состоящая из двух этапов. В качестве линии-донора целевого локуса была взята интрогрессивная линия 832-2, для которой ранее было установлено число, хромосомная локализация и протяженность фрагментов *T. timopheevii*. Схема MABS включала отбор по целевому локусу в сочетании с отбором по хромосомам, содержащим другие фрагменты интрогрессии. Важным моментом данной схемы было применение кодоминантных маркеров, с помощью которых выявлялись гомо- и гетерозиготные формы по фрагменту транслокации. Использование такой схемы позволило отобрать генотипы, содержащие целевой locus на стадии третьего беккросса (BC₃) из популяции небольшого размера (174 образца).

При переносе локуса устойчивости к бурой ржавчины *QLr.icg-5B* от линии-донора в геном восприимчивого селекционного образца мягкой пшеницы отбор потомства проводился с помощью трех микросателлитных маркеров (*Xgwm1016*, *Xgwm814* и *Xgwm1257*) из области локализации целевого локуса. Результаты показали, что для выявления устойчивых генотипов, содержащих *QLr.icg-5B* в гомозиготном состоянии, необходимо не менее двух диагностических SSR-маркера (*Xgwm814* и *Xgwm1257*), наиболее близко расположенных к *QLr.icg-5B* на генетической карте хромосомы 5BL линии 832-2.

Глава 4. ОБСУЖДЕНИЕ

4.1. Главные и минорные гены, определяющие устойчивость интрогрессивных линий с генетическим материалом *T. timopheevii* к грибным патогенам

В настоящее время принято выделять два типа устойчивости пшеницы к грибным патогенам, в том числе к бурой ржавчине и мучнистой росе – вертикальную и горизонтальную. Вертикальная (иными словами расоспецифическая) устойчивость обычно контролируется одним основным, или главным геном, и определяет эффективный уровень устойчивости к отдельным расам патогена бурой ржавчины (Kolmer et al., 2009, Kou, Wang, 2010). Большинство описанных на данный момент в литературе генов и QTLs, контролирующих устойчивость к грибным патогенам, являются расоспецифическими. Гены расоспецифической устойчивости проявляют свое действие как на ювенильной стадии развития, так и на стадии взрослых растений, хотя некоторые из них экспрессируются, преимущественно, на стадии взрослых растений. Среди генов, обеспечивающих расоспецифическую устойчивость к *Puccinia triticina* на стадии взрослых растений, можно выделить гены *Lr12*, *Lr13*, *Lr48* и *Lr49* (Niebert et al., 2007; Bansal et al., 2008; Singh, Bowden, 2011).

Исторически, в селекционной практике используются главные гены, поскольку они отличаются более простым, доминантным наследованием и высоким вкладом в уровень устойчивости, что облегчает перенос этих генов в коммерческие сорта, восприимчивые к патогену. Однако для главных генов характерна быстрая потеря эффективности при их интенсивном использовании в современных сортах из-за появления новых рас патогена, преодолевающих устойчивость гена резистентности (Park et al., 2002; Bhardwaj et al., 2005; Kolmer et al., 2011). Для создания сортов, сохраняющих длительную расоспецифическую устойчивость, необходимо интегрировать в геном несколько главных генов (пирамидирование), проводить мониторинг вирулентности и расового состава популяции патогена и поиск новых генов, обеспечивающих более эффективную защиту.

Горизонтальная устойчивость (количественная, минорная, длительная) отличается неспецифичностью к расовому составу популяции, является длительной и находится под полигенным контролем (Nelson, 1978; Priyamvada et al., 2011). Этот тип устойчивости характеризуется количественным наследованием и медленным течением и развитием симптомов заболевания (Singh et al., 2005; William et al., 2006). В настоящее время основы горизонтальной устойчивости мало изучены и считается, что этот тип устойчивости основан на множестве аспектов биологии растений, которые тормозят рост и развитие патогена. Что касается конкретно R (resistance) генов устойчивости к болезням, то принято считать, что расонеспецифическая устойчивость базируется на взаимодействии нескольких минорных генов с эпистатическим или аддитивным эффектами.

Для устойчивости к бурой ржавчине выделена небольшая группа генов известных как "slow rusting genes" (гены медленного ржавления), либо гены APR (adult plant resistance gene, гены возрастной устойчивости), куда входят гены *Lr34*, *Lr46*, *Lr67* и *Lr68*. Эти гены не обеспечивают полного иммунитета против рас патогена, но значительно замедляют развитие симптомов заболевания. Было показано, что присутствие гена *Lr34* в геноме сортов увеличивает латентный период развития болезни и уменьшает размеры пустул (Singh, Huerta-Espino, 2003; Herrera-Foessel et al., 2011, 2012). Сорты сохраняют устойчивость, несмотря на длительный период использования генов *Lr34* и *Lr46* для повышения иммунитета. До настоящего времени в США не было выявлено изолятов *P. triticina*, полностью вирулентных к гену *Lr34*, несмотря на использование этого гена для улучшения сортов в течение 40 лет (Kolmer et al., 2009). Дополнительно к *Lr* генам, имеющим генные символы, было идентифицировано три QTLs, которые влияют на латентный период и скорость развития заболевания (Xu et al., 2005a).

Для устойчивости к мучнистой росе также было показано, что APR гены сохраняют эффективность в течение длительного периода времени. Например, сорта Кнох и Massey сохраняют устойчивость к мучнистой росе в течение 30 лет за счет генов возрастной устойчивости (Griffey, Das, 1994; Liu et al., 2001).

Гены расонеспецифической устойчивости привлекают пристальное внимание специалистов в области молекулярной селекции. В настоящее время разработаны и протестированы на обширном наборе сортового материала

молекулярные маркеры, являющиеся диагностическими для хромосомных областей, содержащих локусы *Lr34/Yr18* (Lagudah et al., 2006; Kolmer et al., 2008). Также определены молекулярные маркеры, тесно сцепленные с расонеспецифическими генами *Lr46*, *Lr67* и *Lr68* и эффективные для отбора сортов, содержащих эти гены (Mateos-Hernandez et al., 2006; Rosewarne et al., 2006; Herrera-Foessel et al., 2011, 2012). Молекулярные маркеры для QTLs, обеспечивающих возрастную устойчивость к мучнистой росе используются для маркер-ориентированной селекции и пирамидирования генов (Liu et al., 2001; Asad et al., 2014). Кроме генов и QTLs, описанных в литературе, исследователями приводятся свидетельства существования значительно большего числа расонеспецифических генов у тетраплоидных и гексаплоидных сортов пшеницы (Mishra et al., 2005; Herrera-Foessel et al., 2008c).

Согласно результатам, полученным в настоящей работе, в геноме интрогрессивных линий *T. aestivum/T. timopheevii* было картировано три локуса (на хромосомах 1A, 2A и 5B), которые вносят вклад в признак устойчивости к бурой ржавчине. Один из этих локусов *QLr.icg-5B* (ген *LrTt2*), унаследованный от *T. timopheevii*, является главным, локализуется в районе транслокации 5BS.5BL–5GL и определяет, в среднем, 70% фенотипического проявления признака устойчивости (табл. 19, 21, рис. 10; Леонова и др., 2008; Leonova et al., 2010a, 2011). Два других локуса, *QLr.icg-1A* и *QLr.icg-2A* (ген *LrTt1*), являются минорными (обуславливают 10-12% фенотипического проявления признака).

В хромосоме 1A, согласно последним данным, локализовано три гена устойчивости к *Puccinia triticina*: *Lr10*, *Lr59* и *LrTm*, которые происходят от *Triticum aestivum*, *Aegilops peregrina* и *Triticum monococcum*, соответственно (McIntosh et al., 2013). Гены *Lr10* и *LrTm* были картированы в теломерной области короткого плеча, при этом для гена *Lr10* известна точная локализация, сцепление с молекулярными маркерами и проведено клонирование (Vasu et al., 2001; Feuillet et al., 2003). С помощью С-окрашивания было показано, что ген *Lr59* расположен в области транслокации, почти полностью замещающей хромосому 1A (Marais et al., 2008).

Сравнительный цитогенетический анализ геномов *Triticeae* показывает, что геном 1-й группы хромосом очень консервативен, а короткое плечо хромосомы 1A

характеризуется наличием районов, богатых генами (gene-rich regions) (Gill et al., 1996; Feuillet, Keller, 1999). Для *Lr10* было показано, что последовательность этого гена имеет большое сходство с геном устойчивости *RPM1 Arabidopsis thaliana*, гомологи *Lr10* были идентифицированы у риса, ячменя и сорго (Feuillet et al., 2003). Можно предположить, что локус *QLr.icg-1A* является ортологом гена *Lr10*. Об этом могут косвенно свидетельствовать данные, полученные при сравнении уровня устойчивости интрогрессивной линии 832-2 и тестерной линии RL6004 с геном *Lr10* к различным изолятам бурой ржавчины, которые позволяют предположить наличие в геноме линии 832-2 гена *Lr10* (Leonova et al., 2010b).

В хромосомах 2A и 2B, по сравнению с остальными группами хромосом, локализовано наибольшее количество из числа известных генов *Lr*, 5 и 7, соответственно. За исключением гена *Lr11*, который происходит от *T. aestivum* и точное положение которого в хромосоме 2A неизвестно, и гена *Lr38*, перенесенного из генома *Agropyron intermedium* в длинное плечо хромосомы 2A, остальные гены картированы в коротком плече (McIntosh et al., 2013). Согласно результатам, полученным в настоящем исследовании, минорный локус *QLr.icg-2A* (ген *LrTt1*) находится в районе фрагмента интрогрессии в длинном плече хромосомы 2A (Leonova et al., 2004). Локализация гена *LrTt1*, равно как и его происхождение, позволяет предположить, что это новый, ранее не описанный локус устойчивости к бурой ржавчине, унаследованный от *T. timopheevii*.

Главный локус устойчивости *QLr.icg-5B* (ген *LrTt2*), определяющий до 80% фенотипического проявления признака у интрогрессивных линий *T. aestivum/T. timopheevii*, был картирован в теломерной области длинного плеча хромосомы 5B (транслокация 5BS.5BL-5GL). Согласно литературным данным на хромосоме 5B локализовано два *Lr* гена: *Lr52*, унаследованный от *T. aestivum* и картированный в коротком плече хромосомы на расстоянии 10 сМ от микросателлитного маркера *Xgwm234*, и ген *Lr18* от *T. timopheevii* ssp. в теломерной области длинного плеча (Friebe et al., 1996; Hiebert et al., 2005). Учитывая происхождение и хромосомную локализацию можно было предположить, что локус *QLr.icg-5B* (*LrTt2*) является геном *Lr18*. Однако анализ длин фрагментов ПЦР для SSR-маркеров хромосомы 5BL у интрогрессивных линий и тестерной линии сорта Тэтчер с геном *Lr18*, и их разная восприимчивость

к различным тест-изолятам бурой ржавчины (табл. 23-24), позволяет заключить, что локус *QLr.icg-5B* (*LrTt2*) является, по-видимому, новым, более эффективным аллелем, гена *Lr18* (Leonova et al., 2010a). Известно также, что ген *Lr18* является температуро-чувствительным и становится неэффективным при температуре выше 25°C (Browder., 1980), тогда как локус *QLr.icg-5B* проявляет эффективность в большом диапазоне температур, что может быть косвенным доказательством отличий между геном *Lr18* и *QLr.icg-5B*.

Фитопатологические тесты, проведенные на линиях с единичными интрогрессиями от *T. timopheevii* позволили установить, что главный локус *QLr.icg-5B* обеспечивает эффективную защиту против популяции бурой ржавчины Западно-Сибирского региона России как на ювенильной стадии, так и на стадии взрослых растений (Тимонова и др., 2012; Timonova et al., 2013). Два минорных локуса, *QLr.icg-1A* и *QLr.icg-2A* значительно уступают по эффективности локусу *QLr.icg-5B*, однако присутствие этих локусов в геноме гибридных линий тормозит развитие заболевания. Выяснение вопроса о том, являются ли минорные локусы *QLr.icg-1A* и *QLr.icg-2A* расоспецифическими генами или генами APR, требует дополнительных экспериментов.

Литературные данные свидетельствуют, что полигенная устойчивость в сравнении с моногенной является более эффективной и продолжительной. Например, гены *Lr34* и *Lr46* в единичном состоянии не обеспечивают полного иммунитета, однако в сочетании с другими *Lr* генами значительно повышают устойчивость тех же самых генотипов (German, Kolmer, 1992). Комбинации из 4-5-ти минорных генов резистентности могут обеспечить развитие защитного ответа, близкого к иммунному (Singh et al., 2000; Kou, Wang, 2010). Мониторинг восприимчивости к бурой ржавчине линий *T. aestivum*/*T. timopheevii* свидетельствует, что линии сохраняют высокий уровень резистентности в течение продолжительного периода времени, что может быть следствием содержания в геноме линий комбинаций из нескольких генов устойчивости (Budashkina, Kalinina, 2001; Леонова и др., 2014).

Результаты картирования локусов *Lr* у иммунных линий, созданных на основе сорта Саратовская 29 (*T. aestivum* - *T. timopheevii*/*Ae. tauschii*), позволили определить локализацию QTL в районе фрагмента интрогрессии *T. timopheevii* в

хромосоме 2BS между маркерами *Xgwm257* и *Xgwm1177*, вблизи *Xgwm630* (рис. 13; Leonova et al., 2007). Согласно литературным данным в хромосоме 2B локализованы гены *Lr13*, *Lr16*, *Lr23*, *Lr35*, *Lr48*, *Lr50* и *Lr58* и локус *QLr.osu-2B* (Nelson et al., 1997; Brown-Guedira et al., 2003; Kuraparthy et al., 2007b; Bansal et al., 2008).

Гены *Lr50* и *Lr58* перенесены от *T. timopheevii* ssp. *armeniicum* и *Ae. triuncialis*, соответственно, и тесно сцеплены с микросателлитными маркерами *Xgwm382* и *Xcfd50* длинного плеча хромосомы 2B (Brown-Guedira et al., 2003; Kuraparthy et al., 2007b). Все остальные гены *Lr* унаследованы от *T. aestivum* и картированы в коротком плече этой хромосомы. Так, локус *QLr.osu-2B*, отвечающий за длительную устойчивость к бурой ржавчине, ассоциирован с маркерами *Xbarc18-2BS* и *Xbarc167-2BS* (Xu et al., 2005a); для гена *Lr23* было показано тесное сцепление с молекулярным маркером *Xtam72-2BS* (Nelson et al., 1997). QTL, определяющий устойчивость популяции ITMI к бурой ржавчине, был картирован в том же районе, что и ген *Lr23*, и имел максимум проявления вблизи *Xtam72* (Faris et al., 1999). Ген *Lr13* локализован на расстоянии 10 cM от SSR локуса *Xgwm630* (Seyfarth et al., 2000). Все перечисленные выше гены *Lr* и QTLs, также как и локусы *Lr* иммунных линий сорта C29 находятся приблизительно в одном и том же районе хромосомы согласно консенсусной карте хромосомы 2BS (Somers et al., 2004; интернет-ресурс <http://shigen.lab.nig.ac.jp/wheat>). Несмотря на одинаковую хромосомную локализацию, факт происхождения локуса *Lr* из хромосомы 2G *T. timopheevii* позволяет считать этот локус новым локусом, обеспечивающим эффективную защиту от бурой ржавчины.

В настоящем исследовании гены, определяющие устойчивость линий *T. aestivum/T. timopheevii* и *T. aestivum – T. timopheevii/Ae. tauschii* имеют разную хромосомную локализацию и различное происхождение из генома *T. timopheevii*. Несмотря на то, что гибридные линии *T. aestivum/T. timopheevii* имеют достаточно протяженные фрагменты интрогрессии в хромосоме 2B (рис. 6), в этой хромосоме не было идентифицировано локусов, проявляющих ассоциацию с устойчивостью к бурой ржавчине. Не исключено, что образец *T. timopheevii* var. *viticulosum*, использованный в качестве донора генов иммунитета, не содержит локусов *Lr* в хромосоме 2G, либо локусы находятся вне области транслокации 2BS.2GL-2BL.

Результаты картирования локусов *Lr*, перенесенных в мягкую пшеницу от различных образцов *T. timopheevii*, свидетельствуют о том, что генетические факторы, оказывающие максимальный вклад в устойчивость линий к бурой ржавчине, имеют различную хромосомную локализацию и различное происхождение: транслокация 5B/5G у линий *T. aestivum/T. timopheevii* и транслокация 2G/2В у линий ‘BC5’ и ‘BC9’, полученных на основе амфидиплоида *T. timopheevii/Ae. tauschii*. Генетический анализ, проведенный с использованием интрогрессивных линий *T. aestivum/T. timopheevii* и *T. aestivum – T. timopheevii/Ae. tauschii* свидетельствует об отсутствии аллелизма между локусами *Lr* этих линий (Будашкина и др., 2004). Совокупность изложенных фактов позволяет заключить, что контроль признака устойчивости к бурой ржавчине интрогрессивных линий *T. aestivum/T. timopheevii* и *T. aestivum – T. timopheevii/Ae. tauschii* имеет разную генетическую основу. Картированные гены *Lr* и QTLs являются новыми эффективными локусами устойчивости к бурой ржавчине, происходящими из генома *T. timopheevii*.

До настоящего времени большинство гибридных форм, полученных от скрещивания мягкой пшеницы с образцами *T. timopheevii*, содержали гены *Pm6* и *Pm27*, происходящие из хромосом 2G и 6G *T. timopheevii*, соответственно (Järve et al., 2000; Ji et al., 2008; Лихенко и др., 2009; Бадаева и др., 2010; Дружин и др., 2011). В данном исследовании регрессионным анализом не было выявлено ассоциаций признака устойчивости к мучнистой росе с маркерами SSR, специфичными для хромосом 2В, 2G, 6В и 6G. Результаты ПЦР, полученные с использованием маркеров, картированных в хромосомах 6А и 6А^t позволяют сделать заключение, что главный локус, обеспечивающий устойчивость линии 832-2 к мучнистой росе, происходит из хромосомы 6А^t *T. timopheevii* (Leonova et al., 2010b).

Из данных, опубликованных в литературе, известно, что главный локус, контролирующей устойчивость к мучнистой росе линий мягкой пшеницы с генетическим материалом *T. militinae*, локализован в длинном плече хромосомы 4А вблизи маркера *Xgwm160* (Jacobson et al., 2006, 2012). В нашем случае в длинном плече хромосомы 4А также выявлялся минорный локус *Pm*, расположенный между микросателлитными маркерами *Xgwm160* и *Xgwm855* с максимумом проявления в

районе *Xgwm160* (табл. 27). Однако результаты свидетельствуют, что маркеры, ближайшие к области максимального проявления признака (*Xgwm160*, *Xgwm832* и *Xgwm742*), амплифицируют фрагменты, специфичные для сорта Саратовская 29, что предполагает принадлежность этого локуса к геному мягкой пшеницы *T. aestivum*.

4.2. Использование SSR-маркеров для характеристики пшеницы и ее гибридов

4.2.1. Изучение генетического разнообразия пшеницы и ее гибридов с помощью SSR-маркеров

Оценка генетического разнообразия мирового генофонда растений является важным моментом для сохранения и управления генетическими ресурсами, равно как и для отбора родительских образцов с целью их дальнейшего использования в селекции. Для оценки генетического разнообразия используются различные параметры, некоторые из которых имеют недостатки, влияющие на достоверность результатов и ограничивающие их использование. Морфологические, или фенотипические, характеристики традиционно используются для характеристики разнообразия различных видов злаковых культур (Marić et al., 2004; Barakat et al., 2013). Для селекционных линий и сортов могут применяться коэффициенты, рассчитанные на основании данных родословных (Cox et al., 1986; Dreisigacker et al., 2005; Rauf et al., 2012). Однако число морфологических признаков ограничено, оценка их трудоемка и проявление признаков зависит от условий внешней среды и эпистатических взаимодействий генов. Что касается оценок, основанных на использовании родословных, то такая информация не всегда доступна, недостаточно детализирована и вследствие этого слабо коррелирует с оценками, полученными с использованием фенотипических и молекулярных данных (Graner et al., 1995; Dreisigacker et al., 2004). В последние годы для характеристики генетического разнообразия используются ДНК-маркеры, которые позволяют на молекулярном уровне оценить различия в геномном составе растительного материала, снизив тем самым негативные эффекты, возникающие от взаимодействия генов и от влияния факторов внешней среды. В работах по изучению генетического разнообразия можно использовать различные типы ДНК-маркеров в зависимости от анализируемого материала и поставленных задач. Если

целью является изучение внутри- или межгрупповых различий, достаточно использовать маркеры, выявляющие полиморфизм между образцами, такие как RAPD или ISSR (Marić et al., 2004; Abouzied, 2011; Бобошина, Боронникова, 2013). Для установления хромосомного или геномного полиморфизма, целесообразно использовать хромосом- и геном- специфичные маркеры, такие как AFLP, SSR, SNP, TRAP, SRAP, DArT (Liu et al., 2005; Reif et al., 2005; Dong et al., 2010; Zhang et al., 2011a).

Основной массив опубликованных данных по изучению генетического разнообразия включает сравнительный внутри- и межпопуляционный анализ различных видов злаковых культур, стародавних и современных сортов, а также диких и культурных сороридей, где обычно наблюдается большой диапазон изменчивости и высокий полиморфизм по изучаемым параметрам (Fahima et al., 2002; Roussel et al., 2005; Teklu et al., 2006; Митрофанова и др., 2012). Имеется ограниченное число работ, в которых генетическое разнообразие оценивается в потомстве селекционных линий, происходящих от близкородственных скрещиваний либо в результате возвратных скрещиваний (Dreisigacker et al., 2005; Liu et al., 2007; Noori et al., 2010; Barakat et al., 2013). Ограниченное число публикаций, в которых исследовали тенденции в изменении разнообразия при внутривидовых скрещиваниях, свидетельствует о том, что генетическое разнообразие новых форм существенно не меняется, а в некоторых случаях снижается по сравнению с родительскими формами (Liu et al., 2007; Jiang et al., 2010).

Создание интрогрессивных форм пшеницы в результате межвидовой гибридизации предполагает использование беккроссного и рекуррентного отборов и селекции по целевым признакам для накопления в геноме ценных аллелей генов и QTLs. Однако данные по оценке генетического разнообразия межвидовых гибридов злаковых культур, влиянию беккроссирования и селекционных факторов на его параметры немногочисленны и противоречивы. Результаты, представленные в нескольких публикациях, показывают, что индекс генетического разнообразия H у межвидовых гибридов пшеницы, риса и ржи повышается по сравнению с исходными родительскими генотипами (Akond et al., 2008; Falke et al., 2009; Deng et al., 2012). Оценка генетического разнообразия в потомстве

беккроссных линий свидетельствует о появлении новых аллелей, которые не присутствуют у родительских форм (Zhang et al., 2005b; Li et al., 2012). С другой стороны, анализ селекционных линий пшеницы из поколений F₅ и F₆ установил, что отбор по признакам устойчивости к болезням (фузариоз и желтая ржавчина) незначительно увеличивает внутри- и межлинейное генетическое разнообразие линий, которое с увеличением числа поколений после самоопыления снижается (Noori et al., 2010).

Полученные в данной работе результаты сравнительного анализа родительских сортов мягкой пшеницы и интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii*, свидетельствуют, что межвидовая гибридизация с последующим беккроссированием и отбором на устойчивость к бурой ржавчине привела к повышению генетического разнообразия гибридных линий. Линии превосходят исходные родительские сорта как по показателю «число аллелей на локус», так и по индексу Н, который отражает частоту встречаемости аллелей. Превышение индекса Н у интрогрессивных линий наблюдается суммарно для всех гомеологичных групп хромосом, за исключением 4-ой группы, при этом существенные различия отмечены для 2-ой и 6-ой групп (табл. 13-14, табл. 4 Приложения; Леонова и др. 2014). Значительное повышение индекса Н отмечается для хромосом 1А, 2А, 2В и 6В интрогрессивных линий, что, вероятно, является результатом больших перестроек в этих хромосомах.

Диапазон Н для микросателлитных локусов был практически одинаков как у интрогрессивных линий, так и у родительских сортов мягкой пшеницы и составлял 0.00 – 0.82, что соответствует литературным данным, полученным для различных сортов и видов пшеницы (Fahima et al., 2002; Khlestkina et al., 2004b; Teklu et al., 2006; Khanjari et al., 2007; Ganeva et al., 2010). Более высокий диапазон индекса Н (0.43–0.94) зафиксирован при изучении 998 сортов мягкой пшеницы из различных регионов мира (Huang et al., 2002). Аналогичные результаты продемонстрированы О.П. Митрофановой с соавт. (2012) при изучении местных сортов афганской мягкой пшеницы.

Маркеры SSR относятся к классу маркеров, отличающихся кодоминантным наследованием, и поэтому в последние два десятилетия широко востребованы в работах по изучению генетического разнообразия пшеницы. Во многих работах

для генотипирования образцов используется набор из 20-40 SSR-праймеров, предложенный X. Huang с соавт. (2002) на основании оценки полиморфизма мировой коллекции сортов мягкой пшеницы. В данном наборе для характеристики образцов используется 1-2 микросателлитных локуса на хромосому, что часто бывает недостаточно, особенно при изучении гибридов, полученных в результате отдаленной гибридизации.

Сведения разных авторов о числе маркеров, необходимых для изучения генетического разнообразия растительного материала, противоречивы. В работах некоторых исследователей достаточно было ограниченного числа маркеров (20-23) для полной дифференциации растительного материала (Хлесткина и др., 2004; Fahima et al., 1998; Prasad et al., 2000; Teklu et al., 2006). В работах других авторов, изучавших случайным образом отобранные селекционные линии пшеницы, показано, что для достоверной оценки параметров генетического разнообразия и установления филогенетических связей в группах анализируемых образцов необходимо не менее 70 маркеров (Zhang et al., 2002; You et al., 2004). Поэтому ряд исследователей для большего покрытия хромосом маркерами и более высокой информативности увеличивают число используемых маркеров. Например, J. Peng с соавт. (2009) для характеристики образцов мягкой пшеницы, восприимчивых и устойчивых к русской пшеничной тле *Diuraphis noxia*, использовали 81 SSR locus, что позволило разделить образцы на группы по степени устойчивости.

В нашей работе, в связи с наличием нуль-аллелей (отсутствие амплификации) в геноме *T. timopheevii*, число праймеров было увеличено до 143 (табл. 12), при этом хромосомы, предположительно содержавшие фрагменты чужеродного хроматина, были протестированы расширенным числом SSR-праймеров для увеличения объема генетической информации. Такое число маркеров позволило оценить меж- и внутригрупповые отличия у интрогрессивных линий и более точно определить хромосомную локализацию чужеродного хроматина и точки транслокаций (Леонова и др., 2002, 2014; Гордеева и др., 2009). Наличие нуль-аллелей не снижает эффективности использования SSR маркеров для анализа межвидовых гибридов, полученную с их помощью информацию можно рассматривать как свидетельство присутствия чужеродного хроматина или хромосомных перестроек.

Микросателлитные маркеры, использованные в настоящей работе для анализа интрогрессивных линий, являются специфичными для генома гексаплоидной пшеницы *T. aestivum* (Somers et al., 2004; Ganal, Röder, 2007). Литературные данные свидетельствуют о том, что микросателлитные праймеры, разработанные для *T. aestivum*, можно эффективно использовать для анализа геномов близкородственных видов пшеницы и злаков из отдаленных таксономических групп (Röder et al., 1995, 1998; Sun et al., 1997; Korzun et al., 1999; Leonova et al., 2009). Высокий уровень переносимости маркеров гексаплоидной пшеницы установлен для тетраплоидных видов пшеницы с геномами А и В, при изучении которых было показано, что почти 90% SSR-маркеров *T. aestivum* не только амплифицируют фрагменты у *T. durum*, *T. dicoccum* и *T. dicoccoides*, но и являются полиморфными (Fahima et al., 1998, 2002; Teklu et al., 2006; Леонова и др., 2013). В обратной ситуации, более 92% маркеров, разработанных для генома *Aegilops tauschii*, амплифицировали фрагменты и были картированы на хромосомных картах генома D гексаплоидной пшеницы (Pestsova et al., 2000; Guyomarc'h et al., 2002).

Однако уровень амплификации микросателлитных маркеров, специфичных для гексаплоидной пшеницы, в геноме отдаленных видов значительно ниже и составляет от 15 до 50% (Röder et al., 1995; Kuleung et al., 2004; Adonina et al., 2005; Leonova et al., 2009). На основании результатов изучения гибридных линий с генетическим материалом *Aegilops markgrafii* было установлено, что только 23% микросателлитных маркеров *T. aestivum* могут быть использованы для идентификации фрагментов генома этого вида (Peil et al., 1998). При картировании пшеничных SSR-маркеров в геноме ржи не более 15% праймеров амплифицировали фрагменты (Khlestkina et al., 2004a).

Уровень амплификации маркеров, установленный в настоящей работе, характерен для гибридных форм, полученных в результате отдаленных скрещиваний. Проверка маркеров на способность амплифицировать фрагменты в геноме *T. timopheevii* var. *viticulosum* свидетельствует, что 77 праймеров из 143 амплифицировали фрагменты, остальные были нуль-аллелями (табл. 4 Приложения). При этом отмечены значительные отличия между маркерами, картированными на хромосомах А, В и D геномов. Так, показано, что в геноме

T. timopheevii var. *viticulosum* амплифицируют фрагменты 70% маркеров, специфичных для генома А, около 50% маркеров генома В и 17% маркеров генома D (Леонова и др., 2002, 2008). Эти данные совпадают с результатами, полученными для других представителей пшениц группы *Timopheevi*, *T. timopheevii* ssp. *timopheevii* и *T. militinae* (Jakobson et al., 2006; Salina et al., 2006).

Амплификация SSR-маркеров, специфичных для генома D гексаплоидной пшеницы, отмечается в работах других авторов, изучавших виды злаковых культур с геномами C, S, G, H, R (Khlestkina et al., 2004a; Adonina et al., 2005; Leonova et al., 2009). По информации А. Castillo с соавт. (2010) 58 из 147 D-геномных SSR-праймеров амплифицировали фрагменты у ячменя *Hordeum chilense* и были эффективными для изучения пшенично-ячменных интрогрессивных линий. Некоторые микросателлитные маркеры, специфичные для генома D гексаплоидной пшеницы *T. aestivum*, были картированы на хромосомах геномов A^t и G *T. timopheevii* (Salina et al., 2006). Однако локализация остальных использованных в данной работе маркеров генома D, амплифицирующих фрагменты у *T. timopheevii*, неизвестна.

Одним из наиболее важных параметров для описания различий анализируемых образцов является число аллелей на SSR-локус, которое в разных исследованиях по изучению коллекций пшеницы значительно варьирует (Plaschke et al., 1995; Bertin et al., 2004; Vanzetti et al., 2013). Величина аллельного разнообразия микросателлитных локусов, в первую очередь, находится в зависимости от размера и происхождения изучаемой выборки, о чем свидетельствует значительная часть литературных данных. Например, генотипирование 480 европейских сортов мягкой пшеницы с помощью 39 микросателлитных маркеров показало, что число аллелей для разных локусов варьирует от 4-х до 40, в среднем 16.3 аллеля на локус (Roussel et al., 2005). В работе О.П. Митрофановой с соавт. (2012) при изучении 116 афганских сортов мягкой пшеницы выявлялось до 22 аллелей на локус как часто встречающихся, так и уникальных. Напротив, М. Stachel с соавт. (2000), анализируя 60 сортов пшеницы различного географического происхождения, установили, что среднее число аллелей на SSR-локус составляет 4.8.

Низкий полиморфизм SSR-локусов (3.5 аллеля на локус) был выявлен в работе по изучению 10 сортов пшеницы с помощью 49 маркеров (Bryan et al., 1997). С другой стороны, при генотипировании более 80 коммерческих сортов мягкой пшеницы из Казахстана, было установлено, что число аллелей на SSR-локус не превышает 3.3, что можно объяснить использованием сортов, районированных для данного региона и имеющих близкородственное происхождение (Абугалиева и др., 2012). Аналогичные результаты получены при изучении 102 аргентинских сортов с помощью 38 биохимических и молекулярных маркеров различного типа: число аллелей на локус варьировало от 2-х до 7-и и составляло, в среднем, 3.26 (Vanzetti et al., 2013). В настоящей работе степень полиморфизма микросателлитных локусов, рассчитанная для пяти родительских сортов мягкой пшеницы, составляла, в среднем, 2.73 аллеля на локус, что соответствует литературным данным, полученным при анализе выборок небольшого размера (Леонова и др., 2002, 2014).

Наличие уникальных аллелей, либо аллелей, специфичных для определенных генотипов, также является важной информацией, с помощью которой можно характеризовать исследуемые образцы (Vertin et al., 2004; Peng et al., 2009). В настоящей работе можно отметить SSR-локусы, имеющие аллели, специфичные для всех родительских образцов, включая *T. timopheevii*. Показано, что 10 из 143 SSR-маркеров (*Xgwm273*, *614*, *372*, *720*, *566*, *736a*, *617*, *66*, *1165*, *843*) являются высокоинформативными, т.е. позволяют дифференцировать все родительские сорта мягкой пшеницы (табл. 4 Приложения). Среди них 4 маркера (*Xgwm273*, *614*, *372*, *736a*) картированы в геноме *T. timopheevii* и амплифицируют специфические для этого вида фрагменты (Леонова и др., 2014).

Характеристика интрогрессивных линий *T. aestivum/T. timopheevii* по уровню полиморфизма микросателлитных локусов и индексу Н указывает на то, что маркеры генома В имеют, в среднем, более высокие показатели, чем маркеры геномов А и D. Такая тенденция В>А>D описана у многих авторов, независимо от типа маркерных систем, используемых для анализа, и пloidности пшеницы (Huang et al., 2002; Dreisigacker et al., 2004; Ganeva et al., 2010; Khanjari et al., 2007; Wang et al., 2007; Zhang et al., 2011a). Однако в работах некоторых исследователей сообщается, что более полиморфными могут быть другие геномы, А или D.

Например, результаты изучения эфиопских тетраплоидных видов пшеницы, показали, что геном А более полиморфный по сравнению с геномом В (Teklu et al., 2006). Аналогичные результаты получены для сортов гексаплоидной пшеницы, культивируемых в Хорватии, три генома которых были ранжированы как А>D>В на основании полиморфизма SSR-локусов (Španić et al., 2012).

Более высокий уровень полиморфизма для отдельных хромосом или геномов может быть связан с наличием интрогрессий и других перестроек, произошедших в процессе формообразования. Такие случаи в литературе приводятся. Например, значительно более высокий полиморфизм маркеров генома D по сравнению с маркерами генома В установлен у португальских образцов пшеницы, что объясняется высокой частотой интрогрессии хроматина ржи в хромосому 2D (Riberto-Carvalho et al., 2004). Аналогично, образцы *T. dicoccoides*, устойчивые к патогену желтой ржавчины, имели более полиморфный геном А, чем восприимчивые образцы (Fahima et al., 1998).

Кластерный анализ, основанный на оценке генетических дистанций, позволяет графически визуализировать сходные группы, рассмотреть внутригрупповые отношения и выявить величину сходства между образцами. Анализ группировки по результатам генотипирования интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii* показал разделение гибридных линий на пять групп согласно происхождению от соответствующих сортов мягкой пшеницы (рис. 4). Исключение составляли линии 157 и 728, которые занимали дистантные позиции в своих кластерных группах и имели наименьшее генетическое сходство с образцами, входящими в эти группы, что позволяет высказать предположение о происхождении линий 157 и 728 от других сортов мягкой пшеницы. Анализ длин продуктов ПЦР для ряда SSR маркеров подтверждает это предположение.

Дендрограмма, полученная в настоящем исследовании, демонстрирует пригодность микросателлитных маркеров не только для идентификации интрогрессивных линий, имеющих различное происхождение, но и для выявления внутригрупповых отличий. Кластеризация интрогрессивных линий согласно их происхождению означает, что линии сохраняют значительную часть сходства по геномному составу с родительскими сортами, увеличивая разнообразие за счет генетического материала, интродуцированного из генома *T. timopheevii*.

Кластеризация генетических коллекций, проведенная по данным молекулярного анализа, может быть полезной для выявления хромосомных перестроек, либо выявления образцов, содержащих селекционно-ценные локусы. Так, L. Zhang с соавт. (2011a) при использовании маркеров DArT для оценки генетического разнообразия коллекции сортов и селекционных линий пшеницы Китая с помощью кластерного анализа выявили генотипы, содержащие транслокации 1RS/1BL, происходящие от различных сортов ржи и различающиеся протяженностью. Аналогично, кластеризация образцов *T. dicoccoides* в группу с образцами, содержащими известные гены устойчивости к желтой ржавчине, позволила использовать данную информацию для отбора потенциальных родительских пар для селекции (Fahima et al., 1998, 2002).

Полученные в настоящей работе результаты свидетельствуют, что микросателлитные маркеры являются эффективным инструментом оценки генетического разнообразия интрогрессивных линий мягкой пшеницы, созданных в результате межвидовой гибридизации. Оценка параметров генетического разнообразия полезна для отбора родительских форм с целью дальнейшего их использования в научных и прикладных исследованиях.

4.2.2. Использование SSR-маркеров для выявления хромосомной локализации фрагментов интрогрессии

Определение хромосомной локализации чужеродного хроматина является важным моментом характеристики гибридных линий для дальнейшей детекции целевых локусов, влияющих на проявление признаков. Наиболее эффективными для визуализации чужеродного хроматина и выявления негеомеологичные транслокации являются цитологические методы. В настоящее время для изучения хромосомного состава используются методы дифференциальной окраски хромосом (С-окрашивание) и методы гибридизации *in situ*. С-окрашивание основано на идентификации морфологических различий (размеры хромосом и их плеч) и на различиях в рисунках хромосом, которые появляются в результате окрашивания гетерохроматиновых районов.

К настоящему времени хромосомы многих видов пшеницы, в том числе и *T. timopheevii*, кариотипированы, что делает возможным выявление различного рода перестроек и замещений в гибридных линиях (Badaeva et al., 1991; Gill et al.,

1991; Maestra, Naranjo, 1999; Rodríguez et al., 2000). Однако методом С-окрашивания можно выявить только те интрогрессии, которые содержат гетерохроматиновые районы, проявляющиеся в виде диагностических бэндов. Например, хромосомы генома *A. T. timopheevii*, содержат мало диагностических бэндов, поэтому С-окрашивание недостаточно эффективно для выявления коротких сегментов чужеродного хроматина в этих хромосомах.

Методы гибридизации *in situ* основаны на выявлении последовательностей ДНК (повторенные и уникальные последовательности, мультикопийные семейства генов), имеющих специфическое расположение на хромосомах (Jiang, Gill, 1994). Однако в большинстве случаев эти методы позволяют только фиксировать факт наличия хромосомных перестроек (транслокации, делеции), но не идентифицировать чужеродные хромосомы, участвующие в перестройках.

Недостатком цитологических маркеров является невозможность в ряде случаев оценить размеры интрогрессированных фрагментов. В последние годы разработаны ДНК-зонды и их комбинации, с помощью которых можно идентифицировать хромосомы пшеницы, однако эффективность метода ограничена числом и специфичностью зондов, для некоторых хромосом пшеницы зонды отсутствуют. На данный момент с помощью ДНК-зондов pSc119.2 и pAs1 можно идентифицировать 17 хромосом мягкой пшеницы из 21 (Schneider et al., 2003).

Для анализа генома *T. timopheevii* в качестве ДНК-зондов используют семейство повторов Spelt1, которое имеет субтеломерную локализацию на хромосомах 2A^t, 6A^t, 1G, 2G, 4G, 5G и 6G, и позволяет выявлять перестройки с участием этих хромосом в гибридных формах мягкой пшеницы (Timonova et al., 2013). Венгерскими исследователями для надежной идентификации хромосомы 6G в гибридных линиях, полученных с участием *T. timopheevii*, была использована комбинация из 4-х ДНК зондов (Uhrin et al., 2012).

Методы анализа с использованием ДНК-маркерных систем имеют некоторые преимущества перед цитологическими методами, поскольку с их помощью можно выявлять короткие фрагменты интрогрессий, определять молекулярные маркеры, специфичные для чужеродного хроматина, и проводить скрининг большого числа рекомбинантных линий одновременно. Для выявления хромосомных перестроек и оценки протяженности фрагментов интрогрессий маркеры должны обладать

следующими характеристиками: быть кодоминантными, хромосом- и геном-специфичным и высокополиморфными. Такими характеристиками обладают микросателлитные (или SSR) маркеры, которые в настоящее время широко используются для анализа геномов различных видов злаковых культур. Значительное число SSR маркеров картировано на хромосомных картах пшениц различной ploидности, в том числе *T. timopheevii* (Somers et al., 2004; Salina et al., 2006; Ganal, Röder 2007). Однако имеются некоторые ограничения в использовании маркеров в качестве инструмента для выявления чужеродного хроматина, к которым можно отнести отсутствие достаточного количества маркеров в теломерных областях хромосом и невозможность выявления негеномных транслокаций. Более точному установлению характера перестроек в рекомбинантных геномах способствует сочетание молекулярных и цитологических методов анализа (Uhrin et al., 2012; Леонова и др., 2013; Timonova et al., 2013).

В настоящей работе для генотипирования гибридных линий с генетическим материалом *T. timopheevii* были использованы SSR-маркеры, разработанные для генома гексаплоидной пшеницы и позднее картированные в геноме *T. timopheevii*. Использование SSR-маркеров позволило определить число, хромосомную локализацию и происхождение интрогрессированных фрагментов. Кроме этого, среди исследованных линий были выявлены генотипы, содержащие интрогрессированные фрагменты различной протяженности (рис. 6). Наибольшее число вариантов по длине фрагментов выявлено среди интрогрессий в хромосомах генома A, что объясняется более высоким уровнем геномной близости между A и A^t геномами по сравнению с геномами B и G (Maestro, Naranjo, 1999).

Изменение спектров амплификации маркеров генома D у шести интрогрессивных линий: 744, 760, 832-2, 206, 728 и 732 (табл. 15) позволило сделать предположение о наличии перестроек (негеномных транслокаций или делеций) в хромосомах генома D. Наличие хромосомных перестроек, идентифицированных в данной работе с помощью SSR-маркеров, частично согласуется с результатами, полученными при изучении сестринских линий *T. aestivum*/*T. timopheevii* из коллекции ИЦиГ СО РАН методами C-окрашивания и гибридизацией *in situ* (Бадаева и др., 2010; Timonova et al., 2013). Линии 744-04, 811-1, 842A, 842B и 732 (BC₁F₇₋₈) из коллекции ИЦиГ СО РАН были ранее

кариотипированы методом С-окрашивания (Бадаева и др., 2010) и результаты показали, что спектры замещений у этих линий практически полностью совпадают со спектрами замещений у сестринских линий 744, 811, 842-2 и 732 (BC₁F₂₀₋₂₂), идентифицированных в данной работе с помощью SSR-маркеров.

Косвенным подтверждением наличия транслокации в хромосоме 2D у линии 744 может быть появление морфологического признака «ветвистоколосость», генетический контроль которого осуществляется генами, расположенными в коротком плече этой хромосомы (Peng et al., 1998; McIntosh et al., 2013). Наличие интрогрессий в хромосомах 6B у линий 191, 206, 175 (*T. aestivum*/*T. timopheevii*), подтверждается результатами анализа локусов, кодирующих запасные белки (Обухова и др., 2009).

В настоящей работе у линий *T. aestivum*/*T. timopheevii* была показана высокая частота интрогрессий в хромосомах 1A, 2A, 2B, 5A, 5B и 6B (рис. 5; Leonova et al., 2011). Высокая частота замещений по 2-й гомеологической группе хромосом отмечается другими исследователями у гибридных линий, полученных от скрещивания мягкой пшеницы с представителями группы *Timopheevi*. Замещения с участием 2A^t и 2G хромосом *T. timopheevii* и *T. militinae* выявлены почти у 50% гибридных линий (Badaeva et al., 1991; Бадаева и др., 2010). Большинство гибридных линий мягкой пшеницы, полученных с участием *T. araraticum*, содержали 2G(2B) и 5G(5B) замещения и транслокации, однако перестройки в этих хромосомах не всегда коррелировали с устойчивостью к грибным болезням (Brown-Guedira et al., 1997).

Для многих линий, полученных от гибридизации мягкой пшеницы с *T. timopheevii*, *T. militinae* и *T. kiharae*, методом С-окрашивания идентифицированы как транслокации фрагмента хромосомы 5G на терминальные участки хромосом 5B или 5D, так и делеции терминальной части хромосомы 5G (Бадаева и др., 2000, 2010). Однако авторы отмечают, что перестройки 5-й группы хромосом не обязательно связаны с наличием генов резистентности, поскольку ряд линий с транслокациями 5B-5G существенно поражались бурой ржавчиной.

Генотипирование линии 832-2 показало отсутствие амплификации SSR-маркеров, специфичных для длинного плеча хромосомы 6D, что позволило предположить наличие перестроек в этой хромосоме. Согласно данным Бадаевой с

соавт. (2010) у интрогрессивных линий с генетическим материалом *T. timopheevii* встречались, преимущественно, 2 типа транслокаций, затрагивающих хромосому 6D: 6DS.6DL-6GL и T6GS.6GL-6DL, при этом в обоих случаях в этих транслокациях принимает участие хромосома 6G. Исходя из результатов молекулярно-генетического картирования линии 832-2, группа сцепления длинного плеча хромосомы 6D включает микросателлитные маркеры, картированные на хромосоме 6A^t *T. timopheevii* (рис. 16, табл. 7 Приложения; Leonova et al., 2010b). Об этом также свидетельствуют данные кариотипирования линий, происходящих от сорта Саратовская 29, предполагающие наличие транслокаций в хромосоме 6D и участие хромосомы 6A^t в этой транслокации (рис. 17, Бадаева и др., 2010; Бадаева Е.Д., неопубликованные данные).

Полученные нами данные о различиях групп интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii*, происходящих от разных сортов мягкой пшеницы, по числу фрагментов интрогрессий, согласуются результатами кариотипирования линий с генетическим материалом пшениц группы Timopheevi, которые свидетельствуют о влиянии генотипической среды сорта-реципиента на частоту замещений и транслокаций (Бадаева и др., 2010). Однако следует отметить, что по результатам этих авторов частота перестроек как у резистентных, так и восприимчивых линий была ниже, чем у линий, представленных в данной работе. Предположительно, это может быть связано разрешающей способностью методов типирования хромосомных перестроек и способностью SSR-маркеров выявлять более короткие фрагменты интрогрессий.

Об эффективности SSR-маркеров для выявления чужеродного хроматина свидетельствуют результаты генотипирования гибридных линий от скрещивания *T. timopheevii* с сортами тетраплоидной пшеницы *T. durum* (BC₁F₃₋₅), в геноме которых зафиксировано появление новых аллелей микросателлитных локусов *Xgwm 136-1AS*, *Xgwm 285-3BS*, *Xgwm 165-4BL*, *Xgwm 644-6BL*, *Xgwm 233-7AS*, *Xwmc9-7AL*, *Xgwm302-7BL* (Todorovska et al., 2013).

Получение рекомбинантных линий на основе гибридизации мягкой пшеницы с дикими и культурными сородичами и злаками из отдаленных таксономических групп является трудоемкой задачей. Уровень рекомбинации зависит от степени родства хромосом и, в случае снижения рекомбинации между гомеологичными

хромосомами либо ее полного отсутствия, для получения интрогрессивных линий используют дополнительные методические приемы: а) индукцию рекомбинации между гомеологичными хромосомами с использованием мутантов по гену Ph1, контролирующему процесс спаривания хромосом пшеницы; б) ионизирующую радиацию; в) культуру ткани (Köbner, Shepherd, 1985; Jiang, Gill, 1994; Ayala-Navarrete et al., 2007). Таким способом были получены линии с транслокациями от *Agropyron*, *Secale*, *Elymus*, *Hordeum*, содержащие гены устойчивости к грибным болезням (Pershina, Shumny, 1981; Friebe et al., 1996; Qi et al., 2008; Fu et al., 2012; Molnár-Láng et al., 2013).

Для получения исследованных в данной работе интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii*, имеющих замещения и транслокации в различных хромосомах, был использован спонтанный процесс рекомбинации между гомеологичными хромосомами, при этом были получены линии, содержащие как фрагменты различной длины, так и негомеологичные транслокации. Анализ протяженности фрагментов в геноме интрогрессивных линий свидетельствует, что в хромосомах генома А встречаются как короткие, так и длинные фрагменты, тогда как интрогрессии в хромосомах генома В обычно имеют более протяженные фрагменты (Timonova et al., 2013).

В литературе нет детальных исследований по оценке размера чужеродного хроматина у гибридных линий, полученных в результате близкородственных и отдаленных скрещиваний. Немногочисленные данные свидетельствуют о том, что чужеродный хроматин встраивается, в основном, большими сегментами, размеры которых зависят от степени гомологии хромосом. Анализ коллекции интрогрессивных линий мягкой пшеницы *T. aestivum* с единичными интрогрессиями от *Ae. tauschii* в хромосомах генома D показал, что чужеродные фрагменты по протяженности варьировали от 20 до 60 сМ, что составляло от 10 до 50% длины хромосомы (Pestsova et al., 2006).

В некоторых работах приводится информация о создании гибридных линий, имеющих большой диапазон различий по длинам интрогрессированных фрагментов. Большие вариации по протяженности фрагментов интрогрессии (от 1.5 до 62.5 сМ) обнаружены у рекомбинантных линий, полученных от скрещивания мягкой пшеницы с синтетической пшеницей *T. carthlicum*/*Ae. tauschii*, при этом не

выявлено различий в размерах фрагментов в зависимости от их хромосомной локализации (Liu et al., 2006). Уменьшение длины фрагмента, содержащего ген устойчивости к стеблевой ржавчине *Sr22*, отмечено у линий *T. aestivum/T. boeoticum*, несмотря на сниженную рекомбинацию между хромосомами генома А этих видов (Olson et al., 2010b). Аналогичные результаты приводятся в работе по получению и характеристике интрогрессивных линий, содержащих ген *Sr39* от *Aegilops speltoides* (Yu et al., 2010). Несмотря на низкую гомологию хромосом 2В *T. aestivum* и 2S *Ae. speltoides* авторам удалось получить гибридные линии с редукцией чужеродного фрагмента почти в 2 раза.

В работах, где изучались гибридные образцы, полученные от видов группы *Timopheevi*, оценка длин интрогрессивных фрагментов не проводилась, отмечалась только более низкая рекомбинационная способность хромосом В и G по сравнению с хромосомами А и А^t (Badaeva et al., 1991; Brown-Guedira et al., 1996; Rodríguez et al., 2000). Исключение составляют данные W. Тао с соавт. (2000), которые анализируя изогенные линии с геном *Pm6* от *T. timopheevii*, выявили 6 типов донорских фрагментов хромосомы 2G, различающихся по длине.

Уменьшение длины интрогрессированных фрагментов является одним из важных моментов процесса создания селекционных линий-доноров. Достаточно часто протяженные участки интрогрессий, перенесенные в геном мягкой пшеницы в результате межвидовой гибридизации, содержат нежелательный генетический материал, негативно влияющий на проявление хозяйственно-важных признаков. Поэтому процесс создания межвидовых гибридов должен обязательно включать этапы характеристики линий по длине фрагментов и подбора маркеров, пригодных для оценки рекомбинационных событий.

4.2.3. Использование SSR маркеров в схемах маркер-ориентированной селекции

В настоящее время технологии MAS почти повсеместно используются в практических целях для создания новых селекционных форм пшеницы. Период применения SSR-локусов в схемах MAS насчитывает порядка 20 лет с момента разработки и картирования маркеров этого типа в геноме различных видов злаков (Xu, 2010). В литературе имеется много примеров использования маркеров SSR для выявления генов/QTLs, контролируемых хозяйственно-ценные признаки, переноса

генов в другие генотипы и пирамидирования генов (табл. 4, табл. 1-3 Приложения). Однако следует отметить, что в большинстве случаев практическое применение маркеров в схемах MAS ограничивается признаками, которые определяются небольшим числом генетических локусов, как, например, локусы резистентности.

В данном исследовании маркеры SSR были использованы для создания линий-доноров главного локуса устойчивости к бурой ржавчине и его последующего переноса в восприимчивые формы мягкой пшеницы. Было показано, что с помощью специфичных для фрагментов транслокации маркеров в схеме MABS удалось получить линии, содержащие единичные транслокации с целевым локусом в хромосоме 5BL уже на стадии третьего беккросса. При этом размер анализируемой популяции не превышал 200 растений (рис. 20). Аналогично, отбор потомства от скрещивания восприимчивой к бурой ржавчине линии мягкой пшеницы с линией-донором локуса *QLr.icg-5B*, проведенный под контролем маркеров, наиболее близко расположенных к локусу, позволил отобрать генотипы, содержащие *QLr.icg-5B* в гомозиготном состоянии уже на стадии популяции F₂ (табл. 37). Это совпадает с литературными данными, свидетельствующими об эффективности использования SSR-маркеров в схемах MAS для выявления генов устойчивости к болезням, происходящих от родичей мягкой пшеницы (Feuillet et al., 2005; Varshney et al., 2007; Gupta et al., 2010).

Как и большинство маркеров, разработанных на основании нейтральных последовательностей ДНК, маркеры SSR имеют ряд недостатков для их использования в схемах MAS. Для эффективного использования молекулярных маркеров, в том числе и SSR, необходимо тесное сцепление маркера с локусом. Кроме этого, на диагностическую способность маркера выявлять целевой локус в другом генетическом окружении могут влиять аллельные варианты локуса, его происхождение и гомоплазия (Collard, 2005). Пример гомоплазии можно привести для гена *Sr2* устойчивости к стеблевой ржавчине. Было установлено, что SSR-маркер *Xgwm533*, тесно сцепленный с геном *Sr2*, оказался непригодным для диагностики гена, поскольку фрагменты ПЦР были одинаковыми по длине у чувствительных и устойчивых форм (Spielmeier et al., 2003). Секвенирование этих последовательностей показало, что различия составляют всего несколько пар

нуклеотидов, что не влияло на длину диагностического фрагмента ПЦР (Hayden et al., 2004).

Известно, что перенос чужеродного генетического материала при межвидовой гибридизации, происходит крупными фрагментами, при этом частота рекомбинации зависит от степени гомеологии хромосом. Поэтому для отбора генотипов, содержащих чужеродные гены, бывает достаточно одного специфического маркера. Так, результаты создания интрогрессивных линий *T. aestivum/T. timopheevii* с единичными фрагментами интрогрессии свидетельствуют, что после третьего беккросса длина фрагментов транслокации, происходящих из хромосом генома G *T. timopheevii*, остается практически без изменения, в то время, как фрагменты хромосом генома A^t становятся существенно короче (Timonova et al., 2013). Полученные данные позволили предположить, что для выявления транслокаций с участием хромосом генома G достаточно одного специфического SSR-маркера. Однако проверка потомства популяции F₂ с помощью трех микросателлитных маркеров, специфичных для фрагмента транслокации 5BS.5BL-5GL, содержащих локус *Q_{Lr.icg-5B}*, позволяет предположить наличие рекомбинантов по фрагменту транслокации (табл. 37-38). Поэтому для более точного контроля процесса переноса целевого локуса *Q_{Lr.icg-5B}* в восприимчивые формы необходимо использовать не менее двух SSR-маркеров, фланкирующих данный локус.

4.3. Влияние генетического материала чужеродных интрогрессий на хозяйственно-ценные признаки мягкой пшеницы

4.3.1. Сравнение хромосомной локализации локусов хозяйственно-ценных признаков в геноме интрогрессивной линии *T. aestivum/T. timopheevii* с картированными ранее генами и QTLs

Большинство хозяйственно-ценных признаков пшеницы, особенно признаки урожайности и качества зерна, являются количественными и контролируются большим числом локусов. Важным моментом при использовании сородичей и синтетических образцов мягкой пшеницы для создания новых селекционных форм является не только определение хромосомной локализации интрогрессированного генетического материала, но и оценка степени его влияния на морфологические

признаки, длину вегетационного периода и признаки, определяющие продуктивность и качество зерна.

Сравнение локализации QTLs, ассоциированных с хозяйственно-ценными признаками, проведенное в данной работе, показывает, что локусы, картированные на основании оценок в разные сезоны вегетации, находятся в одних и тех же районах хромосом и с максимальным проявлением (величина LRS) вблизи одних и тех же микросателлитных маркеров. Наблюдаемые между QTLs отличия относятся только к величине вклада локуса в фенотипическое проявление признака и степени достоверности, что позволяет предположить, что различия вызваны влиянием условий окружающей среды, а не разными аллелями. Также следует отметить, что для некоторых хромосом характерно наличие районов с высокой концентрацией QTLs. К ним относятся хромосомы 2 и 5 гомеологических групп и хромосомы 3D, 4B, 6D и 7B. Наиболее высокая концентрация QTLs наблюдается в длинном плече хромосомы 5B, коротком плече хромосомы 7B и длинном плече хромосомы 6D.

Результаты также свидетельствуют, что локусы, оказывающие влияние на разные признаки, расположены между одними и теми же микросателлитными маркерами. Так, ряд локусов, ассоциированных с признаками урожайности, находится, приблизительно, в одинаковых интервалах SSR-маркеров и с одинаковым максимумом проявления признака (LRS). К таким локусам относятся QTLs для признаков число зерен в колосе, масса зерна с колоса и масса 1000 зерен (хромосомы 2AL, 5BL, 7AL), число продуктивных побегов, масса зерна с колоса и масса 1000 зерен (3DL и 5BL), число продуктивных побегов и масса зерна с растения (5AL, 5DS), масса зерна с колоса и масса зерна с растения (6DL), число продуктивных побегов, масса зерна с растения и масса 1000 зерен (7BS) (рис. 19). Одинаковую локализацию QTLs можно отметить и для других признаков, таких как всходы-колошение и высота растения (2BS, 2DS, 4BL, 5AL, 6AL), число продуктивных побегов и длина колоса (3BL, 3DL). Такие результаты позволяют предположить, что одни и те же генетические факторы ответственны за контроль этих признаков.

Наличие кластеров QTLs, ассоциированных с адаптивными признаками, урожайностью и устойчивостью к различным видам стресса, показано во многих работах для хромосом 2-ой, 4-ой, 5-ой и 6-ой гомеологических групп, а также

хромосом 3D и 7B (Börner et al., 2002; Liu et al., 2005; McCartney et al., 2005; Huang et al., 2006; Maccaferri et al., 2008; Wang et al., 2009; Ramya et al., 2010; Wu et al., 2012). Это предполагает либо наличие сцепления между локусами, определяющими разные признаки, либо плейотропное влияние одних и тех же локусов на разные признаки. Так, установленным является факт, что аллели гена *Rht8* в коротком плече хромосомы 2D, могут оказывать влияние на высоту растения как по отдельности, так и в сочетании с генами *Ppd* (Börner et al., 1993; Korzun et al., 1998). Аналогично, гены ответа на яровизацию влияют на многие процессы, связанные с ростом и развитием растений (Stelmakh, 1993; Trevaskis et al., 2007; Distelfeld et al., 2009).

Для признака период всходы-колошение в настоящем исследовании картировано 6 локусов на хромосомах 2B, 2D, 4B, 5A, 5B и 6A (табл. 34). Согласно данным разных исследователей локусы, определяющие появление колоса и сроки цветения, были выявлены в хромосомах 2B, 2D, 3A, 4A, 5A, 5D, 6D и 7B (Börner et al., 2002; Xu et al., 2005b; Narasimhamoorthy et al., 2006; Kuchel et al., 2006; Cuthbert et al., 2008). При этом большинство авторов указывают, что локусы в хромосомах 2B и 2D вносят наиболее высокий вклад в фенотипическое проявление признаков. Известно, что в хромосомах 2BS и 2DS находятся гены *Ppd-B1* и *Ppd-D1*, влияние которых на период всходы – колошение и время цветения достоверно установлено (Стельмах, Мартынюк, 1998; Worland et al., 1998; Mohler et al., 2004; Goncharov, Watanabe, 2005; Okoń et al., 2012). В ряде работ показано, что гены *Ppd* способствуют не только уменьшению продолжительности периода до колошения, но и повышению урожая и его компонентов (Мережко и др., 1997; Foulkes et al., 2004; Файт, Федорова, 2007).

У линий *T. aestivum/T. timopheevii* наибольшее влияние на этот признак оказывает локус *QHd.icg-2B* ($R^2=36.2$), картированный в коротком плече хромосомы 2B с максимумом проявления вблизи маркера *Xgwm1067*. Локализация данного локуса совпадает с локализацией гена *Ppd-B1*, который находится между маркерами *Xgwm257* и *Xgwm148* (Mohler et al., 2004). В геноме сорта Саратовская 29 присутствуют все три известных гена *Ppd*, при этом установлено, что в хромосоме 2B находится доминантный аллель *Ppd-B1*, укорачивающий сроки появления колоса (Майстренко О.И., неопубл. данные; Maystrenko, Aliev, 1985;

Елибай и др., 2012). Согласно последним данным в коротком плече хромосомы 2G *T. timopheevii* был идентифицирован локус, обозначенный *Ppd-G1*. Сравнительный анализ более 600 представителей тетраплоидных видов пшеницы, включая *T. timopheevii* и *T. araraticum*, с помощью маркеров, специфичных для интронных последовательностей генов *Ppd-A1*, *Ppd-B1* и *Ppd-G1* с последующим секвенированием этих районов, выявил значительные отличия в нуклеотидных последовательностях *Ppd-B1* и *Ppd-G1* (Takenaka, Kawahara, 2013). Исходя из этих данных, можно предположить, удлинение периода всходы-колошение связано с заменой фрагмента хромосомы 2В сорта Саратовская 29, содержащего ген *Ppd-B1*, на фрагмент хромосомы 2G *T. timopheevii*.

В хромосоме 5А, дистальнее области локализации гена *Vrn-A1*, был картирован минорный локус *QNd.icg-5A* от *T. timopheevii*, также оказывающий негативный эффект на сроки колошения интрогрессивной линии (рис. 19, табл. 34). Наличие в данном районе хромосомы локусов, ответственных за сроки колошения и созревания было показано в ряде работ. В свое время К. Като с соавт. (1999), анализируя линии Chinese Spring, рекомбинантные по хромосоме 5А, картировали локус *QEet.ocs.1* от *T. spelta*, ускоряющий сроки колошения, который расположен дистальнее гена *Vrn-A1*. В том же районе хромосомы 5AL был локализован локус *QEet.fcu-5AL*, уменьшающий сроки колошения рекомбинантных инбредных линий *T. aestivum/T. carthlicum* (Liu et al., 2005). Замена фрагмента хромосомы 5AL сорта Саратовская 29 на фрагмент хромосомы 5A^t *T. timopheevii* приводит к удлинению сроков колошения линии 832-2, что может объяснить элиминированием генетического материала сорта С29, содержащего локусы, ответственные за колошение.

В длинном плече хромосомы 5В картирован минорный локус *QNd.icg-5B*, унаследованный от мягкой пшеницы, который укорачивал сроки колошения интрогрессивной линии 832-2 (табл. 34). *QNd.icg-5B* находится приблизительно в том же районе молекулярных маркеров, что и ген признака скороспелости мягкой пшеницы *Eps-5BL*, но дистальнее гена *Vrn-B1* (Leonova et al., 2003; Toth et al., 2003). По последним данным в районе локализации *QNd.icg-5B* в геноме озимых сортов пшеницы европейского происхождения методом ассоциативного

картирования был выявлен новый локус, укорачивающий сроки колошения, гомеологичный гену *Hdb* фотопериодизма риса (Zanke et al., 2014).

Высота растения определяется большим числом генных локусов, однако опубликованные результаты свидетельствуют, что локусы в хромосомах 2-ой и 4-ой групп вносят наиболее существенный вклад в формирование этого признака, и стабильно проявляются в различных условиях внешней среды (Börner et al., 2002; Huang et al., 2006; Liu et al., 2006; Kunert et al., 2007). В качестве основных генов-кандидатов рассматриваются гены короткостебельности *Rht*, картированные в этих хромосомах.

О влиянии генетических факторов, интрогрессированных в хромосому 4В от диких видов и синтетических видов пшеницы, на высоту растения указывается в публикации разных авторов. Так, высота интрогрессивных линий мягкой пшеницы с генетическим материалом *T. carthlicum* находится под положительным влиянием локуса, расположенного вблизи маркера *Xgwm113-4B*, который на консенсусных картах мягкой пшеницы входит в группу сцепления с маркером *Xgwm495* (Liu et al., 2006). В другом исследовании в хромосоме 4В (маркер *Xgwm149*) были выявлены локусы, унаследованные от диких сородичей пшеницы и синтетических видов, увеличивающие высоту растения (Huang et al., 2003a, 2004).

Согласно данным, полученным в настоящей работе, в хромосоме 4В было детектировано 2 локуса разного происхождения, один из которых, *QHt.icg-4B-1*, находится в районе локализации *Xgwm495* и происходит из генома *T. aestivum*, а другой локус, *QHt.icg-4B-2*, имеет максимум проявления вблизи *Xgwm149* и унаследован от *T. timopheevii* (рис. 19, табл. 34). Локусы разнонаправлено действуют на проявление признака, при этом локус *T. timopheevii* вызывает снижение высоты растения. Исходя из хромосомной локализации локуса *QHt.icg-4B-2* и его влияния на высоту растения, можно предположить, что этот локус относится к семейству генов *Rht*. Что касается QTL в хромосоме 2D (*QHt.icg-2D*), то его ассоциация с высотой растения объясняется либо наличием в этом районе гена *Rht8*, либо плейотропным влиянием гена *Ppd-D1*, который по данным разных авторов картирован в районе SSR-маркеров *Xgwm296* и *Xgwm261* (Xu et al., 2005b; Narasimhamoorthy et al., 2006; Pestsova et al., 2006). О наличии доминантного гена

Ppd-D1 у сорта Саратовская 29 сообщалось ранее в работе О.И. Майстренко и Е.Б. Алиева (Maystrenko, Aliev, 1985).

Аналогично, ассоциацию *QHt.icg-2B* с высотой растения можно объяснить влиянием *Ppd-G1*, расположенного в области транслокации 2G/2B. Эти данные согласуются с результатами французских исследователей, которые в районе локализации гена *Ppd-B1* картировали QTL с отрицательным аддитивным эффектом на высоту растения (Sourdille et. al., 2003).

В опубликованной литературе имеется 2 свидетельства об ассоциациях маркеров хромосомы 6A с высотой растений, однако в отличие от локуса *QHt.icg-6A*, эти QTLs были картированы в коротком плече хромосомы (Börner et al., 2002; Liu et al., 2005).

Два предполагаемых QTLs с отрицательным эффектом на признак высота растения были детектированы на хромосоме 6D, один из которых принадлежит мягкой пшенице, другой *T. timopheevii* (рис. 19). Стоит отметить, что локус *QHt.icg-6D-2* происходит из хромосомы 6A^t и если сравнивать положение этого локуса на хромосоме и аддитивный эффект на признак, то возможно этот QTL является гомеологом *QHt.icg-6A*.

В ряде работ сообщается о генетических факторах в хромосоме 7B, которые ассоциируются с признаком высота растения. Один из таких локусов, *QHt.crc-7B*, специфичный для канадских яровых сортов пшеницы, располагается вблизи SSR маркера *Xgwm333-7BS*, другой, *QHt.fra-7B*, находится в длинном плече хромосомы 7B (Cadalen et al., 1998; McCartney et al., 2003). В коротком плече хромосомы 7BS в районе маркеров *Xgwm400* и *Xgwm46* были картированы гены *Vrn-B3*, *Ppd-B2* и 2 генных локуса *QVrn.ipk-7B* и *QGpc.ipk-7B*, контролирующие ответ на яровизацию и содержание белка в зерне (Yan et al., 2006; Khlestkina et al., 2009). Локализация этих локусов практически совпадает с областью максимального проявления *QHt.icg-7B*, картированного в данной работе.

Для признака длина колоса выявлена ассоциация с шестью QTLs в хромосомах 1B, 2D, 3B, 3D, 5B и 7B. В литературе имеется не очень большой объем информации о предполагаемых QTLs для этого признака и о генах-кандидатах, принимающих участие в его регуляции. У растений популяции ITMI был выявлен локус на хромосоме 1BL (*QEl.ipk-1B*), который увеличивал длину

колоса (Börner et al., 2002). О влиянии фрагмента интрогрессии от *Ae. tauschii* в хромосоме 3D на длину колоса сообщается в работе Е. Песцовой с соавт. (Pestsova et al., 2006), установивших, что интрогрессивные линии с транслокациями в хромосоме 3DL отличаются более длинным колосом, чем сорт Chinese Spring, на основе которого созданы линии.

В геноме мягкой пшеницы известны три главных гена, которые влияют на морфологию колоса: *Q*, *S* и *S*. Ген *Q* находится в хромосоме 5AL и оказывает плеiotропный эффект на многие признаки, такие как длина колоса и его форма, обмолачиваемость зерна, высота растения, время колошения (Faris et al., 2003; Zhang et al., 2011b). Клонирование гена *Q* показало, что он входит в семейство транскрипционных факторов, которые участвуют в регуляции развития растений (Simons et al., 2006; Zhang et al., 2011b). Однако в данной работе не было выявлено стабильных QTLs в хромосоме 5AL, ассоциированных с длиной колоса.

Ген *S* расположен в длинном плече хромосомы 2D ближе к центromере и в доминантном состоянии определяет компактную форму колоса; ген *S* находится на хромосоме 3D и определяет сферококкоидную форму зерна и компактность колоса (Sears, 1947; Johnson et al., 2008). Имеются также свидетельства, о наличии ассоциаций признака длина колоса с геном *Rht-5*, локализованным в хромосоме 3B (Daoura et al., 2013). Картированные в данной работе QTLs, ассоциированные с длиной колоса, находятся вне областей локализации генов *S*, *S* и *Rht-5*.

Семь локусов было картировано для признака число продуктивных побегов, при этом три QTLs на хромосомах 3B, 3D и 7B расположены в одном интервале микросателлитных маркеров с локусами, влияющими на длину колоса, а локус *QTn.icg-2B* в коротком плече хромосомы 2B колокализуется с QTL, определяющим высоту растения. Хромосомная локализация генетических факторов, определяющих данный признак, исследована мало. Ограниченное число публикаций свидетельствуют о наличии в хромосомах мягкой пшеницы 1AS и 2AS генов *tin1* и *Tin2*, ингибирующих число побегов (Spielmeyer, Richards, 2004; Suenaga et al., 2005). В данном исследовании в этих хромосомах также картированы QTLs, которые унаследованы от *T. timopheevii*, однако, в отличие от литературных данных, QTL на хромосоме 2AS оказывал положительный аддитивный эффект.

Ингибирующее влияние генетических факторов хромосомы 2AS на число побегов связывают с влиянием гена *Ppd-A1*, расположенного в интервале микросателлитных маркеров *Xwmc177-Xgwm1198* (Maccaferri et al., 2008; Wilhelm et al., 2009). Однако в нашем случае фрагмент *T. timopheevii*, содержащий локус *QTn.icg-2A*, был картирован в теломерной области хромосомы 2AS, вне области локализации *Xgwm1198*, и оказывал положительное аддитивное действие на признак. Исходя из локализации *QTn.icg-2A* и его влияния на признак, вряд ли можно рассматривать ген *Ppd-A1* в качестве реального кандидата для локуса *QTn.icg-2A*.

Связь локуса *QTn.icg-2B* в хромосоме 2B с признаком число продуктивных побегов, как и в случае признака период всходы – колошение, можно отнести к влиянию гена *Ppd-G1*, перенесенного от *T. timopheevii*, либо отсутствию *Ppd-B1* вследствие транслокации 2G/2B, что приводит к удлинению сроков вегетации и усилению кущения. Для признаков всходы-колошение и число побегов в ряде работ наблюдаются положительные корреляции, т.е. генотипы с более ранним цветением имеют меньше побегов. Такие эффекты были отмечены в работе А. Worland с соавт. (1998), которые установили, что ген *Ppd-B1a* ускоряет время цветения, но оказывает ингибирующий эффект на число побегов и число колосков в колосе.

Ранее в хромосоме 1AS в районе микросателлитного маркера *Xgwm136* был картирован рецессивный ген *tin1*, который ингибировал кустистость у пшеницы, в последствии другими авторами в этом же районе хромосомы был выявлен QTL, также оказывающий значительный ингибирующий эффект на признак (Spielmeier, Richards, 2004; Suenaga et al., 2005). В настоящей работе локус от *T. timopheevii* *QTn.icg-1A* в хромосоме 1AS с отрицательным аддитивным эффектом, имеет максимум проявления вблизи маркера *Xbarc263* (район локализации *Xgwm136* на консенсусных картах гексаплоидной пшеницы; Somers et al., 2004). Это позволяет сделать предположение, что *QTn.icg-1A* может быть ортологом гена *tin1*, унаследованным от *T. timopheevii*.

Наиболее высокий позитивный вклад в проявление признака число продуктивных побегов оказывал локус *QTn.icg-5A* ($R^2=17.1$) от *T. timopheevii*. На генетической карте хромосомы 5A локус расположен дистальнее гена *Vrn-A1*, но,

приблизительно, в том же районе, что и гены *Q* и *Vrn-A2* (Kato et al., 1999; Yan et al., 2004; Trevaskis et al., 2007). На данный момент в сорте Саратовская 29 установлено наличие только двух доминантных генов: *Vrn-A1* и *Vrn-B1* (Майстренко, 1992).

В литературе имеется информация о QTLs в хромосоме 3В, происходящих от диких видов и синтетических образцов пшеницы и влияющих на число побегов (Huang et al., 2003a; Narasimhamoorthy et al., 2006), однако локусы картированы в других районах хромосомы по сравнению с *QTn.icg-3B*. Локус *QTn.icg-7B* в коротком плече хромосомы 7В локализован в одном кластере с QTLs, ассоциированными с признаками высота растения, длина колоса, число колосков в колосе и признаками урожайности (рис. 19). В этом районе хромосомы (маркер *Xgwm400*) картирован ген ответа на яровизацию *Vrn-B3* и ген фотопериода *Ppd-B2*, которые оказывают влияние на рост и формирования растений пшеницы (Yan et al., 2006; Khlestkina et al., 2009). Однако в настоящее время нет данных о наличии этих генов у сорта мягкой пшеницы Саратовская 29.

Четыре локуса в хромосомах 2В, 4В, 5А и 7В было картировано для признака число колосков в колосе, три из которых находятся в районах локализации генетического материала *T. timopheevii* (табл. 34, рис. 19). Локус *QSpn.icg-5A* с отрицательным аддитивным эффектом находится в одном районе хромосомы с локусом *QHd.icg-5A*, контролирующим время колошения. Оба этих QTLs картированы в длинном плече хромосомы 5AL в районе локализации гена *Q*, оказывающего плейотропный эффект на ряд признаков мягкой пшеницы. О наличии QTL, влияющего на число колосков в колосе у рекомбинантной по хромосоме 5А линии сорта Chinese Spring, сообщается в работе К. Kato с соавт. (1999, 2000), установивших, что локус *QEet.ocs-5A.1*, расположенный дистальнее гена *Vrn-A1*, оказывает комплексное влияние на время колошения, число побегов и число колосков в колосе.

Известно, что урожайность относится к сложным количественным признакам, которые контролируются большим числом генных локусов и находятся под сильным влиянием условий внешней среды. Фенотипическая селекция на урожайность является трудоемким и затратным по времени процессом. С помощью молекулярных методов и картирования QTL можно определить районы хромосом,

ассоциированные с урожайности и его компонентами, и возможных генов-кандидатов, играющих основную роль в генетическом контроле этих признаков. Для пшеницы в качестве основных компонентов структуры урожая рассматриваются признаки число зерен в колосе, масса зерна с колоса, масса 1000 зерен, масса зерна с растения.

Для признаков, влияющих на урожайность интрогрессивной линии 832-2 (число зерен в колосе, масса зерна с колоса, масса 1000 зерен и масса зерна с растения) было картировано 20 локусов, из них 6 QTLs находятся в районах интрогрессии генома *T. timopheevii* (табл. 34, рис. 19). Локализация QTLs, картированных в данной работе, совпадает с данными многих исследователей, которые выявили в аналогичных либо близко расположенных районах хромосом локусы, влияющие на признаки урожайности (Börner et al., 2002; Huang et al., 2003a, 2004; Liu et al., 2006, Wang et al., 2009; Ramya et al., 2010; Maphosa et al., 2014).

Согласно литературным данным и результатам, полученным в данной работе, наибольшее число QTLs, оказывающих влияние на компоненты урожая, картировано в хромосомах 2A и 5B. Фрагмент интрогрессии *T. timopheevii* в хромосоме 2A содержит локусы *QGne.icg-2A*, *QGwe.icg-2A* и *QTgw.icg-2A* для признаков число зерен в колосе, вес зерен с колоса и масса 1000 зерен. QTL для признака число зерен в колосе, унаследованный от синтетической пшеницы (Huang et al., 2004), совпадает с *QGne.icg-2A* как по интервалу маркеров, так и по влиянию на признак. По данным R. Wang с соавт. (2009) локус *QGwe.nfc1-2A* с положительным аддитивным эффектом на признак масса зерна с колоса находится в том же интервале маркеров, что и *QGwe.icg-2A*. QTLs, унаследованные от сородичей мягкой пшеницы *T. carthlicum*, *T. turgidum* и *T. dicoccum* (Huang et al., 2003a, 2004; Liu et al., 2006), с положительным эффектом на признак масса 1000 зерен картированы в том же интервале микросателлитных маркеров *Xgwm95* – *Xgwm372* хромосомы 2A что и локус *QTgw.icg-2A* от *T. timopheevii*.

Четыре локуса, ассоциированные с урожайностью, были идентифицированы в хромосоме 5B. Локусы *QGwe.icg-5B* и *QTgw.icg-5B-1*, определяющие массу зерна с колоса и массу 1000 зерен, происходят от *T. aestivum*, другие два, *QGne.icg-5B* и *QGwe.icg-5B-2* (число зерен с колоса и масса 1000 зерен), от *T. timopheevii* (табл.

34). Все локусы оказывали положительный аддитивный эффект на признаки урожайности. Локус, унаследованный от *T. turgidum* с положительным эффектом на признак масса 1000 зерен, расположен в том же интервале маркеров, что и *QTgw.icg-5B-2* от *T. timopheevii* (Huang et al., 2004).

Поскольку локусы *QGne.icg-5B* и *QTgw.icg-5B-2* находятся в непосредственной близости от локуса устойчивости к бурой ржавчине *QLr.icg-5B* на генетической карте хромосомы 5BL, можно предположить, что положительное влияние этих QTLs на признаки урожайности связано с защитным эффектом главного локуса устойчивости. Так, стабильное влияние локусов *QGne.icg-5B* и *QTgw.icg-5B-2* на число зерен в колосе и массу 1000 зерен отмечено в 2007 и 2009 гг., которые отличались повышенным инфекционным фоном патогена бурой ржавчины, тогда как по результатам 2012 г., в условиях низкого инфекционного фона, не было обнаружено достоверного влияния QTLs на эти признаки.

Для признака масса зерна с растения, который исследователи рассматривают также в качестве компонента урожая, картировано 5 QTLs в хромосомах 5A, 5D, 6D и 7B, при этом в хромосоме 6D в коротком и длинном плечах хромосомы, локализовано два локуса с разным вкладом в фенотипическое проявление признака. В хромосомах 5D (ближайший маркер *Xgdm115*), 6D (*Xgdm14*) и 7B (*Xgwm400*) были идентифицированы локусы от *T. carthlicum*, *T. durum* и *T. aestivum*, позитивно влияющие на массу зерна с растения, локусы на хромосомах 6D и 7B находятся в одном интервале микросателлитных маркеров, что и *QGwp.icg-6D-2* и *QGwp.icg-7B*, картированные в данной работе (рис. 19; Huang et al., 2004, 2006; Liu et al., 2006; Massaferrì et al., 2008). Наиболее высокий вклад в фенотипическое проявление данного признака установлен для локуса в хромосоме 5AL, расположенного в области транслокации 5A/5A^t (табл. 34).

Анализ литературных данных по хромосомной локализации QTLs, ассоциированных с урожайностью и его компонентами, не позволяет в настоящее время однозначно ответить, какие из известных генов могут оказывать влияние на конечные результаты урожая. Кроме генов *Q*, *Vrn* и *Ppd*, картированных в хромосомах 2-й и 5-й и гомеологичных групп, к настоящему времени не выявлено других генов-кандидатов (Kato et al., 2000; Förster et al., 2013; Maphosa et al., 2014).

4.3.2. Влияние фрагментов генома, интрогрессированных от *T. timopheevii*, на хозяйственно-ценные признаки мягкой пшеницы

Оценка интрогрессивной линии 832-2 по комплексу хозяйственно-ценных признаков показала, что линия отличается от исходного родительского сорта мягкой пшеницы Саратовская 29 и сорта Скала, использованного для создания картирующей популяции, по ряду признаков, при этом по некоторым из них наблюдаемые отличия имеют положительные тенденции (табл. 28, 30, рис. 11 Приложения). Так, растения этой линии имеют укороченную соломинку и более длинный колос, по числу продуктивных побегов и массе 1000 зерен превышают сорта Саратовская 29 и Скала. Полученные результаты позволяют предположить, что в генотипе интрогрессивной линии *T. aestivum/T. timopheevii* могут содержаться генетические факторы, положительно влияющие на хозяйственно-ценные признаки.

О том, что в геноме дикорастущих видов могут в скрытом виде содержаться ценные аллели генов, которые не проявляются фенотипически, было показано в работах по переносу локусов от диких видов томатов *Lycopersicon* в коммерческие сорта методом АВ-QTL анализа (advanced backcross QTL analysis) (Tanksley, Nelson, 1996; Fulton et al., 2000). Геном диких и культурных сородичей пшеницы и злаков из отдаленных групп исторически использовался для улучшения пшеницы по генам иммунитета. Так, транслокация 1RS/1BL является одной из наиболее часто используемых в мировых селекционных программах, поскольку она несет комплекс генов иммунитета к мучнистой росе и болезням ржавчины (*Lr26*, *Sr31*, *Yr9*, *Pm8*) (Mohler et al., 2001; Mago et al., 2005a). Хотя имеется негативное влияние локуса *Sec-1*, кодирующего ϵ -secalin (секалина – запасные белки зерна ржи), на хлебопекарные качества пшеницы, транслокация 1RS/1BL оказывает позитивное влияние на урожайность и адаптивность к условиям внешней среды (Burnett et al., 1995; Kim et al., 2004).

О наличии в геноме диких видов злаков генов/локусов, положительно влияющих на признаки урожайности, показано в работах по изучению риса, ячменя, сорго и ряда других культур (Xiao et al., 1998; von Korff et al., 2006; Swamy, Sarla, 2009). Литературные данные по картированию QTLs и оценки степени их влияния на хозяйственно-ценные признаки также позволяют предположить, что

многие дикорастущие сородичи мягкой пшеницы содержат в геноме генетические факторы, положительно влияющие на число продуктивных побегов, число зерен в колосе, массу 1000 зерен и содержание белка в зерне (Elouafi, Nachit, 2004; Liu et al., 2006).

Высокий потенциал в качестве источников локусов для улучшения пшеницы по хозяйственно-ценным признакам отмечается для вида *Ae. tauschii* и синтетических пшениц, полученных на его основе (Zhang et al., 2005b; Pestsova et al., 2006). По данным некоторых исследователей синтетические образцы гексаплоидной пшеницы несут большое число ценных аллелей генов, которые могут быть использованы для улучшения существующих сортов (del Blanco et al., 2001; Narasimhamoorthy et al., 2006; Kunert et al., 2007; Ogbonnaya et al., 2007; Dreisigacker et al., 2008; Yang et al., 2009).

Что касается вида *T. timopheevii*, то, за исключением генов и QTLs, определяющих устойчивость к грибным болезням, имеется мало информации о влиянии генетического материала *T. timopheevii* на другие признаки. Для интрогрессивных линий, созданных на основе синтетического амфидиплоида *T. timopheevii/Ae. tauschii* (GGAADD), показано, что они характеризуются не только комплексной устойчивостью к грибным патогенам, но и урожайностью и качеством зерна, сравнимым с родительскими образцами мягкой пшеницы (Лайкова и др., 2007, 2010, 2013). Положительное влияние на высоту растения и содержание белка в зерне установлено при переносе генетического материала от *T. timopheevii* в геном *T. durum* (Todorovska et al., 2013). По данным Л.В. Обуховой с соавт. (2008, 2009) интрогрессивные линии *T. aestivum/T. timopheevii* имеют высокие показатели содержания клейковины и хлебопекарные качества, что позволяет использовать их в селекционных программах. Более высокое содержание белка в зерне (14-19%) по сравнению с исходными родительскими сортами пшеницы Кавказ и Безостая 1 (10-12%) было установлено для интрогрессивных линий, полученных от скрещивания этих сортов с *T. miguschovae* (*T. militinae/Ae. tauschii*, GGA^tA^tDD) (Zlatska et al., 2008). Дальнейшее изучение этих линий показало, что положительный эффект оказывает фрагмент интрогрессии в коротком плече хромосомы 2A.

В настоящей работе было показано, что фрагменты интрогрессии, содержащие локусы *Lr* и *Pm*, контролирующие устойчивость к бурой ржавчине и мучнистой росе, оказывают положительное влияние на другие хозяйственно-ценные признаки (табл. 34):

- 1) фрагмент интрогрессии в хромосоме 5BL, содержащий главный locus устойчивости к бурой ржавчине, позитивно влияет на число зерен в колосе и массу 1000 зерен;
- 2) фрагмент интрогрессии в хромосоме 6DL с локусом устойчивости к мучнистой росе содержит генетические факторы, приводящие к уменьшению высоты растения;
- 3) фрагмент интрогрессии в хромосоме 2A, содержащий минорный locus устойчивости к бурой ржавчине, позитивно влияет на число зерен в колосе, массу зерна с колоса и массу 1000 зерен.

Положительные эффекты чужеродного генетического материала в хромосомах 5В и 2А были подтверждены при изучении интрогрессивных линий с единичными фрагментами интрогрессий *T. timopheevii* в этих хромосомах (Тимонова и др., 2012).

Что касается других фрагментов интрогрессии, не содержащих гены иммунитета, то следует отметить положительный эффект локуса в длинном плече хромосомы 4В, который снижает высоту растения и уменьшает период всходы – колошение. Фрагмент интрогрессии в хромосоме 2В оказывает позитивное влияние на высоту растения, число продуктивных побегов и число колосков в колосе. Положительный эффект фрагмента в хромосоме 2В на эти признаки был подтвержден на линиях *T. aestivum/T. timopheevii*, содержащих единичные интрогрессии 2G хромосомы (Тимонова и др., 2012). Дополнительно к этому, интрогрессивные линии *T. aestivum/T. timopheevii* с единичным фрагментом хромосомы 2G отличались устойчивостью к различным расам стеблевой ржавчины.

Из негативных эффектов следует отметить влияние генетического материала *T. timopheevii* в хромосомах 2В и 5А на период всходы – колошение, приводящих к удлинению вегетационного периода. Присутствие фрагментов интрогрессии в хромосомах 4В и 5А приводит к уменьшению числа колосков в колосе по

сравнению с родительским сортом Саратовская 29 (табл. 34). Наличие фрагмента 1A^t в теломерной области хромосомы 1A оказывает негативное влияние на кущение.

Таким образом, в данном исследовании было показано, что из 24-х локусов, картированных в областях локализации фрагментов интрогрессии *T. timopheevii*, положительный эффект на хозяйственно-ценные признаки мягкой пшеницы оказывают 17, включая локусы устойчивости к грибным болезням. Два фрагмента интрогрессии (в хромосомах 2A и 5B) могут иметь специальный интерес, так как они не только повышают иммунитет к грибным патогенам, но и оказывают положительное влияние на признаки урожайности.

Полученные результаты позволяют заключить, что интрогрессивные линии *T. aestivum/T. timopheevii*, содержащие множественные фрагменты интрогрессии, могут быть использованы как источники генов иммунитета к грибным болезням. Для создания на их основе линий-доноров локусов устойчивости нет необходимости избавляться от чужеродного генетического материала, поскольку генетический материал этих фрагментов не оказывает негативных эффектов на другие признаки. Несмотря на положительные эффекты чужеродного материала хромосомы 2G на высоту растения, число продуктивных побегов и устойчивость к стеблевой ржавчине, следует осторожно использовать линии с интрогрессией хромосомы 2G в качестве источников целевых локусов, поскольку продолжительность вегетационного периода является важным параметром при создании новых форм пшеницы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящее время факт значительного снижения генетического разнообразия возделываемых сортов мягкой пшеницы *T. aestivum* L. (геном ВВААDD, $2n=42$) по эффективным генам, контролирующим иммунитет к грибным болезням, не вызывает никакого сомнения. В первую очередь это связано с искусственным отбором по признакам, гарантирующим высокую продуктивность, в результате чего теряется часть уникального генетического материала местных и стародавних сортов и происходит замена на генетический материал небольшого числа сортов-доноров. С другой стороны культивирование генетически однородных сортов, содержащих однообразный пул генов устойчивости к биотическим стрессорам, приводит к сдвигу состава популяций грибных патогенов, появлению высоковирулентных рас и, как следствие, потере устойчивости современных сортов. Генетическая устойчивость всегда рассматривалась как безопасный и эффективный способ повышения иммунитета существующих сортов, при этом дикие и культурные родичи мягкой пшеницы считаются наиболее перспективными источниками новых генов резистентности (Афанасенко, 2010).

Вид *Triticum timopheevii* Zhuk. (GGA^tA^t, $2n=28$) среди сородичей мягкой пшеницы характеризуется наиболее высоким комплексным иммунитетом к грибным болезням (Жуковский, 1985). Однако доступность уникального пула эффективных генов иммунитета и перенос этих генов в сорта-реципиенты сопровождается значительными трудностями. Прямой перенос генетического материала *T. timopheevii* возможен не всегда из-за стерильности и цитологической нестабильности межвидовых гибридов.

В данном исследовании в качестве экспериментальных моделей предложено использовать интрогрессивные линии мягкой пшеницы, содержащие значительное количество генетического материала *T. timopheevii*. В работе предложена и опробована технология поиска и изучения новых локусов устойчивости к грибным болезням, происходящих от родичей мягкой пшеницы. Использование интрогрессивных линий с генетическим материалом *T. timopheevii*, позволило выявить генетические локусы, контролирующие устойчивость к бурой ржавчине и

мучнистой росе, оценить вклад локусов в фенотипическое проявление этих признаков и определить молекулярные маркеры, которые можно использовать для диагностики целевых локусов и контроля процессов их переноса от линий-доноров в восприимчивые формы пшеницы.

Изучение интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii* показало, что основной вклад в генетический контроль устойчивости к бурой ржавчине осуществляют главный (*QLr.icg-5B*) и два минорных (*QLr.icg-2A* и *QLr.icg-1A*) локуса. Результаты картирования главного локуса *QLr.icg-5B* свидетельствуют, что его локализация в хромосоме 5BL совпадает с локализацией гена *Lr18*, перенесенного в геном мягкой пшеницы от *T. timopheevii* ssp. *timopheevii*. Однако совокупность молекулярно-генетических и фитопатологических характеристик линий, содержащих эти гены, позволила заключить, что *QLr.icg-5B* и *Lr18* являются различными аллелями, происходящими из хромосомы 5GL *T. timopheevii* (Leonova et al., 2010a). Что касается минорных локусов *QLr.icg-1A* и *QLr.icg-2A*, то результаты последующего изучения интрогрессивных линий, содержащих эти локусы в единичном состоянии, позволяют предположить, что локусы могут относиться к группе генов возрастной устойчивости (локусы APR) (Timonova et al., 2013). Сочетание в геноме интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii* главного и минорных локусов обеспечивает длительную защиту от поражения популяцией бурой ржавчины, типичной для различных регионов Западной Сибири (Leonova et al., 2011; Леонова и др., 2014).

Исследование генетических факторов, контролирующих устойчивость к бурой ржавчине интрогрессивных линий *T. aestivum* – *T. timopheevii*/*Ae. tauschii*, установило, что основной вклад в признак устойчивости вносит локус *Lr*, унаследованный от *T. timopheevii*, который находится в коротком плече хромосомы 2В и происходит из хромосомы 2G *T. timopheevii* (Leonova et al., 2007).

Сравнение результатов картирования локусов *Lr* у интрогрессивных линий, содержащих генетический материал от разных образцов *T. timopheevii*, показывает, что локусы, определяющие устойчивость линий к бурой ржавчине, имеют различную хромосомную локализацию: хромосомы 1А, 2А и 5В у линий *T. aestivum*/*T. timopheevii* и хромосома 2BS у линий, полученных с участием амфидиплоида *T. timopheevii*/*Ae. tauschii*.

Изучение генетических факторов, определяющих устойчивость интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii* к мучнистой росе, показало, что основной вклад в устойчивость к этому патогену оказывает локус *QPm.icg-6D*, перенесенный в мягкую пшеницу от *T. timopheevii*. Молекулярно-генетическое картирование установило, что *QPm.icg-6D* находится в районе транслокации 6DS.6DL-6A^tL и происходит из хромосомы 6A^t *T. timopheevii*. До настоящего времени не было выявлено локусов *Pm*, перенесенных в мягкую пшеницу из хромосомы 6A^t *T. timopheevii* (Leonova et al., 2010b).

Сопоставление результатов, полученных в данном исследовании, с литературными данными по локализации генов *Lr* и *Pm* в этих же хромосомах и генов, происходящих от пшениц группы *Timopheevi*, позволило сделать заключение, что картированные локусы являются новыми локусами устойчивости к грибным болезням (табл. 39; рис. 23).

Сравнительная оценка интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii* по комплексу хозяйственно-ценных признаков свидетельствует, что большинство линий отличаются от исходных родительских сортов более длинным периодом всходы-колошение. (Леонова и др., 2012; Тимонова и др., 2012). Отмечена тенденция снижения высоты растений для большинства интрогрессивных линий, при этом наиболее значительные различия установлены для групп, происходящих от сортов Иртышанка 10 и Целинная 20. Из негативных эффектов отмечено снижение продуктивности колоса для линий, полученных с участием сортов Целинная 20 и Новосибирская 67.

Негативные эффекты могут быть вызваны как непосредственным влиянием генетических факторов, локализованных в районах интрогрессий, так и влиянием генетической среды сорта-реципиента на экспрессию чужеродных генов/QTLs. Картирование локусов, ассоциированных с хозяйственно-ценными признаками у интрогрессивных линий, не выявило негативного влияния генетического материала *T. timopheevii* в хромосомах 2A, 5B и 6D, содержащих локусы *Lr* и *Pm*, на длину вегетационного периода и продуктивность.

Таблица 39. Список генов (QTL) *Lr* и *Pm*, картированных в данной работе, генов *Lr* и *Pm*, имеющих аналогичную хромосомную локализацию, и генов, происходящих от других образцов *T. timopheevii*

Ген (QTL)	Ближайший к локусу маркер/ тип маркера	Хромосомная локализация	Происхождение гена (QTL)	Ссылка
<i>Lr10</i>	<i>Xcdo426</i> / RFLP	1AS	<i>T. aestivum</i>	Vasu et al., 2001
<i>Lr59</i>	не картирован	1AL	<i>Ae. peregrina</i>	Marais et al., 2008
<i>QLr.icg-1A</i>	<i>Xgwm633</i> / SSR		<i>T. timopheevii</i> var. <i>viticulosum</i> / 1A ^t	Леонова и др., 2008; Leonova et al., 2010a
<i>Lr17</i>	<i>Xgwm636</i> / SSR	2AS	<i>T. aestivum</i>	Zhang et al., 2008
<i>Lr37</i>	<i>Xpsr150</i> / RFLP		<i>Ae. ventricosa</i>	Olivier et al., 1999
<i>Lr45</i>	P-AGGM-GAG/AFLP		<i>S. cereale</i>	McIntosh et al., 2013
<i>Lr65</i>	<i>Xbarc212</i> / SSR		<i>T. spelta</i>	Wang et al., 2010b
<i>LrTt1</i> (<i>QLr.icg-2A</i>)	<i>Xgwm312</i> / SSR	2AL	<i>T. timopheevii</i> var. <i>viticulosum</i> / 2A ^t	Leonova et al., 2004; Леонова и др., 2008
<i>Lr23</i>	<i>Xmwg950</i> / RFLP	2BS	<i>T. durum</i>	Faris et al., 1999
<i>Lr16</i>	<i>Xwmc764</i> / SSR		<i>T. aestivum</i>	McCartney et al., 2005
<i>QLr.icg-2B</i>	<i>Xgwm630</i> / SSR		<i>T. timopheevii</i> / 2G	Leonova et al., 2007
<i>Lr13</i>	<i>Xgwm630</i> / SSR		<i>T. aestivum</i>	Bansal et al., 2008
<i>Lr35</i>	<i>Xwg996</i> / RFLP		<i>Ae. speltoides</i>	Seyfarth et al., 1999
<i>Lr48</i>	<i>Xgwm429b</i> / SSR		<i>T. aestivum</i>	Singh et al., 2011
<i>Lr50</i>	<i>Xgwm382</i> / SSR	2BL	<i>T. araraticum</i>	Brown-Guedira et al., 2003
<i>Lr18</i>	не картирован	5BL	<i>T. timopheevii</i> ssp. <i>timopheevii</i> / 5GL	McIntosh, 1983
<i>LrTt2</i> (<i>QLr.icg-5B</i>)	<i>Xgwm1257</i> / SSR		<i>T. timopheevii</i> var. <i>viticulosum</i> / 5GL	Леонова и др., 2008; Leonova et al., 2010a
<i>QPm.icg-6D</i>	<i>Xgwm1103</i> / SSR	6DL	<i>T. timopheevii</i> var. <i>viticulosum</i> / 6A ^t	Leonova et al., 2010b
<i>Pm6</i>	STSBCD/ STS	2BL	<i>T. timopheevii</i> ssp. <i>timopheevii</i>	Ji et al., 2008
<i>Pm27</i>	<i>Xpsr3131</i> / RFLP	6B	<i>T. timopheevii</i> ssp. <i>timopheevii</i>	Jarve et al., 2000
<i>Pm37</i>	<i>Xgwm332</i> / SSR	7AL	<i>T. timopheevii</i> ssp. <i>armeniicum</i>	Perugini et al., 2008

Примечание: цветом отмечены локусы, картированные в данной работе.

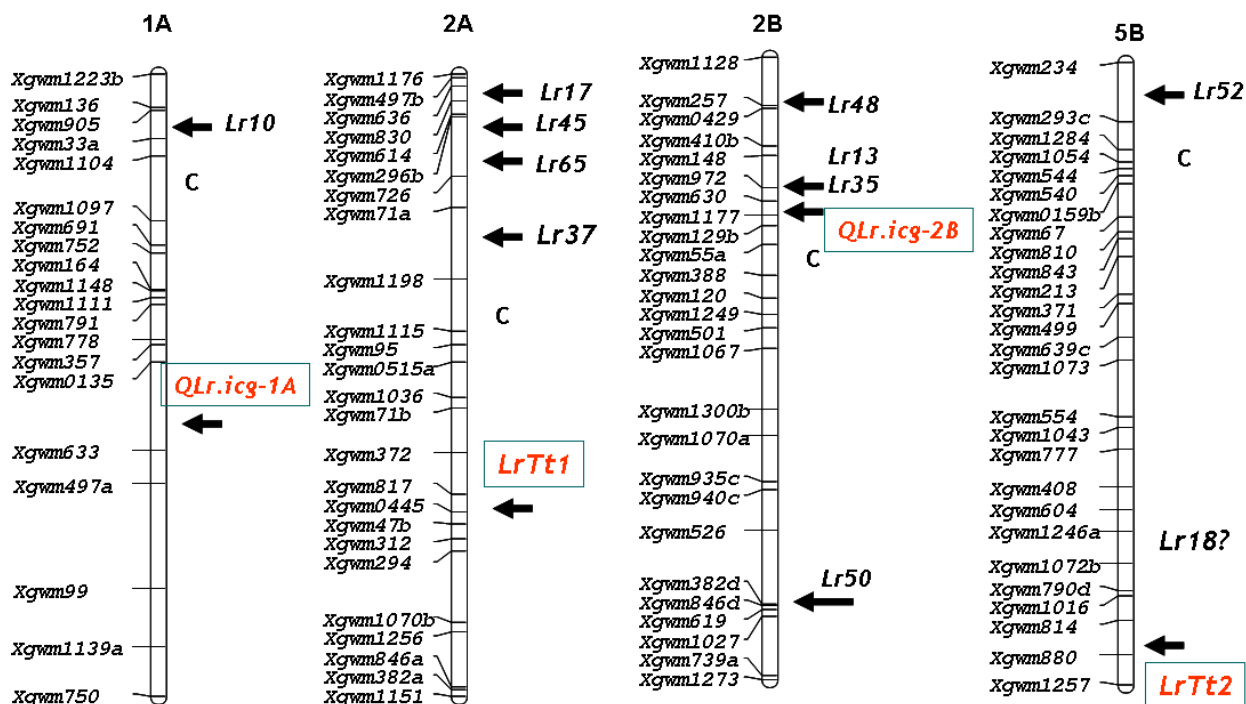


Рисунок 23. Схематическая иллюстрация локализации в хромосомах 1A, 2A, 2B и 5B генов и QTLs, определяющих устойчивость к бурой ржавчине. Порядок маркеров на хромосомных картах и относительные дистанции между ними соответствуют консенсусным картам гексаплоидной пшеницы *T. aestivum* и картам хромосом *T. timopheevii* (Somers et al., 2004; Salina et al., 2006). Стрелками указана локализация гена/QTLs. Цветом отмечены локусы *Lr*, картированные в данной работе. С - обозначает вероятное положение центромеры.

Результаты оценки влияния фрагментов интрогрессий на другие хозяйственно-ценные признаки позволяют заключить, что линии *T. aestivum*/*T. timopheevii*, содержащие набор интрогрессированных фрагментов, не оказывающих негативных эффектов, могут быть использованы для повышения устойчивости пшеницы к грибным болезням без снижения продуктивности сортового материала.

Результаты, полученные в данной работе, были использованы в качестве практического приложения в схеме маркер-контролируемого беккроссного отбора (MABS) для создания доноров локусов *Lr* и переноса локусов в восприимчивые образцы мягкой пшеницы. Использование схемы MABS позволило в ускоренные сроки за три поколения получить линии, содержащие единичный фрагмент интрогрессии в хромосоме 5BL с главным локусом устойчивости к бурой ржавчине

Q_{Lr}.icg-5B. Фитопатологическая оценка полученных линий показала эффективность защитного действия локуса *Q_{Lr}.icg-5B* на стадии проростков и взрослых растений по отношению к полевой популяции бурой ржавчины Западно-Сибирского региона России.

Линии с единичными чужеродными фрагментами были использованы в качестве доноров локуса *Q_{Lr}.icg-5B* для проведения гибридизации с восприимчивыми к бурой ржавчине образцами мягкой пшеницы. Отбор генотипов, содержащих локус *Q_{Lr}.icg-5B* в гомозиготном состоянии, проведенный с использованием тесно сцепленных молекулярных маркеров, в сочетании с фитопатологическими испытаниями на устойчивость к патогену, подтвердил диагностическую эффективность ДНК-маркеров. Ряд ДНК-маркеров был использован в других схемах маркер-ориентированной селекции для создания устойчивых к бурой ржавчине образцов мягкой пшеницы и полученные результаты оформлены в виде патентов на изобретения (№2219906; №2407283, №3484621).

Результаты, представленные в настоящем исследовании, показывают обоснованность использования интрогрессивных линий мягкой пшеницы с генетическим материалом *T. timopheevii* в качестве экспериментальных моделей для поиска новых генов иммунитета к грибным болезням. Показана эффективность микросателлитных маркеров для оценки генетического разнообразия линий с чужеродными интрогрессиями, выявления хромосомной локализации и протяженности интрогрессированных фрагментов и диагностики целевых локусов хозяйственно-ценных признаков. Результаты могут быть положены в основу решения научных и практических задач, в том числе включения охарактеризованного растительного материала в генетические базы данных доноров генов устойчивости к грибным болезням с информацией о хромосомной локализации чужеродного хроматина, QTLs, ассоциированных с хозяйственно-ценными признаками и ДНК-маркеров, сцепленных с целевыми локусами.

ВЫВОДЫ

1. На основе комплексного анализа аллельного полиморфизма микросателлитных локусов и устойчивости к грибным болезням у интрогрессивных линий *T. aestivum/T. timopheevii* показано увеличение генетического разнообразия вследствие переноса материала *T. timopheevii* в геном мягкой пшеницы с сохранением значительной части геномного состава родительских сортов.
2. Установлено, что генотипическая среда сорта-реципиента мягкой пшеницы оказывает влияние на число и хромосомную локализацию фрагментов интрогрессии *T. timopheevii*, при этом не наблюдается различий по протяженности чужеродного генетического материала.
3. Селекция на устойчивость линий *T. aestivum/T. timopheevii* к бурой ржавчине привела к отбору форм с высокой частотой замещений и транслокаций в хромосомах 1A, 2A, 2B, 5A, 5B и 6B, что позволило предположить наличие в этих хромосомах эффективных генов резистентности к грибным патогенам.
4. Впервые в геноме линий *T. aestivum/T. timopheevii* и *T. aestivum-T. timopheevii/Ae. tauschii*, содержащих генетический материал от двух независимых образцов *T. timopheevii*, картированы новые гены и QTLs, контролирующие устойчивость мягкой пшеницы к бурой ржавчине. Совокупность результатов по хромосомной локализации локусов и фитопатологической оценке линий позволяет заключить, что гены *LrTt1*, *LrTt2* и локусы *QLr.icg-1A* и *QLr.icg-2B* не идентичны ни одному из известных локусов устойчивости к бурой ржавчине, интродуцированных в геном мягкой пшеницы от *T. timopheevii*.
5. Впервые установлено, что основной генетический контроль устойчивости к бурой ржавчине у линий *T. aestivum/T. timopheevii* осуществляется главным и двумя минорными локусами, унаследованными в составе транслоцированных участков хромосом 5G, 2A^t и 1A^t *T. timopheevii*. Наличие трех генных локусов обеспечивает длительную устойчивость линий к бурой ржавчине.

6. Впервые в геноме интрогрессивной линии *T. aestivum/T. timopheevii* в районе фрагмента транслокации 6DS.6DL-6A^tL выявлен локус устойчивости к мучнистой росе *QPm.icg-6D*, происходящий из хромосомы 6A^t *T. timopheevii*.
7. На примере интрогрессивной линии *T. aestivum/T. timopheevii* впервые показано отсутствие негативного влияния генетического материала *T. timopheevii* в хромосомах 2A, 5B и 6D, содержащих локусы устойчивости к грибным болезням, на другие хозяйственно-ценные признаки. Выдвинуто предположение, что удлинение периода всходы-колошение связано с заменой фрагмента хромосомы 2B мягкой пшеницы на фрагмент хромосомы 2G *T. timopheevii*.
8. Предложена и экспериментально подтверждена схема маркер-контролируемого беккроссного отбора для ускоренного получения линий-доноров главного локуса устойчивости к бурой ржавчине *QLr.icg-5B*. Установлено, что для эффективного отбора устойчивых образцов, необходимо использовать не менее двух диагностических маркеров, фланкирующих локус *QLr.icg-5B*.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

дНТФ - дезоксинуклеотидтрифосфаты

Ирт10 – сорт мягкой пшеницы Иртышанка 10

Н67 – сорт мягкой пшеницы Новосибирская 67

ПЦР –полимеразная цепная реакция

п.н. – пара нуклеотидов

С29 – сорт мягкой пшеницы Саратовская 29

Ц20 – сорт мягкой пшеницы Целинная 20

ТБЕ – трис-боратный буфер (0.09 М трис-борат, 2 mM ЭДТА, pH 8.3)

TE – трис-ЭДТА буфер

ЭДТА – этилендиаминтетрауксусная кислота

AFLP - полиморфизм длины амплифицированных фрагментов

BC – беккроссная популяция

CAPS – расщепленные амплифицированные полиморфные последовательности

SIM – составное интервальное картирование

cM – сантиморган

CS – сорт мягкой пшеницы Чайниз Спринг

DArT – технология анализа, основанная на использовании проб ДНК,

фиксированных на твердом носителе (микрочипы) (Diversity Arrays Technology)

DH –двойные гаплоиды

EST – экспрессирующаяся последовательность ДНК

ISBP – полиморфизм, основанный на сайтах инсерции

Lr-локус – локус устойчивости к бурой ржавчине

LRS, LOD – статистика отношения правдоподобия

MAS – маркер-ориентированная селекция

MABS – маркер-контролируемый беккроссный отбор

NBS-LRR - сайты связывания нуклеотидов – лейцин насыщенные повторы

NIL – линии, близкие к изогенным

QTL– локусы количественных признаков

Pm-локус – локус устойчивости к мучнистой росе

RAPD – случайно амплифицированная полиморфная ДНК

RFLP – полиморфизм длины рестрикционных фрагментов

RGA - аналоги генов резистентности

RIL – рекомбинантные инбредные линии

SCAR – последовательность, характеризующая амплифицированную область

SDS – додецил сульфат натрия

SIM – простое интервальное картирование

SNP – однонуклеотидный полиморфизм

SRAP – полиморфизм амплифицированной секвенированной последовательности (sequence-related amplified polymorphism)

SSR – микросателлиты, простые повторяющиеся последовательности

STS - последовательность, характеризующая локус

UPGMA - unweighted pair-group method with arithmetic average, алгоритм попарного невзвешенного кластирования с арифметическим усреднением

Taq-полимераза – термостабильная ДНК-полимераза I

TRAP - полиморфизм амплификации целевых районов (target region amplification polymorphism)

Tt – *Triticum timopheevii* Zhuk.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абугалиева, С.И. Генотипирование коммерческих сортов яровой мягкой пшеницы Казахстана с использованием микросателлитных ДНК–маркеров / С.И. Абугалиева, Л.А. Волкова, К.А. Еремекбаев, Е.К. Туруспеков // Биотехнология. Теория и практика. – 2012. – № 2. – С. 35–45.
2. Афанасенко, О.С. Проблемы создания сортов с длительной устойчивостью к болезням / О.С. Афанасенко // Защита и карантин растений. – 2010. – №3. – С. 4–10
3. Бадаева, Е.Д. Цитогенетический анализ устойчивых к бурой ржавчине и мучнистой росе гибридов, полученных от скрещивания мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L., AABBDD) с пшеницами группы Timopheevi (A^tA^tGG) / Е.Д. Бадаева, З.Д. Прокофьева, Е.Н. Билинская и др. // Генетика. – 2000. – Т. 36. – С. 1663–1673.
4. Бадаева, Е.Д. Закономерности межгеномных замещений гибридов пшеницы и их использование для создания генетической номенклатуры хромосом *T. timopheevii* / Е.Б. Будашкина, Е.Н. Билинская, В.А. Пухальский // Генетика. – 2010. – Т. 46. – С. 869–886.
5. Белан, И.А. Особенности хозяйственно ценных признаков линии сорта яровой мягкой пшеницы Омская 37, несущих пшенично–ржаную транслокацию 1RS.1BL / И.А. Белан, Л.П. Россеева, Н.В. Трубачеева и др. // Информационный вестник ВОГиС. – 2010. – Т. 14. – № 4. – С. 632–640.
6. Берлянд–Кожевников, В.М. Устойчивость пшеницы к бурой ржавчине: монография / В.М. Берлянд–Кожевников, А.П. Дмитриев, Е.Б. Будашкина, И.П. Шитова, Б.Г. Рейтер; под общ. ред. В.В. Хвостовой, В.К. Шумного. – Новосибирск: Наука, 1978. – 310 с.
7. Беспалова, Л.А. Применение молекулярных маркеров в селекции пшеницы в Краснодарском НИИСХ им. П.П. Лукьяненко / Л.А. Беспалова, А.В. Васильев, И.Б. Аблова и др. // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2012. – Т. 16. – С. 37–43.
8. Бобошина, И.В. Идентификация перспективных для Урала сортов пшеницы мягкой с использованием межмикросателлитного анализа полиморфизма

- ДНК / И.В. Бобошина, С.В. Боронникова // *Фундаментальные исследования*. – 2013. – № 6. – С. 92–97.
9. Будашкина, Е.Б. Создание вторичных генофондов – путь сохранения генов устойчивости диких видов и резерв для селекции / Е.Б. Будашкина, Н.П. Калинина, И.Н. Леонова // *Селекция сельскохозяйственных культур на иммунитет. Сборник материалов научно–методической конференции*. – Новосибирск, 2004. – С. 55–61.
 10. Будашкина, Е.Б. Перенос в геном мягкой пшеницы генов устойчивости к патогенам и их идентификация у интрогрессивных форм / Е.Б. Будашкина, Е.И. Гордеева, Н.П. Калинина, И.Н. Леонова // *Устойчивость растений к неблагоприятным факторам внешней среды. Сборник материалов всероссийской научной конференции*. – Иркутск: СИФИБР, 2007. – С. 36–38.
 11. Будашкина, Е.Б. Создание вторичных генофондов – источник генов устойчивости к болезням мягкой пшеницы и их использование в селекции / Е.Б. Будашкина, Е.И. Гордеева, Н.П. Калинина, Л.П. Россеева, И.Н. Леонова // *Генетические ресурсы культурных растений в XXI веке. Сборник материалов II Вавиловской международной конференции*. – С–Петербург: ВИР, 2008. – С. 247–249.
 12. Вавилов, Н.И. Научные основы селекции пшеницы / Н.И. Вавилов. – М.: Наука, 1979. – 309 с.
 13. Васильева, Л.А. Статистические методы в биологии / Л.А. Васильева. – Новосибирск: ИЦиГ, 2004. – 217 с.
 14. Волкова, Г.В. Поиск сортообразцов пшеницы с групповой устойчивостью и их практическое использование / Г.В. Волкова, Л.К. Анпилогова, Т.П. Алексеева, А.Е. Андропова, О.Ю. Кремнева, Л.С. Коваленко, О.Ф. Ваганова, М.В. Добрянская, О.П. Митрофанова // *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. – 2009. – Т. 166. – С. 33–41.
 15. Гончаров, Н.П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей / Н.П. Гончаров. – Новосибирск: ООО «Академическое изд–во «Гео», 2012. – 524 с.
 16. Гордей, И.А. Тритикале. Генетические основы создания / И.А. Гордей. – Минск: Наука и техника, 1992. – 286 с.

17. Григорьева, Л.П. Формообразовательный процесс в первых поколениях межвидовых гибридов пшеницы *T. durum* Desf. x *T. timopheevii* Zhuk. / Л.П. Григорьева // Известия Алтайского госуниверситета. – 2006. – № 3. – С. 61–63.
18. Давоян, Р.О. Синтетические формы как основа для сохранения и использования генофонда диких сородичей мягкой пшеницы / Р.О. Давоян, И.В. Бебякина, О.Р. Давоян и др. // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2012. – Т. 16. – С. 44–51.
19. Дорофеев, В.Ф. Культурная флора СССР. Пшеница / В.Ф. Дорофеев, А.А. Филатенко, Э.Ф. Мигушева, Р.А. Удачин, М.М. Якубцинер. – Л.: Колос, 1979. – Т. 1. – 348 с.
20. Дорофеев, В.Ф. Пшеницы мира / В.Ф. Дорофеев, Р.А. Удачин, Л.В. Семенова и др.; по общ. ред. В.Ф. Дорофеева. – Л.: Агропромиздат, 1987. – 560 с.
21. Дружин, А.Е. Создание сортов яровой мягкой пшеницы с устойчивостью к комплексу патогенов методом интрогрессивной гибридизации / А.Е. Дружин, С.Н. Сибикеев, В.А. Крупнов, С.А. Воронина // Достижения науки и техники АПК. – 2011. – №1. – С. 22–24.
22. Елибай, С. Использование методов генетического маркирования в селекции яровой пшеницы / С. Елибай, Ю. Шавруков, А. Исмагул др. // Биотехнология. Теория и практика. – 2012. – № 2. – С. 46–49.
23. Ефремова, Т.Т. Сохранение генетического разнообразия анеуплоидных и замещенных линий мягкой пшеницы и их использование / Т.Т. Ефремова, Л.И. Лайкова, В.С. Арбузова, О.М. Попова // Информационный вестник ВОГИС. – 2008. – Т. 12. – С. 662–671.
24. Жебрак, А.Р. Экспериментальное получение амфидиплоидов *Triticum durum* x *Triticum timopheevii* / А.Р. Жебрак // Доклады АН СССР. – 1939. – Т. 25. – №1. – С. 56–60.
25. Жиров, Е.Г. Синтез новой гексаплоидной пшеницы / Е.Г. Жиров // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции ВИР. – 1980. – Т. 68. – С. 14–16.
26. Жуковский, П.М. Селекция на устойчивость сортов культурных растений к болезням / П.М. Жуковский // Вестник с.-х. науки. – 1960. – № 12. – С. 23–35.

27. Жуковский, П.М. Спонтанная и экспериментальная интрогрессия у растений, ее значение в эволюции и селекции / П.М. Жуковский // Генетика. – 1970. – Т. 6. – С. 65–70.
28. Жуковский, П.М. Избранные труды / П.М. Жуковский; под общ. ред. В.Ф. Дорофеева. – Л.: Агропромиздат, 1985. – 392 с.
29. Захаренко, В.А. Методика по оценке устойчивости сортов полевых культур на инфекционных и провокационных фонах / В.А. Захаренко, А.М. Медведев, С.А. Ерохина и др. – М.: Россельхозакадемия, 2000. – 88 с.
30. Захаренко, В.А. Потенциал фитосанитарии и его реализация на основе применения пестицидов в интегрированном управлении фитосанитарным состоянием агроэкосистем России / В.А. Захаренко // Агрохимия. – 2013. – № 7. – С. 3–15.
31. Златска, А.В. Биохимические маркеры *Triticum miguschovae* Zhirov / А.В. Златска, М.З. Антонюк, Т.К. Терновская, А.А. Созинов // Генетика. – 1999. – Т. 35. – С. 649–656.
32. Калинина, Н.П. Электрофоретические спектры глиадинов межвидовых гибридов пшеницы (*T. aestivum* x *T. timopheevii*) / Н.П. Калинина, Ф.П. Леонтьев, Е.Б. Будашкина // Цитология и генетика. – 1981. – Т. 15. – С. 58–65.
33. Калинина, Н.П. Наследование глиадинов, специфичных для *T. timopheevii*, интрогрессированных в сорта мягкой пшеницы / Н.П. Калинина, Е.Б. Будашкина, Ф.П. Леонтьев // Цитология и генетика. – 1984. – Т. 18. – С. 356–360.
34. Калинина, Н.П. Черкасова М.В., Будашкина Е.Б. Малатдегидрогеназа как генетический маркер при анализе межвидовых гибридов пшеницы (*T. aestivum* L. x *T. timopheevii* Zhuk.) / Н.П. Калинина, М.В. Черкасова, Е.Б. Будашкина // Генетика. – 1987а. – Т. 23. – С. 1240–1246.
35. Калинина, Н.П. Изучение эстеразы зерновки межвидовых гибридов пшеницы (*T. aestivum* x *T. timopheevii*) / Н.П. Калинина, М.В. Черкасова, Е.Б. Будашкина // Цитология и генетика 1987б. – Т. 21. – С. 122–128.
36. Калинина, Н.П. Изучение процессов интрогрессии и стабилизации гибридных популяций при скрещивании *T. timopheevii* с гексаплоидной и

- тетраплоидной пшеницами / Н.П. Калинина, Ф.М. Шкутина, Е.Б. Будашкина и др. // Цитогенетика с.-х. растений. – Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1989. – С. 98–128.
37. Козловская, В.Ф. Фертильность потомства первого беккросса (*T. durum* Desf. x *T. timopheevii* Zhuk.) в зависимости от генотипического разнообразия видов и условий выращивания / В.Ф. Козловская, Л.П. Григорьева // Сельскохозяйственная биология. – 1985. – № 3. – С. 77–79.
38. Козловская, В.Ф. Изменчивость результатов гибридизации *Triticum aestivum* L. с *T. timopheevii* Zhuk. / В.Ф. Козловская, Г.М. Мусалитин // Генетика. – 1992. – Т. 28. – С. 97–104.
39. Конарев, В.Г. Белки растений как генетические маркеры / В.Г. Конарев. – М.: Колос, 1983. – 320 с.
40. Конарев, А.В. О природе генома пшениц группы *T. timopheevii* по данным электрофореза и иммунохимического анализа / А.В. Конарев, Э.Ф. Мигушова, И.П. Гаврилюк, В.Г. Конарев // Доклады ВАСХНИЛ. – 1971. – № 4. – С. 13–16.
41. Конарев, А.В. Белки семян как маркеры в решении проблем генетических ресурсов растений, селекции и семеноводства / А.В. Конарев, В.Г. Конарев, Н.К. Губарева, Т.И. Пенева // Цитология и генетика. – 2000. – Т. 34. – № 2. – С. 91–104.
42. Крупнов, В.А. Чужеродные гены для улучшения мягкой пшеницы / В.А. Крупнов, С.Н. Сибикеев // Идентифицированный генофонд растений и селекция / отв. ред. Ригин Б.В., Гаевская Е.И. – С-Петербург: ГНЦ РФ ВИР, 2005. – С. 740–758.
43. Лайкова, Л.И. Создание иммунных линий сорта Саратовская 29 с комплексной устойчивостью к грибам ржавчины и мучнистой росы / Л.И. Лайкова, В.С. Арбузова, Т.Т. Ефремова, О.М. Попова // Генетика. – 2004а. – Т. 40. – С. 631–635.
44. Лайкова, Л.И. Изучение устойчивости к грибным болезням потомств от скрещивания сорта мягкой пшеницы Саратовская 29 с амфидиплоидом *Triticum timopheevii/Triticum tauschii* (AAGGDD) / Л.И. Лайкова, В.С.

- Арбузова, Т.Т. Ефремова, О.М. Попова // Генетика. – 2004б. – Т. 40. – С. 1274–1279.
45. Лайкова, Л.И. Оценка продуктивности и качества зерна у иммунных линий мягкой пшеницы сорта Саратовская 29 / Л.И. Лайкова, В.С. Арбузова, Т.Т. Ефремова, О.М. Попова, М.Ф. Ермакова // Сельскохозяйственная биология. – 2007. – № 5. – С. 75–85.
46. Лайкова, Л.И. Изучение элементов продуктивности и качества зерна иммунных линий пшеницы сорта Саратовская 29 на инфекционном поле / Л.И. Лайкова, В.С. Арбузова, Ю.А. Христов и др. // Сибирский вестник с.-х. науки. – 2010. – № 4. – С. 11–18.
47. Лайкова, Л.И. Создание и изучение сорта яровой мягкой пшеницы «Памяти Майстренко» с интрогрессией генетического материала от синтетического гексаплоида *Triticum timopheevii* Zhuk. × *Aegilops tauschii* Coss / Л.И. Лайкова, И.А. Белан, Е.Д. Бадаева и др. // Генетика. – 2013. – Т. 49. – № 1. – С. 103–112.
48. Леонова, И.Н. Молекулярный анализ устойчивых к бурой ржавчине интрогрессивных линий, полученных при скрещивании гексаплоидной пшеницы *T. aestivum* с тетраплоидной пшеницей *T. timopheevii* / И.Н. Леонова, М.С. Родер, Е.Б. Будашкина, Н.П. Калинина, Е.А. Салина // Генетика. – 2002. – Т. 38. – С. 1648–1655.
49. Леонова, И.Н. Молекулярный анализ линий тритикале, содержащих различные системы VRN генов, с помощью микросателлитных маркеров и гибридизации *in situ* / И.Н. Леонова, О.Б. Добровольская, Л.Н. Каминская и др. // Генетика. – 2005. – Т. 41. – С. 1236–1243.
50. Леонова, И.Н. Картирование локусов, контролирующих хозяйственно важные признаки у интрогрессивных линий мягкой пшеницы с генетическим материалом *Triticum timopheevii* / И.Н. Леонова, Е.М. Тимонова, Е.Б. Будашкина, Е.А. Салина // Идеи Н.И. Вавилова в современном мире. Сборник материалов III Вавиловской международной конференции. – Санкт–Петербург, 2012. – С. 177.
51. Леонова, И.Н. Сравнительная характеристика гибридных линий *Triticum aestivum*/*Triticum durum* и *Triticum aestivum*/*Triticum dicoccum* по геномному

- составу и устойчивости к грибным болезням в различных экологических условиях // И.Н. Леонова, Е.Д. Бадаева, О.А. Орловская, М.С. Родер, Л.В. Хотылева, Е.А. Салина, В.К. Шумный // Генетика. – 2013. – Т. 49ю – Сю 1276-1283.
52. Леонова, И.Н. Молекулярно–генетическое разнообразие интрогрессивных линий мягкой пшеницы (*T. aestivum/T. timopheevii*) / И.Н. Леонова, О.А. Орловская, М.С. Родер и др. // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2014. – Т. 17. – С. 681–690.
53. Лихенко, И.Е. Источники устойчивости к неблагоприятным биотическим и абиотическим факторам внешней среды в сибирском генофонде пшеницы, ржи и тритикале / И.Е. Лихенко, П.И. Стёпочкин, Ю.А. Христов и др. // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 2009. – Т. 166. – С. 168–173.
54. Майстренко, О.И. Использование цитогенетических методов в исследовании онтогенеза мягкой пшеницы / О.И. Майстренко // Онтогенетика высших растений. – Кишинёв: Штиинца, 1992. – С. 98–114.
55. Мережко, А.Ф. Исходный материал для создания серии почти изогенных линий мягкой пшеницы с различной фотопериодической чувствительностью / А.Ф. Мережко, В.А. Кошкин, И.И. Матвиенко // Генетика. – 1997. – Т. 33. № – 4. – С. 384–393.
56. Митрофанова, О.П. О генетическом разнообразии местных сортов мягкой пшеницы, собранных научными экспедициями в Афганистане / О.П. Митрофанова, П.П. Стрельченко, Е.В. Зуев и др. // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2012. – Т. 16. – № 3. – С. 579–591.
57. Михайлова, Л.А. Лабораторные методы культивирования возбудителя бурой ржавчины пшеницы *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici* / Л.А. Михайлова, К.В. Квитко // Микология и фитопатология. – 1970. – Т. 4. – С. 269–273.
58. Михайлова, Л.А. Источники устойчивости пшеницы к темно–бурой пятнистости / Л.А. Михайлова, С.Г. Смурова // Доклады РАСХН. – 2007. – № 6. – С. 25–28.

59. Михайлова, Л.А. Разнообразие тритикале по устойчивости к бурой ржавчине / Л.А. Михайлова, А.Ф. Мережко, Е.Ю. Фунтикова // Доклады РАСХН. – 2009. – № 5. – С. 27–29.
60. Обухова, Л.В. Качество зерна и муки у интрогрессивных линий яровой мягкой пшеницы с генами устойчивости к листовой ржавчине от *Triticum timopheevii* Zhuk. / Л.В. Обухова, Е.Б. Будашкина, М.Ф. Ермакова и др. // Сельскохозяйственная биология. – 2008. – № 5. – С. 38–42.
61. Обухова, Л.В. Исследование запасных белков у интрогрессивных линий мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L. x *Triticum timopheevii* Zhuk.), устойчивых к бурой листовой ржавчине / Л.В. Обухова, Е.Б. Будашкина, В.К. Шумный // Генетика. – 2009. – Т. 45. – С. 360–368.
62. Пересыпкин, В.Ф. Болезни зерновых культур / В.Ф. Пересыпкин. – М.: Колос, 1979. – 279 с.
63. Першина, Л.А. Изучение особенностей аллоплазматических пшенично-ячменных и дополненных линий (*Hordeum marinum* subsp. *gussoneanum*)–*Triticum aestivum* / Л.А. Першина, Э.П. Девяткина, Л.И. Белова и др. // Генетика. – 2009. – Т. 45. – С. 1386–1392.
64. Пухальский, В.А. Проблемы естественного и приобретенного иммунитета растений. К развитию идей Н.И. Вавилова / В.А. Пухальский, Т.И. Одинцова, Л.И. Извекова и др. // Информационный вестник ВОГиС. – 2007. – Т. 11. – С. 631–649.
65. Рокитский, П.Ф. Биологическая статистика / П.Ф. Рокитский. – Минск: Вышэйш. школа, 1967. – 328 с.
66. Романов, Б.В. Филогенетические исследования количественных и морфогенетических признаков пшениц ряда Тимофеева / Б.В. Романов, А.П. Авдеенко, А.С. Азаров // Фундаментальные исследования. – 2013. – № 1. – С. 41–45.
67. Сибикеев, С.Н. Скрининг набора интрогрессивных линий яровой мягкой пшеницы на наличие чужеродных транслокаций и замещений хромосом пшеницы / С.Н. Сибикеев, В.М. Панин, И.Ю. Фадеева, А.Е. Дружин // Аграрный Вестник Юго-Востока. – 2010. – № 3–4. – С. 41–44.

68. Синяк, Е.Ф. Источники устойчивости пшеницы и эгилопса к стеблевой ржавчине (возбудитель *Puccinia graminis* Pers. F. sp. *tritici* Erikss. Et Henn.) / Е.Ф. Синяк, Г.В. Волкова, О.П. Митрофанова // Научный журнал КубГАУ. – 2011. – № 67 (03). Режим доступа: <http://ej.kubagro.ru/2011/03/pdf/23.pdf>.
69. Скурыгина, Н.А. Интрогрессия генов устойчивости к болезням *Triticum timopheevii* Zhuk. в геном мягкой пшеницы при беккроссах / Н.А. Скурыгина // Бюллетень ВИР.–1979. – Вып. 89. – С. 5–10.
70. Скурыгина, Н.А. Высокоэффективные гены устойчивости к популяции бурой ржавчины и мучнистой росы у линий мягкой пшеницы, производных *T. timopheevii* Zhuk., и их идентификация / Н.А. Скурыгина // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. –1984. – Т. 85. – С. 5–13.
71. Собко, Т.А. Генетический контроль морфологических признаков колоса и взаимосвязь аллельной изменчивости маркерных локусов хромосом 1А и 1В озимой мягкой пшеницы / Т.А. Собко, А.А. Созинов // Цитология и генетика. – 1993. – Т. 27. – С. 15-22.
72. Стельмах, А.Ф. Эффекты доминантных генов *Ppd* на особенности органогенеза у озимой мягкой пшеницы / А.Ф. Стельмах, В.Р. Мартынюк // Цитология и генетика. – 1998. – Т. 32. – № 6. – С. 27–34.
73. Твердохлеб, Е.В. Скрещиваемость и фертильность гибридов между формами пшеницы – носителями субгенома G и сортами мягкой и твёрдой пшениц / Е.В. Твердохлеб // Вісник Харківського нац. універ. В.Н.Каразіна. Серія біологія. – 2009. – Вып. 9. – № 856. – С. 89–96.
74. Тимонова, Е.М. Влияние отдельных участков хромосом *Triticum timopheevii* на формирование устойчивости к болезням и количественные признаки мягкой пшеницы / Е.М. Тимонова, И.Н. Леонова, И.А. Белан, Л.П. Россеева, Е.А. Салина // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2012. – Т. 16. – С. 585–602.
75. Тырышкин, Л.Г. Поражаемость G–геномных тетраплоидных видов рода *Triticum* L. мучнистой росой / Л.Г. Тырышкин, М.Э. Гашимов // Доклады РАСХН. – 2009. – № 5. – С. 10–11.

76. Ухинова, Е.П. Селекционно–генетическая оценка различных форм пшеницы, полученных методом отдаленной гибридизации: автореф. дис.... канд. биол. наук: 06.01.05 / Ухинова Екатерина Петровна. М., 2009. – 21 с.
77. Файт, В.И. Влияние различий генов *Ppd* на агрономические признаки озимой мягкой пшеницы / В.И. Файт, В.Р. Федорова // Цитология и генетика. – 2007. – № 6. – С. 26–33.
78. Хлебова, Л.П. Межвидовая совместимость тетраплоидных пшениц *Triticum durum* Desf. и *Triticum timopheevii* Zhuk. / Л.П. Хлебова // Известия Алтайского госуниверситета. – 2009. – № 3. – С. 33–37.
79. Хлебова, Л.П. Влияние генотипического разнообразия видов и условий выращивания на фертильность потомства первого беккрасса *Triticum durum* Desf. x *Triticum timopheevii* Zhuk. / Л.П. Хлебова // Известия Алтайского госуниверситета. – 2010. – № 3/1. – С. 64–68.
80. Хлесткина, Е.К. Генотипирование отечественных сортов мягкой пшеницы с использованием микросателлитных (SSR) маркеров / Е.К. Хлесткина, Е.А. Салина, В.К. Шумный // Сельскохозяйственная биология. – 2004. – № 5. – С. 44–51.
81. Чесноков, Ю.В. Картирование QTL, определяющих проявление агрономических и хозяйственно ценных признаков у яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) в различных экологических регионах России / Ю.В. Чесноков, Н.В. Почепня, Л.В. Козленко и др. // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2012. – Т. 16. – С. 970–986.
82. Шкутина, Ф.М. Роль сорта мягкой пшеницы в уровне интрогрессии чужеродного генетического материала в ее геном и в скорости стабилизации гибридной формы / Ф.М. Шкутина, Н.П. Калинина, Т.К. Усова // Генетика. – 1988. – Т. 24. – С. 98–109.
83. Abdellatif, K.F. Assessment of genetic diversity of Mediterranean bread wheat using Randomly Amplified Polymorphic DNA (RAPD) markers / K.F. Abdellatif, H.M. Abouzeid // J. Genetic Engineering Biotech. – 2011. – V. 9. – P. 157–163.
84. Abouzied, H.M. Assessment of genetic diversity among wheat somaclonal variants lines using morphological traits and molecular markers / H.M. Abouzied // African J. Biotech. – 2011. – V. 1. – P. 14851–14861.

85. Adonina, I.G., Salina E.A., Pestsova E.G., Röder M.S. Transferability of wheat microsatellites to diploid *Aegilops* species and determination of chromosomal localizations of microsatellites in the S genome / I.G. Adonina, E.A. Salina, E.G. Pestsova, M.S. Röder // *Genome*. – 2005. – V. 48. – P. 959–970.
86. Aghaei, M.J. Distribution and diversity of *Aegilops tauschii* in Iran / M.J. Aghaei, J. Mozafari, A.R. Taleei et al. // *Genet. Resour. Crop Evol.* – 2008. – V. 55. – P. 341–349.
87. Aghae-Sarbarzeh, M. A microsatellite marker linked to leaf rust resistance transferred from *Aegilops triuncialis* into hexaploid wheat / M. Aghae-Sarbarzeh, H. Singh, H.S. Dhaliwal // *Plant Breed.* – 2001. – V. 120. – P. 259–261.
88. Akond, M.A. Comparative genetic diversity of *Triticum aestivum* – *Triticum polonicum* introgression lines with long glume and *Triticum petropavlovskyi* by AFLP-based assessment / M.A. Akond, N. Watanabe, Y. Furuta // *Genet. Resour. Crop Evol.* – 2008. – V. 55. – P. 133–141.
89. Alam, M.A. Powdery mildew resistance genes in wheat: identification and genetic analysis / M.A. Alam, F. Xue, C. Wang, W. Ji // *J. Mol. Biol. Research.* – 2011. – V. 1. – P. 20–39.
90. Allard, R.W. Inheritance of resistance to stem rust and powdery mildew in cytologically stable spring wheats derived from *Triticum timopheevii* / R.W. Allard, R.G. Shands // *Phytopathology.* – 1954. – V. 44. – P. 266–274.
91. Ambrozková, M. Determination of the cluster of wheat rust resistance genes *Yr17*, *Lr37*, and *Sr38* by a molecular marker / M. Ambrozková, F. Dedryver, V. Dumasová et al. // *Plant Protect. Sci.* – 2002. – V. 38. – P. 41–45.
92. Andersen, J.R. Functional markers in plants / J.R. Andersen, T. Lubberstedt // *Trends Plant Sci.* – 2003. – V. 8. – P. 554–560.
93. Anderson, J.A. Optimizing parental selection for genetic linkage maps / J.A. Anderson, G.A. Churchill, J.E. Autrique et al. // *Genome.* – 1993. – V. 36. – P. 181–186.
94. Anjum, F.M. Wheat gluten: high molecular weight glutenin subunits – structure, genetics, and relation to dough elasticity / F.M. Anjum, M.R. Khan, A. Din et al. // *J. Food Sci.* – 2007. – V. 72. – P. 56–63.

95. Asad, M.A. Identification of QTL for adult-plant resistance to powdery mildew in Chinese wheat landrace Pingyuan 50 / M.A. Asad, B. Bai, C. Lan et al. // *Crop J.* – 2014. – V. 2. – P. 308–314.
96. Autrique, E. Molecular markers for four leaf rust resistance genes introgressed into wheat from wild relatives / E. Autrique, R.P. Singh, S.D. Tanksley, M.E. Sorrells // *Genome.* – 1995. – V. 38. – P. 75–83.
97. Ayala-Navarrete, L. Trigenomic chromosomes by recombination of *Thinopyrum intermedium* and *Th. ponticum* translocations in wheat / L. Ayala-Navarrete, H.S. Bariana, R.P. Singh et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 2007. – V. 116. – P. 63–75.
98. Badaeva, E.D. Spontaneous chromosome substitutions in hybrids of *Triticum aestivum* with *T. araraticum* detected by C-banding technique / E.D. Badaeva, B.S. Gill // *Wheat Information Service.* – 1995. – V. 80. – P. 26–31.
99. Badaeva, E.D. General features of chromosome substitutions in *Triticum aestivum* x *T. timopheevii* hybrids / E.D. Badaeva, E.B. Budashkina, N.S. Badaev et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 1991. – V. 82. – P. 227–232.
100. Bagge, M. Functional markers in wheat / M. Bagge, X.C. Xia, T. Lübberstedt // *Curr. Opin. Plant Biol.* – 2007. – V. 10. – P. 211–216.
101. Bai, D. Suppression of rust resistance in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) by D-genome chromosomes / D. Bai, D.R. Knott // *Genome.* – 1992. – V. 35. – P. 276–282.
102. Bansal, U.K. Genetic mapping of adult plant leaf rust resistance genes *Lr48* and *Lr49* in common wheat / U.K. Bansal, M.J. Hayden, B.P. Venkata et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 2008. – V. 117. – P. 307–312.
103. Bansal, U.K. Relationship between wheat rust resistance genes *Yr1* and *Sr48* and a microsatellite marker / U.K. Bansal, M.J. Hayden, B. Keller et al. // *Plant Pathol.* – 2009. – V. 58. – P. 1039–1043.
104. Bansal, U.K. Characterization of a new stripe rust resistance gene *Yr47* and its genetic association with the leaf rust resistance gene *Lr52* / U.K. Bansal, K.L. Forrest, M.J. Hayden et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 2011. – V. 122. – P. 1461–1466.

105. Barakat, M.N. Assessment of genetic diversity among wheat doubled haploid plants using TRAP markers and morpho-agronomic traits / M.N. Barakat, A.A. Al-Doss, A.A. Elshafei et al. // *Aust. J. Crop Sci.* – 2013. – V.7. – P. 104–111.
106. Bariana, H.S. Mapping of durable adult plant and seedling resistances to stripe rust and stem rust diseases in wheat / H.S. Bariana, M.J. Hayden, N.U. Ahmed et al. // *Aust. J. Agric. Res.* – 2001. – V. 52. – P. 1247–1255.
107. Bálint, A. Mapping of QTLs affecting copper tolerance and the Cu, Fe, Mn and Zn concentrations in the shoots of wheat seedlings / A. Bálint, M.S. Röder, R. Hell, G. Galiba, A. Börner // *Biologia Plantarum.* – 2006. – V. 51. – P. 129–134.
108. Bennett, F.G.A. Resistance to powdery mildew in wheat: a review of its use in agriculture and breeding programmes / F.G.A. Bennett // *Plant Pathol.* – 1984. – V. 33. – P. 279–300.
109. Bernardo, A.N. Validation of molecular markers for new stem rust resistance genes in U.S. hard winter wheat / A.N. Bernardo, R.L. Bowden, M.N. Rouse et al. // *Crop Sci.* – 2013. – V. 53. – P. 755–764.
110. Bertin, P. High level of genetic diversity among spelt germplasm revealed by microsatellite markers / P. Bertin, D. Grégoire, S. Massart, D. de Froidmont // *Genome.* – 2004. – V. 4. – P. 1043–1052.
111. Bhardwaj, S.C. *Lr19* resistance in wheat becomes susceptible to *Puccinia triticina* in India / S.C. Bhardwaj, M. Prashar, S. Kumar, S.K. Jain, D. Datta // *Plant Disease.* – 2005. – V. 89. – P. 1360.
112. Bhavani, S. Genetic mapping of stem rust resistance in durum wheat cultivar ‘Arrivato’ / S. Bhavani, U.K. Bansal, R.A. Hare, H.S. Bariana // *Intern. J. Plant Breed.* – 2008. – V. 2. – P. 23–26.
113. Bhullar, N.K. Genetic diversity of the *Pm3* powdery mildew resistance alleles in wheat gene bank accessions as assessed by molecular markers / N.K. Bhullar, M. Mackay, B. Keller // *Diversity.* – 2010. – V. 2. – P. 768–786.
114. Blanco, A. A genetic map of durum wheat / A. Blanco, M.P. Bellomo, A. Cenci et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 1998. – V. 97. – P. 721–728.
115. Blanco, A. Molecular mapping of the novel powdery mildew resistance gene *Pm36* introgressed from *Triticum turgidum* var. *dicoccoides* in durum wheat / A.

- Blanco, A. Gadaleta, A. Cenci et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 2008. – V. 117. – P. 135–142.
116. Błaszczyk, L. Verification of STS markers for leaf rust resistance genes of wheat by seven European laboratories / L. Błaszczyk, J. Chełkowski, V. Korzun et al. // *Cell Mol. Biol. Lett.* – 2004. – V. 9. – P. 805–817.
117. Błaszczyk, L. Validity of selected DNA markers for breeding leaf rust resistant wheat / L. Błaszczyk, I. Kramer, I. Ordon // *Cereal Research Commun.* – 2008. – V. 36. – P. 201–213.
118. Boros, D. Chromosome location of genes controlling the content of dietary fibre and arabinoxylans in rye / D. Boros, A.J. Lukaszewski, A. Aniol, P. Ochodzki // *Euphytica.* – 2002. – V. 128. –P. 1–8.
119. Boroujeni, F.R. Identification and inheritance of leaf rust resistance genes in the wheat cultivar ‘Marvdasht’ / F.R. Boroujeni, A. Arzani, F. Afshari, M. Torabi // *Cereal Research Commun.* – 2011. – V. 39. – P. 67–76.
120. Börner, A. Pleiotropic effects of genes for reduced height (*Rht*) and day length insensitivity (*Ppd1*) on yield and its components for wheat grown in middle Europe / A. Börner, A.J. Worland, J. Plaschke, E. Schumann, C.N. Law // *Plant Breed.* – 1993. – V. 111. – P. 204–216.
121. Börner, A. Molecular characterization of the genetic integrity of wheat (*Triticum aestivum* L.) germplasm after long-term maintenance / A. Börner, S. Chebotar, V. Korzun // *Theor. Appl. Genet.* – 2000. – V. 100. – P. 494–497.
122. Börner, A. Mapping of quantitative trait loci determining agronomic important characters in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) / A. Börner, E. Schumann, A. Furste et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 2002. – V. 105. – P. 921–936.
123. Börner, A. Molecular markers in management of ex situ PGR – A case study / A. Börner, E.K. Khlestkina, S. Chebotar et al. // *J. Biosci.* – 2012. – V. 37. – P. 871–877.
124. Botstein, D. Construction of genetic linkage map in human, using restriction fragment length polymorphism / D. Botstein, R. White, M. Skolnik, R.W. Davis // *Am. J. Hum. Genet.* – 1980. – V. 32. – P. 314–331.

125. Bougot, Y. Identification of a microsatellite marker associated with *Pm3* resistance alleles to powdery mildew in wheat / Y. Bougot, J. Lemoine, M.T. Pavoine, D. Barloy, G. Doussinault // *Plant Breed.* – 2002. – V. 121. – P. 325–329.
126. Bremenkamp-Barrett, B. Molecular mapping of the leaf rust resistance gene *Lr17a* in wheat / B. Bremenkamp-Barrett, J.D. Faris, J.P. Fellers // *Crop Sci.* – 2008. – V. 48. – P. 1124–1128.
127. Browder, L.E. Temperature sensitivity of genes for rust resistance in wheat to *Puccinia recondita* / L.E. Browder // *Crop Sci.* – 1980. – V. 20. – P. 775–779.
128. Brown, G.N. The inheritance and expression of leaf chlorosis associated with gene *Sr2* for adult plant resistance to wheat stem rust / G.N. Brown // *Euphytica.* – 1997. – V. 95. – P. 67–71.
129. Brown-Guedira, G.L. Evaluation of a collection of wild Timopheevi wheat for resistance to disease and arthropod pests / G.L. Brown-Guedira, T.S. Cox, B.S. Gill et al. // *Plant Disease.* – 1996. – V. 80. – P. 928–933.
130. Brown-Guedira, G.L. Transfer of resistance genes from *Triticum araraticum* to common wheat / G.L. Brown-Guedira, B.S. Gill, T.S. Cox, S. Leath // *Plant Breed.* – 1997. – V. 116. – P. 105–112.
131. Brown-Guedira, G.L. Performance and mapping of leaf rust resistance transferred to wheat from *Triticum timopheevii* subsp. *armeniicum* / G.L. Brown-Guedira, S. Singh, A.K. Fritz // *Phytopathol.* – 2003. – V. 93. – P. 784–789.
132. Bryan, G.L. Isolation and characterization of microsatellites from hexaploid bread wheat / G.L. Bryan, A.J. Collins, P. Stephenson, A. Orry, J.B. Smith, M.D. Gale // *Theor. Appl. Genet.* – 1997. – V. 94. – P. 557–563.
133. Budashkina, E.B. Development and genetic analysis of common wheat introgressive lines resistant to leaf rust / E.B. Budashkina, N.P. Kalinina // *Acta Phytopathol. Entomol.* – 2001. – V. 36. – P. 61–65.
134. Burnett, C.J. Effect of the 1B/1R translocation in wheat on composition and properties of grain and flour / C.J. Burnett, K.J. Lorenz, B.F. Carver // *Euphytica.* – 1995. – V. 86. – P. 159–166.
135. Butler, J.D. Agronomic performance of *Rht* alleles in a spring wheat population across a range of moisture levels / J.D. Butler, P.F. Byrne, V. Mohammadi, P.L. Chapman, S.D. Haley // *Crop Sci.* – 2005. – V. 45. – P. 939–947.

136. Cakir, M. Molecular mapping and improvement of rust resistance in the Australian wheat germplasm / M. Cakir, F. Drake-Brockman, M. Shankar et al. / Proceed. 11th Intern. Wheat Genetics Symp. – Sydney: Sydney University Press, 2008. Режим доступа: <http://ses.library.usyd.edu.au/bitstream/2123/3317/1/P110.pdf>.
137. Cadalen, T. Molecular markers linked to genes affecting plant height in wheat using a doubled-haploid population / T. Cadalen, P. Sourdille, G. Tixier et al. // Theor. Appl. Genet. – 1998. – V. 96: – P. 933–940.
138. Canaran, P. Panzea: an update on new content and features / P. Canaran, E.S. Buckler, J.C. Glaubitz, et al. // Nucleic Acids Res. – 2008. – V. 36. – D1041–D10433.
139. Cao, A.Q. A sequence-specific PCR marker linked with *Pm21* distinguishes chromosomes 6AS, 6BS, 6DS of *Triticum aestivum* and 6VS of *Haynaldia villosa* / A.Q. Cao, X.E. Wang, Y.P. Chen, Z.W. Zou, P.D. Chen // Plant Breed. – 2006. – V. 125. – P. 201–205.
140. Castillo, A. Interspecies and intergenus transferability of barley and wheat D-genome microsatellite markers / A. Castillo, H. Budak, A.C. Martrín et al. // Annals Appl. Biol. – 2010. – V. 156. – P. 347–356.
141. Cenci, A. Identification of molecular markers linked to *Pm13*, an *Aegilops longissima* gene conferring resistance to powdery mildew in wheat / A. Cenci, R. D'Ovidio, O.A. Tanzarella, C. Ceoloni, E. Porceddu // Theor. Appl. Genet. – 1999. – V. 98. – P. 448–454.
142. Chantret, N. A major QTL for powdery mildew resistance is stable over time and at two development stages in winter wheat / N. Chantret, D. Mingeot, P. Sourdille et al. // Theor. Appl. Genet. – 2001. – V. 103. – P. 962–971.
143. Cheema, J. Computational approaches and software tools for genetic linkage map estimation in plants / J. Cheema, J. Dicks // Briefings Bioinformatics. – 2009. – V. 10. – P. 595–608.
144. Chelkowski, J. Application of STS markers for leaf rust resistance genes in near-isogenic lines of spring wheat cv. Thatcher / J. Chelkowski, L. Golka, L. Stępień // J. Appl. Genet. – 2003. – V. 44. – P. 323–338.

145. Chen, X.M. Chromosomal location of powdery mildew resistance gene *Pm16* in wheat using SSR marker analysis / X.M. Chen, Y.H. Luo, X.C. Xia // *Plant Breed.* – 2005. – V. 124. – P. 225–228.
146. Chen, G.Y. Identification of resistance gene analogues (RGA) and development of E chromosome-specific RGA markers in wheat–*Lophopyrum elongatum* addition lines / G.Y. Chen, Y.M. Wei, Y.X. Liu, L. Wei, J.R. Wang, Y.L. Zheng // *Crop Pasture Sci.* – 2010. – V. 61. – P. 929–937.
147. Cherukuri, D.P. Molecular mapping of *Aegilops speltoides* derived leaf rust resistance gene *Lr28* in wheat / D.P. Cherukuri, S.K. Gupta, A. Charpe et al. // *Euphytica.* – 2005. – V. 143. – P. 19–26.
148. Chhuneja, P. Mapping of adult plant stripe rust resistance genes in diploid A genome wheat species and their transfer to bread wheat / P. Chhuneja, S. Kaur, T. Garg // *Theor. Appl. Genet.* – 2008. – V. 116. – P. 313–324.
149. Chhuneja, P. Identification and mapping of two powdery mildew resistance genes in *Triticum boeoticum* L. / P. Chhuneja, K. Kumar, D. Stirnweis et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 2012. – V. 124. – P. 1051–1058.
150. Christopher, M.J. Simple sequence repeat markers associated with three quantitative trait loci for black point resistance can be used to enrich selection populations in bread wheat / M.J. Christopher, P.M. Williamson, M. Michalowitz et al. // *Austr. J. Agricult. Res.* – 2007. – V. 58. – P. 867–873.
151. Chu, C.G. Identification of novel QTLs for seedling and adult plant leaf rust resistance in a wheat doubled haploid population / C.G. Chu, T.L. Friesen, S.S. Xu, J.D. Faris, J.A. Kolmer // *Theor. Appl. Genet.* – 2009. – V. 119. – P. 263–269.
152. Collard, B.C.Y. Marker-assisted selection: an approach for precision plant breeding in the twenty-first century / B.C.Y. Collard, D.J. Mackill // *Philos. Trans. R. Soc. B.* – 2008. – V. 363. – P. 557–572.
153. Collard, B.C.Y. An introduction to markers, quantitative trait loci (QTL) mapping and marker-assisted selection for crop improvement: the basic concepts / B.C.Y. Collard, M.Z.Z. Jahufer, J.B. Brouwer, E.C.R. Pang // *Euphytica.* – 2005. – V. 142. – P. 169–196.

154. Cox, T.S. Changes in genetic diversity in the red winter wheat from regions of the United States / T.S. Cox, J.P. Murphy, D.M. Rodgers // Proc. Natl. Acad. Sci. – 1986. – V. 83. – P. 5583–5586.
155. Cuthbert, J.L. Molecular mapping of quantitative trait loci for yield and yield components in spring wheat (*Triticum aestivum* L.) / J.L. Cuthbert, D.J. Somers, A.L. Brûlé-Babel, P.D. Brown, G.H. Crow // Theor. Appl. Genet. – 2008. – V. 117. – P. 595–608.
156. Dadkhodaie, N.A. Mapping genes *Lr53* and *Yr35* on the short arm of chromosome 6B of common wheat with microsatellite markers and studies of their association with *Lr36* / N.A. Dadkhodaie, H. Karaoglou, C.R. Wellings, R.F. Park // Theor. Appl. Genet. – 2011. – V. 122. – P. 479–487.
157. Daoura, B.G. Agronomic traits affected by dwarfing gene *Rht-5* in common wheat (*Triticum aestivum* L.) / B.G. Daoura, L. Chen, Y.G. Hu // Austr. J. Crop Sci. – 2013. – V. 7. – P. 1270–1276.
158. Das, B.K. Development of SCAR markers for identification of stem rust resistance gene *Sr31* in the homozygous or heterozygous condition in bread wheat / B.K. Das, A. Saini, S.G. Bhagwat, N. Jawali // Plant Breed. – 2006. – V. 125. – P. 544–549.
159. Datta, D. Validation and incorporation of leaf rust resistance genes *Lr9*, *Lr19*, *Lr24*, *Lr26* through molecular markers in wheat (*Triticum aestivum* L.) / D. Datta, M. Prashar, S.C. Bhradwaj // Indian J. Genet. – 2007. – V. 7. – P. 7–11.
160. Davoyan, R.O. Use of a synthetic hexaploid *Triticum miguschovae* for transfer of leaf rust resistance to common wheat / R.O. Davoyan, T.K. Ternovskaya // Euphytica. – 1996. – V. 89. – P. 99–102.
161. del Blanco, I.A. Agronomic potential of Synthetic hexaploid wheat-derived population / I.A. del Blanco, S. Rajaram, W.E. Kronstad // Crop Sci. – 2001. – V. 41. – P. 670–676.
162. Delannay, X. Fostering molecular breeding in developing countries / X. Delannay, G. McLaren, J.M. Ribaut // Mol. Breed. – 2012. – V. 29. – P. 857–873.
163. Deng, X.J. Genetic diversity and genetic changes in the introgression lines derived from *Oryza sativa* L. mating with *O. rufipogon* Griff. / X.J. Deng, X.D. Luo, L.F.

- Dai, Y.L. Chen, B.L. Hu, J.K. Xie // *J. Integr. Agric.* – 2012. – V. 11. – P. 1059–1066.
164. Devos, K.M. Application of two microsatellite sequences in wheat storage proteins as molecular markers / K.M. Devos, G.J. Bryan, A.J. Collins, M.D. Gale // *Theor. Appl. Genet.* – 1995. – V. 90. – P. 247–252.
165. Dholakia, B.B. Molecular mapping of leaf rust resistance gene *Lr15* in hexaploid wheat / B.B. Dholakia, A.V. Rajwade, P. Hosmani et al. // *Mol. Breed.* – 2013. – V. 31. – P. 743–747.
166. Dice, L.R. Measures of the amount of ecologic association between species / L.R. Dice // *Ecology.* – 1945. – V. 26. – P. 297–302.
167. Distelfeld, A. Regulation of flowering time in temperate cereals / A. Distelfeld, C. Li, J. Dubcovsky // *Curr. Opin. Plant Biol.* – 2009. – V. 12. – P. 1–7.
168. Dong, L. New insights into the organization, recombination, expression and functional mechanism of low molecular weight glutenin subunit genes in bread wheat / L. Dong, X. Zhang, D. Liu et al. // *PLoS ONE.* – 2010. – V. 5. – e13548.
169. Dong, P. Sequence-related amplified polymorphism (SRAP) of wild emmer wheat (*Triticum dicoccoides*) in Israel and its ecological association / P. Dong, Y.M. Wei, G.Y. Chen, // *Biochem. System. Ecol.* – 2010. – V. 38. – P. 1–11.
170. Dreisigacker, S. SSR and pedigree analyses of genetic diversity among CIMMYT wheat lines targeted to different megaenvironments / S. Dreisigacker, P. Zhang, M.L. Warburton et al. // *Crop Sci.* – 2004. – V. 44. – P. 381–388.
171. Dreisigacker, S. Hybrid performance and heterosis in spring bread wheat, and their relations to SSR-based genetic distances and coefficients of parentage / S. Dreisigacker, A.E. Melchinger, P. Zhang et al. // *Euphytica.* – 2005. – V. 144. – P. 51–59.
172. Dreisigacker, S. Use of synthetic hexaploid wheat to increase diversity for CIMMYT bread wheat improvement / S. Dreisigacker, M. Kishii, J. Lage, M. Warburton // *Aust. J. Agric. Res.* – 2008. – V. 59. – P. 413–420.
173. Dvorak, J. The origin of spelt and free-threshing hexaploid wheat / J. Dvorak, K.R. Deal, M.C. Luo, F.M. You, K. von Borstel, H. Dehghani // *J. Hered.* – 2012. – V. 103. – P. 426–441.

174. Dyck P.L. Transfer of gene for stem rust resistance from *Triticum araraticum* to hexaploid wheat / P.L. Dyck // Genome. – 1992. – V. 35. – P. 788–792.
175. Dyck P.L. Inheritance of virulence in *Puccinia recondita* on alleles at the *Lr2a* locus for resistance in wheat / P.L. Dyck, D.J. Samborsky // Can. J. Genet. Cytol. – 1974. – V. 16. – P. 323–332.
176. Ehdaie, B. Root biomass, water-use efficiency, and performance of wheat–rye translocations of chromosomes 1 and 2 in spring bread wheat ‘Pavon’ / B. Ehdaie, R.W. Whitkus, J.G. Waines // Crop Sci. – 2003. – V. 43. – P. 710–717.
177. Efremova, T.T. Development of inter-varietal chromosome substitution lines of wheat (*Triticum aestivum* L.) bearing a rye genetic marker and their verification with microsatellite markers / T.T. Efremova, I.N. Leonova, V.S. Arbuzova, L.I. Laikova // Cereal Res. Commun. – 2006. – V. 34. – P. 973–980.
178. Efremova, T.T. Study of multiple allelism of the *VRN-1* locus in common wheat / T.T. Efremova, V.S. Arbuzova, L.I. Laikova et al. // EWAC Newsletters. – 2008. – P. 110–112.
179. Ellis, M.H. “Perfect” markers for the *Rht-B1b* and *Rht-D1b* dwarfing genes in wheat / M.H. Ellis, W. Spielmeier, K.R. Gale, G.J. Rebetzke, R.A. Richards // Theor. Appl. Genet. – 2002. – V. 105. – P. 1038–1042.
180. Elouafi, I. A genetic linkage map of the *Durum* x *Triticum dicoccoides* backcross population based on SSRs and AFLP markers, and QTL analysis for milling traits / I. Elouafi, M.M. Nachit // Theor. Appl. Genet. – 2004. – V. 108. – P. 401–413.
181. Exner, V. PlantDB – a versatile database for managing plant research / V. Exner, M. Hirsch-Hoffmann, W. Gruissem, L. Hennig // Plant Methods. – 2008. – V. 4. – P. 1.
182. Fahima, T. Microsatellite DNA polymorphism divergence in *Triticum dicoccoides* accessions highly resistant to yellow rust / T. Fahima, M.S. Röder, A. Grama, E. Nevo // Theor. Appl. Genet. – 1998. – V. 96. – P. 187–195.
183. Fahima, T. Microsatellite polymorphism in natural populations of wild emmer wheat, *Triticum dicoccoides*, in Israel / T. Fahima, M.S. Röder, K. Wendehake, V.M. Kirzhner, E. Nevo // Theor. Appl. Genet. – 2002. – V. 104. – P. 17–29.

184. Falke, K.C. Testcross performance of rye introgression lines developed by marker-assisted backcrossing using an Iranian accession as donor / K.C. Falke, Z. Susić, P. Wilde et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 2009. – V. 118. – P. 1225–1238.
185. Faris, J.D. Candidate gene analysis of quantitative disease resistance in wheat / J.D. Faris, W.L. Li, D.J. Liu, P.D. Chen, B.S. Gill // *Theor. Appl. Genet.* – 1999. – V. 98. – P. 219–225.
186. Faris, J.D. A bacterial artificial chromosome contig spanning the major domestication locus Q in wheat and identification of a candidate gene / J.D. Faris, J.P. Fellers, S.A. Brooks, B.S. Gill // *Genetics.* – 2003. – V. 164. – P. 311–321.
187. Feldman, M. Genome evolution due to allopolyploidization in wheat / M. Feldman, A.A. Levy // *Genetics.* – 2012. – V. 192. – P. 763–774.
188. Feuillet, C. High gene density is conserved at syntenic loci of small and large grass genomes / C. Feuillet, B. Keller // *PNAS.* – 1999. – V. 96. – P. 8265–8270.
189. Feuillet, C. Molecular markers for disease resistance: the example wheat // *Biotechnology in Agriculture and Forestry* / C. Feuillet, B. Keller, eds. Lörz H., Wenzel G. – Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 2005. – V. 55. – P. 353–370.
190. Feuillet, C. Map-based isolation of the leaf rust disease resistance gene *Lr10* from the hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) genome / C. Feuillet, C. Travella, N. Stein et al. // *PNAS.* – 2003. – V. 100, – P. 15253–15258.
191. Foulkes, M.J. Effects of a photoperiod-response gene *Ppd-D1* on yield potential and drought resistance in UK winter wheat / M.J. Foulkes, R. Sylvester-Bradley, A.J. Worland, J.W. Snape // *Euphytica.* – 2004. – V. 135. – P. 63–73.
192. Förster, S. Copy number variation of chromosome 5A and its association with Q gene expression, morphological aberrations, and agronomic performance of winter wheat cultivars / S. Förster, E. Schumann, M. Baumann et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 2013. – V. 126. – P. 3049–3063.
193. Friebe, B. C-band polymorphism and structural rearrangements detected in common wheat (*Triticum aestivum*) / B. Friebe, B.S. Gill // *Euphytica.* – 1994. – V. 78. – P. 1–5.
194. Friebe, B. Transfer of hessian fly resistance from 'Chaupan' rye to hexaploid wheat via a 2BS 2RL wheat rye chromosome translocation / B. Friebe, J.H. Hatchett, R.G. Sears, B.S. Gill // *Theor. Appl. Genet.* – 1990. – V. 79: – P. 385–389.

195. Friebe, B. Characterization of wheat-alien translocation conferring resistance to diseases and pests: current status / B. Friebe, J. Jiang, W.J. Raupp, R.A.McIntosh, B.S. Gill // *Euphytica*. – 1996. – V. 91. – P. 59–87.
196. Frisch, M. Breeding strategies: optimum design of marker-assisted backcross programs / M. Frisch // *Biotechnology in Agriculture and Forestry*, eds. Lörz H., Wenzel G. – Berlin Heidelberg: Springer–Verlag, 2004. – V. 55. – P. 319–334.
197. Frisch, M. Selection theory for marker-assisted backcrossing / M. Frisch, A.E. Melchinger // *Genetics*. – 2005. – V. 170. – P. 909–917.
198. Frisch, M. Minimum sample size and optimal positioning of flanking markers in marker-assisted backcrossing for transfer of a target gene / M. Frisch, M. Bohn, A.E. Melchinger // *Crop Sci*. – 1999. – V. 39. – P. 967–975.
199. Fu, S. Molecular cytogenetic characterization of wheat-*Thinopyrum elongatum* addition, substitution and translocation lines with a novel source of resistance to wheat Fusarium head blight / S. Fu, Z. Lv, B. Qi, X. Guo, J. Li, B. Liu, F. Han // *J. Genet. Genomics*. – 2013. – V. 39. – P. 103–110.
200. Fufa, H. Comparison of phenotypic and molecular marker-based classifications of hard red winter wheat cultivars / H. Fufa, P.S. Baenziger, B.S. Beecher et al. // *Euphytica*. – 2005. – V. 145. – P. 133–146.
201. Fulton, T.M. Advanced backcross QTL analysis of a *Lycopersicon esculentum* x *Lycopersicon parviflorum* cross / T.M. Fulton, S. Grandillo, T. Beck-Bun et al. // *Theor. Appl. Genet*. – 2000. – V. 100. – P. 1025–1042.
202. Ganal, M.W. Microsatellite and SNP markers in wheat breeding / M.W. Ganal, M.S. Röder // *Genomics-assisted crop improvement*. eds. Varshney R.K., Tuberosa R. – New York: Springer, 2007. – P. 1–24.
203. Ganeva, G. Genetic diversity assessment of Bulgarian durum wheat (*Triticum durum* Desf.) landraces and modern cultivars using microsatellite markers / G. Ganeva, V. Korzun, S. Landjeva, Z. Popova, N.K. Christov // *Genet. Resour. Crop. Evol*. – 2010. – V. 57. – P. 273–285.
204. Gao, I.F. One hundred and one new microsatellite loci derived from ESTs (EST-SSRs) in bread wheat / I.F. Gao, R.L. Jing, N.X. Huo et al. // *Theor. Appl. Genet*. – 2004. – V. 108. – P. 1392–1400.

205. Garcia, A.A.F. Comparison of RAPD, RFLP, AFLP, and SSR markers for diversity studies in tropical maize inbred lines / A.A.F. Garcia, L.L. Banchimol, A.M.M. Barbosa // *Genetics Mol. Biol.* – 2004. – V. 27. – P. 579–588.
206. German, S.E. Effect of gene *Lr34* in the enhancement of resistance to leaf rust in wheat / S.E. German, J.A. Kolmer // *Theor. Appl. Genet.* – 1992. – V. 84. – P. 97–105.
207. Gill, B.S. Standard karyotype and nomenclature system for description of chromosome bands and structural aberrations in wheat (*Triticum aestivum* L.) / B.S. Gill, B. Friebe, T.R. Endo // *Genome.* – 1991. – V. 34. – P. 830–839.
208. Gill, K.S. Identification and high-density mapping of gene-rich regions in chromosome group 1 of wheat / K.S. Gill, B.S. Gill, T.R. Endo, T. Taylor // *Genetics.* – 1996. – V. 144. – P. 1883–1891.
209. Gilmour, J. Octal notation for designating of physiologic races of plant pathogens / J. Gilmour // *Nature.* – 1973. – V. 242. – P. 620.
210. Gold, J. Development of a molecular marker for rust resistance genes *Sr39* and *Lr35* in wheat breeding lines / J. Gold, D. Harder, F. Townley-Smith, T. Aung, J. Procunier // *Electronic J. Biotech.* – 1999. – V. 2. – P. 35–40.
211. Goncharov, N.P. Physical mapping and chromosomal location of the photoperiod response gene *Ppd2* in common wheat / N.P. Goncharov, Watanabe N. // *Breed Sci.* – 2005. – V. 55. – P. 81–86.
212. Goncharov, N.P. Wheat artificial amphiploids involving the *Triticum timopheevii* genome: their studies, preservation and reproduction / N.P. Goncharov, S.V. Bannikova, T. Kawahara // *Genet. Resour. Crop Evol.* – 2007. – V. 54. – P. 1507–1516.
213. Goncharov, N.P. Taxonomy and molecular phylogeny of natural and artificial wheat species / N.P. Goncharov, K.A. Golovnina, E.Ya. Kondratenko // *Breeding Sci.* – 2009. – V. 59. – P. 492–498.
214. Graner, A. Relationship among European barley germplasm. II. Comparison of RFLP and pedigree data / A. Graner, W.F. Ludwig, A.E. Melchinger // *Crop Sci.* – 1995. – V. 34. – P. 1199–1205.

215. Griffey, C.A. Inheritance of adult-plant resistance to powdery mildew in Massey and Knox 62 winter wheats / C.A. Griffey, M.K. Das // *Crop Sci.* – 1994. – V. 34. – P. 641–646.
216. Guo, P.G. Resistance gene analogs associated with Fusarium head blight resistance in wheat / P.G. Guo, G.H. Bai, R.H. Li, G. Shaner, M. Baum // *Euphytica.* – 2006. – V. 151. – P. 251–261.
217. Gupta, R.B. Identification of rye chromosome 1R translocations and substitutions in hexaploid wheats using storage proteins as genetic markers / R.B. Gupta, K.W. Shepherd // *Plant Breed.* – 1992. – V. 109. – P. 130–140.
218. Gupta, P.K. Genetic mapping of 66 new microsatellite (SSR) loci in bread wheat / P.K. Gupta, H.S. Balyan, K.J. Edwards et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 2002. – V. 105. – P. 413–422.
219. Gupta, S.K. Development and validation of molecular markers linked to an *Aegilops umbellulata*-derived leaf rust-resistance gene, *Lr9*, for marker-assisted selection in bread wheat / S.K. Gupta, A. Charpe, S. Koul, K.V. Prabhu, Q.M.R. Haq // *Genome.* – 2005. – V. 48. – P. 823–830.
220. Gupta, S.K. Identification and validation of molecular markers linked to the leaf rust resistance gene *Lr19* in wheat / S.K. Gupta, A. Charpe, K.V. Prabhu, Q.M.R. Haque // *Theor. Appl. Genet.* – 2006a. – V. 113. – P. 1027–1036.
221. Gupta, S.K. Development and validation of SCAR markers co-segregating with an *Agropyron elongatum* derived leaf rust resistance gene *Lr24* in wheat / S.K. Gupta, A. Charpe, S. Koul, Q.M.R. Haque, K.V. Prabhu // *Euphytica.* – 2006b. – V. 150. – P. 233–240.
222. Gupta, V.S. Molecular mapping of leaf rust resistance gene *Lr15* in bread wheat / V.S. Gupta, R.R. Khan, A.V. Rajwade et al. // *Proceed. 11th Intern. Wheat Genetics Symp*; eds. Appels R., Eastwood R., Lagudah E. – Sydney: Sydney University Press, 2008. Режим доступа: <http://hdl.handle.net/2123/3318>.
223. Gupta, P.K. Marker-assisted wheat breeding: present status and future possibilities / P.K. Gupta, P. Langridge, R.R. Mir // *Mol. Breed.* – 2010. – V. 26. – P. 145–161.
224. Guyomarc'h, H. Characterization of polymorphic microsatellite markers from *Aegilops tauschii* and transferability to the D genome of bread wheat / H.

- Guyomarc'h, P. Sourdille, G. Charmet, K.J. Edwards, M. Bernard // *Theor. Appl. Genet.* – 2002. – V. 104. – P. 1164–1172.
225. Haggag, M.E.A. Genetics of pathogenicity in three races of leaf rust on four wheat varieties / M.E.A. Haggag, D.J. Samborski, P.L. Dyck // *Can. J. Genet. Cytol.* – 1973. – V. 15. – P. 73–82.
226. Han, F.P. Characterization of six wheat – *Thinopyrum intermedium* derivatives by GISH, RFLP, and multicolor GISH / F.P. Han, G. Fedak, A. Benabdelmouna, K. Armstrong, T. Ouellet // *Genome.* – 2003. – V. 46. – P. 490–495.
227. Hanusova, R. Suppression of powdery mildew resistance gene *Pm8* in *Triticum aestivum* L.(common wheat) cultivars carrying wheat-rye translocation T1BL-1RS / R. Hanusova, L.K. Hsam, P. Bartos, F.J. Zeller // *Heredity.* – 1996. – V. 77. – P. 383–387.
228. Hao, Y.F. *Pm23*: a new allele of *Pm4* located on chromosome 2AL in wheat / Y.F. Hao, A.F. Liu, Y.H. Wang et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 2008. – V. 117, – P. 1205–1212.
229. Hartl, L. Use of RFLP markers for the identification of alleles of the *Pm3* locus conferring powdery mildew resistance in wheat (*Triticum aestivum* L.) / L. Hartl, H. Weiss, F.J. Zeller, A. Jahoor // *Theor. Appl. Genet.* – 1993. – V. 86. – P. 959–963.
230. Hartl, L. Identification of AFLP markers closely linked to the powdery mildew resistance genes *Pmlc* and *Pm4a* in common wheat (*Triticum aestivum* L.) / L. Hartl, V. Mohler, F.J. Zeller, S.L.K. Hsam, G. Schweizer // *Genome.* – 1999. – V. 42. – P. 322–329.
231. Hayden, M.J. Sequence tagged microsatellites for the *Xgwm533* locus provide new diagnostic markers to select for the presence of stem rust resistance gene *Sr2* in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) / M.J. Hayden, H. Kuchel, K.J. Chalmers // *Theor. Appl. Genet.* – 2004. – V. 109. – P. 1641–1647.
232. He, X.Y. Allelic variation of polyphenol oxidase (PPO) genes located on chromosomes 2A and 2D and development of functional markers for the PPO genes in common wheat / X.Y. He, Z.H. He, L.P. Zhang et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 2007. – V. 115. – P. 47–58.

233. He, R.L. Inheritance and mapping of a powdery mildew resistance *Pm43* introgressed from *Thinopyrum intermedium* into wheat / R.L. He, Z.J. Chang, Z.J. Yang et al. // Theor. Appl. Genet. – 2009. – V. 118. – P. 1173–1180.
234. Helguera, M. Development of PCR markers for wheat leaf rust resistance gene *Lr47* / M. Helguera, I.A. Khan, J. Dubcovsky // Theor. Appl. Genet. – 2000. – V. 101. – P. 625–631.
235. Helguera, M. PCR assays for the *Lr37-Yr17-Sr38* cluster of rust resistance genes and their use to develop isogenic hard red spring wheat lines / M. Helguera, I.A. Khan, J. Kolmer et al. // Crop Sci. – 2003. – V. 43. – P. 1839–1847.
236. Helguera, M. PCR markers for *Triticum speltoides* leaf rust resistance gene *Lr51* and their use to develop isogenic hard red spring wheat lines / M. Helguera, L. Vanzetti, M. Soria et al. // Crop Sci. – 2005. – V. 45. – P. 728–734.
237. Herrera-Foessel, S.A. Identification and mapping of *Lr3* and a linked leaf rust resistance gene in durum wheat / S.A. Herrera-Foessel, R.P. Singh, J. Huerta-Espino et al. // Crop Sci. – 2007. – V. 47. – P. 1459–1466.
238. Herrera-Foessel, S.A. Identification and molecular characterization of leaf rust resistance gene *Lr14a* in durum wheat / S.A. Herrera-Foessel, R.P. Singh, J. Huerta-Espino et al. // Plant Disease. – 2008a. – V. 92. – P. 469–473.
239. Herrera-Foessel, S.A. Molecular mapping of a leaf rust resistance gene on the short arm of chromosome 6B of durum wheat / S.A. Herrera-Foessel, R.P. Singh, J. Huerta-Espino et al. // Plant Disease. – 2008b. – V. 92. – P. 1650–1654.
240. Herrera-Foessel S.A., Singh R.P., Huerta-Espino J., Crossa J., Djurle A., Yuen J. Genetic analysis of slow-rusting resistance to leaf rust in durum wheat / S.A. Herrera-Foessel, R.P. Singh, J. Huerta-Espino, J. Crossa, A. Djurle, J. Yuen // Crop Sci. – 2008c. – V. 48. – P. 2132–2140.
241. Herrera-Foessel, S.A. New slow-rusting leaf rust and stripe rust resistance genes *Lr67* and *Yr46* in wheat are pleiotropic or closely linked / S.A. Herrera-Foessel, E.S. Lagudah, J. Huerta-Espino et al. // Theor. Appl. Genet. – 2011. – V. 122. – P. 239–249.
242. Herrera-Foessel, S.A. *Lr68*: A new gene conferring slow rusting resistance to leaf rust in wheat / S.A. Herrera-Foessel, R.P. Singh, J. Huerta-Espino et al. // Theor. Appl. Genet. – 2012. – V. 124. – P. 1475–1486.

243. Herrera-Foessel, S.A. *Lr72* confers resistance to leaf rust in durum wheat cultivar Atil C2000 / S.A. Herrera-Foessel, J. Huerta-Espino, V. Calvo-Salazar, C.X. Lan, R.P. Singh // *Plant Disease*. – 2014. – V. 98. – P. 631–635.
244. Herzog, E. Selection strategies for marker-assisted backcrossing with high-throughput marker systems / E. Herzog, M. Frisch // *Theor. Appl. Genet.* – 2011. – V. 123. – P. 251–260.
245. Hiebert, C. Locating the broad-spectrum wheat leaf rust resistance gene *Lr52* (*LrW*) to chromosome 5B by a new cytogenetic method / C. Hiebert, J. Thomas, B. McCallum // *Theor. Appl. Genet.* – 2005. – V. 110. – P. 1453–1457.
246. Hiebert, C.W. Microsatellite mapping of adult-plant leaf rust resistance gene *Lr22a* in wheat / C.W. Hiebert, J.B. Thomas, D.J. Somers, B.D. McCallum, S.I. Fox // *Theor. Appl. Genet.* – 2007. – V. 115. – P. 877–884.
247. Hiebert, C.W. Genetic mapping of the wheat leaf rust resistance gene *Lr60* (*LrW2*) / C.W. Hiebert, J.B. Thomas, B.D. McCallum, D.J. Somers // *Crop Sci.* – 2008. – V. 48. – P. 1020–1026.
248. Hiebert, C.W. An introgression on wheat chromosome 4DL in RL6077 (Thatcher*6/PI 250413) confers adult plant resistance to stripe rust and leaf rust (*Lr67*) / C.W. Hiebert, J.B. Thomas, B.D. McCallum et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 2010a. – V. 121. – P. 1083–1091.
249. Hiebert, C.W. Genetics and mapping of stem rust resistance to UG99 in the wheat cultivar Webster / C.W. Hiebert, T.G. Fetch, T. Zegeye // *Theor. Appl. Genet.* – 2010b. – V. 121. – P. 65–69.
250. Hiebert, C.W. Genetics and mapping of seedling resistance to Ug99 stem rust in Canadian wheat cultivars ‘Peace’ and ‘Cadillac’ / C.W. Hiebert, T.G. Fetch, T. Zegeye et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 2011. – V. 122. – P. 143–149.
251. Hoffmann, B. Alteration of drought tolerance of winter wheat caused by translocation of rye chromosome segment 1R / B. Hoffmann // *Cereal Res. Commun.* – 2008. – V. 36. – P. 269–278.
252. Hu, X.Y. Identification of RAPD markers linked to the gene *Pm1* for resistance to powdery mildew in wheat / X.Y. Hu, H.W. Ohm, I. Dweikat // *Theor. Appl. Genet.* – 1997. – V. 94. – P. 832–840.

253. Huang, L. An RGA – like marker detects all known *Lr21* leaf rust resistance gene family members in *Aegilops tauschii* and wheat / L. Huang, B.S. Gill // *Theor. Appl. Genet.* – 2001. – V. 103. – P. 1007–1013.
254. Huang, X.Q. High-density genetic and physical bin mapping of wheat chromosome 1D reveals that the powdery mildew resistance gene *Pm24* is located in a highly recombinogenic region / X.Q. Huang, M.S. Röder // *Genetica.* – 2011. – V. 139. – P. 1179–1187.
255. Huang, X.Q. Assessing genetic diversity of wheat (*Triticum aestivum* L.) germplasm using microsatellite markers / X.Q. Huang, A. Börner, M.S. Röder, M.W. Ganal // *Theor. Appl. Genet.* – 2002. – V. 105. – P. 699–707.
256. Huang, X.Q. Advanced backcross QTL analysis for the identification of quantitative trait loci alleles from wild relatives of wheat (*Triticum aestivum* L.) / X.Q. Huang, H. Cöster, M.W. Ganal, M.S. Röder // *Theor. Appl. Genet.* – 2003a. – V. 106. – P. 1379–1389.
257. Huang, X.Q. Microsatellite mapping of the wheat powdery mildew resistance gene *Pm5e* in common wheat (*Triticum aestivum* L.) / X.Q. Huang, L.X. Wang, M.X. Xu, M.S. Röder // *Theor. Appl. Genet.* – 2003b. – V. 106. – P. 858–865.
258. Huang, X.Q. Advanced backcross QTL analysis in progenies derived from a cross between a German elite winter wheat variety and a synthetic wheat (*Triticum aestivum* L.) / X.Q. Huang, H. Kempf, M.W. Ganal, M.S. Röder // *Theor. Appl. Genet.* – 2004. – V. 109. – P. 933–943.
259. Huang, X.Q. Molecular detection of QTLs for agronomic and quality traits in a doubled haploid population derived from two Canadian wheats (*Triticum aestivum* L.) / X.Q. Huang, S. Cloutier, L. Lycar et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 2006. – V. 113. – P. 753–766.
260. Hulbert, S.H. Resistance gene complexes: evolution and utilization / S.H. Hulbert, C.A. Webb, S.M. Smith, Q. Sun // *Ann. Rev. Phytopathol.* – 2001. – V. 39. – P. 285–312.
261. Hysing, S.C. Agronomic performance and multiple disease resistance in T2BS.2RL wheat-rye translocation lines / S.C. Hysing, S.L.K. Hsam, R.P. Singh et al. // *Crop Sci.* – 2007. – V. 47. – P. 254–260.

262. Izadi-Darbandi, A. Marker-assisted selection of high molecular weight glutenin alleles related to bread-making quality in Iranian common wheat (*Triticum aestivum* L.) / A. Izadi-Darbandi, B. Yazdi-Samadi // J. Genetics. – 2012. – V. 91. – P. 193–198.
263. Jakobson, I. Adult plant and seedling resistance to powdery mildew in a *Triticum aestivum* x *Triticum militinae* hybrid line / I. Jakobson, H. Peusha, L. Timofejeva, K. Järve // Theor. Appl. Genet. – 2006. – V. 112. – P. 760–769.
264. Jakobson, I. Fine mapping, phenotypic characterization and validation of non-race-specific resistance to powdery mildew in a wheat–*Triticum militinae* introgression line / I. Jakobson, D. Reis, A. Tiidema et al. // Theor. Appl. Genet. – 2012. – V. 125. – P. 609–623.
265. Jaradat, A.A. Ecogeography, genetic diversity, and breeding value of wild emmer wheat (*Triticum dicoccoides* Körn ex Asch. & Graebn. Thell.) / A.A. Jaradat // Austr. J. Crop Sci. – 2011. – V. 5. – P. 1072–1086.
266. Järve, K. Chromosomal location of *Triticum timopheevii* derived powdery mildew resistance genes transferred to common wheat / K. Järve, H.O. Peusha, J. Tsymbalova, S. Tamm, K.M. Devos, T.M. Enno // Genome. – 2000. – V. 43. – P. 377–381.
267. Ji, J.H. STS markers for powdery mildew resistance gene *Pm6* in wheat / J.H. Ji, B. Qin, H.Y. Wang et al. // Euphytica. – 2008. – V. 163. – P. 159–165.
268. Jia, J. RFLP-based maps of the homoeologous group-6 chromosomes of wheat and their application in the tagging of *Pm12*, a powdery mildew resistance gene transferred from *Aegilops speltoides* to wheat / J. Jia, K.M. Devos, S. Chao et al. // Theor. Appl. Genet. – 1996. – V. 92. – P. 559–565.
269. Jia, J.Q. Characterization of wheat yellow rust resistance gene *Yr17* using EST-SSR and rice syntenic region / J.Q. Jia, G.R. Li, C. Liu, M.P. Lei, Z.J. Yang // Cereal Research Commun. – 2011. – V. 39. – P. 88–99.
270. Jiang, J. Different species-specific chromosome translocation in *Triticum timopheevii* and *T. turgidum* support diphyletic origin of polyploid wheats / J. Jiang, B.S. Gill // Chromosome Research. – 1994. – V. 2. – P. 59–64.

271. Jiang, H. Genetic diversity of recurrent selection populations with *Ms2* gene assessed by gliadins in common wheat (*Triticum aestivum* L.) / H. Jiang, Q.R. Gao, L.J. Li et al. // *Agricult. Sci. China.* – 2010. – V. 9. – P. 615–625.
272. Jin, Y. Characterization of seedling infection types and adult plant infection responses of monogenic *Sr* gene lines to race TTKS of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* / Y. Jin, R.P. Singh, R.W. Ward et al. // *Plant Disease.* – 2007. – V. 91. – P. 1096–1099.
273. Johnson, E.B. Mapping the compactum locus in wheat (*Triticum aestivum* L.) and its relationship to other spike morphology genes of the *Triticeae* / E.B. Johnson, V.J. Nalam, R.S. Zemetra, O. Riera-Lizarazu // *Euphytica.* – 2008. – V. 163. – P. 193–201.
274. Jones, C.J. Reproducibility testing of RAPD, AFLP and SSR markers in plants by a network of European laboratories / C.J. Jones, K.J. Edwards, S. Castaglione et al. // *Mol. Breed.* – 1997. – V. 3. – P. 381–390.
275. Jonson, J.M. Comparative effects of 1BL/1RS translocation in relation to protein composition and milling and baking quality of soft red winter wheat / J.M. Jonson, C.A. Griffey, C.H. Harris // *Cereal Chem.* – 1999. – V. 76. – P. 467–472.
276. Jørgensen, J.H. Gene *Pm6* for resistance to powdery mildew in wheat / J.H. Jørgensen, C.J. Jensen // *Euphytica.* – 1973. – V. 22. – P. 4–23.
277. Kadosumi, S. Multiple origin of U genome in two UM genome tetraploid *Aegilops* species, *Aegilops columnaris* and *Aegilops triaristata*, revealed based on the polymorphism of a genome-specific PCR fragment / S. Kadosumi, T. Kawahara, T. Sasanuma // *Genes Genet. Syst.* – 2005. – V. 80. – P.105–111.
278. Kato, K. QTL mapping of genes controlling ear emergence time and plant height on chromosome 5A of wheat / K. Kato, H. Miura, S. Sawada // *Theor. Appl. Genet.* – 1999. – V. 98. – P. 472–477.
279. Kato, K. Mapping QTLs controlling grain yield and its components on chromosome 5A of wheat / K. Kato, H. Miura, S. Sawada // *Theor. Appl. Genet.* – 2000. – V. 101. – P. 1114–1121.
280. Kema, G.H.J. Differential suppression of stripe rust resistance in synthetic wheat hexaploids derived from *Triticum turgidum* subsp. *dicoccoides* and *Aegilops*

- squarrosa* / G.H.J. Kema, W. Lange, C.H. van Silfhout // *Phytopathol.* – 1995. – V. 85. – P. 425-429.
281. Khakimzhanova, A.A. Induction of alpha-amylase in wheat grain cultivars as an indicator of resistance to pre-harvest sprouting / A.A. Khakimzhanova, V.A. Kuzovlev, N.S. Mamytova et al. // *World Acad. Sci. Engineer. Technol.* – 2011. – No. 59. – P. 49–52.
282. Khan, R.R. Molecular mapping of stem and leaf rust resistance in wheat / R.R. Khan, H.S. Bariana, B.B. Dholakia et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 2005. – V. 111. – P. 846–850.
283. Khanjari, S. Molecular diversity of Omani wheat revealed by microsatellites: I. Tetraploid landraces / S. Khanjari, K. Hammer, A. Buerkert, M.S. Röder // *Genet. Resour. Crop Evol.* – 2007. – V. 54. – P. 1291–1300.
284. Khlestkina, E.K. Mapping of 99 new microsatellite-derived loci in rye (*Secale cereale* L.) including 39 expressed sequence tags / E.K. Khlestkina, M.H.M. Than, E.G. Pestsova et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 2004a. – V. 109. – P. 725–732.
285. Khlestkina, E.K. Genetic diversity in cultivated plants – loss or stability / E.K. Khlestkina, X.Q. Huang, F.B. Quenum, S. Chebotar, M.S. Röder // *Theor. Appl. Genet.* – 2004b. – V. 108. – P. 146–1472.
286. Khlestkina, E.K. A new gene controlling the flowering response to photoperiod in wheat / E.K. Khlestkina, A. Giura, M.S. Röder, A. Börner // *Euphytica.* – 2009. – V. 165. – P. 579–585.
287. Khush, G.S. List of gene markers maintained in the Rice Genetic Stock Center, IRRI / G.S. Khush // *Rice Genetics Newsletter.* – 1987. – V. 4. – P. 56–62.
288. Kim, W. Agronomic effect of wheat-rye translocation carrying rye chromatin (1R) from different sources / W. Kim, P.S. Jonson, P.S. Baenziger, A.J. Lukaszewski, C.S. Gaines // *Crop Sci.* - 2004. – V. 44. – P. 1254–1258.
289. Klindworth, D.L. Introgression and characterization of a goatgrass gene for a high level of resistance to Ug99 stem rust in tetraploid wheat / D.L. Klindworth, Z.X. Niu, S.M. Chao et al. // *Genes Genomes Genet.* – 2012. – V. 2. – P. 665–673.
290. Knott, D.R. Mutation of a gene for yellow pigment linked to *Lr19* in wheat / D.R. Knott // *Canad. J. Genet. Cytol.* – 1980. – V. 22. – P. 651–654.

291. Kokhmetova, A. The screening of wheat germplasm for resistance to stripe and leaf rust in Kazakhstan using molecular markers / A. Kokhmetova, G. Yessenbekova, A. Morgounov, F. Ogbonnaya // *J. Life Sci.* – 2012. – V. 6. – P. 353–362.
292. Kolmer, J.A. Genetics of resistance to wheat leaf rust / J.A. Kolmer // *Ann. Rev. Phytopathol.* – 1996. – V. 34. – P. 435–455.
293. Kolmer, J.A. Analysis of the *Lr34/Yr18* rust resistance region in wheat germplasm / J.A. Kolmer, R.P. Singh, D.F. Garvin et al. // *Crop Sci.* – 2008. – V. 48. – P. 1841–1852.
294. Kolmer, J.A. Diseases which challenge global wheat production – the wheat rusts / J.A. Kolmer, X. Chen, U. Jin // *Wheat: science and trade*: ed. Carver B.F. – NY: Wiley Press, 2009. – P. 89–124.
295. Kolmer, J.A. Chromosome location, linkage with simple sequence repeat markers, and leaf rust resistance conditioned by gene *Lr63* in wheat / J.A. Kolmer, J.A. Anderson, J.M. Flor // *Crop Sci.* – 2010. – V. 50. – P. 2392–2395.
296. Kolmer, J.A. Physiological specialization of *Puccinia triticina* on wheat in United States in 2009 / J.A. Kolmer, D.L. Long, M.E. Hughes // *Plant Disease.* – 2011. – V. 95. – P. 935–940.
297. Korzun, V. Genetic analysis of the dwarfing gene (*Rht8*) in wheat. Part I. Molecular mapping of *Rht8* on the short arm of chromosome 2D of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) / V. Korzun, M.S. Röder, M.W. Ganal, A.J. Worland, C.N. Law // *Theor. Appl. Genet.* – 1998. – V. 96. – P. 1104–1109.
298. Korzun, V. Integration of dinucleotide microsatellites from hexaploid bread wheat into a genetic linkage map of durum wheat / V. Korzun, M.S. Röder, K. Wendehake et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 1999. – V. 98. – P. 1202–1207.
299. Kosambi, D.D. The estimation of map distances from recombination values / D.D. Kosambi // *Ann. Eugen.* – 1944. – V. 12. – P. 172–175.
300. Kou, Y. Broad-spectrum and durability: understanding of quantitative disease resistance / Y. Kou, S. Wang // *Curr. Opin. Plant Biol.* – 2010. – V. 13. – P. 1–5.
301. Köbner, R.M.D. Induction of recombination between rye chromosome 1RL and wheat chromosomes / R.M.D. Köbner, K.W. Shepherd // *Theor. Appl. Genet.* – 1985. – V. 71. – P. 208–215.

302. Kuchel, H. Identification of genetic loci associated with ear-emergence in bread wheat / H. Kuchel, G. Hollamby, P. Langridge, K. Williams, S.P. Jefferies // *Theor. Appl. Genet.* – 2006. – V. 113. – P. 1103–1112.
303. Kuchel, H. The successful application of a marker-assisted wheat breeding strategy / H. Kuchel, R. Fox, J. Reinheimer // *Mol. Breed.* – 2007. – V. 20. – P. 295–308.
304. Kuchel, H. The challenges of integrating new technologies into a wheat breeding programme / H. Kuchel, R. Fox, G. Hollamby // *Proceed. 11th Intern. Wheat Genetics Symp.:* eds. Appels R., Eastwood R., Lagudah E. – Sydney: Sydney University Press, 2008. Режим доступа <http://ses.library.usyd.edu.au/bitstream/2123/3400/1/O54.pdf>.
305. Kuleung, C. Transferability of SSR markers among wheat, rye, and triticale / C. Kuleung, P.S. Baenziger, I. Dweikat // *Theor. Appl. Genet.* – 2004. – V. 108. – P. 1147–1150.
306. Kunert, A. AB-QTL analysis in winter wheat: I. Synthetic hexaploid wheat (*T. turgidum* ssp. *dicoccoides*/*T. tauschii*) as a source of favourable alleles for milling and baking quality traits / A. Kunert, A.A. Naz, O. Dedeck, K. Pillen, J. Léon // *Theor. Appl. Genet.* – 2007. – V. 115. – P. 683–695.
307. Kuraparthi, V. Characterization and mapping of cryptic alien introgression from *Aegilops geniculata* with new leaf rust and stripe rust resistance genes *Lr57* and *Yr40* in wheat / V. Kuraparthi, P. Chhuneja, H.S. Dhaliwal, S. Kaur, R.L. Bowden, B.S. Gill // *Theor. Appl. Genet.* – 2007a. – V. 114. – P. 1379–1389.
308. Kuraparthi, V. A Cryptic wheat–*Aegilops triuncialis* translocation with leaf rust resistance gene *Lr58* / V. Kuraparthi, S. Sood, P. Chhuneja, H.S. Dhaliwal, S. Kaur, R.L. Bowden, B.S. Gill // *Crop Sci.* – 2007b. – V. 47. – P. 1995–2003.
309. Kuraparthi, V. Development of a PCR assay and marker-assisted transfer of leaf rust and stripe rust resistance genes *Lr57* and *Yr40* into hard red winter wheats / V. Kuraparthi, S. Sood, D.R. See, B.S. Gill // *Crop Sci.* – 2009. – V. 49. – P. 120–126.
310. Kuraparthi, V. Development of a PCR assay and marker-assisted transfer of leaf rust resistance gene *Lr58* into adapted winter wheats / V. Kuraparthi, S. Sood, G. Brown-Guedira, B.S. Gill // *Euphytica.* – 2011. – V. 180. – P. 227–234.

311. Labuschagne, M.T. The influence of leaf rust resistance genes *Lr29*, *Lr34*, *Lr35* and *Lr37* on bread making quality in wheat / M.T. Labuschagne, Z.A. Pretorius, B. Grobbelaar // *Euphytica*. – 2002. – V. 124. – P. 65–70.
312. Lagudah, E.S. Molecular genetic characterization of the *Lr34/Yr18* slow rusting resistance gene region in wheat / E.S. Lagudah, H. McFadden, R.P. Singh et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 2006. – V 114. – P. 21–30.
313. Lagudah, E.S. Gene-specific markers for the wheat gene *Lr34/Yr18/Pm38* which confers resistance to multiple fungal pathogens / E.S. Lagudah, S.G. Krattinger, S. Herrera-Foessel et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 2009. – V. 119. – P. 889–898.
314. Lander, E. Mapping Mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps / E. Lander, D. Botstein // *Genetics*. – 1989. – V. 121. – P. 185–199.
315. Lander, E.S. MAPMAKER: an interactive computer package for constructing primary genetic linkage maps of experimental and natural populations / E.S. Lander, P. Green, J. Abrahamson et al. // *Genomics*. – 1987. – V. 1. – P. 174–181.
316. Landjeva, S. Evaluation of genetic diversity among Bulgarian winter wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties during the period 1925–2003 using microsatellites / S. Landjeva, V. Korzun, G. Ganeva // *Genet. Resour. Crop Evol.* – 2006. – V. 53. – P. 1605–1614.
317. Langridge, P. The Principle: identification and application of molecular markers / P. Langridge, K. Chalmers // *Biotechnology in Agriculture and Forestry*; eds. Lörz H., Wenzel G. – Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 2005. – V. 55. – P. 3–22.
318. Laurentin, H. Data analysis for molecular characterization of plant genetic resources / H. Laurentin // *Genet. Resour. Crop. Evol.* – 2009. – V. 56. – P. 277–292.
319. Lehmensiek, A. Molecular characterization of a *Triticum timopheevii* introgression in a Wentworth/Lang population / A. Lehmensiek, W.D. Bovill, P.M. Banks, M.W. Sutherland // *Proceed. 11th Intern. Wheat Genetics Symp.*; eds. R. Appels, R. Eastwood, E. Lagudah – Sydney, Sydney University Press, 2008. Режим доступа <http://hdl.handle.net/2123/3311>.
320. Leonova, I. Mapping of the *Vrn-B1* gene in *Triticum aestivum* using microsatellite markers / I. Leonova, E. Pestsova, E. Salina, T. Efremova, M. Röder, A. Börner // *Plant Breed.* – 2003. – V. 122. – P. 209–212.

321. Leonova, I. Identification of microsatellite markers for a leaf rust resistance gene introgressed into common wheat from *Triticum timopheevii* / I. Leonova, A. Börner, E. Budashkina et al. // Plant Breed. – 2004. – V. 123. – P. 93–95.
322. Leonova, I.N. Detection of quantitative trait loci for leaf rust resistance in wheat – *T. timopheevii*/*T. tauschii* introgression lines / I.N. Leonova, L.I. Laikova, O.M. Popova et al. // Euphytica. – 2007. – V. 155. – P. 79–86.
323. Leonova, I.N. The application of wheat microsatellite markers for the detection of interspecific variation in tetraploid *Aegilops* species with C and U genomes / I.N. Leonova, M.S. Röder, F. Nasyrova // Cereal Research Commun. – 2009. – V. 37. – P. 335–343.
324. Leonova, I.N. Microsatellite mapping of a leaf rust resistance gene transferred to common wheat from *Triticum timopheevii* / I.N. Leonova, E.B. Budashkina, K. Flath et al. // Cereal Research Commun. – 2010a. – V. 38. – P. 211–219.
325. Leonova, I.N. *T. aestivum* x *T. timopheevii* introgression lines as a source of pathogen resistance genes / I.N. Leonova, E.B. Budashkina, N.P. Kalinina et al. // Proceed. 8th International Wheat Conference. – St. Petersburg, 2010b. – P. 73–74.
326. Leonova, I.N. *Triticum aestivum* – *Triticum timopheevii* introgression lines as a source of pathogen resistance genes / I.N. Leonova, E.B. Budashkina, N.P. Kalinina et al. // Czech J. Genet. Plant Breed. – 2011. – V. 47. – S49–S55.
327. Levy, A.V. The impact of polyploidy on grass genome evolution / A.V. Levy, M. Feldman // Plant Physiol. – 2002. – V. 130. – P. 1587–1593.
328. Li, Y.C. Microsatellites: genomic distribution, putative functions and mutational mechanisms: a review / Y.C. Li, A.B. Korol, T. Fahima, A. Beiles, E. Nevo // Mol. Ecology. – 2002. – V. 11. – P. 2453–2465.
329. Li, G. Effects of the 6VS.6AL translocation on agronomic traits and dough properties of wheat / G. Li, P. Chen, S. Zhang et al. // Euphytica. – 2007a. – V. 155. – P. 305–313.
330. Li, C.X. Effects of arsenik on seed germination and physiological activities of wheat seedlings / C.X. Li, S.L. Feng, Y. Shao, L.N. Jiang, X.Y. Lu, X.L. Hou // J. Environ. Sci. – 2007b. – V. 19. – P. 725–732.
331. Li, G. Molecular identification of a new powdery mildew resistance gene *Pm41* on chromosome 3BL derived from wild emmer (*Triticum turgidum* var. *dicoccoides*)

- / G. Li, T. Fang, H. Zhang et al. // Theor. Appl. Genet. – 2009. – V. 119. – P. 531–539.
332. Li, L. The genetic variation of the backcross modified lines developed from the maize line 08–641 selected by different directions / L. Li, X. Yaoyu, C. Wensheng et al. // Scientific Research. – 2012. – V. 3. – P. 918–922.
333. Lillemo, M. The adult plant rust resistance loci *Lr34/Yr18* and *Lr46/Yr29* are important determinants of partial resistance to powdery mildew in bread wheat line Saar / M. Lillemo, B. Asalf, R.P. Singh, // Theor. Appl. Genet. – 2008. – V. 116. – P. 1155–1166.
334. Liu, Z. Development of SCAR markers linked to the *Pm21* gene conferring resistance to powdery mildew in common wheat / Z. Liu, Q. Sun, T. Yang // Plant Breed. – 1999. – V. 118. – P. 215–219.
335. Liu, S.X. Identification of molecular markers associated with adult plant resistance to powdery mildew in common wheat cultivar Massey / S.X. Liu, C.A. Griffey, M.A. Saghai Maroof // Crop Sci. – 2001. – V. 41/ - P. 1268–1275.
336. Liu, Z. Molecular characterization of a novel powdery mildew resistance gene *Pm30* in wheat originating from wild emmer / Z. Liu, Q. Sun, Z. Ni, E. Nevo, T. Yang // Euphytica. – 2002. – V. 123. – P. 21–29.
337. Liu, Z.H. A wheat intervarietal genetic linkage map based on microsatellite and target region amplified polymorphism markers and its utility for detecting quantitative trait loci / Z.H. Liu, J.A. Anderson, J. Hu et al. // Theor. Appl. Genet. – 2005. – V. 111. – P. 782–794.
338. Liu, S. Development, utilization of introgression lines using a synthetic wheat as donor / S. Liu, R. Zhou, Y. Dong, P. Li, J. Jia // Theor. Appl. Genet. – 2006. – V. 112. – P. 1360–1373.
339. Liu, J. Genetic diversity of wheat gene pool of recurrent selection assessed by microsatellite markers and morphological traits / J. Liu, L. Liu, N. Hou, A. Zhang, C. Liu // Euphytica. – 2007. – V. 155. – P. 249–258.
340. Liu, S. Diagnostic and co-dominant PCR markers for wheat stem rust resistance genes *Sr25* and *Sr26* / S. Liu, L.X. Yu, R.P. Singh, Y. Jin, M.E. Sorrells, J.A. Anderson // Theor. Appl. Genet. – 2010. – V. 120. – P. 691–697.

341. Liu, W.X. Development and characterization of wheat–*Ae. searsii* Robertsonian translocations and a recombinant chromosome conferring resistance to stem rust / W.X. Liu, Y. Jin, M. Rouse, B. Friebe, B. Gill, M.O. Pumphrey // *Theor. Appl. Genet.* – 2011. – V. 122. – P. 1537–1545.
342. Liu, Y. Functional markers in wheat: current status and future prospects / Y. Liu, Z. He, R. Appels, X. Xia // *Theor. Appl. Genet.* – 2012. – V. 125. – P. 1–10.
343. Liu, Z. Molecular markers for leaf rust resistance gene *Lr42* in wheat / Z. Liu, R.L. Bowden, G. Bai // *Crop Sci.* – 2013. – V. 53. – P. 1566–1570.
344. Lu, Y. Molecular characterization of global maize breeding germplasm based on genome-wide single nucleotide polymorphisms / Y. Lu, J. Yan, C.T. Guimaraes et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 2009. – V. 120. – P. 93–115.
345. Lukaszewski, A.J. Manipulation of the 1RS.1BL translocation in wheat by induced homoeologous recombination / A.J. Lukaszewski // *Crop Sci.* – 2000. – V. 40. – P. 216–225.
346. Luo, P.G. Characterization and chromosomal location of *Pm40* in common wheat: a new gene for resistance to powdery mildew derived from *Elytrigia intermedium* / P.G. Luo, H.Y. Luo, Z.J. Chang et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 2009. – V. 118. – P. 1059–1064.
347. Ma, H. Genetic control and chromosomal location of *Triticum timopheevii*-derived resistance to septoria nodorum blotch in durum wheat / H. Ma, G.R. Hughes // *Genome.* – 1995. – V. 38. – P. 332–338.
348. Ma, Z.Q. RFLP markers linked to powdery mildew resistance genes *Pm1*, *Pm2*, *Pm3* and *Pm4a* in wheat / Z.Q. Ma, M.E. Sorrells, S.D. Tanksley // *Genome.* – 1994. – V. 37. – P. 871–875.
349. Ma, H. Suppression/expression of resistance to stripe rust in synthetic hexaploid wheat (*Triticum turgidum* × *T. tauschii*) / H. Ma, R.P. Singh, A. Mujeeb-Kazi // *Euphytica.* – 1995. – V. 83. – P. 87–93.
350. Ma, Z.Q. PCR-based markers for the powdery mildew resistance gene *Pm-4a* in wheat / Z.Q. Ma, J.B. Wei, S.H. Cheng // *Theor. Appl. Genet.* – 2004. – V. 109. – P. 140–145.

351. Ma, H. Identification and mapping of a new powdery mildew resistance gene on chromosome 6D of common wheat / H. Ma, Z. Kong, B. Fu, N. Li, L. Zhang, H. Jia, Z. Ma // *Theor. Appl. Genet.* – 2011. – V. 123. – P. 1099–1106.
352. Maccaferri, M. Genetic control of aspartate aminotransferase isoenzymes in *Aegilops* and *Triticum* species / M. Maccaferri, M.C. Sanguineti, S. Corneti et al. // *J. Appl. Genet.* – 2004. – V. 45. – P. 411–417.
353. Maccaferri, M. Quantitative trait loci for grain yield and adaptation of durum wheat (*Triticum durum* Desf.) across a wide range of water availability / M. Maccaferri, M.C. Sanguineti, S. Corneti et al. // *Genetics.* – 2008. – V. 178. – P. 489–511.
354. Maestra, B. Structural chromosome differentiation between *Triticum timopheevii*, *Triticum turgidum* and *T. aestivum* / B. Maestra, T. Naranjo // *Theor. Appl. Genet.* – 1999. – V. 98. – P. 744–750.
355. Mago, R. High-resolution mapping and mutation analysis separate the rust resistance genes *Sr31*, *Lr26* and *Yr9* on the short arm of rye chromosome 1 / R. Mago, H. Miah, G.J. Lawrence et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 2005a. – V. 112. – P. 41–50.
356. Mago, R. Development of PCR markers for the selection of wheat stem rust resistance genes *Sr24* and *Sr26* in diverse wheat germplasm / R. Mago, H.S. Bariana, I.S. Dundas et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 2005b. – V. 111. – P. 496–504.
357. Mago, R. Development of wheat lines carrying stem rust resistance gene *Sr39* with reduced *Aegilops speltoides* chromatin and simple PCR markers for marker-assisted selection / R. Mago, P. Zhang, H. Bariana et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 2009. – V. 119. – P. 1441–1450.
358. Mago, R. An accurate DNA marker assay for stem rust resistance gene *Sr2* in wheat / R. Mago, H. Simkova, G. Brown-Guedira et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 2011. – V. 122. – P. 735–744.
359. Mains, E.B. Physiological specialization in the leaf rust of wheat, *Puccinia triticina* Erikss / E.B. Mains, H.S. Jackson // *Phytopathol.* – 1926. – V. 16. – P. 89–120.

360. Mammadov, A.Ch. Development of STS and CAPS markers specific to genomes in the tribe *Triticeae* / A.Ch. Mammadov, X.M. Li, R.R.C. Wang // Proceed. ANAS (Biol. Sciences). – 2010. – V. 65. – P. 122–131.
361. Manly, K.F.Jr. Map Manager QTX, cross-platform software for genetic mapping / K.F.Jr. Manly, R.H. Cudmore, J.M. Meer // Mammalian Genome. – 2001. – V. 12. – P. 930–932.
362. Mantzavinou, A. Estimating genetic diversity in Greek durum wheat landraces with RAPD markers / A. Mantzavinou, P.J. Bebeli, P.J. Kaltsikes // Austr. J. Agricult. Research. – 2005. – V. 56. – P. 1355–1364.
363. Maphosa, L. Genetic control of grain yield and grain physical characteristics in a bread wheat population grown under a range of environmental conditions / L. Maphosa, P. Langridge, H. Taylor et al. // Theor. Appl. Genet. – 2014. – V. 127. – P. 1607–1624.
364. Marais, G.F. The modification of a common wheat–*Thinopyrum distichum* translocated chromosome with a locus homoeoallelic to *Lr19* / G.F. Marais // Theor. Appl. Genet. – 1992. – V. 85. – P. 73–78.
365. Marais, G.F. Wheat leaf rust resistance gene *Lr59* derived from *Aegilops peregrina* / G.F. Marais, B. Mccallum, A.S. Marais // Plant Breed. – 2008. – V. 127. – P. 340–345.
366. Marais, G.F. Attempts to remove gametocidal genes co-transferred to wheat with rust resistance from *Aegilops speltoides* / G.F. Marais, T.A. Bekker, A. Eksteen, B. McCallum, T. Fetch, A.S. Marais // Euphytica. – 2010. – V. 171. – P. 71–85.
367. Marić, S. Genetic diversity of hexaploid wheat cultivars estimated by RAPD markers, morphological traits and coefficients of parentage / S. Marić, S. Bolaric, J. Martinčić, I. Pejić, V. Kozumplik // Plant Breed. – 2004. – V. 123. – P. 366–369.
368. Marino, C.L. Molecular genetic maps of the group 6 chromosomes of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L. em. Thell.) / C.L. Marino, J.C. Nelson, Y.H. Lu et al. // Genome. – 1996. – V. 39. – P. 359–366.
369. Marone, D. A high-density consensus map of A and B wheat genomes / D. Marone, G. Laido, A. Gadaleta et al. // Theor. Appl. Genet. – 2012. – V. 125. – P. 1619–1638.

370. Martinez, F. Characterization of *Lr46*, a gene conferring partial resistance to wheat leaf rust / F. Martinez, R.E. Nicks, R.P. Singh, D. Rubiales // *Hereditas*. – 2001. – V. 135. – P. 111–114.
371. Martos, V. Quantitative trait loci for grain yield and adaptation of durum wheat (*Triticum durum* Desf.) across a wide range of water availability / V. Martos, M. Moragues, J. Motawaj et al. // *Genetics*. – 2008. – V. 178. – P. 489–511.
372. Marza, F. Quantitative trait loci for yield and related traits in the wheat population Ning 7840 9 Clark / F. Marza, G.H. Bai, B.F. Carver, W.C. Zhou // *Theor. Appl. Genet.* – 2006. – V. 112. – P. 688–689.
373. Masum Akond, A.S.M.G. Comparative genetic diversity of *Triticum aestivum*–*Triticum polonicum* introgression lines with long glume and *Triticum petropavlovskyi* by AFLP-based assessment / A.S.M.G. Masum Akond, N. Watanabe, Y. Furuta // *Genet. Resour. Crop Evol.* – 2008. – V. 55. – P. 133–141.
374. Mateos-Hernandez, M. Targeted mapping of ESTs linked to the adult plant resistance gene *Lr46* in wheat using synteny with rice / M. Mateos-Hernandez, R.P. Singh, S.H. Hulbert et al. // *Funct. Integr. Genomics*. – 2006. – V. 6. – P. 122–131.
375. Mater. Y. Linkage mapping of powdery mildew and greenbug resistance genes on recombinant 1RS from ‘Amigo’ and ‘Kavkaz’ wheat-rye translocations of chromosome 1RS.1AL / Y. Mater, S. Baenziger, K. Gill et al. // *Genome*. – 2004. – V. 47. – P. 292–298.
376. Matsuoka, Y. Evolution of polyploid triticum wheats under cultivation: the role of domestication, natural hybridization and allopolyploid speciation in their diversification / Y. Matsuoka // *Plant Cell Physiol.* – 2011. – V. 52. – P. 750–764.
377. Maxwell, J.J. MLAG12: a *Triticum timopheevii*-derived powdery mildew resistance gene in common wheat on chromosome 7AL / J.J. Maxwell, J.H. Lyerly, C. Cowger et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 2009. – V. 119. – P. 1489–1495.
378. Maxwell, J.J. *MIAB10*: A *Triticum turgidum* subsp. *dicoccoides* derived powdery mildew resistance gene identified in common wheat / J.J. Maxwell, J.H. Lyerly, G. Srnic et al. // *Crop Sci.* – 2010. – V. 50. – P. 2261–2267.
379. Maystrenko, O.I. Chromosomal location of genes responsible for photoperiodic reaction in a non-sensitive spring variety of common wheat, Shabati Sonora / O.I.

- Maystrenko, E.B. Aliev // *Cereal Research Commun.* – 1985. – V. 13. – P. 363–369.
380. Maystrenko, O.I. Development of analogues of common spring wheat cv. Saratovskaya 29 with complex resistance to powdery mildew, leaf and stem rust / O.I. Maystrenko, L.I. Laikova, V.S. Arbuzova, O.M. Popova // Abstract 5th Intern. Conf. - Turkey: Ankara, 1996. – P. 144.
381. McCartney, C.A. Mapping quantitative trait loci controlling agronomic traits in the spring wheat cross RL4452 x 'AC Domain' / C.A. McCartney, D.J. Somers, D.G. Humphreys et al. // *Genome.* – 2003. – V. 48. – P. 870–883.
382. McCartney, C.A. Microsatellite tagging of the leaf rust resistance gene *Lr16* on wheat chromosome 2BS / C.A. McCartney, D.J. Somers, D.G. Humphreys et al. // *Mol. Breed.* – 2005. – V. 15. – P. 329–337.
383. McIntosh, R.A. Genetic and cytogenetic studies involving *Lr18* for resistance to *Puccinia recondita* / R.A. McIntosh // Proc. 6th Intern. Wheat Genetics Symposium. – Japan: Kyoti, 1983. – P. 777–783.
384. McIntosh, R.A. *Triticum timopheevii* as a source of resistance to wheat stem rust / R.A. McIntosh, J. Gyrfas // *Zeitschrift Pflanzenzuchtung.* – 1971. – V. 66. – P. 240–248.
385. McIntosh, R.A. Wheat rust: an atlas of resistance genes / R.A. McIntosh, C.R. Wellings, R.F. Park. – Australia: CSIRO Publishing, 1995a. – 200 p.
386. McIntosh, R.A. Cytogenetical studies in wheat. XVI. Chromosome location of a new gene for resistance to leaf rust in a Japanese wheat-rye translocation line / R.A. McIntosh, B. Friebe, J. Jiang, B.S. Gill // *Euphytica.* – 1995b. – V. 82. – P. 141–147.
387. McIntosh, R.A. Rye-derived powdery mildew resistance gene *Pm8* in wheat is suppressed by the *Pm3* locus / R.A. McIntosh, P. Zhang, C. Cowger, R. Park, E.S. Lagudah, S. Hoxha // *Theor. Appl. Genet.* – 2011. – V. 123. – P. 359–367.
388. McIntosh, R.A. Catalogue of Gene Symbols for Wheat / R.A. McIntosh, Y. Yamazaki, J. Dubcovsky, J. Rogers, C. Morris, R. Appels, X.C. Xia. – 2013.
Режим доступа: <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/>.

389. Mebrate, S.A. Mapping of the leaf rust resistance gene *Lr38* on wheat chromosome arm 6DL using SSR markers / S.A. Mebrate, E.C. Oerke, H.W. Dehne, K. Pillen // *Euphytica*. – 2008. – V. 162. – 457–466.
390. Merker, A. Isolation of mildew resistant wheat-rye translocations from a double substitution line / A. Merker, P.O. Forsstrom // *Euphytica*. – 2000. – V. 115. – P. 167–172.
391. Micales, J.A. Isozymes: methods and application // *Molecular methods in plant pathology* / J.A. Micales, M.R. Bonde; eds. R.P. Singh, U.S. Singh. – CRC Press Inc., 1995. – P. 115–130.
392. Mikó, P. Characterization of *Triticum timopheevii* Zhuk. gene bank accessions for the development of synthetic amphyploid wheat lines / P. Mikó, M. Megyeri, M. Molnár-Láng, G. Kovács // *Acta Agronom. Hungarica*. – 2013. – V. 61. – P. 113–121.
393. Mikó, P. Molecular cytogenetic identification and phenotypic description of a new synthetic amphiploid, *Triticum timococcum* ($A^tA^tGGA^mA^m$) / P. Mikó, M. Megyeri, I. Molnár, M. Molnár-Láng // *Genet. Resour. Crop Evol.* – 2015. – V. 62. – P. 55–66.
394. Milc, J. A genotypic and phenotypic information source for marker-assisted selection of cereals: the CEREALAB database / J. Milc, A. Sala, S. Bergamaschi, N. Pecchioni // *Database*. – 2011. Article ID baq038. doi:10.1093/database/baq038.
395. Mir, R.R. Future prospects of molecular markers in plants // *Molecular markers in plants* / R.R. Mir, R.K. Varshney; ed. R.J. Henry. – Oxford UK: Blackwell Publishing Ltd, 2012. – P. 169–190.
396. Mishra, A.N. A leaf rust resistance gene, different from *Lr34*, associated with leaf tip necrosis in wheat / A.N. Mishra, K. Kaushal, S.R. Yadav, G.S. Shirsekar, H.N. Pandey // *Plant Breed.* – 2005. – V. 124. – P. 517–519.
397. Miranda, L.M. *Pm34*: a new powdery mildew resistance gene transferred from *Aegilops tauschii* Coss. to common wheat / L.M. Miranda, J.P. Murphy, S. Leath, D.S. Marshall // *Theor. Appl. Genet.* – 2006. – V. 113. – P. 1497–1504.
398. Miranda, L.M. Chromosomal location of *Pm35*, a novel *Aegilops tauschii* derived powdery mildew resistance gene introgressed into common wheat (*Triticum*

- aestivum* L.) / L.M. Miranda, J.P. Murphy, D. Marshall, C. Cowder, S. Leath, // Theor. Appl. Genet. – 2007. – V. 114. – P. 1451–1456.
399. Mohler, V. Genotyping tools in plant breeding: from restriction fragment length polymorphisms to single nucleotide polymorphisms / V. Mohler, G. Schwarz // Biotechnology in Agriculture and Forestry; eds. H. Lörz, G. Wenzel. – Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 2005. – V. 55. – P. 23–38.
400. Mohler, V. An STS marker distinguishing the rye-derived powdery mildew resistance alleles at the *Pm8/Pm17* locus of common wheat / V. Mohler, S.L.K. Hsam, F.J. Zeller, G. Wenzel // Plant Breed. – 2001. – V. 120. – P. 448–450.
401. Mohler, V. Genetic and physical mapping of photoperiod insensitive gene *Ppd-B1* in common wheat / V. Mohler, R. Lukman, S. Ortiz-Islas et al. // Euphytica. – 2004. – V. 138. – P. 33–40.
402. Mohler, V. Genetic analysis of powdery mildew resistance in German winter wheat cultivar Cortez / V. Mohler, A. Baur, C. Baur, K. Flath, G. Schweizer, L. Hartl // Plant Breed. – 2011. – V. 130. – P. 35–40.
403. Mohler, V. Characterization and mapping of *Lr65* in spelt wheat Altgold Rotkorn / V. Mohler, D. Singh, C. Singruë, R.F. Park // Plant Breed. – 2012. – V. 131. – P. 252–257.
404. Molnár-Láng, M. Wheat–barley hybridization: the last 40 years / M. Molnár-Láng, G. Linc, E. Szakács // Euphytica. – 2014. – V. 195. – P. 315–329.
405. Mower, J.P. Plant mitochondrial genome diversity: the genomics revolution / J.P. Mower, D.B. Sloan, A.J. Alverson // Genome Diversity: eds. J.F. Wendel, J. Greilhuber, J. Dolezel, I.J. Leitch – Vienna: Springer, 2012. – V. 1. – P. 123–144.
406. Murphy, J.P. Registration of NC06BGTAG12 and NC06BGTAG13 powdery mildew – resistant wheat germplasm / J.P. Murphy, Navarro R.A., Marshall D. et al. // J. Plant Registration. – 2007. – V. 1. – P. 75–77.
407. Nagel, M. Genome-wide association mapping and biochemical markers reveal that seed ageing and longevity are intricately affected by genetic background, developmental and environmental conditions in barley / M. Nagel, I. Kranner, K. Neumann et al. // Plant Cell Environ. – 2014. – DOI: 10.1111/pce.12474.

408. Naghavi, M.R. Comparison of genetic variation among accessions of *Aegilops tauschii* using AFLP and SSR markers / M.R. Naghavi, M. Mardi, S.M. Pirseyedi et al. // Genet. Resour. Crop Evol. – 2007. – V. 54. – P. 237–240.
409. Naik, S. Identification of a STS marker linked to an *Aegilops speltoides*-derived leaf rust resistance gene *Lr28* in wheat / S. Naik, K.S. Gill, V.S.P. Rao et al. // Theor. Appl. Genet. – 1998. – V. 97. – P. 535–540.
410. Najaphy, A. Evaluation of genetic diversity in wheat cultivars and breeding lines using inter simple sequence repeat markers / A. Najaphy, R.A. Parchin, E. Farshadfar // Biotechnol. Biotechnol. Equipment. – 2011. – V. 25. – P. 2634–2638.
411. Narasimhamoorthy, B. Advanced backcross QTL analysis of a hard winter wheat x synthetic wheat population / B. Narasimhamoorthy, G.S. Gill, A.K. Fritz et al. // Theor. Appl. Genet. – 2006. – V. 112. – P. 787–796.
412. Neelam, K. Development and validation of a breeder-friendly KASPar marker for wheat leaf rust resistance locus *Lr21* / K. Neelam, G. Brown-Guedira, L. Huang // Mol. Breed. – 2013. – V. 31. – P. 233–237.
413. Nei, M. Analysis of gene diversity in subdivided populations / M. Nei // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1973. – V. 70. – P. 3321–3323.
414. Nelson, R.R. Genetics of horizontal resistance to plant diseases / R.R. Nelson // Ann. Rev. Phytopathol. – 1978. – V. 16. – P. 359–378.
415. Nelson, J.C. Methods and software for genetic mapping / J.C. Nelson // The handbook of plant genome mapping; eds. K. Meksem, G. Kahl. – Weinheim: Wiley – VCH Verlag GmbH, 2005. – P. 53–74.
416. Nelson, J.C. Molecular mapping of wheat: major genes and rearrangements in homoeologous groups 4, 5, and 7 / J.C. Nelson, M.E. Sorrells, A.E. van Deynze et al. // Genetics. – 1995 – V. 141. – P. 721–731.
417. Nelson, J.C. Mapping genes conferring and suppressing leaf rust resistance in wheat / J.C. Nelson, R.P. Singh, J.E. Autrique, M.E. Sorrells // Crop Sci. – 1997. – V. 37. – P. 1928–1935.
418. Nematollahi, G. Microsatellite mapping of powdery mildew resistance allele *Pm5d* from common wheat line IGV1-455 / G. Nematollahi, V. Mohler, G. Wenzel, F.J. Zeller, S.L.K. Hsam // Euphytica. – 2008. – V. 159. – P. 307–313.

419. Nevo, E. Genome evolution of wild cereal diversity and prospects for crop improvement / E. Nevo // *Plant Genet. Resour.* – 2006. – V. 4. – P. 36–46.
420. Neu, C. Genetic mapping of the *Lr20–Pm1* resistance locus reveals suppressed recombination on chromosome arm 7AL in hexaploid wheat / C. Neu, N. Stein, B. Keller // *Genome.* – 2002. – V. 45. – P. 737–744.
421. Niu, Z. Targeted introgression of a wheat stem rust resistance gene by DNA marker-assisted chromosome engineering / Z. Niu, D.L. Klindworth, T.L. Friesen et al. // *Genetics.* – 2011. – V. 187. – P. 1011–1021.
422. Noori, A. The effects of selection for multiple traits on diversity of advanced wheat lines revealed by molecular markers / A. Noori, A. Ahmadikhah, H. Soughi, M. Dehghan // *Adv. Appl. Sci. Res.* – 2010. – V. 1. – P. 153–159.
423. Okoń, S. Identification of *PpdB1* alleles in common wheat cultivars by CAPS marker / S. Okoń, K. Kowalczyk, D. Miazga // *Russ. J. Genet.* – 2012. – V. 48. – P. 532–537.
424. Ogonnaya, F.C. Yield of synthetic backcross-derived lines in rainfed environments of Australia / F.C. Ogonnaya, G. Ye, R. Trethowan et al. // *Euphytica.* – 2007. – V. 157. – P. 323–336.
425. Olivier, R. Identification of molecular markers for the detection of the yellow rust resistance gene *Yr17* in wheat / R. Olivier, C. Abelard, F. Dedryver // *Mol. Breed.* – 1999. – V. 5. – P. 167–175.
426. Olson, E. Development of lines with a small introgressed segment carrying stem rust resistance gene *Sr22* / E. Olson, G. Brown-Guedira, D. Marshall et al. // *Crop Sci.* – 2010a. – V. 50. – P. 1823–1830.
427. Olson, E.L. Genotyping of U.S. wheat germplasm for presence of stem rust resistance genes *Sr24*, *Sr36* and *Sr1RSAmigo* / E. Olson, G. Brown-Guedira, D. Marshall et al. // *Crop Sci.* – 2010b. – V. 59. – P. 668–675.
428. Ortelli, S. Leaf rust resistance gene *Lr9* and winter wheat yield reduction. I. Yield and yield components / S. Ortelli, H. Winzeler, P.M. Fried, J. Nösberger, M. Winzeler // *Crop Sci.* – 1996. – V. 36. – P. 1590–1595.
429. Pardey, P.G. A strategic look at global wheat production, productivity and R&D developments / P.G. Pardey // *Czech J. Genet. Plant. Breed.* – 2011. – V. 47. – P. 6-19.

430. Park, R.F. Pathogenic specialization of wheat rusts in Australia and New Zealand in 1988 and 1989 / R.F. Park, C.R. Wellings // Australasian Plant Pathol. – 1992. – V. 21. – P. 61–69.
431. Park, R.F. Detection and occurrence of a new pathotype of *Puccinia triticina* with virulence for *Lr24* in Australia / R.F. Park, H.S. Bariana, C.R. Wellings, H. Wallwork // Austr. J. Agricult. Research. – 2002. – V. 53. – P. 1069–1076.
432. Paull, J.G. RFLP markers associated with *Sr22* and recombination between chromosome 7A of bread wheat and the diploid species *Triticum boeoticum* / J.G. Paull, M.A. Pallotta, P. Langridge, T.T. The // Theor. Appl. Genet. – 1994. – V. 89. – P. 1039–1045.
433. Paux, E. Sequence – based marker development in wheat: advances and applications / E. Paux, P. Sourdille, I. Mackay, C. Feuillet // Biotechnol Adv. – 2012. – V. 35. – P. 1071–1088.
434. Payne, P.I. Structural and genetical studies on the high-molecular-weight subunits of wheat glutenin / P.I. Payne, L.M. Holt, C.N. Law // Theor. Appl. Genet. – 1981. – V. 60. – P. 229–236.
435. Payne, P.I. The relationship between HMW glutenin subunit composition and the bread-making quality of Britishgrown wheat varieties / P.I. Payne, M.A. Nigtingale, A.F. Krattiger, L.M. Holt // J. Sci. Food Agricult. – 1987. – V. 40. – P. 51–65.
436. Pearce, S. Molecular characterization of *Rht-1* dwarfing genes in hexaploid wheat / S. Pearce, R. Saville, S.P. Vaughan et al. // Plant Physiol. – 2011. – V. 157. – P. 1820–1831.
437. Peil, A. The application of wheat microsatellites to identify disomic *Triticum aestivum*–*Aegilops markgrafii* addition lines / A. Peil, V. Korzun, V. Schubert et al. // Theor. Appl. Genet. – 1998. – V. 96. – P. 138–146.
438. Peleg, Z. Allelic diversity associated with aridity gradient in wild emmer wheat populations / Z. Peleg, Y. Saranga, T. Krugnam, S. Abbo, E. Nevo, T. Fahima // Plant Cell Environ. – 2008. – V. 31. – P. 39–49.
439. Peng, J.H. Characterization of EST-derived microsatellites in the wheat genome and development of eSSR markers / J.H. Peng, N.L.V. Lapitan // Funct. Integr. Genomics. – 2005. – V. 5. – P. 80–96.

440. Peng, Z.S. Chromosomal location of genes for supernumerary spikelet in bread wheat / Z.S. Peng, C. Yen, J.L. Yang // *Euphytica*. – 1998. – V. 103. – P. 109–114.
441. Peng, J.H. Microsatellite-based molecular diversity of bread wheat germplasm and association mapping of wheat resistance to the Russian wheat aphid / J.H. Peng, Y. Bai, S.D. Haley, N.L.V. Lapitan // *Genetica*. – 2009. – V. 135. – P. 95–122.
442. Peng, J.H. Domestication evolution, genetics and genomics in wheat / J.H. Peng, D. Sun, E. Nevo // *Mol. Breed.* – 2011. – V. 28. – P. 281–301.
443. Periyannan, S.K. A robust molecular marker for the detection of shortened introgressed segment carrying the stem rust resistance gene *Sr22* in common wheat / S.K. Periyannan, U.K. Bansal, H.S. Bariana et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 2011. – V. 122. – P. 1–7.
444. Pershina, L.A. A characterization of clonal propagation of barley x rye and barley x wheat hybrids by means of tissue cultures / L.A. Pershina, V.K. Shumny // *Cereal Research Commun.* – 1981. – V. 9. – P. 273–279.
445. Perugini, L.D. *Pm37*, a new broadly effective powdery mildew resistance gene from *Triticum timopheevii* / L.D. Perugini, J.P. Murphy, D.S. Marshall, G. Brown-Guedira // *Theor. Appl. Genet.* – 2008. – V. 116. – P. 417–425.
446. Pestsova, E. Isolation and mapping of microsatellite markers specific for the D genome of bread wheat / E. Pestsova, M.W. Ganal, M.S. Röder // *Genome*. – 2000. – V. 43. – P. 689–697.
447. Pestsova, E.G. Development and QTL assessment of *Triticum aestivum*–*Aegilops tauschii* introgression lines / E.G. Pestsova, A. Börner, M.S. Röder // *Theor. Appl. Genet.* – 2006. – V. 112. – P. 634–647.
448. Peusha, H. Chromosomal location of powdery mildew resistance genes and cytogenetic analysis of meiosis in common wheat cultivar Meri / H. Peusha, T. Enno, O. Priilinn // *Hereditas*. – 2000. – V. 132. – P. 29–34.
449. Plaschke, J. Detection of genetic diversity in closely related bread wheat using microsatellite markers / J. Plaschke, M.W. Ganal, M.S. Röder // *Theor. Appl. Genet.* – 1995. – V. 91. – P. 1001–1007.
450. Prabhu, K.V. SCAR marker tagged to the alien leaf rust resistance gene *Lr19* uniquely marking the *Agropyron elongatum*–derived gene *Lr24* in wheat: a

- revision / K.V. Prabhu, S.K. Gupta, A. Charpe, S. Koul // *Plant Breed.* – 2004. – V. 123. – P. 417–420.
451. Prentis, P.J. Molecular markers in plant improvement / P.J. Prentis, E.K. Gilding, A. Pavasovic, C.H. Frere, I.D. Godwin // *Molecular markers in plants*; ed. R.J. Henry. – Oxford, UK: Blackwell Publishing Ltd, 2012. – P. 169–190.
452. Pretorius, Z.A. Occurrence and pathogenicity of *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* on wheat in South Africa during 1986 and 1987 / Z.A. Pretorius, J. Le Roux // *Phytophylactica.* – 1988. – V. 20. – P. 349–352.
453. Pretorius, Z.A. Influence of genetic background on the expression of wheat leaf rust resistance gene *Lr22a* / Z.A. Pretorius, F.H.J. Rijkenberg, R.D. Wilcoxson // *Phytopathol.* – 1990. – V. 80. – P. 579–584.
454. Prins, R. AFLP and STS tagging of *Lr19*, a gene conferring resistance to leaf rust in wheat / R. Prins, J.Z. Grönewald, G.F. Marais, J.W. Snape, R.M.D. Köbner // *Theor. Appl. Genet.* – 2001. – V. 103. – P. 618–624.
455. Prins, R. QTL mapping of stripe, leaf and stem rust resistance genes in a Kariiega x Avocet S doubled haploid wheat population / R. Prins, Z.A. Pretorius, C.M. Bender, A. Lehmensiek // *Mol. Breed.* – 2011. – V. 27. – P. 259–270.
456. Priyamvada. Durable resistance in wheat / Priyamvada, M.S. Saharan, R. Tiwary // *Intern. J. Genet. Mol. Biol.* – 2011. – V. 3. – P. 108–114.
457. Procunier, J.D. PCR-based RAPD/DGGE markers linked to leaf rust resistance genes *Lr29* and *Lr25* in wheat (*Triticum aestivum* L.) / J.D. Procunier, T.F. Townley-Smith, S. Fox et al. // *J. Genet. Breed.* – 1995. – V. 49. – P. 87–92.
458. Qi, L.L. Molecular cytogenetic characterization of alien introgressions with gene *Fhb3* for resistance to Fusarium head blight disease of wheat / L.L. Qi, M.O. Pumphrey, B. Friebe, P.D. Chen, B.S. Gill // *Theor. Appl. Genet.* – 2008. – V. 117. – P. 1155–1166.
459. Qi, L.L. A novel Robertsonian translocation event leads to transfer of a stem rust resistance gene (*Sr52*) effective against race Ug99 from *Dasypyrum villosum* into bread wheat / L.L. Qi, M.O. Pumphrey, B. Friebe et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 2011. – V. 123. – P. 159–167.

460. Qiu, Y.C. Identification of microsatellite markers linked to powdery mildew resistance gene *Pm2* in wheat / Y.C. Qiu, X.L. Sun, R.H. Zhou, X.Y. Kong, S.S. Zhang, J.Z. Jia // *Cereal Research Commun.* –2006. – V. 34. – P. 1236–1273.
461. Qiu, J.W. Physical mapping and identification of a candidate for the leaf rust resistance gene *Lr1* of wheat / J.W. Qiu, A.C. Schürch, N. Yahiaoui et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 2007. – V. 115. – P. 159–168.
462. Rafalski, J.A. Application of single nucleotide polymorphisms in crop genetics / J.A. Rafalski // *Curr. Opin. Plant Biol.* – 2002. – V. 54. – P. 357–374.
463. Ragot, M. Molecular markers for plant breeding: comparisons of RFLP and RAPD genotyping costs / M. Ragot, D.A. Hoisington // *Theor. Appl. Genet.* – 1993. – V. 86. – P. 985–994.
464. Ramya, P. QTL mapping of 1000-kernel weight, kernel length, and kernel width in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) / P. Ramya, A. Chaubal, K. Kulkarni et al. // *J. Appl. Genet.* – 2010. – V. 51. – P. 421–429.
465. Randhawa, H.S. Rapid and targeted introgression of genes into popular wheat cultivars using marker-assisted background selection / H.S. Randhawa, J.S. Mutti, K. Kidwell, C.F. Morris // *PLoS ONE.* – 2009. –V. 4. - e5752.
466. Rauf, S. Estimation of pedigree based diversity in Pakistani wheat (*Triticum aestivum* L.) germplasm / S. Rauf, S.A. Tariq, S.W. Hassan // *Commun. Biometry Crop Sci.* – 2012. – V. 7. – P. 14–22.
467. Rehman, A.M.A. Genetic studies of seed longevity in hexaploid wheat using segregation and association mapping approaches / A.M.A. Rehman, M. Nagel, K. Neumann et al. // *Euphytica.* – 2012. – V. 186. – P. 1–13.
468. Reif, J.C. Wheat genetic diversity trends during domestication and breeding / J.C. Reif, P. Zhang, S. Dreisigacker et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 2005. – V. 110. – P. 859–864.
469. Ren, Y. QTL mapping of adult-plant resistances to stripe rust and leaf rust in Chinese wheat cultivar Bainong 64 / Y. Ren, Z. Li, Z. He et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 2012. – V. 125. – P. 1253–1262.
470. Ribaut, J.M. Marker-assisted selection: new tools and strategies / J.M. Ribaut, D. Hoisington // *Trends Plant Sci.* – 1998. – V. 3. – P. 236–239.

471. Riberto-Carvalho, C. High levels of genetic diversity throughout the range of the portuguese wheat landrace 'Barbela' / C. Riberto-Carvalho, H. Guedes-Pinto, G. Igrejas et al. // *Annals of Botany*. – 2004. – V. 94: – P. 699–705.
472. Rodríguez, S. Chromosome structure of *Triticum timopheevii* relative to *T. turgidum* / S. Rodríguez, E. Perera, B. Maestra, M. Díez, T. Naranjo // *Genome*. – 2000. – V. 43. – P. 923–930.
473. Roelfs, A.P. An International System of Nomenclature for *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* / A.P. Roelfs, J.W. Martens // *Phytopathology*. – 1988. – Vol. 78, № 5. – 526–533.
474. Roelfs, A.P. Rust diseases of wheat: concepts and methods of disease management / A.P. Roelfs, R.P. Singh, E.E. Saari. – Mexico: CIMMYT, 1992. – 89 p.
475. Rohlf F.J. NTSYS-pc: numerical taxonomy and multivariate analysis system, vers. 2.0. / F.J. Rohlf. – New York: Applied Biostatistics Inc., 1998.
476. Roi, B.D. Identification and mapping of *PmG16*, a powdery mildew resistance gene derived from wild emmer wheat / B.D. Roi, W.L. Xie, Z. Peleg, Y. Saranga, A. Dinooor, T. Fahima // *Theor. Appl. Genet.* – 2010. – V. 121. – P. 499–510.
477. Rong, J.K. A new powdery mildew resistance gene: introgression from wild emmer into common wheat and RFLP-based mapping / J.K. Rong, E. Millet, J. Manisterski, M. Feldman // *Euphytica*. – 2000. – V. 115. – P. 121–126.
478. Rosewarne, G.M. Leaf tip necroses, molecular markers and b1-proteasome subunits associated with the slow rusting resistance genes *Lr46/Yr29* / G.M. Rosewarne, R.P. Singh, J. Huerta-Espino et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 2006. – V. 112. – P. 500–508.
479. Rouse, M.N. Identification of markers linked to the race Ug99 effective stem rust resistance gene *Sr28* in wheat (*Triticum aestivum* L.) / M.N. Rouse, I.C. Nava, S. Chao, J.A. Anderson, Y. Jin // *Theor. Appl. Genet.* – 2012. – V. 125. – P. 877–885.
480. Roussel, V. Molecular diversity in French bread wheat accessions related to temporal trends and breeding programmes / V. Roussel, J. Koenig, M. Beckert, F. Balfourier // *Theor. Appl. Genet.* – 2004. – V. 108. – P. 920–930.

481. Roussel, V. SSR allelic diversity changes in 480 European bread wheat varieties released from 1840 to 2000 / V. Roussel, L. Leisova, F. Exbrayat, Z. Stehno, F. Balfourier // *Theor. Appl. Genet.* – 2005. – V. 111. – P. 162–170.
482. Röder, M.S. Abundance, variability and chromosomal location of microsatellites in wheat / M.S. Röder, J. Plaschke, S.U. König et al. // *Mol. Gen. Genet.* – 1995. – V. 246. – P. 327–333.
483. Röder, M.S. A microsatellite map of wheat / M.S. Röder, V. Korzun, K. Wendehake et al. // *Genetics.* – 1998. – V. 149. – P. 2007–2023.
484. Röder, M.S. Wheat microsatellites: potential and implications / M.S. Röder, X.Q. Huang, M.W. Ganal // *Biotechnology in Agriculture and Forestry*; eds. H. Lörz, G. Wenzel. – Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 2005. – V. 55. – P. 255–266.
485. Sacco, F. Mapping of the leaf rust resistance gene *Lr3* on chromosome 6B of Sinvalocho MA wheat / F. Sacco, E.Y. Suárez, T. Naranjo // *Genome.* – 1998. – V. 41. – P. 686–690.
486. Salameh, A. Effects of introgression of two QTL for Fusarium head blight resistance from Asian spring wheat by marker-assisted backcrossing into European winter wheat on Fusarium head blight resistance, yield and quality traits / A. Salameh, M. Buerstmayr, B. Steiner et al. // *Mol. Breed.* – 2011. – V. 28. – P. 485–494.
487. Salina, E.A. Wheat genome structure: translocations during the course of polyploidization / E.A. Salina, I.N. Leonova, T.T. Efremova, M.S. Röder // *Funct. Integr. Genomics.* – 2006. – V. 6. – P. 71–80.
488. Samsampour, D. Marker assisted selection to pyramid seedling resistance gene *Lr24* and adult plant resistance gene *Lr48* for leaf rust resistance in wheat / D. Samsampour, B. Maleki Zanjani, A. Singh et al. // *Indian J. Genet.* – 2009. – V. 69. – P. 1–9.
489. Schachermayr, G.M. Identification and localization of molecular markers linked to the *Lr9* leaf rust resistance gene of wheat / G.M. Schachermayr, H. Siedler, M.D. Gale et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 1994. – V. 88. – P. 110–115.
490. Schachermayr, G. Molecular markers for the detection of wheat leaf resistance gene *Lr10* in diverse genetic backgrounds / G. Schachermayr, C. Feuillet, B. Keller // *Mol. Breed.* – 1997. – V. 3. – P. 65–74.

491. Schneider, K. Mapping populations and principles of genetic mapping / K. Schneider // The Handbook of plant genome mapping: genetic and physical mapping; eds. K. Meksem, G. Kahl. – Weinheim: Wiley-VCH Verlag GmbH, 2005. – P. 3–22.
492. Schneider, A. Fluorescence in situ hybridization polymorphism using two repetitive DNA clones in different cultivars of wheat / A. Schneider, G. Linc, L.M. Molnar // Plant Breed. – 2003. – V. 122. – P. 396–400.
493. Schnurbusch, T. Dissection of quantitative and durable leaf rust resistance in Swiss winter wheat reveals a major resistance QTL in the *Lr34* chromosomal region / T. Schnurbusch, S. Paillard, A. Schori et al. // Theor. Appl. Genet. – 2004. – V. 108. – P. 477–484.
494. Schoenenberger, N. Introgression of wheat DNA markers from A, B and D genomes in early generation progeny of *Aegilops cylindrica* Host x *Triticum aestivum* L. hybrids / N. Schoenenberger, F. Felber, D. Savova-Bianchi, R. Guadagnuolo // Theor. Appl. Genet. – 2005. – V. 111. – P. 1338–1346.
495. Seah, S. The introgressed segment carrying rust resistance genes *Yr17*, *Lr37* and *Sr38* in wheat can be assayed by a cloned disease resistance gene-like sequence / S. Seah, H. Bariana, J. Jahier, K. Sivasithamparum, E.S. Lagudah // Theor. Appl. Genet. – 2001. – V. 102. – P. 600–605.
496. Sears, E.R. The sphaerococcum gene in wheat / E.R. Sears // Genetics. – 1947. – V. 32. – P. 102–103.
497. Semagn, K. Distribution of DArT, AFLP and SSR markers in a genetic linkage map of a doubled-haploid hexaploid wheat population / K. Semagn, A. Bjørnstad, H. Skinnes et al. // Genome. – 2006. – V. 49. – P. 545–555.
498. Seyfarth, R. Development of a molecular marker for the adult plant leaf rust resistance gene *Lr35* in wheat / R. Seyfarth, C. Feuillet, G. Schachermayr, M. Winzeler, B. Keller // Theor. Appl. Genet. – 1999. – V. 99. – P. 554–560.
499. Seyfarth, R. Molecular mapping of the adult-plant leaf rust resistance gene *Lr13* in wheat (*Triticum aestivum* L.) / R. Seyfarth, C. Feuillet, G. Schachermayr, M. Messmer, M. Winzeler, B. Keller // J. Genet. Breed. – 2000. – V. 54. – P. 193–198.

500. Shabnam, N. Development of molecular markers for leaf rust resistance genes incorporated from alien species into common wheat / N. Shabnam, H. Ahmad, G.A. Sahib, S. Ghafoor, I.A. Khan // Asian J. Agricult. Sci. – 2011. – V. 3. – P. 55–57.
501. Sharma, A. Molecular markers: new prospects in plant genome analysis / A. Sharma, A.G. Namdeo, K.R. Mahadik // Pharmacognosy Rev. – 2008. – V. 2. – P. 23–34.
502. Shi, A.N. A major gene for powdery mildew resistance transferred to common wheat from wild eikorn wheat / A.N. Shi, S. Leath, J.P. Murphy // Phytopathology. – 1998. – V. 88. – P. 144–147.
503. Siahbidi, M.M.P. Evaluation of genetic diversity and interrelationships of agromorphological characters in durum wheat (*Triticum durum* Desf.) lines using multivariate analysis / M.M.P. Siahbidi, A.P. Aboughadareh, G.R. Tahmasebi, M. Teymoori, A. Jasemi // Intern. J. Agric: Res. Rev. – 2013. – V. 3. – P. 184–194.
504. Simons, K.J. Molecular characterization of the major wheat domestication gene *Q* / K.J. Simons, J.P. Fellers, H.N. Trick, Z. Zhang, Y.S. Tai, B.S. Gill, J.D. Faris // Genetics. – 2006. – V. 172. – P. 547–555.
505. Simons, K. Genetic mapping of stem rust resistance gene *Sr13* in tetraploid wheat (*Triticum turgidum* ssp. *durum* L.) / K. Simons, Z. Abate, S.M. Chao et al. // Theor. Appl. Genet. – 2011. – V. 122. – P. 649–658.
506. Singh, R.P. Pathogenicity variations of *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* and *P. graminis* f. sp. *tritici* in wheat-growing areas of Mexico during 1988 and 1989 / R.P. Singh // Plant Disease. – 1991. – 75. – P. 790–794.
507. Singh, R.P. Association between gene *Lr34* for leaf rust resistance and leaf tip necrosis in wheat / R.P. Singh // Crop Sci. – 1992. – V. 32. – P. 874–878.
508. Singh, R.P. Effect of leaf rust resistance gene *Lr34* on components of slow rusting at seven growth stages in wheat / R.P. Singh, J. Huerta-Espino // Euphytica. – 2003. – V. 129. – P. 371–376.
509. Singh, S. Molecular mapping of adult-plant race-specific leaf rust resistance gene *Lr12* in bred wheat / S. Singh, R.L. Bowden // Mol. Breed. – 2011. – V. 28. – P. 137–142.

510. Singh, H. Genes for race-specific resistance to yellow rust (*Puccinia striiformis*) in Indian wheat cultivars / H. Singh, R. Johnson, D. Seth // Plant Pathol. – 1990. – V. 39. – P. 424–433.
511. Singh, R.P. Achieving near immunity to leaf and stripe rusts in wheat by combining slow rusting resistance genes / R.P. Singh, J. Huerta-Espino, S. Rajaram // Acta Phytopathol. Hungarica. – 2000. – V. 35. – P. 133–139.
512. Singh, S. Pyramiding three bacterial blight resistance genes (*xa5*, *xa13* and *Xa21*) using marker-assisted selection into indica rice cultivar PR106 / S. Singh, J.S. Sidhu, N. Huang // Theor. Appl. Genet. – 2001. – V. 102. – P. 1011–1015.
513. Singh, S. *Lr41*, *Lr39*, and a leaf rust resistance gene from *Aegilops cylindrica* may be allelic and are located on wheat chromosome 2DS / S. Singh, C.D. Franks, L. Huang et al. // Theor. Appl. Genet. – 2004a. – V. 108. – P. 586–591.
514. Singh, R. Marker-assisted selection for leaf rust resistance genes *Lr19* and *Lr24* in wheat (*Triticum aestivum* L.) / R. Singh, D. Datta, Priyamvada, S. Singh, R. Tiwari // J. Appl. Genet. – 2004b. – V. 45. – P. 399–403.
515. Singh, R.P. Genetics and breeding for durable resistance to leaf and stripe rusts in wheat / R.P. Singh, J. Huerta-Espino, H.M. William // Turk. J. Agricult. Forestry. – 2005. – V. 29. – P. 121–127.
516. Singh, D. Characterization of wheat leaf rust resistance gene *Lr34* in Australian wheats using components of resistance and the linked molecular marker csLV34 / D. Singh, R.F. Park, R.A. McIntosh // Austr. J. Agricult. Research. – 2007. – V. 58. – P. 1106–1114.
517. Singh, B. Inheritance and chromosome location of leaf rust resistance in durum wheat cultivar Wollaroi / B. Singh, U.K. Bansal, K.L. Forrest et al. // Euphytica. – 2010. – V. 175. – P. 351–355.
518. Singh, A. Identification of microsatellite markers linked to leaf rust adult plant resistance (APR) gene *Lr48* in wheat / A. Singh, J.K. Pallavi, P. Gupta, K.V. Prabhu // Plant Breed. – 2011. – V. 130. – P. 31–34.
519. Singh, A. Identification and mapping in spring wheat of genetic factors controlling stem rust resistance and the study of their epistatic interactions across multiple environments / A. Singh, R.E. Knox, R.M. DePauw et al. // Theor. Appl. Genet. – 2013. – V. 126. – P. 1951–1964.

520. Sing, C.F. Isozymes of a polyploidy series of wheat / C.F. Sing, G.J. Brewer // Genetics. – 1969. – V. 61. – P. 391–398.
521. Singrun, Ch. Powdery mildew resistance gene *Pm22* in cultivar Virest is a member of the complex *Pm1* locus in common wheat (*Triticum aestivum* L. em Thell.) / Ch. Singrun, S.L. Hsam, L. Hartl et al. // Theor. Appl. Genet. – 2003. – V. 106. – P. 1420–1424.
522. Siosemardeh, A. Identification of AFLP marker associated with stress tolerance index in sardari wheat ecotypes / A. Siosemardeh, Z. Osmani, B. Bahramnejad, Kh. Vahabi, E. Roohi // J. Agr. Sci. Tech. – 2012. – V. 14. – P. 629–643.
523. Sivasamy, M. Introgression of usefull genes for resistance to stem rust, leaf rust and powdery mildew and their molecular validation in wheat (*Triticum aestivum* L.) / M. Sivasamy, Vinod, S. Tiwari et al. // Indian J. Genet. – 2009. – V. 69. – P. 17–27.
524. Somers, D.J. Molecular marker systems and their evaluation for cereal genetics / D.J. Somers // Cereal Genomics; eds. P.K. Gupta, R.K. Varshney. – Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2004. – P. 19–34.
525. Somers, D.J. Mining single-nucleotide polymorphisms from hexaploid wheat ESTs / D.J. Somers, R. Kirkpatrick, M. Maniwa, A. Walsh // Genome. – 2003. – V. 49. – P. 431–437.
526. Somers, D.J. A high-density microsatellite consensus map for bread wheat (*Triticum aestivum* L.) / D.J. Somers, P. Isaac, K. Edwards // Theor. Appl. Genet. – 2004. – V. 109. – P. 1105–1114.
527. Song, Q.J. Characterization of trinucleotide SSR motifs in wheat / Q.J. Song, E.W. Fickus, P.B. Cregan // Theor. Appl. Genet. – 2002. – V. 104. – P. 286–293.
528. Song, Q.J. Development and mapping of microsatellite (SSR) markers in wheat / Q.J. Song, J.R. Shi, S. Singh et al. // Theor. Appl. Genet. – 2005. – V. 110. – P. 550–560.
529. Song, W. Molecular identification of *Pm12*-carrying introgression lines in wheat using genomic and EST-SSR markers / W. Song, H. Xie, Q. Liu et al. // Euphytica. – 2007. – V. 158. – P. 95–102.

530. Song, L. Efficient induction of wheat–*Agropyron cristatum* 6P translocation lines and GISH detection / L. Song, L. Jiang, H. Han et al. // PLoS ONE. – 2013. – V. 8. – e69501.
531. Sourdille, P. Location of *Pm3g*, a powdery mildew resistance allele in wheat, by using a monosomic analysis and by identifying associated molecular markers / P. Sourdille, P. Robe, M.H. Tixier et al. // Euphytica. – 1999. – V. 110. – P. 193–198.
532. Sourdille, P. An update of the Courtot × Chinese spring intervarietal molecular marker linkage map for the QTL detection of agronomic traits in wheat / P. Sourdille, T. Cadalen, H. Guyomarc'h et al. // Theor. Appl. Genet. – 2003. – V. 106. – P. 530–538.
533. Sourdille, P. Microsatellite-based deletion bin system for the establishment of genetic-physical map relationships in wheat (*Triticum aestivum* L.) / P. Sourdille, S. Singh, T. Cadalen et al. // Func. Integr. Genomics. – 2004. – V. 4. – P. 12–25.
534. Spielmeier, W. Comparative mapping of wheat chromosome 1AS which contains the tiller inhibition gene (*tin*) with rice chromosome 5S / W. Spielmeier, R.A. Richards // Theor. Appl. Genet. – 2004. – 109. – P. 1303–1310.
535. Spielmeier, W. A superfamily of disease resistance gene analogs is located on all homoeologous chromosome groups of wheat (*Triticum aestivum*) / W. Spielmeier, M. Robertson, N. Collins et al. // Genome. – 1998. – V. 41. – P. 782–788.
536. Spielmeier, W. NBS-LRR sequence family is associated with leaf and stripe rust resistance on the end of homoeologous chromosome group 1S of wheat / W. Spielmeier, L. Huang, H. Bariana et al. // Theor. Appl. Genet. – 2000. – V. 101. – P. 1139–1144.
537. Spielmeier, W. Identification and validation of markers linked to broad-spectrum stem rust resistance gene *Sr2* in wheat (*Triticum aestivum* L.) / W. Spielmeier, P.J. Sharp, E.S. Lagudah // Crop Sci. – 2003. – V. 43. – P. 333–346.
538. Spielmeier, W. Powdery mildew resistance and *Lr34/Yr18* genes for durable resistance to leaf and stripe rust co-segregate at a locus on the short arm of chromosome 7D of wheat / W. Spielmeier, R.A. McIntosh, J. Kolmer, E.S. Lagudah // Theor. Appl. Genet. – 2005. – V. 111. – P. 731–735.

539. Spooner, D. Molecular markers for genebank management / D. Spooner, R. van Treuren, M.C. de Vicente // IPGRI Technical Bulletin. – 2005. – No. 10. – 126 p.
540. Srnic, G. Inheritance and chromosomal assignment of powdery mildew resistance genes in two winter wheat germplasm lines / G. Srnic, J.P. Murphy, J.H. Lyerly et al. // Crop Sci. – 2005. – V. 45. – P. 1578–1586.
541. Srinivasachary Mapping of QTL associated with Fusarium head blight in spring wheat RL4137 / Srinivasachary, N. Gosman, A. Steed et al. // Czech. J. Genet. Plant Breed. – 2008. – V. 44. – P. 147–159.
542. Stachel, M. Application of microsatellites in wheat (*Triticum aestivum* L.) for studying genetic differentiation caused by selection for adaptation and use / M. Stachel, T. Lelley, H. Grausgruber, J. Vollmann // Theor. Appl. Genet. – 2000. – V. 100. – P. 242–248.
543. Stelmakh, A.F. Genetic effects of *Vrn* genes on heading date and agronomic traits in bread wheat / A.F. Stelmakh // Euphytica. – 1993. – V. 65. – P. 53–60.
544. Stephenson, P. Fifty new microsatellite loci for the wheat genetic map / P. Stephenson, G. Bryan, J. Kirby et al. // Theor. Appl. Genet. – 1998. – V. 97. – P. 946–949.
545. Suenaga, K. Microsatellite markers for genes *Lr34/Yr18* and other quantitative trait loci for leaf rust and stripe rust resistance in bread wheat / K. Suenaga, R.P. Singh, J. Huerta-Espino, H.M. William // Phytopathology. – 2003. – V. 93. P. 881–890.
546. Suenaga, K. A new intervarietal linkage map and its application for quantitative trait locus analysis of "gigas" features in bread wheat / K. Suenaga, M. Khairallah, H.M. William, D.A. Hoisington // Genome. – 2005. – V. 48. – P. 65–75.
547. Sun, G.L. Identification of molecular markers linked to the *Yr15* stripe rust resistant gene of wheat originated in wild emmer wheat, *T. dicoccoides* / G.L. Sun, T. Fahima, A.B. Korol et al. // Theor. Appl. Genet. – 1997. – V. 95. – P. 622–628.
548. Sun, X. Molecular markers for wheat leaf rust resistance gene *Lr41* / X. Sun, G. Bai, B.F. Carver // Mol. Breed. – 2009. – V, 23. – P. 311–321.
549. Sun, X.C. Molecular mapping of wheat leaf rust resistance gene *Lr42* / X.C. Sun, G.H. Bai, B.F. Carver, R. Bowden // Crop Sci. – 2010. – V. 50. – P. 59–66.

550. Swamy, B.P. Yield-enhancing quantitative trait loci (QTLs) from wild species / B.P. Swamy, N. Sarla // *Biotechnol Adv.* – 2008. – V. 26. – P. 106–120.
551. Šliková, S. Marker-assisted selection for leaf rust resistance in wheat by transfer of gene *Lr19* / S. Šliková, E. Gregová, P. Bartoš, J. Kraic // *Plant Protect. Sci.* – 2003. – V. 39. – P. 13–17.
552. Španić, V. Assessment of genetic diversity of wheat genotypes using microsatellite markers / V. Španić, H. Buerstmayr, G. Dresner // *Periodicum Biologorum.* – 2012. – V. 114. – P. 37–42.
553. Takenaka, S. Evolution of tetraploid wheat based on variations in 50 UTR regions of *Ppd-A1*: evidence of gene flow between emmer and timopheevi wheat / S. Takenaka, T. Kawahara // *Genet. Resour. Crop Evol.* – 2013. – V. 60. – P. 2143–2155.
554. Tanksley, S.D. Advanced backcross QTL analysis: a method for the simultaneous discovery and transfer of valuable QTLs from unadapted germplasm into elite breeding lines / S.D. Tanksley, J.C. Nelson // *Theor. Appl. Genet.* – 1996. – V. 92. – P. 191–203.
555. Tanksley, S.D. RFLP mapping in plant breeding: new tools for an old science / S.D. Tanksley, N.D. Young, A.H. Paterson, M.W. Bonierbale // *Nature Biotechnol.* – 1989. – V. 7. – P. 257–264.
556. Tao, W. Genetic mapping of the powdery mildew resistance gene *Pm6* in wheat by RFLP analysis / W. Tao, D. Liu, J. Liu, Y. Feng, Chen P. // *Theor. Appl. Genet.* – 2000. – V. 100. – P. 564–568.
557. Tar, M. Identification and localization of molecular markers linked to the *Lr52* leaf rust resistance gene of wheat / M. Tar, L. Purnhauser, M. Csösz // *Cereal Research Commun.* – 2008. – V. 36. – P. 409–415.
558. Teklu, Y. Analysis of microsatellite diversity in Ethiopian tetraploid wheat landraces / Y. Teklu, K. Hammer, X.Q. Huang, M.S. Röder // *Genet. Resour. Crop Evol.* – 2006. – V. 53. – P. 1115–1126.
559. Teklu, Y. Simple sequence repeats marker polymorphism in emmer wheat (*Triticum dicoccon* Schrank): Analysis of genetic diversity and differentiation / Y. Teklu, K. Hammer, X.Q. Huang, M.S. Röder // *Genet. Resour. .Crop Evol.* – 2007. – V. 54. – P. 543–554.

560. The, T.T. Basic studies relating to the transference of genetic characters from *Triticum monococcum* L. to hexaploid wheat / T.T. The, E.P. Baker // Aust. J. Biol. Sci. – 1975. – V. 28. – P. 189–199.
561. Thomas, J. Genetic markers and leaf rust resistance of the wheat gene *Lr32* / J. Thomas, S. Nilmalgoda, C. Hiebert et al. // Crop Sci. – 2010. – V. 50. – P. 2310–2317.
562. Timonova, E.M. Marker-assisted development and characterization of a set of *Triticum aestivum* lines carrying different introgressions from the *T. timopheevii* genome / E.M. Timonova, I.N. Leonova, M.S. Röder, E.A. Salina // Mol. Breed. – 2013. – V. 31. – P. 123–136.
563. Todorovska, E. Molecular and phenotypic characterization of advanced backcross lines derived from interspecific hybridization of durum wheat / E. Todorovska, B. Hadjiivanova, V. Bozhanova et al. // Biotechnol. Biotechnol. Equipment. – 2013. – V. 27. – P. 3760–3771.
564. Tomar, S.M.S. Transfer of leaf rust resistance into bred wheat from *Triticum timopheevii* Zhuk / S.M.S. Tomar, B.C. Joshi, M. Kochumadhavan, K.D. Shrivastava // Current Sci. – 1988. – V. 57. – P. 17–19.
565. Tommasini, L. Development of functional markers specific for seven *Pm3* resistance alleles and their validation in the bread wheat gene pool / L. Tommasini, N. Yahiaoui, P. Srichumpa, B. Keller // Theor. Appl. Genet. – 2006. – V. 114. – P. 165–175.
566. Torada, A. Mapping of a major locus controlling seed dormancy using backcrossed progenies in wheat (*Triticum aestivum* L.) / A. Torada, M. Koike, S. Ikeguchi, I. Tsutsui // Genome. – 2008. – V. 51. – P. 426–432.
567. Trevaskis, B. The molecular basis of vernalization-induced flowering in cereals / B. Trevaskis, M.N. Hemming, E.S. Dennis, W.J. Peacock // Trend Plant Sci. – 2007. – V. 12. – P. 352–357.
568. Tsilo, T.J. Microsatellite markers linked to stem rust resistance allele *Sr9a* in wheat / T.J. Tsilo, Y. Jin, J.A. Anderson // Crop Sci. – 2007. – V. 47. – P. 2013–2020.

569. Tsilo, T.J. Diagnostic microsatellite markers for the detection of stem rust resistance gene *Sr36* in diverse genetic backgrounds of wheat / T.J. Tsilo, Y. Jin, J.A. Anderson // *Crop Sci.* – 2008. – V. 48. – P. 253–261.
570. Tsilo, T.J. Identification and validation of SSR markers linked to the stem rust resistance gene *Sr6* on the short arm of chromosome 2D in wheat / T.J. Tsilo, S. Chao, Y. Jin, J.A. Anderson // *Theor. Appl. Genet.* – 2009. – V. 118. – P. 515–524.
571. Tsilo, T.J. Identification of flanking markers for the stem rust resistance gene *Sr6* in wheat / T.J. Tsilo, Y. Jin, J.A. Anderson // *Crop Sci.* – 2010. – V. 50. – P. 1967–1970.
572. Tošović-Marić, B. Evaluation of wheat *Rht* genes using molecular markers / B. Tošović-Marić, B. Kobiljski, D. Obreht, L. Vapa // *Genetika.* – 2008. – V. 40. – P. 31–38.
573. Toth, B. Mapping genes affecting flowering time and frost resistance on chromosome 5B of wheat / B. Toth, G. Galiba, E. Feher, J. Sutka, J.W. Snape // *Theor. Appl. Genet.* – 2003. – V. 107. – P. 509–514.
574. Tyagi, M. The role of peroxidase and polyphenol oxidase isozymes in wheat resistance to *Alternaria triticina* / M. Tyagi, A.M. Kayastha, B. Sinha // *Biologia Plantarum.* – 2000. – V. 43. – P. 559–562.
575. Tyagi, S. Marker-assisted pyramiding of eight QTLs/genes for seven different traits in common wheat (*Triticum aestivum* L.) / S. Tyagi, R.R. Mir, H. Kaur et al. // *Mol. Breed.* – 2014. – V. 34. – P. 167–175.
576. Tyrka, M. Development of the single nucleotide polymorphism markers of the wheat *Lr1* leaf rust resistance gene / M. Tyrka, L. Błaszczyk, J. Chelkowski et al. // *Cell Mol. Biol. Lett.* – 2004. – V. 9. – P. 879–889.
577. Uhrin, A. Molecular cytogenetic characterization and SSR marker analysis of a leaf rust resistant wheat line carrying a 6G(6B) substitution from *Triticum timopheevii* (Zhuk.) / A. Uhrin, E. Szakács, L. Láng, Z. Bedo, M. Molnár-Láng // *Euphytica.* – 2012. – V. 186. – P. 45–55.
578. van de Wouw, M. Genetic erosion in crops: concept, research results and challenges / M. van de Wouw, Kik C., T. van Hintum, R. van Treuren, B. Visser // *Plant Genet. Resour.* – 2009. – V. 8. – P. 1–15.

579. van den Berg, J.H. RFLP mapping of plant nuclear genomes: planning of experiments, linkage map construction, and QTL mapping / J.H. van den Berg, S.D. Chasalow, R. Waugh // *Plant Molecular Biology – a laboratory manual*; ed. M.S. Clark. – Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 1997. – P. 334–396.
580. Vanzetti, L.S. Identification of microsatellites linked to *Lr47* / L.S. Vanzetti, J.C. Brevis, J. Dubcovsky, M. Helguera // *Electronic J. Biotech.* – 2006. – V. 9. – P. 267–271.
581. Vanzetti, L.S. Genetic structure of Argentinean hexaploid wheat germplasm / L.S. Vanzetti, N. Yerkovich, E. Chialvo et al. // *Genetics Mol. Biol.* – 2013. – V. 36. – P. 391–399.
582. Varshney, R.K. Interspecific transferability and comparative mapping of barley EST–SSR markers in wheat, rye and rice / R.K. Varshney, R. Sigmund, A. Börner et al. // *Plant Sci.* – 2005. – V. 168. – P. 195–202.
583. Varshney, R.K. Genic molecular markers in plants: development and applications / R.K. Varshney, T. Mahendar, R.K. Aggarwal, A. Börner // *Genomics-Assisted Crop Improvement*; eds. R.K. Varshney, R. Tuberosa. – Netherlands: Springer, 2007. – V. 1. – P. 13–29.
584. Vasu, K. Microsatellite marker linked to a leaf rust resistance gene from *Triticum monococcum* L. transferred to bread wheat / K. Vasu, H. Singh, S. Singh, P. Chhuneja, H.S. Dhaliwal // *J. Plant Biochem. Biotech.* – 2001. – V. 10. – P. 127–132.
585. Vida, G. Molecular markers for the identification of resistance genes and marker-assisted selection in breeding wheat for leaf rust resistance / G. Vida, M. Gal, A. Uhrin et al. // *Euphytica.* – 2009. – V. 170. – P. 67–76.
586. Villareal, R.L. Agronomic performance of chromosome 1B and T1BL.1RS near-isolines in the spring bread wheat Seri M82 / R.L. Villareal, O. Banuelos, A. Mujeeb-Kazi, S. Rajaram // *Euphytica.* – 1998. – V. 103. – P. 195–202.
587. von Korff, M. AB-QTL analysis in spring barley: II. Detection of favourable exotic alleles for agronomic traits introgressed from wild barley (*H. vulgare* ssp. *spontaneum*) / M. von Korff, H. Wang, J. Léon, K. Pillen // *Theor. Appl. Genet.* – 2006. – V. 112. – P. 1221–1231.

588. Voorrips, R.E. MapChart: Software for the graphical presentation of linkage maps and QTLs / R.E. Voorrips // *J. Heredity*. – 2002. – V. 93. – P. 77–78.
589. Vos, P. AFLP: a new technique for DNA fingerprinting / P. Vos, R. Hogers, M. Bleeker et al. // *Nucleic Acids Research*. – 1995. – 23. – P. 4407–4414.
590. Wang, H. Assessment of genetic diversity of Yunnan, Tibetan, and Xinjiang wheat using SSR markers / H. Wang, X. Wang, P. Chen, D. Liu // *J. Genet. Genom.* – 2007. – V. 34. – P. 623–633.
591. Wang, R.X. QTL mapping for grain filling rate and yield-related traits in RILs of the Chinese winter wheat population Heshangmai x Yu8679 / R.X. Wang, L. Hai, X.Y. Zhang et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 2009. – V. 118. – P. 313–325.
592. Wang, Z.L. Identification of the *Lr34/Yr18* rust resistance gene region in a Hungarian wheat breeding programme / Z.L. Wang, L. Lang, A. Uhrin, O. Veisz, S.D. Lu, G. Vida // *Cereal Research Commun.* – 2010a. – V. 37. – P. 431–440.
593. Wang, Y. Identification and molecular mapping of a leaf rust resistance gene in spelt wheat landrace Altgold / Y. Wang, H. Peng, G. Liu et al. // *Euphytica*. – 2010b. – V. 174. – P. 371–375.
594. Wang, S. Windows QTL Cartographer 2.5 / S. Wang, C.J. Basten, Z.B. Zeng. – Department of Statistics, North Carolina State University, Raleigh, NC. – 2012. Режим доступа: <http://statgen.ncsu.edu/qtlcart/WQTLCart.htm>.
595. Wei, H. Identification and genetic mapping of *Pm42*, a new recessive wheat powdery mildew resistance gene derived from wild emmer (*Triticum turgidum* var. *dicoccoides*) / H. Wei, Z.J. Liu, J. Zhu et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 2009. – V. 119. – P. 223–230.
596. Welsh, J. Fingerprinting genomes using PCR with arbitrary primers / J. Welsh, M. McClelland // *Nucleic Acids Research*. – 1990. – V. 18. – P. 7231–7238.
597. Welz, H.G. Principles of marker-assisted selection I. Qualitative traits / H.G. Welz, H.H. Geiger // *Application of molecular markers in plant breeding*; eds. B.I.G. Haussmann, H.H. Geiger, D.E. Hess, C.T. Hash, P. Bramel-Cox. – India: ICRISAT, 2000. – P. 63–69.
598. Weng, Y. PCR-based markers for detection of different sources of 1AL.1RS and 1BL.1RS wheat-rye translocations in wheat background / Y. Weng, P. Azhaguvel, R.N. Devkota, J.C. Rudd // *Plant Breed.* – 2007. – V. 126. – P. 482–486.

599. Wilhelm, E.P. Photoperiod insensitive *Ppd-A1a* mutations in tetraploid wheat (*Triticum durum* Desf.) / E.P. Wilhelm, A.S. Turner, D.A. Laurie // Theor. Appl. Genet. – 2009. – V. 118. – P. 285–294.
600. Wilhelm, E.P. *Rht-1* and *Ppd-D1* associations with height, GA sensitivity, and days to heading in a worldwide bread wheat collection / E.P. Wilhelm, M.I. Boulton, N. Al-Kaff et al. // Theor. Appl. Genet. – 2013. – V. 126. – P. 2233–2243.
601. William, H.M. Applications of biochemical markers in wheat wide crosses / H.M. William, A. Mujeeb-Kazi // Utilizing wild grass biodiversity in wheat improvement: 15 years of wide cross research at CIMMYT; eds. A. Mujeeb-Kazi, G.P. Hette. – Mexico, D.F.: CIMMYT, 1995. – P. 76–92.
602. William, H.M. Characterization of genetic loci conferring adult plant resistance to leaf rust and stripe rust in spring wheat / H.M. William, R.P. Singh, J. Huerta-Espino, G. Palacios, K. Sunega // Genome. – 2006. – V. 49. – P. 977–990.
603. Williams, J.G.K. DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers / J.G.K. Williams, A.R. Kubelik, K.J. Livak, J.A. Rafalski, S.V. Tingey // Nucleic Acids Research. – 1990. – V. 18. – P. 6531–6535.
604. Winzeler, M. Endopeptidase polymorphism and linkage of the *Ep-D1c* null allele with the *Lr19* leaf rust resistance gene in hexaploid wheat / M. Winzeler, H. Winzeler, B. Keller // Plant Breed. – 1995. – V. 114. – P. 24–28.
605. Worland, A.J. The influence of photoperiod genes on the adaptability of European winter wheats / A.J. Worland, A. Börner, V. Korzun, W.M. Li, S. Petrović, E.J. Sayers // Euphytica. – 1998. – V. 100. – P. 385–394.
606. Wu, S.G. Molecular mapping of stem-rust-resistance gene *Sr40* in wheat / S.G. Wu, M. Pumphrey, G.H. Bai // Crop Sci. – 2009. – V. 49. – P. 1681–1686.
607. Wu, X.S. Genetic insight into yield associated traits of wheat grown in multiple rain-fed environments / X.S. Wu, X.P. Chang, R.L. Jing // PLoS ONE. – 2012. – V. 7. – e31249.
608. Xiao, J. Identification of trait-improving quantitative trait loci alleles from a wild rice relative *Oryza rufipogon* / J. Xiao, J. Li, S. Grandino, S.N. Ahn, L. Yuan, S.D. Tanksley, S.R. McCouch // Genetics. – 1998. – V. 150. – P. 899–909.

609. Xiao, M. Identification of the gene *Pm47* on chromosome 7BS conferring resistance to powdery mildew in the Chinese wheat landrace Hongyanglazi / M. Xiao, F. Song, J. Jiao, X. Wang, H. Xu, H. Li // *Theor. Appl. Genet.* – 2013. – V. 126. – P. 1397–1403.
610. Xie, C.J. Chromosomal location of a *Triticum dicoccoides*-derived powdery mildew resistance gene in common wheat by using microsatellite markers / C.J. Xie, Q. Sun, Z. Ni, T. Yang, E. Nevo, T. Fahima // *Theor. Appl. Genet.* – 2003. – V. 106. – P. 341–345.
611. Xu, Y. *Molecular Plant Breeding* / Y. Xu; eds. T. Hardwick, S. Hulbert, S. Genhrig et al. – Cambridge, USA: CAB International, 2010. – 744 p.
612. Xu, X.Y. Molecular characterization of slow leaf-rusting resistance in wheat / X.Y. Xu, G.H. Bai, B. Carver, G.E. Shaner, R.M. Hunger // *Crop Sci.* – 2005a. – V. 45. – P. 758–765.
613. Xu, X.Y. A QTL for early heading in wheat cultivar Suwon 92 / X.Y. Xu, G.H. Bai, B.F. Carver, G.E. Shaner // *Euphytica.* – 2005b. – V. 146. – P. 233–237.
614. Xu, X.Y. Molecular characterization of a powdery mildew resistance gene in wheat cultivar Suwon 92 / X.Y. Xu, G.H. Bai, B.F. Carver, G.E. Shaner // *Phytopathology.* – 2006. – V. 96. – P. 496–500.
615. Xu, H.X. Identification and mapping of *pm2026*: a recessive powdery mildew resistance gene in einkorn (*Triticum monococcum* L.) accession / H.X. Xu, G.Q. Yao, X.O. Li et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 2008. – V. 117. – P. 471–477.
616. Xu, W.G. Molecular mapping of powdery mildew resistance gene *PmHnk* in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivar Zhoumai 22 / W.G. Xu, C.X. Li, L. Hu et al. // *Mol. Breed.* – 2010. – V. 26. – P. 31–38.
617. Xu, W.G. Identification and molecular mapping of *PmHnk54*: a novel powdery mildew resistance gene in common wheat / W.G. Xu, C.X. Li, L. Hu et al. // *Plant Breed.* – 2011. – V. 130. – P. 603–607.
618. Yamamori M. An N-band marker for gene *Lr18* for resistance to leaf rust in wheat / M. Yamamori // *Theor. Appl. Genet.* – 1994. – V. 89. – P. 643–646.
619. Yan, L. The wheat *VRN2* gene is a flowering repressor down-regulated by vernalization / L. Yan, A. Loukoianov, A. Blechl et al. // *Science.* – 2004. – V. 303. – P. 1640–1644.

620. Yan, L. The wheat and barley vernalization gene *VRN3* is an orthologue of *FT* / L. Yan, D. Fu, C. Li et al. // *PNAS*. – 2006. – V. 103. – P. 19581–19586.
621. Yang, W. Synthetic hexaploid wheat and its utilization for wheat genetic improvement in China / W. Yang, D. Liu, J. Li et al. // *J. Genet. Genomics*. – 2009. – V. 36. – P. 539–546.
622. Yi, Y.J. Development of molecular markers linked to the wheat powdery mildew resistance gene *Pm4b* and marker validation for molecular breeding / Y.J. Yi, H.Y. Liu, X.Q. Huang et al. // *Plant Breed.* – 2008. – V. 127. – P. 116–120.
623. You, G.X. An estimation of the minimum number of SSR loci needed to reveal genetic relationships in wheat varieties: information from 96 random samples with maximized genetic diversity / G.X. You, X.Y. Zhang, L.F. Wang // *Mol. Breed.* – 2004. – V. 14. – P. 397–406.
624. Yu, G.T. Molecular and cytogenetic characterization of wheat introgression lines carrying the stem rust resistance gene *Sr39* / G.T. Yu, Q. Zhang, D.L. Klindworth et al. // *Crop Sci.* – 2010. – V. 50. – P. 1393–1400.
625. Yu, L.X. A consensus map for Ug99 stem rust resistance loci in wheat / L.X. Yu, H. Barbier, M.N. Rouse et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 2014. – V. 127. – P. 1561–1581.
626. Zanke, C. Genetic architecture of main effect QTL for heading date European winter wheat / C. Zanke, J. Ling, J. Plieske et al. // *Frontiers Plant Sci.* – 2014. – V. 5. – Article 217.
627. Zeller, F.J. Chromosomal location of genes for resistance to powdery mildew in common wheat (*Triticum aestivum* L. em Thell.). 7. Gene *Pm29* in line Pova / F.J. Zeller, L. Kong, L. Hartl, V. Mohler, S.L.K. Hsam // *Euphytica*. – 2002. – V. 123. – P. 187–194.
628. Zhang, X.Y. An estimation of the minimum number of SSR alleles needed to reveal genetic relationships in wheat varieties. I: information from large-scale planted varieties and cornerstone breeding parents in Chinese wheat improvement and production / X.Y. Zhang, C.W. Li, L.F. Wang et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 2002. – V. 106. – P. 112–117.
629. Zhang, W. Molecular characterization of durum and common wheat recombinant lines carrying leaf rust resistance (*Lr19*) and yellow pigment (Y) genes from

- Lophopyrum ponticum* / W. Zhang, A.J. Lukaszewski, J. Kolmer et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 2005a. – V. 111. – P. 573–582.
630. Zhang, P. Quantifying novel sequence variation and selective advantage in synthetic hexaploid wheats and their backcross-derived lines using SSR markers / P. Zhang, S. Dreisigacker, A.E. Melchinger et al. // *Mol. Breed.* – 2005b. – V. 15. – P. 1–10.
631. Zhang, L. Comparison of newly synthetic hexaploid wheat with its donors on SSR products / L. Zhang, G. Sun, Z. Yan et al. // *J. Genet. Genomics.* – 2007. – V. 34. – P. 939–946.
632. Zhang, J.X. Inheritance of leaf rust resistance in the CIMMYT wheat Weebill 1 / J.X. Zhang, R.P. Singh, J.A. Kolmer et al. // *Crop Sci.* – 2008. – V. 48. – P. 1037–1047.
633. Zhang, W. Genetic maps of stem rust resistance gene *Sr35* in diploid and hexaploid wheat / W. Zhang, E. Olson, C. Saintenac et al. // *Crop Sci.* – 2010a. – V. 50. – P. 2464–2474.
634. Zhang, H.T. Genetic and comparative genomics mapping reveals that a powdery mildew resistance gene *ML3D232* originating from wild emmer co-segregates with an NBS-LRR analog in common wheat (*Triticum aestivum* L.) / H.T. Zhang, H.Y. Huan, J.T. Li et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 2010b. – V. 121. – P. 1613–1621.
635. Zhang, L.Y. Investigation of genetic diversity and population structure of common wheat cultivars in northern China using DArT markers / L.Y. Zhang, D.C. Liu, X.L. Guo et al. // *BMC Genetics.* – 2011a. – V. 12. – P. 42.
636. Zhang, Z.C. Duplication and partitioning in evolution and function of homoeologous *Q* loci governing domestication characters in polyploid wheat / Z.C. Zhang, H. Belcram, P. Gornicki et al. // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2011b. – V. 108. – P. 18737–18742.
637. Zhang, Q. Development and characterization of wheat lines with *Sr37* for stem rust resistance derived from wild Timopheev's wheat / Q. Zhang, D.L. Klindworth, T.L. Friesen et al. // *Abstract Intern. Conf. "Plant and Animal genome XXI"*. – USA: San Diego, 2012. – P. 316.

638. Zhao, X.L. Molecular mapping of leaf rust resistance gene *LrZH84* in Chinese wheat line Zhou 8425B / X.L. Zhao, T.C. Zheng, X.C. Xia et al. // *Theor. Appl. Genet.* – 2008. – V. 117. – P. 1069–1075.
639. Zhu, Z.D. Microsatellite markers linked to powdery mildew resistance genes introgressed from *Triticum carthlicum* accession PS5 into common wheat / Z.D. Zhu, R.G. Zhou, X.Y. Kong, Y.C. Dong, J.Z. Jia // *Genome.* – 2005. – V. 48. – P. 585–590.
640. Zhu, Z.D. Microsatellite marker identification of a *Triticum aestivum*-*Aegilops umbellulata* substitution line with powdery mildew resistance / Z.D. Zhu, R.H. Zhou, X.Y. Kong, Y.C. Dong, J.Z. Jia // *Euphytica.* – 2006. – V. 150. – P. 149–153.
641. Zlatska, A.V. Transfer of genes controlling of agronomic important traits from artificial hexaploid wheat into common wheat gene pool / A.V. Zlatska, Yu.V. Shytikova, K. Kanyuka, K. Hammond-Kosack // *Proceed. 11th Intern. Wheat Genetics Symp.*; eds. R. Appels, R. Eastwood, E. Lagudah. – Sydney: Sydney University Press, 2008. – P. 373–374. Режим доступа <http://ses.library.usyd.edu.au/bitstream/2123/3425.pdf>).

ПРИЛОЖЕНИЕ

Приложение: таблица 1. Молекулярные маркеры к генам *Lr* устойчивости пшеницы к бурой ржавчины (*Puccinia triticina* Eriks.)

Ген Lr = врем.сим- вол/сцеп- ление с другими генами	Происхождение/ транслокация	Локали- зация	Тип маркера	Фланкирующие маркеры	Дистанция/сцепле- ние, сМ	Картирующие популяции/ Валидация	Ссылки
Lr1	<i>T. aestivum</i>	5DL	RFLP	Xabc718 ; Xpsr567	0.04 сМ; 0.12 сМ	Две F ₂ популяции	Ling et al., 2003
			CAPS (RGA)	WR003	косегрегирует	Две F ₂ популяции	Qui et al., 2007
			SNP	Lr1-98F	аллель- специфичный	F ₂ популяция/37 сортов пшеницы с геном и без гена, 21 ДН линия, 41 NILs	Tyrka et al., 2004
Lr3a	<i>T. aestivum</i>	6BL	RFLP	Xmwg798	косегрегирует	Две F ₂ популяции	Sacco et al., 1998
			STS, AFLP	STSMWG798; P33/M48 ₃₅₂ ; P81/M66 ₁₆₅	Косегрегирует; 2.3 сМ; 3.2 сМ	Две F ₂₋₃ картирующих популяции/3 NILs Тэтчер с генами Lr3a, Lr3bg, Lr3ka	Herrera-Foessel et al., 2007
Lr9	<i>Ae. umbellulata</i> T6BS.6BL-6U#1L	6BL	RFLP, STS	Xmwg684; Xpsr546; J13	косегрегирует; 8 сМ; косегрегирует	F ₂ популяция/20 линий с геном Lr9	Schachermayr et al., 1994
			RAPD, SCAR	S219 ₁₅₀₀ ; SCS5 ₅₅₀	0.9 сМ; 0.8 сМ	Две F ₂ популяции/ 44 NILs, 10 сортов пшеницы с геном Lr9	Gupta et al., 2005
Lr10	<i>T. aestivum</i>	1AS	RFLP	Xcdo426	5.1 сМ	Популяция RIL/44 NILs, 10 сортов пшеницы геном Lr10	Nelson et al., 1997
			STS	STSLrk10-6	косегрегирует	F ₂ популяция/27 NILs, 62 сорта мягкой пшеницы и спельты с геном и без гена Lr10	Schachermayr et al., 1997
Lr12	<i>T. aestivum</i>	4BS	SSR	Xgwm251; Xgwm149	0.9 сМ; 1.9 сМ	F ₂₋₃ популяция	Singh, Bowden 2011
Lr13	<i>T. aestivum</i>	2BS	SSR	Xgwm630	10.3 сМ	Две F ₂ популяции	Seyfarth et al., 2000
			SSR	Xksm58; Xstm773-2	5.1 сМ; 8.7 сМ	Популяция RIL	Bansal et al., 2008
Lr14a/ Sr17, Pm5	Yaroslav emmer	7BL	SSR, AFLP	Xwmc273; Xgwm344; P87/M67 ₁₅₁	14.0 сМ; 1.0 сМ; 0.0 сМ	F ₃ популяция/6 NILs	Herrera-Foessel et al., 2008a

Ген Lr = врем.сим- вол/сцеп- ление с другими генами	Происхождение/ транслокация	Локали- зация	Тип маркера	Фланкирующие маркеры	Дистанция/сцепле- ние, сМ	Картирующие популяции/ Валидация	Ссылки
Lr15	<i>T. aestivum</i>	2DS	SSR	Xgwm4562; Xgwm102	3.1 сМ, 9.3 сМ	F ₂ популяция/5 NILs, 10 селекционных линий; пирамидирование с геном Lr34 в генотипе NI5439	Gupta et al., 2008; Dholakia et al., 2013
Lr16/ Sr23	<i>T. aestivum</i>	2BS	SSR	Xwmc764; Xgwm614	1.0-3.0 сМ; 9 сМ	Три ДН популяции/28 яровых линий	McCartney et al., 2005
Lr17a	<i>T. aestivum</i>	2AS	SSR	Xwmc636	4.0 сМ	Популяции RIL и BC ₁ F ₂ /35 сортов и селекционных линий	Zhang et al., 2008
			SSR	Xgwm614; Xwmc407	0.7 сМ; 2.5 сМ	F ₂₋₃ популяция/27 сортов и линий пшеницы	Bremenkamp-Barrett et al., 2008
			SSR	Xbarc212	3.7 сМ	F ₂ популяция	Boroujeni et al., 2011
Lr19/ Sr25	<i>Th. elongatum</i>	7DL	STS	STSLr19 ₁₃₀	косегрегирует	13 делеционных линий с геном <i>Lr19</i>	Prinz et al., 2001
			STS	Xwg420; STSLr19 ₁₃₀ ; Xmwg2062	4 сМ; 0 сМ; 1 сМ;	BC ₃₋₄ F ₂ рекомбинантные линии/ валидирован для линий с геном Sr25	Zhang et al., 2005a
			SCAR	SCS265 ₅₁₂ ; SCS253 ₇₃₆	2.9 сМ; 0.0 сМ	F ₂ популяция/44 NILs	Gupta et al., 2006a
			SSR; STS-EST	Xgwm37; BF145935	6.3 сМ; 11.6 сМ	Транслоцированные линии с геном Lr19/геном	Ayala-Navarrete et al., 2007
Lr20/ Pm1, Sr15, Sr22	<i>T. aestivum</i>	7AL	RFLP, STS	Xcdo347, Xpsr121, Xpsr680, Xpsr687, Xrgc607, Xsts638	косегрегируют	Три F ₂ популяции/36 сортов и селекционных линий пшеницы..	Neu et al., 2002
			STS	STS638	7.1 сМ	F ₄ популяция	Khan et al., 2005
Lr21=Lr40	<i>Ae. tauschii</i>	1DL	RGA, SSR	rgaYr10b; Xgdm33	0.0 сМ; 0.6 сМ	F ₂ популяция	Spielmeier et al., 2000
			STS	STSXksuD14	0.2 сМ	Две F ₂ популяции/12 разновидностей <i>Ae. tauschii</i> с геном Lr21	Huang, Gill, 2001
			FM	GQ504819_2175_ G/A; GQ504819_1346_ C/T	инделы в 1-ом интроне Lr21 гена длиной 88- и 105- п.н.	384 сорта и селекционных линии	Neelam et al., 2013

Ген Lr = врем.сим- вол/сцеп- ление с другими генами	Происхождение/ транслокация	Локали- зация	Тип маркера	Фланкирующие маркеры	Дистанция/сцепле- ние, cM	Картирующие популяции/ Валидация	Ссылки
Lr22a	<i>Ae. tauschii</i>	2DS	SSR	Xgwm296	2.9 cM	F ₂ популяция/118 сортов и линий пшеницы	Hiebert et al., 2007
Lr23/ Lr13, Sr9	<i>T. durum</i>	2BS	RFLP	Xmwig950-Xtam72	картирован как QTL	Популяция RIL	Faris et al., 1999
Lr24/ Sr24	<i>Th. ponticum</i>	3DL	SCAR	SCS73 ₇₁₉	6.4 cM	F ₂ популяция/ 28 NILs	Prabhu et al., 2004
			SCAR	SCS1302 ₆₀₉ , SCS1326 ₆₁₅ , SCOAB-1 ₃₈₈	косегрегируют	F ₂ популяция/20 NILs с Lr24 и без гена	Gupta et al., 2006b
Lr25/ Pm7	<i>Secale cereale</i>	4BS	RAPD, SCAR	нет информации	косегрегирует	F ₂ популяция	Procunier et al., 1995; www.maswheat.usdavis. edu
Lr26/ Sr31, Sr50, Yr9	<i>Secale cereale</i> T1BL.1RS	1BL	SCAR, RAPD	Iag95; Xmwig68	1.7 cM; 0.35 cM	F ₂ популяция, пшенично-ржаные рекомбинантные линии	Mago et al., 2005a
Lr28	<i>Ae. speltoides</i> T4AS.4AL-7S#2S	4AL	STS	OPJ-01 ₃₇₈	косегрегирует	F ₂ популяция/8 NILs	Naik et al., 1998
			SCAR	SCS421 ₅₇₀	11.1 cM	F ₂ популяция/ 52 NILs	Cherukuri et al., 2005
			SSR	Xbarc327, Xbarc343	нет данных	F ₂ популяция	Cakir et al., 2008
Lr29	<i>Th. ponticum</i> T7DL-7Ae#1S	7DS	SCAR	нет данных	косегрегирует	F ₂ популяция	Procunier et al., 1995; www.maswheat.usdavis. edu
Lr32	<i>Ae. tauschii</i>	3D	RFLP	Xbcd1278; Xcdo395	3.6 cM; 6.9 cM	F ₂ популяция	Autriquet et al., 1995
			SSR	Xwmc43; Xbarc 128	0.6 cM, 6.9 cM	Популяция DH/493 сорта пшеницы	Thomas et al., 2010

Ген Lr = врем.сим- вол/сцеп- ление с другими генами	Происхождение/ транслокация	Локали- зация	Тип маркера	Фланкирующие маркеры	Дистанция/сцепле- ние, сМ	Картирующие популяции/ Валидация	Ссылки
Lr34 Yr18, Ltn, Bdv1, Pm38, Sr57	<i>T. aestivum</i>	7D	RFLP	Xbcd1872	12 сМ	Популяция RIL/44 NILs	Nelson et al., 1997
			SSR	Xgwm295	картирован как QTL	Популяции DH и RIL	Suenaga et al., 2003; Schnurbusch et al., 2004
			SSR	Xgwm1220, Xgwm295	0.9 сМ; 2.7 сМ	Популяция RIL	Spielmeier et al., 2005
			STS (RFLP и wEST)	XcsLV34	0.4 сМ	F ₃ популяция/7 Тэтчер NILs и сорта пшеницы различного географического происхождения	Lagudah et al., 2006 Singh et al., 2007 Kolmer et al., 2008 Wang et al., 2010a
			FM (SNP, экзон 11 и 12 гена Lr34)	cssfr1-cssfr6	Аллель- специфичный	Генетические линии с геном Lr34/большой набор мягкой пшеницы и спельты	Lagudah et al., 2009
Lr35/ Sr39	<i>Ae. speltoides</i>	2B	RFLP; CAPS, STS	Xwg996; Xpsr540; Xbcd260; BCD260	косегрегируют	F ₂ популяция/70 сортов и селекционных линий	Seyfarth et al., 1999 Ambrozkoval et al., 2002
			SCAR	нет данных	косегрегирует	F ₂₋₃ популяция/6 линий пшеницы	Gold et al., 1999
Lr37 Sr38, Yr17	<i>Ae. ventricosa</i> 2MS-6MS.6ML или 2MS- 6ML.6MS	2AS	RFLP; SCAR для гена Yr17	Xpsr150-2Mv SC-Y15	косегрегирует; 0.8 сМ	F ₂ популяция/37 сортов пшеницы	Olivier et al., 1999
			RGA	csVrgal3'	косегрегирует	Набор NILs, транслоцированных и добавочных линий	Seah et al., 2001
			RFLP; CAPS	Xmwg682; Xcmwg682	косегрегирует	BC ₆ F ₂ популяция/9 генетических линий с геном Lr37, 19 сортов пшеницы	Helguera et al., 2003
			SCAR (для Yr17)	SC-372; SC-385	Косегрегируют	F ₂ популяция	Jia et al., 2011
Lr38	<i>Th. intermedium</i> 7Ai#2L	2AL, 3DS, 6DL, 5AS, 1DL	SSR	Xwmc773-6D; Xcfd5-6D	6.1 сМ; 22.1 сМ	F ₂ популяция	Mebrate et al., 2008

Ген Lr = врем.сим- вол/сцеп- ление с другими генами	Происхождение/ транслокация	Локали- зация	Тип маркера	Фланкирующие маркеры	Дистанция/сцепле- ние, cM	Картирующие популяции/ Валидация	Ссылки
Lr39=41	<i>Ae. tauschii</i>	2DS	SSR	Xgwm210; Xgdm35	10.7 cM, 1.9 cM	Две F ₂ популяции, BC ₁ F ₃ и BC ₁ F ₁₋₅	Singh et al., 2004a
			SSR	Xbarc124	1.0 cM	BC ₃ F ₂₋₆ /73 сорта и селекционных линий пшеницы	Sun et al., 2009
Lr42	<i>Ae. tauschii</i>	1DS	SSR	Xwmc432	0.8 cM	F ₂ популяция/сорта различного географического происхождения	Sun et al., 2010
				Xgdm33	18 cM	F ₂ популяция	Liu et al., 2013
Lr46/ Yr29, Pm39	<i>T. aestivum</i>	1BL	AFLP, SSR	XP84/M78/ Xgwm259	2.9 cM	Популяция RIL	Rosewarne et al., 2006
			EST-STS	XSTS1BL2; XSTS1BL17; XSTS1BL9	2.2 cM; 2.2 cM, косегрегирует	Популяция RIL	Mateos-Hernandez et al., 2006
Lr47	<i>Ae. speltoides</i> 7AS-7S#1S- 7AS.7AL	7AS	CAPS	PS10	косегрегирует	4 BC ₁ F ₁ популяции	Helguera et al., 2000
			SSR	Xgwm60	нет данных	9 BC ₁ F ₁ популяций	Vanzetti et al., 2006
Lr48	<i>T. aestivum</i>	2BS	SSR	Xgwm429b; Xbarc7	6.1 cM; 7.3 cM	Популяция RIL	Bansal et al., 2008
			RAPD	S336 ₇₇₅ ; S3450	2.7 and 8.6 cM	Три F ₂ популяции	Samsampour et al., 2009
			SSR	Xwmc175; Xwmc332;	10.3 cM; 2.5 cM	Две F ₂ популяции	Singh et al., 2011
Lr49	<i>T. aestivum</i>	2AS, 4BL	SSR	Xbarc163; Xwmc349	8.1 cM; 10.1 cM	Популяция RIL	Bansal et al., 2008
Lr50	<i>T. timopheevii</i> subsp. <i>armeniicum</i>	2BL	SSR	gwm382; Xgdm87	6.7 cM; 9.4 cM	BC ₃ F ₃ и BC ₄ F ₂ популяции	Brown-Guerdira et al., 2003
Lr51	<i>Ae. speltoides</i>	1BL	CAPS	S30-13L; GA7-759R	косегрегируют	BC ₆ F ₁ /32 сорта мягкой пшеницы и селекционных	Helguera et al., 2005

Ген Lr = врем.сим- вол/сцеп- ление с другими генами	Происхождение/ транслокация	Локали- зация	Тип маркера	Фланкирующие маркеры	Дистанция/сцепле- ние, сМ	Картирующие популяции/ Валидация	Ссылки
Lr52 = LrW1	<i>T. aestivum</i>	5BS	SSR	gwm443	16.5 сМ	ДН популяция	Hiebert et al., 2005
			SSR, STS	Xwmc149, Xgwm234, Xtxw200	11.3 сМ; 7.2 сМ; 3.6 сМ	F ₂ популяция	Tar et al., 2008
			SSR	Xgwm234	10.9	F ₃ популяция	Bansal et al., 2011
Lr53	<i>T. dicoccoides</i>	6BS	SSR	Xcfd1	1.1 сМ	Четыре F ₃ популяции	Dadkhodaie et al., 2011
Lr57/ Yr40	<i>Ae. geniculata</i>	5DS	RFLP	Xfbb276; Xbcd873; Xcdo959	косегрегируют	F ₂ популяция	Kuraparthy et al., 2007a
			CAPS	XLr57/Yr40-MAS- CAPS16	косегрегирует	BC ₂ F ₁ , BC ₃ F ₁ /50 сортов пшеницы	Kuraparthy et al., 2009
Lr58	<i>Ae. triuncialis</i> T2BS·2BL·2'L	2BL	RFLP, SSR	XksuF11, XksuH16, Xbg123, Xcfd50	косегрегируют	F ₂₋₃ популяция	Kuraparthy et al., 2007b
			STS	Xncw-Lr58-1	косегрегирует	BC ₃ F ₂ популяция/44 сорта и селекционных линии	Kuraparthy et al., 2011
Lr60 = LrW2	<i>T. aestivum</i>	1DS	SSR	Xbarc149	8.4 сМ	ДН популяция	Hiebert et al., 2008
Lr61	<i>T. durum</i>	6BS	AFLP	P81/M70 ₂₆₉	2.2 сМ	F ₃ популяция	Herrera-Foessel et al., 2008b
Lr63	<i>T. monococcum</i>	3AS	SSR	Xbarc321/Xbarc57	2.9 сМ	F ₂ популяция/21 сорт яровой мягкой пшеницы	Kolmer et al., 2010
Lr64	<i>T. dicoccoides</i>	6A	SSR	Xbarc104; Xgwm427	13.9 сМ; 21.9 сМ	F ₃ популяция	McIntosh et al., 2013
Lr65 = LrAlt	<i>T. spelta</i>	2AS	SSR	Xbarc212, Xwmc382	1.8 сМ	RIL F6	Wang et al., 2010b
			SSR, AFLP	Xgwm614, Xbarc212, XE34M48-103, XE38M53-334	2.0 сМ	F ₂₋₃ популяция	Mohler et al., 2012

Ген Lr = врем.сим- вол/сцеп- ление с другими генами	Происхождение/ транслокация	Локали- зация	Тип маркера	Фланкирующие маркеры	Дистанция/сцепле- ние, сМ	Картирующие популяции/ Валидация	Ссылки
Lr66 = LrS13	<i>Ae. speltooides</i>	3A (3A- 3SS)	SCAR	S13-R16	косегрегирует	F ₂ популяция	Marais et al., 2010
67/ Yr46	<i>T. aestivum</i>	4DL	SSR	Xcfd71	1.5 сМ	F ₂ популяция/247 линий пшеницы	Hiebert et al., 2010a
				Xgwm165 Xgwm192	0.4 сМ	F ₂₋₆ , RIL популяции	Herrera-Foessel et al., 2011
Lr68	<i>T. aestivum</i>	7BL	SSR, CAPS	Xgwm146; Psy1-1; cs7BLNLRR	0.6 сМ; 0.5 сМ; 0.8 сМ	популяция RIL	Herrera-Foessel et al., 2012
Lr70	<i>T. aestivum</i>	5DS	SSR	Xgwm190	нет данных	нет данных	Thomas et al., 2012, цитир. по McIntosh et al., 2013
Lr71 = LrARK12c	<i>T. spelta</i>	1B	SSR	Xgwm18; Xbarc187	1.0 сМ; 0.5 сМ	59 F ₃ семейств (<i>T. aestivum</i> x <i>T. spelta</i>)	McIntosh et al., 2013
Lr72	<i>T. durum</i>	7BS	SSR	Xwmc606	5.5 сМ	F ₃ и F ₅ популяции	Herrera-Foessel et al., 2014
LrTm	<i>T. monococcum</i>	6A	SSR	Xgwm136	косегрегирует	BC ₁ F ₃ популяция	Vasu et al., 2001
LrTr	<i>T. triunciales</i>	4BS	SSR	gwm368	косегрегирует	F ₂ популяция	Aghaee-Sarbarzeh et al., 2001
LrTt1	<i>T. timopheevii</i> var. <i>viticulosum</i>	2A	SSR	Xgwm817	1.5 сМ	F ₂ популяция	Leonova et al., 2004
LrZH84	<i>T. aestivum</i>	1BL	SSR	Xbarc8; Xgwm582	5.2 сМ ; 3.9 сМ -	F ₂₋₃ популяция	Zhao et al., 2008
LrWo	<i>T. durum</i>	5BS	SSR	Xgwm234	4.6 сМ	популяция RIL	Singh et al., 2010
LrTt2	<i>T. timopheevii</i> var. <i>viticulosum</i>	5BL	SSR	Xgwm1257		F ₂ популяция	Leonova et al., 2010a
LrAsp.5	<i>Ae. speltooides</i>	5BL	SSR	Xgwm1043, Xgwm777, Xgwm408	Выявляют транслокацию	Интрогрессивная линия 73/00i	Адонина и др., 2012
LrFun	<i>T. aestivum</i>	7BL	SSR	Xgwm344, Xwmc70	4.4, 5.7 сМ	F ₂₋₃ популяция	Xing et al., 2014

Приложение: таблица 2. Молекулярные маркеры к генам *Sr* устойчивости пшеницы к стеблевой ржавчине *Puccinia graminis*

Ген <i>Sr</i> = врем.сим- вол/сцеп- ление с другими генами	Происхождение/ транслокация	Локали- зация	Тип маркера	Фланкирующие маркеры	Дистанция/сцепление, сМ	Картирующие популяции/ Валидация	Ссылки
Sr2	<i>T. dicoccum</i>	3BS	SSR, RFLP	Xgwm389; Xglk683; Xgwm533	2.7 сМ; 1.1 сМ; 1.6 сМ	F ₃ популяция /50 сортов пшеницы различного географического происхождения	Spielmeyer et al., 2003
			STM	stm559tgag; stm598tcac	аллель-специфичные	12 сортов с геном и без гена Sr2/58 сортов пшеницы	Hayden et al., 2004
			CAPS	csSr2	косегрегирует	F ₂ популяция/122 сорта мягкой и твердой пшеницы	Mago et al., 2011
Sr6 = SrKa1	<i>T. aestivum</i>	2DS	SSR	Xwmc453; Xgpw94049	1.1 сМ; 5.6 сМ	F ₂ RIL популяции/46 сортов и селекционных линий	Tsilo et al., 2009, 2010
Sr8b = SrBB	<i>T. durum</i>	6AS	SSR	Xgwm334	4.6 сМ	F ₂₋₃ популяция	Bhavani et al., 2008
Sr9a (b,c,d, e,f, g- аллели)	<i>T. aestivum</i>	2BL	SSR	Xgwm47; Xwmc175	0.9 сМ; 0.0	F ₂₋₃ популяция/ NILs, 59 сортов пшеницы	Tsilo et al., 2007
Sr9e			SSR	Xgwm191; Xgwm47	5.5 сМ; 0.7 сМ	F ₂₋₃ популяция	Bhavani et al., 2008
Sr13	<i>T. durum</i>	2BL	SSR	Xwmc59	5.7 сМ	F ₂₋₃ популяция	Bhavani et al., 2008
			EST	CD926040; BE471213	1.2-2.8 сМ интервал	Четыре F ₂ популяции/44 сорта и селекционных линии твердо пшеницы	Simons et al., 2011
Sr15/Pm1, Sr22	<i>T. aestivum</i>	7AL	RFLP, STS	Xcdo347; Xpsr121; Xpsr680; Xpsr687; Xsts638	косегрегируют	Три F ₂ популяции /16 сортов пшеницы	Neu et al., 2002
Sr22/ Lr20; Lr3a	<i>T. boeoticum</i>	7AL	SSR	Xcfa2123; Xcfa2012	6.0 сМ; 5.9 сМ	популяция RIL/9 NILs и сортов	Khan et al., 2005
			SSR, STS	Xcfa2123; Xwmc633;	0.6 сМ; 0.4 сМ	Две F ₂₋₃ популяции, 1 популяция RIL	Olson et al., 2010a
			STS	cssu22	косегрегирует	популяция RIL/14 сортов	Periyannan et al., 2011

Ген <i>Sr</i> = врем.сим- вол/сцеп- ление с другими генами	Происхождение/ транслокация	Локали- зация	Тип маркера	Фланкирующие маркеры	Дистанция/сцепление, сМ	Картирующие популяции/ Валидация	Ссылки
Sr24/ Lr24	<i>Th. elongatum</i> / T3DS.3DL-3Ae#1L	3DL	SCAR, SSR	Sr24#12; Sr24#50; Xbarc71	косегрегируют	22 NILs/70 сортов и селекционных линий	Mago et al., 2005b; Olson et al., 2010b
Sr25 Lr19	<i>Th. elongatum</i> / T7DS.7DL-7Ae#1L	7DL	STS (EST)	BF145935	косегрегирует	NILs /170 селекционных линий и сортов	Liu et al., 2010
Sr26	<i>Th. elongatum</i> T6AS.6AL-6Ae#1L	6AL	SCAR, STS	Sr26#43; BE518379	косегрегируют	NILs /220 селекционных линии и сортов	Mago et al., 2005b; Liu et al., 2010
Sr28	<i>T. aestivum</i>	2BL	SSR, DArT- PCR	Xwmc332; wPt-7004	3.6-5.8 сМ; 0.6-6.0 сМ	Три F ₂₋₃ популяции, BC ₁ F ₁₋₂ /32 сорта и селекционных линий пшеницы	Rouse et al., 2012
Sr30 = SrW	<i>T. aestivum</i>	5DL	SSR	Xcfd12 Xgwm292	9.0 сМ; 12.6 сМ	F ₂₋₃ популяция	Hiebert et al., 2010b
Sr31 (Lr26, Pm8)	<i>S. cereale</i> / T1BL.1RS = T1BL.1R#1S	1BS/1RS	запасные белки	Gli-B1/Glu-B3	1.4-3.2 сМ	F ₂ популяция	Lukaszewski, 2000
			SCAR	IB-267; Xiag95	косегрегируют	F ₂ популяция, пшенично-ржаные транслоцированные линии	Mago et al., 2002, 2005a
			SCAR	SCSS30.2 ₅₇₆ ; SCSS26.1 ₁₁₀₀	косегрегируют	Две F ₂ популяции/49 линий пшеницы	Das et al., 2006
			SSR	Xscm09-1R ₂₀₈	косегрегирует	Набор пшенично-ржаных транслоцированных линий	Weng et al., 2007 Olson et al., 2010a
Sr32	<i>Ae. speltoidesi</i>	2B	SSR	Xstm773; Xbarc55	косегрегируют	50 изогенных и селекционных линий с устойчивостью к стеблевой ржавчине	Bernardo et al., 2013
Sr33	<i>Ae. tauschii</i>	1DL	RFLP	Xmwg60; Xmwg2083	5.8 сМ; 2.2 сМ	F ₂ популяция	Spielmeyer et al., 2000
Sr35 = SrTm1	<i>T. monococcum</i>	3AL	CAPS, SSR	XBF483299 - XCJ656351; Xwmc169	2.2 – 3.1 сМ интервал; косегрегируют	F ₂ популяции и RIL диплоидной и гексаплоидной пшеницы	Zhang et al., 2010a

Ген <i>Sr</i> = врем.сим- вол/сцеп- ление с другими генами	Происхождение/ транслокация	Локали- зация	Тип маркера	Фланкирующие маркеры	Дистанция/сцепление, сМ	Картирующие популяции/ Валидация	Ссылки
Sr36 = SrTt1	<i>T. timopheevii</i>	2BS	SSR	Xstm773/ Xgwm319/ Xwmc477	косегрегируют	Две F ₂ популяции/76 сортов пшеницы и селекционных линий	Tsilo et al., 2008
			SSR	Xwmc477	косегрегирует	Транслоцированные линии с геном Sr36/57 сортов и селекционных линий	Olsen et al., 2010b
Sr38/ Lr37, Yr17	<i>Ae. ventricosa</i> 2AS,6Mv=2MS- 6MS.6ML or 2MS- 6ML.6MS	2AS	SCAR (для Yr17)	SC-Y15	0.8 сМ	F ₂ популяция/37 wheat cultivars in different genetic backgrounds	Oliver et al., 1999
			RFLP; CAPS	Xmwg682; Xcmwg682	косегрегирует	BC ₆ F ₂ популяция/9 генетических линий с геном Lr37, 19 сортов пшеницы	Helguera et al., 2003
			SCAR (для Yr17)	SC-372; SC-385	косегрегируют	F ₂ популяция	Jia et al., 2011
Sr39/ Lr35	<i>Ae. speltoides</i>	2B	SCAR	-	косегрегирует	F ₂ популяция/6 линий с геном Sr39 и Lr35	Gold et al., 1999
			STS	Sr39#22r; Sr39#50s	косегрегируют	F ₃ популяция и восемь рекомбинантных линий пшеницы с <i>Ae. speltoides</i> /20 сортов пшеницы	Mago et al., 2009
			STS	Xrwgs27; Xrwgs28; Xrwgs29	косегрегируют	Рекомбинантные линии <i>Ae.</i> <i>speltoides</i> /40 сортов твердой и мягкой пшеницы	Yu et al., 2010;
Sr40	<i>T. araraticum</i> / T2BL/2G#2S	2BS	SSR	Xwmc474	2.5 сМ	Две F ₂₋₃ популяции	Wu et al., 2009
Sr44	<i>Th. intermedium</i>	7A	STS	BF145935	косегрегирует	220 рекомбинантных линий пшеницы	Liu et al., 2010
Sr46	<i>Ae. tauschii</i>	2DS	RFLP	Xpsr649; csSC46	косегрегирует	нет данных	Bansal, 2007, цитируется по McIntosh et al., 2013

Ген <i>Sr</i> = врем.сим- вол/сцеп- ление с другими генами	Происхождение/ транслокация	Локали- зация	Тип маркера	Фланкирующие маркеры	Дистанция/сцепление, сМ	Картующие популяции/ Валидация	Ссылки
Sr47	<i>Ae. speltoides</i>	2BL	SSR	Xgwm47; Xgpw4165	3.1 сМ; 0.5 сМ	BC ₂ F ₁ популяция	Klindworth et al., 2012
Sr48 = SrAn1	<i>T. aestivum</i>	2AL	SSR	Xstm673acag	17.6 сМ	популяция RIL/10 линий и 40 сортов пшеницы	Bansal et al., 2009
Sr49	<i>T. aestivum</i>	5BL	SSR	Xwmc471	7.8 сМ	нет данных	Bansal, 2010, цитируется по McIntosh et al., 2013
Sr51	<i>Ae. searsii</i>	3A, 3B, 3D	STS	3S ^S S	косегрегирует	Замещенные, дителосомные, добавочные линии с <i>Ae. searsii</i>	Liu et al., 2011
Sr52	<i>Dasyphyrum villosum/ 6AS.6V#3L</i>	6AL	STS	6V#3L	косегрегирует	F ₂ популяция	Qi et al., 2011
Sr55	<i>T. aestivum</i>	4DL	SSR	Xgwm165; Xgwm192	Тесно сцеплены	нет данных	McIntosh et al., 2013
Sr56	<i>T. aestivum</i>	5BL	DArT	wPt9116; wPt0484	5.4 сМ; 6.9 сМ	нет данных	Bansal et al., 2011, цитируется по McIntosh et al., 2013
Sr57/ Lr34, Pm38, Yr18	<i>T. aestivum</i>	7D	STS	XcsLV34	косегрегирует	ДН популяция	Hiebert et al., 2011; Singh et al., 2013
SrCad	<i>T. aestivum</i>	6DS	SSR	Xcfd49; FSD_RSA	7.7 сМ; 1.5 сМ -	F ₂₋₃ и ДН популяции/80 сортов пшеницы	Hiebert et al., 2011
SrWeb	<i>T. aestivum</i>	2BL	SSR	Xgwm47; Xwmc332	1.4 сМ; 12.5 сМ	F ₂₋₃ популяция	Hiebert et al., 2010b
Sr1RS ^{Amigo} / Pm17	<i>Secale cereale</i>	1BS/1RS	SSR	Xscm09-1R ₂₂₄	косегрегирует	Пшенично-ржаная транслоцированная линия/33 сорта и селекционных линии пшеницы	Olsen et al., 2010b
SrAes7t	<i>Ae. speltoides/ T2BL.2BS-2SS- 2BS</i>	2BS	SSR	Xgpw1162	косегрегирует	BC ₂ F ₁ популяция	Klindworth et al., 2012

Приложение: таблица 3. Молекулярные маркеры к генам *Pm* устойчивости пшеницы к мучнистой росе *Blumeria graminis*

Ген <i>Pm</i> = врем.сим- вол/сцеп- ление с другими генами	Происхождение/ транслокация	Локали- зация	Тип маркера	Фланкирующие маркеры	Дистанция/сцепление. сМ	Картирующие популяции/ валидация	Ссылки
Pm1a/ Lr20	<i>T. aestivum</i>	7AL	RAPD, STS	UBC320420; UBC638550	косегрегируют	F ₂ и BC ₁ F ₁ популяции/32 образца пшеницы	Hu et al., 1997
			RFLP, STS	Xmwg2062, Xpsr680 Xcdo347, STS638	косегрегируют	Три F ₂ популяции/36 сортов и селекционных линий пшеницы.	Ma et al., 1994; Neu et al., 2002
Pm1c	<i>T. aestivum</i>	7AL	AFLP	18M2	косегрегирует	F ₃₋₄ популяции/25 сортов пшеницы	Hartl et al., 1999
			AFLP	XS22M25-200; XS11M20-134; XS19M22-325/200	0.5 сМ; 0.5 сМ; косегрегирует	Две F ₃₋₄ популяции	Singrun et al., 2003
Pm1e=Pm22	<i>T. aestivum</i>	7AL	SSR, AFLP	Xgwm344; XS13M26-372	0.9 сМ; 0.2 сМ	Две F ₃₋₄ популяции	Singrun et al., 2003
Pm2	<i>T. aestivum</i> / <i>Ae. tauschii</i>	5DS	RFLP	Xbcd1871	3.5 сМ	F ₂ популяция	Ma et al., 1994
			SSR	Xcfd81; Xgwm190 -	2.0 сМ, 34.2 сМ	F ₂ популяция	Qui et al., 2006
Pm3a	<i>T. aestivum</i>	1AS	RFLP	Xwhs179	3.3 сМ	ДН популяция	Hartl et al., 1993
Pm3b	<i>T. aestivum</i>	1AS	RFLP	Xbcd1434	1.3 сМ	F ₂ популяция	Ma et al., 1994
Pm3e	<i>T. aestivum</i>	1A	AFLP, SSR	XP66M50-230 Xwmc818	2.0 сМ; 7.1 сМ	ДН популяция	Mohler et al., 2011
Pm3g	<i>T. aestivum</i>	1AL	запасные белки	XGli-A5	5.2 сМ	ДН и RIL популяции	Sourdille et al., 1999
			SSR	Xgdm33; Xpsp2999	2.3 сМ; косегрегирует	популяция RIL/56 сортов и линий пшеницы	Bougot et al., 2002
Pm4a	<i>T. dicoccum</i>	2AL	RFLP	Xbcd1231; Xcdo678	косегрегируют	F ₂ популяция	Ma et al., 1994
Pm4b	<i>T. carthlicum</i>	2AL	STS, SSR	STS ⁻²⁴¹ ; Xgwm382; Xgwm356	4.9 сМ; 11.8 сМ; 10.2 сМ	F ₂ популяция/30 сортов и линий пшеницы	Zhu et al., 2005 Yi et al., 2008
Pm4c=Pm23	<i>T. aestivum</i>	2AL	SSR	Xbarc122; Xgwm356	1.4 сМ; 3.5 сМ	BC ₁ F ₁ и F ₂₋₃ популяции	Hao et al., 2008

Ген Pm= врем.сим- вол/сцеп- ление с другими генами	Происхождение/ транслокация	Локали- зация	Тип маркера	Фланкирующие маркеры	Дистанция/сцепление, сМ	Картующие популяции/ валидация	Ссылки
Pm5d	<i>T. aestivum</i>	7BL	SSR	Xgwm611; Xgwm577	2.1 сМ; 2.0 сМ	F ₂₋₃ популяция/31 сорт и линия пшеницы	Nematollahi et al., 2008
Pm5e	<i>T. aestivum</i>	7BL	SSR	Xgwm1267	6.6 сМ	F ₂ популяция/20 сортов пшеницы	Huang et al., 2003b
Pm6	<i>T. timopheevii</i>	2BL	STS	NAU/STSBCD ₁₃₅₋₁ ; NAU/STSBCD ₁₃₅₋₂	0.8 сМ; 0.8 сМ	F ₂ популяция/175 сортов пшеницы	Ji et al., 2008
Pm8/Yr9, Lr26, Sr31	<i>Secale cereale</i>	1BS/1RS	STS	STSiag95	различает аллели Pm8 и Pm17	F ₂₋₃ и ДН популяция/12 линий пшеницы	Mohler et al., 2001
Pm12	<i>Ae. speltoides</i> 6BS-6SS.6SL	6B	RFLP	Xpsr10/Xpsr141/ Xpsr113/Xpsr149	косегрегируют	F ₂ популяция	Jia et al., 1996
			SSR	Xcau127/Xbarc1169; Xbarc198/Xgdm127/ Xcfd80; Xwmc105	0.2 сМ; косегрегируют; 0.2 сМ	BC ₃ F ₂ популяция	Song et al., 2007
Pm13	<i>Ae. longissima</i>	3BS, 3DS	RFLP	Xbcd907/Xcdo460/ XksuG53	Косегрегируют с 3SS фрагментом	Дителосомные и рекомбинантные линии с <i>Ae. longissima</i>	Spielmeyer et al., 2000
Pm16	<i>T. dicoccoides</i>	4A, 5B	SSR	Xgwm159	5.3 сМ	F ₂ популяция/23 сорта и линии пшеницы	Chen et al., 2005
Pm17 (аллелен Pm8)	<i>Secale cereale</i>	1RS.1AL	STS	STSiag95	косегрегирует	F ₂₋₃ и ДН популяция/12 линий пшеницы	Mohler et al., 2001
			RFLP	Xmwig68	7.8 сМ	BC ₁ F ₂₋₃ популяция	Mater et al., 2004
Pm21	<i>Haynaldia villosa</i>	6AS = T6AL.6VS	RAPD	OPH17 ₁₉₀₀	косегрегирует	F ₂ популяция	Qi et al., 1996
			RAPD, SCAR	OPH17 ₁₄₀₀ , SCAR ₁₄₀₀ , SCAR ₁₂₆₅	косегрегируют	F ₂ популяция/44 линии пшеницы	Liu et al., 1999
			EST	NAU/xibao15902	косегрегирует	F ₂ популяция	Cao et al., 2006
Pm24	<i>T. aestivum</i>	1DS	SSR	Xgwm1291; Xgwm789; Xbarc229	Косегрегирует; 2.4 сМ; 3.6 сМ	F ₂ популяция	Huang, Röder, 2011
Pm25 = PmTmb	<i>T. monococcum</i>	1A	RAPD	OPAG04 ₉₅₀ ,	12.8 сМ	F ₂ и BC ₁ F ₁ популяции	Shi et al., 1998
Pm26	<i>T. dicoccoides</i>	2BS	RFLP	Xwg516	косегрегирует	F ₂ популяция и рекомбинантные замещенные линии	Rong et al., 2000

Ген <i>Pm</i> = врем.сим- вол/сцеп- ление с другими генами	Происхождение/ транслокация	Локали- зация	Тип маркера	Фланкирующие маркеры	Дистанция/сцепление, сМ	Картирующие популяции/ валидация	Ссылки
Pm27	<i>T. timopheevii</i> var. <i>timopheevii</i>	6B	RFLP	Xpsr3131	косегрегирует	F ₂ популяция	Jarve et al., 2000; Peusha et al., 2000
Pm29	<i>Ae. ovata</i>	7D	RFLP; AFLP	Xwg341; S23M16- 246; S24M13-233	2.2 сМ; 1.1 сМ; косегрегирует	F ₂ популяция/28 линий пшеницы	Zeller et al., 2002
Pm30	<i>T. dicoccoides</i>	5BS	SSR	Xgwm159	5-6 сМ	Две BC ₁ F ₂₋₃ популяция	Liu et al., 2002
Pm31 = MIG	<i>T. dicoccoides</i>	6AL	SSR	Xpsp3029	0.6 сМ	BC ₂ F ₃ популяция	Xie et al., 2003
Pm33 = PmPSS5B	<i>T. carthlicum</i>	2BL	SSR	Xwmc317; Xgwm526	1.1 сМ; 18.1 сМ	F ₂ популяция	Zhu et al., 2005
Pm34	<i>Ae. tauschii</i>	5DL	SSR	Xbarc177; Xbarc144	5.4 сМ; 2.6 сМ	F ₂ популяция	Miranda et al 2006
Pm35	<i>Ae. tauschii</i> ssp. <i>strangulata</i>	5DL	SSR	Xcfd26	11.9 сМ	F ₂₋₃ популяция	Miranda et al., 2007
Pm36	<i>T. dicoccoides</i>	5BL	AFLP, SSR	XP41M37(100); BJ261635	1.9 сМ; 0.3 сМ	94 беккросные инбредные линии, две F ₃ популяции	Blanco et al., 2008
Pm37	<i>T. timopheevii</i> ssp. <i>armeniicum</i>	7AL	SSR	Xgwm332; Xwmc790	0.5 сМ; 0.5 сМ	F ₂₋₃ популяция/20 сортов пшеницы	Perugini et al 2008
Pm38/Yr18, Lr34	<i>T. aestivum</i>	7DS	SSR	Xgwm1220, Xgwm295	0.9 сМ; 2.7 сМ	Популяция RIL	Spielmeier et al., 2005
Pm39/Lr46, Yr29	<i>T. aestivum</i>	1BL	SSR	Xwmc719; Xhbe248	4. сМ; 2.5 сМ	Популяция RIL	Lillemo et al., 2008
Pm40	<i>Th. intermedium</i>	7BS	SSR	Xwmc335; Xgwm297	0.2 сМ; 0.7 сМ	BC ₁ F ₂ популяция	Luo et al., 2009
Pm41	<i>T. dicoccoides</i>	3BL	SSR	BE489472; Xwmc687	0.8 сМ; 1.9 сМ	F ₂₋₃ популяция/27 сортов пшеницы	Li et al., 2009
Pm42	<i>T. dicoccoides</i>	2BS	SSR	BF146221; Xgwm148	0.9 сМ; 6.7 сМ	F ₂₋₃ популяция/30 сортов пшеницы	Wei et al., 2009
Pm43	<i>Th. intermedium</i>	2DL	SSR	Xwmc41; Xbarc11	2.3 сМ; 4.2 сМ	F ₂₋₃ популяция	He et a., 2009
Pm45	<i>T. aestivum</i>	6D	SSR	Xcfd80; Xmag6140	0.7 сМ; 2.7 сМ	F ₂₋₃ популяция	Ma et al., 2011

Ген <i>Pm</i> = врем.сим- вол/сцеп- ление с другими генами	Происхождение/ транслокация	Локали- зация	Тип маркера	Фланкирующие маркеры	Дистанция/сцепление, сМ	Картующие популяции/ валидация	Ссылки
Pm47 = PmHYLZ	<i>T. aestivum</i>	7BS	SSR	BE606897; Xgwm46	1.7 сМ; 3.6 сМ	F ₂₋₃ популяция	Xiao et al., 2013
PmY39	<i>Ae. umbellulata</i>	2B (2U)	SSR	Xgwm257, Xgwm296, Xgwm319	косегрегируют	BC ₃ F ₄₋₅ популяция	Zhu et al., 2006
Pm2026	<i>T. monococcum</i>	5AL	STS, SSR	Xmag1493; Xgwm126	Косегрегирует; 2.5 сМ	F ₂₋₃ популяция	Hu et al., 2008
PmHНК	<i>T. aestivum</i>	3BL	SSR	Xgwm108; Xwmc291	10.3 сМ; 3.8 сМ	BC ₁ F ₁ и F ₂₋₃ популяции	Xu et al., 2010
PmHНК54	<i>T. aestivum</i>	2AL	SSR	Xgwm372; Xgwm312	5.0 сМ; 6.0 сМ	F ₂₋₃ популяция	Xu et al., 2011
PmG16	<i>T. dicoccoides</i>	7AL	SSR; DArT	Xgwm344; wPt-1424/wPt6019	1.2 сМ; косегрегируют	F ₂₋₃ и RIL популяции	Roi et al., 2010
M13D232	<i>T. dicoccoides</i>	5BL	SSR; STS	Xwmc415; CJ832481	1.3 сМ; 3.3 сМ	F ₂₋₃ популяция	Zhang et al., 2010b
M1AB10	<i>T. dicoccoides</i>	2BL	SSR	Xwmc445	7.0 сМ	F ₂₋₃ популяция	Maxwell et al., 2010

Приложение: таблица 4. Результаты оценки интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii* к бурой ржавчине и мучнистой росе в 1997-2014 гг.

Сорт мягкой пшеницы	Линия	Бурая ржавчина*										Мучнистая роса**				
		1997	1998	2000	2001	2002	2004	2007	2008	2009	2014	2003	2004	2005	2008	2014
Саратовская 29	742	0/1	0	00	1	1	0	0	1	0	0	7-6	7-6	7-6	7-6	7-6
	744	0/1	1	0/1	0/1	0	1	1	1	0	0	7-6	7-6	7-6	7-6	7-6
	760	1	0	0/1	0/1	0/1	0/1	0/1	0 1	0	0	5	7-6	7-6	5	7-6
	768	1/2	1/2	1	1	1	1	1	2	1	1	5	5	5	5	-
	811	2	1/2	0/1	0	0	1	0/1	1	1	0	7-6	7-6	9-8	7-6	9-8
	821	0/1	0	0/1	0/1	0/1	0	1	1	0	0	7-6	7-6	9-8	9-8	9-8
	832-2	0/1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	9-8	9-8	9-8	9-8	9-8
	837	0/1	0	0/1	1	0	1	1	0	1	0	7-6	7-6	7-6	9-8	9-8
	838	0/1	0	0/1	0/1	0	1	2	2	1	1	7-6	9-8	7-6	9-8	-
	842-1	3	2	2	2	2	2	2				7-6	5	7-6	-	-
	842-2	0	0	1	0	0/1	0/1	0	1	0	0	9-8	9-8	9-8	9-8	9-8
Скала	141	2	-	1	1/2	1/2	1/2	-	2	2	1	9-8	9-8	9-8	9-8	9-8
	157	2	2	2	1	2	2	1	2	0/1	1	9-8	9-8	9-8	9-8	9-8
	169	2	2	1	2	-	1	-	2	2	-	9-8	9-8	9-8	9-8	-
	175	2	2	-	2	2	-	-	0	2	1	5	7-6	7-6	5	5
	178	1/2	1/2	1	1	2	2	-	2	1	0	9-8	9-8	9-8	9-8	-
	184	1/2	1	2	-	1	1	1/2	1/2	-	1	5	7-6	7-6	5	5
Иртышанка 10	10	1/2	0/1	0/1	1	0	0/1	0/1	0/1	0/1	0	5	7-6	7-6	5	5
	28	2	0/1	1	2	2	0/1	0/1	0/1	0	0	7-6	9-8	9-8	7-6	-
	38	0/1	0/1	0/1	0	1	0/1	1	1	0	0	5	7-6	7-6	5	5
	67	2	0/1	1	1	2	0/1	1	2	0/1	0		9-8	9-8	7-6	7-6
	73	0/1	1	0/1	1	0/1	-	1	0/1	0/1	0	9-8	9-8	9-8	9-8	-
	87	2	2	1	1	2	-	1/2	2	1	1	7-6	7-6	7-6	7-6	-
	94	2	1	1/2	1/2	1/2	-	3	3	2	1	9-8	9-8	9-8	9-8	9-8
	114	2	2	0	0	2	2	1/2	0/1	0/1	1	5	5	5	5	5
	140	2	-	0/1	1	0/1	0	0/1	1	2	0	7-6	9-8	9-8	7-6	9-8

Продолжение таблицы 4.

Сорт мягкой пшеницы	Линия	Бурая ржавчина										Мучнистая роса				
		1997	1998	2000	2001	2002	2004	2007	2008	2009	2014	2003	2004	2005	2008	2014
Целинная 20	191	1/2	1	1/2	2	1	1/2	1	2	2	1	9-8	9-8	9-8	9-8	9-8
	199	1/2	1	1/2	2	1/2	1/2	1	2	1	1	5	5	5	5	5
	206	2	2	2	2	3	-	3	3	2	1	9-8	9-8	9-8	9-8	9-8
	208	1/2	2	1/2	2	1	1/2	1/2	1/2	1/2	1	9-8	9-8	9-8	9-8	9-8
	212	2	2	2	2	3	2	3	3	3	1/2	1	9-8	9-8	9-8	9-8
Новосибирская 67	676	2	1/2	2	-	3	2	3	3	0	1	7-6	7-6	7-6	7-6	7-6
	699	1	-	2	-	3	2	3	3	2	1	5	5	7-6	5	5
	728	2	2	2	3	3	1/2	3	3	0/1	0/1	5	5	5	5	4-3
	732	1/2	0/1	0/1	2	1	1	-	0	1/2	0/1	9-8	9-8	9-8	9-8	9-8
Саратовская 29		4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	5	4-3	5	4-3	4-3
Скала		4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	5	4-3	5	4-3	4-3
Иртышанка 10		4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	5	4-3	5	4-3	4-3
Целинная 20		4	3	4	4	4	3	4	4	4	4	4-3	5	5	4-3	4-3
Новосибирская 67		4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	5	4-3	5	4-3	4-3

* устойчивость к бурой ржавчине проводилась по шкале Mains, Jackson (1926); ** устойчивость к мучнистой росе оценивалась по шкале по шкале Саари и Прескотта (Захаренко и др., 2000).

Приложение: таблица 5. Список микросателлитных локусов, хромосомная локализация, размер продукта амплификации и индекс Н для родительских сортов и интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii*

№	Локус	Хромосомная локализация в геноме <i>T. aestivum</i>	Длина фрагмента ПЦР (п.н.)			Индекс Н	
			сорт Chinese Spring	<i>T. timopheevii</i> var. <i>viticulosum</i>	Линии <i>T. aestivum</i> / <i>T. timopheevii</i>	Сорта мягкой пшеницы	Линии <i>T. aestivum</i> / <i>T. timopheevii</i>
1	Xgwm33a	1AS	123	123	116, 123	0.00	0.61
2	Xgwm691	1AS	152	null	150, 154, 160, 170, null	0.68	0.72
3	Xgwm752	1AS	138	null	123, 127, null	0.48	0.52
4	Xgwm164	1AL	120	null	117, 120, 122, 127, null	0.68	0.72
5	Xgwm791	1AL	146, 178	null	164, 170, null	0.48	0.61
6	Xgwm357	1AL	120	106	106, 118, 120, 122	0.48	0.50
7	Xgwm135	1AL	153	null	167, 175, 179, null	0.48	0.54
8	Xgwm666c	1AL	null	null	null	0.00	0.00
9	Xgwm633	1AL	136	126	126, 132, 134, 136, 138	0.68	0.78
10	Xgwm99	1AL	102, 120	140	110, 112, 118, 130, 140	0.64	0.65
11	Xgwm750	1AL	225	null	196, 200, 222	0.32	0.28
12	Xgwm550	1BS	150	null	152, 156, 158, null	0.64	0.70
13	Xgwm264a	1BS	160	168	157, 160, 163, 168	0.54	0.37
14	Xgwm18	1BS	177	200	188	0.00	0.00
15	Xgwm33b	1BS	null	null	126, 134, null	0.48	0.50
16	Xgwm498	1BL	155	null	155, null	0.00	0.50
17	Xgwm11	1BL	187	null	190, 198, 200, 205, null	0.68	0.75
18	Xgwm413	1BL	90	null	90, 96, 103, null	0.56	0.62
19	Xgwm273	1BL	165, 177, 194	175	171, 192, 194, 202, 208	0.80	0.68
20	Xgwm784	1BL	191	153	168, 178, 190, 196	0.68	0.68
21	Xgwm403	1BL	138	null	138, 140, null	0.32	0.53
22	Xgwm268	1BL	221	180	208, 228, 230, 234	0.68	0.53
23	Xgwm124	1BL	212	158	188, 190	0.32	0.48
24	Xgwm259	1BL	105	null	100	0.00	0.00

№	Локус	Хромосомная локализация в геноме <i>T. aestivum</i>	Длина фрагмента ПЦР (п.н.)			Индекс Н	
			сорт Chinese Spring	<i>T. timopheevii</i> var. <i>viticulosum</i>	Линии <i>T. aestivum</i> / <i>T. timopheevii</i>	Сорта мягкой пшеницы	Линии <i>T. aestivum</i> / <i>T. timopheevii</i>
25	Xgwm337	1DS	176	null	174, 176, 180	0.56	0.58
26	Xgwm33c	1DS	null	null	143, 158, 160	0.38	0.37
27	Xgwm458	1DL	113	null	111, 113, 115, 118	0.48	0.50
28	Xgwm820	1DL	146	null	146	0.00	0.00
29	Xgwm614	2AS	152	154	140, 145, 147, 154, 163, 165	0.80	0.72
30	Xgwm95	2AS	117	105	105, 116, 124	0.48	0.58
31	Xgwm372	2AS	329	328	312, 320, 323, 328, 332, 344	0.80	0.82
32	Xgwm122	2AS	147	112	112, 140, 142	0.32	0.61
33	Xgwm817	2AL	180	null	165, 170, 180, 195, null	0.68	0.78
34	Xgwm312	2AL	237	178	178, 180, 186, 190, 196	0.68	0.75
35	Xgwm526	2AL	149	140	140, 143, 158	0.32	0.56
36	Xgwm265	2AL	172	164	158, 166	0.48	0.37
37	Xgwm148	2BS	163	null	144, 146, 148	0.56	0.60
38	Xgwm630	2BS	120	null	118, 124, null	0.32	0.50
39	Xgwm129b	2BS	233	null	233	0.00	0.00
40	Xgwm410b	2BS	350	null	320, 348, null	0.32	0.61
41	Xgwm120	2BL	138	null	146, 150, null	0.32	0.50
42	Xgwm501	2BL	162	null	166, 168, 172, null	0.56	0.60
43	Xgwm619	2BL	148	155	148, 150	0.48	0.50
44	Xgwm455	2DS	144	null	147, 149, 154, null	0.48	0.50
45	Xgwm102	2DS	143	null	142, 145, 147	0.56	0.52
46	Xgwm30a	2DS	200	null	200, 215	0.48	0.50
47	Xgwm157	2DL	106	null	100	0.00	0.00
48	Xgwm320	2DL	258	null	262, 264, null	0.48	0.50
49	Xgwm369	3AS	185	155	155, 198	0.00	0.15
50	Xgwm2b	3AS	126	114	124	0.00	0.00
51	Xgwm30b	3AS	null	null	124	0.00	0.00
52	Xgwm751	3AL	129	152	131, 141, 152	0.32	0.51
53	Xgwm480	3AL	188	151	173, 175	0.32	0.37
54	Xgwm155	3AL	139	null	144, 148	0.48	0.44

№	Локус	Хромосомная локализация в геноме <i>T. aestivum</i>	Длина фрагмента ПЦР (п.н.)			Индекс Н	
			сорт Chinese Spring	<i>T. timopheevii</i> var. <i>viticulosum</i>	Линии <i>T. aestivum</i> / <i>T. timopheevii</i>	Сорта мягкой пшеницы	Линии <i>T. aestivum</i> / <i>T. timopheevii</i>
55	Xgwn162	3AL	206	242	202, 242	0.00	0.14
56	Xgwm720	3AL	162	null	137, 140, 147, 149, 152, null	0.80	0.82
57	Xgwm32	3AL	172	null	160, 169, 175	0.64	0.61
58	Xgwm666b	3AL	null	null	107, 109	0.48	0.45
59	Xgwm264b	3BS	null	null	194, 222, null	0.38	0.56
60	Xgwm389	3BS	130	null	120, 132	0.48	0.44
61	Xgwm493	3BS	190	null	140, 166	0.17	0.28
62	Xgwm108	3BL	130	null	138, 190, null	0.32	0.28
63	Xgwm566	3BL	126	null	117, 119, 122, 126, 130, null	0.80	0.82
64	Xgwm299	3BL	204	193	193, 203	0.48	0.44
65	Xgwm845	3BL	195	194	196	0.00	0.00
66	Xgwm853	3BL	128	null	126, 130, null	0.48	0.50
67	Xgwm340	3BL	130	null	120, 126, 138, 140, null	0.68	0.74
68	Xgwm161	3DS	152	null	146, 148, 150	0.56	0.58
69	Xgwm456	3DS	127	null	125, 127, 135, 141	0.64	0.61
70	Xgwm2a	3DS	null	null	244	0.00	0.00
71	Xgwm52	3DL	151	158	156, 158, 160, 162	0.64	0.60
72	Xgwm314	3DL	170	null	132, 142, 166, 204	0.72	0.76
73	Xgwm781	4AS	190	240	194, 220	0.48	0.49
74	Xgwm601	4AS	159	124	150, 152	0.48	0.49
75	Xgwm165	4AS	190	180	186, 192	0.56	0.37
76	Xgwm610	4AL	165	160	152, 160, null	0.64	0.51
77	Xgwm397	4AL	184	190	184, 188	0.64	0.44
78	Xgwm637	4AL	172	null	153, 156, null	0.32	0.29
79	Xgwm832	4AL	147	88	88, 152, 158	0.48	0.48
80	Xgwm856	4BS	114	88	106, 112, 114	0.64	0.56
81	Xgwm710	4BS	142	null	134, 136, 152	0.64	0.59
82	Xgwm513	4BL	137	152	143, 145	0.48	0.45
83	Xgwm375	4BL	156	112	112, 158, 162	0.48	0.52

№	Локус	Хромосомная локализация в геноме <i>T. aestivum</i>	Длина фрагмента ПЦР (п.н.)			Индекс Н	
			сорт Chinese Spring	<i>T. timopheevii</i> var. <i>viticulosum</i>	Линии <i>T. aestivum</i> / <i>T. timopheevii</i>	Сорта мягкой пшеницы	Линии <i>T. aestivum</i> / <i>T. timopheevii</i>
85	Xgwm819	4DS	176	null	176	0.00	0.00
86	Xgdm129	4DS	117	null	117	0.00	0.00
87	Xgwm624	4DL	121	null	127, 129, 131, 133	0.64	0.64
88	Xgwm194	4DL	127	null	129	0.00	0.00
89	Xgwm154	5AS	98	103	100	0.00	0.00
90	Xgwm205a	5AS	152	134	156, 162, 166, null	0.48	0.48
91	Xgwm410a	5AL	270	295	295	0.00	0.00
92	Xgwm304	5AL	214	198	188, 192, 198, 206, 212	0.64	0.77
93	Xgwm736b	5AL	181	null	174, 176, 178, 181, 185	0.80	0.77
94	Xgwm415	5AL	123	110	136	0.00	0.00
95	Xgwm293	5AL	192	208	190, 192, 194, 208	0.64	0.75
96	Xgwm156	5AL	316	286	286, 316, 320, 328	0.56	0.60
97	Xgwm129a	5AL	228	229	226, 229	0.00	0.50
98	Xgwm639b	5AL	null	144	144, null	0.32	0.24
99	Xgwm1236	5AL	147	125	144, 158	0.32	0.20
100	Xgwm617b	5AL	181	null	160, 162, 164, 166, 184, null	0.80	0.82
101	Xgwm186	5AL	131	112	100, 108, 112	0.32	0.36
102	Xgwm1191	5AL	169	169	169	0.00	0.00
103	Xgwm1171a	5AL	145	null	146, 148, null	0.32	0.24
104	Xgwm666e	5AL	null	130	114, 120, 130	0.65	0.44
105	Xgwm982	5AL	138	108	108, 114, 116, 122, 128, 130, 132, 138	0.28	0.58
106	Xgwm126	5AL	195	192	192, 195, 199	0.32	0.49
107	Xgwm179	5AL	178	176	176, 186	0.00	0.37
108	Xgwm291	5AL	168	null	112, 160, 155, 163	0.68	0.60
109	Xgwm234	5BS	240	240	232, 238, 244, null	0.68	0.74
110	Xgwm443	5BS	140	140	140, 198, 200, 202, 210	0.72	0.70
111	Xgwm544	5BS	162	null	169, 171, 173, 193	0.68	0.70
112	Xgwm213	5BS	174	130	130, 154, 163, 171	0.64	0.70
113	Xgwm335	5BS	171	182	182, 194, 202, 210, 220	0.68	0.70

№	Локус	Хромосомная локализация в геноме <i>T. aestivum</i>	Длина фрагмента ПЦР (п.н.)			Индекс Н	
			сорт Chinese Spring	<i>T. timopheevii</i> var. <i>viticulosum</i>	Линии <i>T. aestivum</i> / <i>T. timopheevii</i>	Сорта мягкой пшеницы	Линии <i>T. aestivum</i> / <i>T. timopheevii</i>
115	Xgwm66	5BL	160	null	132, 137, 139, 141, 145, 147, null	0.82	0.80
116	Xgwm540	5BL	130	125	116, 125, 127	0.64	0.61
117	Xgwm67	5BL	93	null	92, 94, 96, 98, null	0.72	0.72
118	Xgwm810	5BL	154	150	141, 143, 147, 155	0.64	0.66
119	Xgwm1180	5BL	144	166	141, 144, 148, 166	0.64	0.66
120	Xgwm1165	5BL	138	null	158, 160, 162, 164, 172, null	0.80	0.82
121	Xgwm843	5BL	111	null	94, 100, 102, 111, 113, null	0.80	0.78
122	Xgwm371	5BL	220	178	176, 193, 196, 200, 203, 208	0.72	0.75
123	Xgwm831	5BL	126	null	98, 102, 104, null	0.56	0.64
124	Xgwm499	5BL	136	120	120, 132, 148, 152, 165	0.48	0.60
125	Xgwm1043	5BL	146	107	107, 143, 155, 173, 181	0.64	0.57
126	Xgwm777	5BL	115	null	110, 112, 124, null	0.64	0.66
127	Xgwm408	5BL	172	182	175, 178, 180, 182	0.64	0.64
128	Xgwm604	5BL	100	null	112, 121, 124, null	0.64	0.62
129	Xgwm1016	5BL	146	115	115, 129, 135, 139, 145, 151	0.64	0.74
130	Xgwm205b	5DS	142	null	134	0.00	0.00
131	Xgwm190	5DS	209	null	207, 212, null	0.48	0.56
132	Xgwm639a	5DL	130	null	134	0.00	0.00
133	Xgdm138	5DL	214	null	207, 219, null	0.32	0.28
134	Xgwm459	6AS	145	null	159, 171, 174, 183	0.72	0.68
135	Xgwm334	6AS	115	119	117, 121, 127, 129	0.72	0.74
136	Xgwm494	6AS	195	198	192, 198	0.32	0.42
137	Xgwm617a	6AL	120	114	114, 116, 118, 126	0.79	0.72
138	Xgwm570	6AL	140	null	130, 134, 140	0.56	0.60
139	Xgwm427	6AL	216	265	196, 209, 211, 213, 215, 219, 265	0.64	0.72

№	Локус	Хромосомная локализация в геноме <i>T. aestivum</i>	Длина фрагмента ПЦР (п.н.)			Индекс Н	
			сорт Chinese Spring	<i>T. timopheevii</i> var. <i>viticulosum</i>	Линии <i>T. aestivum</i> / <i>T. timopheevii</i>	Сорта мягкой пшеницы	Линии <i>T. aestivum</i> / <i>T. timopheevii</i>
141	Xgwm518	6BS	215	null	223, 240, null	0.00	0.62
142	Xgwm508	6BS	175	175	164, 175	0.32	0.48
143	Xgwm626	6BL	105	null	137, null	0.00	0.46
144	Xgwm219	6BL	188	null	168, 175, 180, 185, null	0.72	0.78
145	Xgwm469	6DS	172	155	155, 166, 175	0.48	0.53
146	Xgwm325	6DS	131	null	139, 143, null	0.32	0.38
147	Xgwm760	6DL	112	null	94, 98, 104, null	0.56	0.62
148	Xgwm732	6DL	176	null	146, 173, null	0.32	0.46
149	Xgwm1171b	7AS	156	222	154, 156, null	0.32	0.34
150	Xgwm666a	7AS	97	null	null	0.00	0.00
151	Xgwm130	7AS	130	109	109, 133, 137	0.48	0.54
152	Xgwm748	7AL	130	149	125, 133, 149	0.32	0.36
153	Xgwm276	7AL	94	89	85, 87	0.32	0.44
154	Xgwm400	7BS	130	null	132, 134, 146, 148	0.72	0.70
155	Xgwm46	7BS	179	null	163, 177	0.48	0.52
156	Xgwm302	7BL	329	null	244, 247, 273	0.56	0.61
157	Xgwm344	7BL	131	122	131, 148	0.32	0.42
158	Xgwm44	7DS	170	139	139, 168, 171, 173, 180	0.68	0.68
159	Xgwm676	7DS	135	85	85, 120, 122, 134, 145	0.68	0.62
160	Xgwm780	7DL	120	113	115, 117, 119	0.56	0.64
161	Xgwm37	7DL	188	null	158, 162, null	0.32	0.32

Примечание к таблице: цветом отмечены SSR-маркеры, картированные в геноме *T. timopheevii* (Salina et al., 2006).

Приложение: таблица 6. Оценка интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii* и родительских сортов мягкой пшеницы по признакам высота растения, число продуктивных побегов, масса зерна с растения и масса 1000 зерен

Образец	Высота растения, см			Число продуктивных побегов, шт.			Масса зерна с растения, г			Масса 1000 зерен, г		
	2000	2003	2007	2000	2003	2007	2000	2003	2007	2000	2003	2007
C29	112.6±4.0	115.6±1.8	101.2±1.3	4.4±0.18	2.9±0.22	3.5±0.12	3.35±0.40	2.11±0.25	1.92±0.09	44.7±2.2	26.6±1.2	23.7±0.9
742	122.7±1.53*	111.0±1.5*	98.4±5.1	5.2±0.52*	5.3±0.86*	4.7±0.35*	1.93±0.34**	3.40±0.10	2.60±0.19*	38.8±1.9	27.1±2.4	27.1±1.3
744	113.6±1.1	106.8±3.1**	91.3±4.8	4.1±0.36	3.0±0.28	5.1±0.39**	1.90±0.14**	2.00±0.09	2.05±0.22	35.3±1.7*	20.1±0.8*	24.2±1.4
760	128.4±1.4**	112.8±1.6	102.3±7.1	4.1±0.40	3.8±0.33	4.6±0.22*	2.07±0.34**	2.48±0.63	3.30±0.17***	35.1±1.3*	23.7±1.6	29.1±2.1*
811	100.8±0.97	99.7±2.3***	91.6±5.5	3.5±0.42	3.0±0.65	3.8±0.30	2.29±0.22*	4.14±0.55	1.60±0.05	41.6±3.2	36.8±4.3**	29.5±2.2*
821	121.2±1.2*	113.2±0.8	100.9±6.1	5.5±0.51*	3.2±0.37	4.5±0.15*	1.61±0.16**	2.86±0.45	2.71±0.19*	41.5±2.2	30.1±0.9	35.8±1.7**
832-2	114.3±1.6	109.3±1.3*	96.4±3.1	4.4±0.29	2.5±0.23	5.3±0.30**	2.83±0.20	1.64±0.03	2.15±0.1	44.4±4.0	26.7±1.2	27.7±1.4
842-2	120.5±1.3	123.9±1.1*	108.2±5.6	6.4±0.30***	3.3±0.67	5.6±0.42**	2.82±0.29	1.93±0.21	2.22±0.15	41.2±2.4	23.9±2.6	20.7±0.9
ИЛ C29 ^a	117.34±2.8	110.9±2.9	98.4±2.3	4.75±0.38	3.5±0.35	4.8±0.22**	2.21±0.21*	2.30±0.21	2.36±0.21	39.3±1.1	25.5±0.7	27.7±1.8
Скала	117.0±0.4	118.2±0.7	100.3±4.5	4.3±0.20	2.8±0.20	3.9±0.24	2.90±0.23	1.78±0.20	2.50±0.12	42.5±3.1	20.5±1.6	30.1±1.4
141	112.2±1.6	104.6±1.4***	93.5±2.1	4.9±0.60	3.1±0.12	4.9±0.30*	2.92±0.60	3.28±0.18**	4.4±0.31***	43.0±2.5	32.3±1.6**	35.3±1.7*
155	121.0±1.2*	111.0±1.9**	89.4±3.2	4.7±0.34	4.6±0.39*	5.0±0.32*	2.60±0.20	4.83±0.25**	3.21±0.25*	33.0±1.5*	29.2±1.8*	32.3±1.5
157	122.0±2.0*	97.1±4.9***	90.7±2.8	5.1±0.27*	6.0±0.60**	4.7±0.13*	3.68±0.32*	6.23±0.52**	3.43±0.11**	32.0±1.3*	34.5±1.2**	25.6±1.4*
169	117.2±1.2	106.8±1.4***	89.6±4.5	5.1±0.30*	2.4±0.34	3.9±0.28	4.00±0.40*	1.23±0.36	2.75±0.12	36.0±2.2	17.8±2.4	25.4±1.6*
175	118.0±1.4	108.7±1.7**	97.6±4.1	5.5±0.40*	3.8±0.23	4.6±0.33	2.96±0.38	2.50±0.20*	3.30±0.21*	35.3±1.6	30.1±1.0*	41.3±3.2**
178	123.0±1.6**	114.8±0.9*	97.3±3.9	4.7±0.37	3.9±0.30	5.2±0.48*	2.32±0.35	3.39±0.37*	3.82±0.17***	30.0±1.4*	33.3±1.5**	39.8±2.2*
184	120.4±1.2*	115.7±1.0	109.2±3.1	4.8±0.28	4.8±0.34*	4.5±0.33	1.96±0.40*	3.58±0.68*	3.86±0.21***	30.8±2.1*	31.2±1.9*	40.7±2.5*
ИЛ Ск ^a	119.11±1.4	108.4±2.4**	95.3±2.6	4.9±0.11*	4.0±0.21*	4.7±0.16*	2.92±0.27	3.07±0.23*	3.51±0.21**	34.30±1.7*	29.7±0.8**	34.3±2.6
Ирг10	124.2±1.4	122.1±0.6	99.0±4.3	4.8±0.20	3.7±0.41	4.1±0.40	3.43±0.33	2.40±0.36	3.40±0.13	38.0±1.9	24.4±1.1	32.0±1.2
10	131.4±1.7**	115.2±1.3**	90.1±3.6	5.8±0.30*	4.0±0.42	4.8±0.26	2.10±0.20*	3.79±0.40*	3.02±0.12	37.5±1.4	27.1±3.2	25.8±0.8*
28	119.5±1.5	114.4±1.4**	87.8±3.3*	4.8±0.40	4.1±0.47	3.7±0.30	1.66±0.29**	4.34±0.67*	3.00±0.22	27.0±1.3**	29.6±2.4*	29.4±1.1
64	116.4±1.1**	112.7±1.3**	87.7±5.1*	4.6±0.22	3.8±0.36	4.6±0.32	3.00±0.27	1.62±0.40	2.52±0.16*	42.0±2.5	31.0±1.1**	33.4±1.3
67	113.8±1.6**	107.5±2.8***	87.6±3.3*	5.2±0.32	3.2±0.20	4.6±0.28	3.17±0.27	2.30±0.20	2.11±0.09***	40.0±2.3	33.4±0.6**	31.1±2.0
73	114.7±1.1**	107.9±1.9***	87.0±4.0*	4.5±0.48	4.5±0.31	4.5±0.22	1.99±0.22*	4.33±0.97	3.31±0.08	31.0±1.7*	36.3±1.8**	32.5±1.7
94	126.5±1.1	115.2±2.1**	92.0±4.7	4.4±0.24	2.6±0.20*	4.6±0.30	1.40±0.16**	1.43±0.39*	3.24±0.22	40.0±3.1	35.0±2.9*	30.8±1.2
114	118.4±1.1*	116.0±1.9**	97.7±4.2	4.6±0.34	3.2±0.23	4.3±0.18	2.31±0.20*	3.97±0.55	3.60±0.1	43.0±1.9	33.7±1.5**	31.7±1.8
140	117.9±0.9*	105.7±1.5**	90.5±4.1	3.6±0.27**	2.9±0.22*	5.0±0.36	2.11±0.27*	2.47±0.32	3.50±0.17	44.0±2.4*	33.6±1.3**	34.2±1.6
ИЛ Ирг10 ^a	119.9±2.1	111.8±1.5***	90.1±1.3*	4.7±0.23	3.5±0.23	4.5±0.14	2.19±0.21*	3.03±0.43	3.03±0.18	36.6±2.6	32.7±0.5***	31.1±0.9

Продолжение таблицы 6

Образец	Высота растения, см			Число продуктивных побегов, шт.			Масса зерна с растения, г			Масса 1000 зерен, г		
	2000	2003	2007	2000	2003	2007	2000	2003	2007	2000	2003	2007
Ц20	122.7±1.2	122.5±1.2	108.7±4.5	4.7±0.25	5.2±0.39	4.8±0.31	2.22±0.20	4.31±0.77	3.60±0.27	30.0±1.3	22.5±1.5	30.7±1.8
191	111.2±0.9**	112.4±1.3***	89.0±4.0**	5.2±0.50	4.4±0.33	6.4±0.60*	2.10±0.33	4.03±0.45	4.21±0.39	21.7±1.9*	27.4±1.1*	30.4±1.7
199	108.7±4.8**	116.7±1.1**	99.3±4.3	3.3±0.25***	3.8±0.31	3.5±0.20*	1.95±0.11	2.63±0.80*	3.92±0.23	25.8±1.2*	27.4±2.5	24.6±1.2*
206	109.0±2.5**	110.5±2.6***	74.9±2.8***	3.7±0.22**	3.6±0.25	4.8±0.30	1.80±0.20	3.01±0.39	3.32±0.88	30.0±1.8	24.7±1.1	18.7±1.1**
208	116.8±1.4	116.2±0.8**	92.3±4.5*	4.6±0.33	2.9±0.26*	4.7±0.25	1.77±0.21	1.68±0.29*	3.06±0.28	28.4±1.4	22.9±2.9	26.7±0.9
212	116.0±1.7	132.6±1.3***	98.9±4.4	5.1±0.30	4.3±0.45	5.1±0.30	1.43±0.16*	3.23±0.51	1.78±0.32**	25.8±2.1	17.9±2.8*	28.1±1.4
ИЛ Ц20 ^a	112.4±1.7**	117.7±3.9	90.9±4.4*	4.4±0.38	3.99±0.21	4.9±0.47	1.81±0.11	3.48±0.28	3.24±0.42	26.3±1.4	25.8±0.8	25.7±1.9
Н67	122.7±0.9	120.2±1.1	97.0±4.2	5.0±0.18	4.8±0.46	4.5±0.33	4.05±0.26	3.72±0.80	6.99±0.67	36.5±1.7	29.2±1.5	29.8±1.8
676	122.7±1.5	103.0±1.9***	99.9±5.1	5.0±0.37	4.1±0.24	4.8±0.40	3.04±0.39*	2.84±0.22	2.45±0.26****	30.5±1.1*	27.7±0.8	28.5±1.5
699	114.4±2.2*	108.7±1.4***	90.7±5.4	5.4±0.56	3.5±0.50	3.8±0.22*	3.34±0.43	3.55±3.25	3.45±0.4****	36.0±2.4	27.5±1.3	28.9±2.2
728	136.0±1.3**	113.3±1.3**	98.2±4.3	5.6±0.34	3.0±0.22*	4.7±0.40	1.56±0.23***	4.08±0.45	3.58±0.5****	20.5±1.8***	34.0±1.0*	28.2±2.1
732	122.5±2.1	108.4±1.4***	96.5±5.3	6.0±0.55	5.4±0.54	5.5±0.20*	1.92±0.27***	4.16±0.91	3.40±0.35****	32.3±1.6*	27.1±2.2	29.4±1.9
ИЛ Н67 ^a	123.91±4.47	108.3±2.1***	96.3±2.00	5.5±0.21	4.0±0.19	4.7±0.35	2.47±0.43*	3.31±0.32	3.22±0.26****	29.8±3.2*	29.1±0.7	28.7±0.3

Примечание к таблице: ^a – усредненные данные по интрогрессивным линиям; *p<0.05, **p<0.01, ***p<0.001

Приложение: таблица 7. Признаки продуктивности колоса у интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii* и родительских сортов мягкой пшеницы

Образец	Длина колоса, см			Число колосков в колосе, шт.		Число зерен в колосе, шт.			Масса зерна с колоса, г		
	2000	2003	2007	2000	2007	2000	2003	2007	2000	2003	2007
C29	9.2±0.2	9.6±0.25	8.3±0.12	15.5±0.4	14.6±0.29	36.0±1.2	26.8±1.0	27.3±0.88	1.73±0.11	0.7±0.05	0.6±0.04
742	8.6±0.16*	9.3±0.2	8.1±0.21	14.9±0.3	14.5±0.22	27.3±1.4**	26.0±3.21	29.4±0.92	1.50±0.08	0.7±0.1	0.8±0.03**
744	9.3±0.25	9.3±0.36	8.6±0.13	14.5±0.3*	14.1±0.31	31.1±1.3*	29.7±1.76	33.1±1.21*	1.11±0.1**	0.6±0.06	0.8±0.01**
760	9.4±0.56	9.7±0.36	8.2±0.18	12.7±0.3**	14.3±0.37	32.1±1.5	25.4±2.19	35.0±1.4**	1.26±0.1**	0.6±0.07	1.0±0.02**
811	10.7±0.75*	9.9±0.36	7.8±0.25	13.7±0.9*	14.7±0.45	32.4±1.8	32.4±4.75	27.9±0.9	1.43±0.12*	1.24±0.24**	0.8±0.02**
821	10.2±0.22*	10.0±0.2	8.5±0.28	15.2±0.2	15.4±0.22*	22.1±1.0***	29.8±1.47	30.5±1.2	1.18±0.06**	0.9±0.06**	1.1±0.03**
832-2	10.3±0.32*	10.6±0.19*	9.9±0.16***	15.0±0.3	14.4±0.22	28.8±1.8**	23.6±1.92*	26.7±1.59	1.33±0.07**	0.76±0.06	0.7±0.05
842-2	8.1±0.23***	7.4±0.21***	9.2±0.41*	12.2±0.29***	14.2±0.21	20.5±1.2***	19.7±1.67	29.6±1.1	1.15±0.07**	0.23±0.03***	0.6±0.05
ИЛ C29 ^a	9.5±0.35	9.46±0.38	8.61±0.27	14.0±0.45*	14.5±0.18	27.8±2.2**	26.7±1.73	30.3±1.18	1.28±0.06*	0.72±0.12	0.8±0.06**
Скала	9.2±0.22	9.5±0.41	8.2±0.4	13.8±0.24	14.0±0.6	38.6±1.1	25.6±1.0	30.2±0.88	1.64±0.05	0.53±0.05	0.9±0.03
141	9.4±0.21	9.7±0.52	8.4±0.34	13.5±0.22	15.6±0.2*	24.3±3.7**	35.6±1.4**	32.9±1.3	1.05±0.15**	1.43±0.15***	1.2±0.02*
155	7.7±0.26**	7.9±0.32*	7.7±0.38	15.5±0.30*	17.1±0.4**	30.4±1.4**	30.4±2.76	32.1±1.12	1.07±0.1**	0.91±0.12**	1.1±0.01*
157	7.7±0.20**	8.1±0.28*	7.8±0.25	11.7±0.22*	16.9±0.3**	33.9±1.1*	27.4±1.73	33.8±1.04	1.1±0.04*	0.94±0.06**	0.9±0.03
169	8.1±0.20*	8.3±0.35*	7.6±0.13	13.5±0.24	15.9±0.2**	34.8±1.2*	17.8±3.63*	32.3±1.1	1.26±0.05*	0.37±0.12	0.8±0.02*
175	9.6±0.25	9.9±0.44	9.1±0.33*	13.8±0.21	15.4±0.2*	29.7±1.1**	17.8±0.67*	26.6±1.02*	1.05±0.32**	0.55±0.03	1.1±0.04*
178	9.2±0.21	9.6±0.38	8.4±0.18	14.0±0.15	15.8±0.3*	30.6±1.3**	24.3±1.74	28.9±0.87	0.94±0.06***	0.81±0.08*	1.3±0.05**
184	9.1±0.19	9.4±0.55	9.0±0.41	15.6±0.23*	15.8±0.2*	29.2±1.5**	23.4±1.71	27.7±0.97	1.39±0.05*	0.72±0.05*	1.1±0.03*
ИЛ Скалы ^a	8.6±0.31	8.98±0.32	8.3±0.23	13.9±0.20	16.1±0.25*	30.4±1.3**	29.58±0.71*	30.6±1.07	1.12±0.04**	0.80±0.09*	1.07±0.06*
Ирт10	9.1±0.18	9.1±0.2	7.5±0.33	15.7±0.4	15.1±0.6	37.7±1.13	24.1±1.0	36.4±1.21	1.43±0.06	0.60±0.04	1.2±0.04
10	7.8±0.15**	8.1±0.2**	7.0±0.28	17.4±0.3*	16.1±0.3*	30.7±1.37**	29.9±4.1	36.5±1.3	1.11±0.05**	0.87±0.19*	0.9±0.03*
28	7.5±0.7**	8.2±0.22*	6.8±0.22	16.6±0.2*	15.9±0.3	28.3±1.9**	26.9±4.0	38.1±1.45	0.76±0.05***	0.82±0.15	1.1±0.05
64	9.1±0.2	8.9±0.16	7.5±0.42	11.6±0.2***	12.1±0.2***	29.4±0.98**	23.4±1.2	34.7±1.32	1.23±0.05*	0.42±0.04*	0.98±0.04*
67	8.4±0.13*	8.9±0.24	7.5±0.35	15.9±0.2	13.9±0.1**	35.6±0.5	24.8±0.7	36.1±1.11	1.12±0.03**	0.68±0.03	0.94±0.07*
73	7.4±0.15**	7.7±0.21**	7.0±0.18	14.7±0.3*	14.8±0.2	30.5±0.96**	26.8±2.03	30.3±1.52	0.95±0.03***	0.93±0.06**	1.19±0.07
94	8.7±0.17	9.7±0.24*	6.7±0.33	15.4±0.4	14.5±0.3	16.3±1.2***	14.7±3.36**	21.5±1.7***	0.66±0.06***	0.51±0.14	0.93±0.07*
114	7.9±0.22**	8.3±0.22*	7.4±0.25	17.7±0.3***	14.3±0.3	30.3±0.99**	36.1±3.58**	40.1±1.65*	1.34±0.06	1.2±0.11**	1.49±0.1**
140	8.0±0.22**	8.2±0.19*	7.3±0.41	14.4±0.2*	14.5±0.1	30.3±1.0**	21.2±1.1	37.2±1.34	1.35±0.08	0.73±0.05*	1.19±0.03
ИЛ Ирт10 ^a	8.1±0.21*	8.5±0.22	7.16±0.11	15.5±0.2*	14.5±0.3	28.9±1.71**	25.5±0.7	34.3±2.36	1.07±0.10**	0.77±0.02*	1.09±0.07

Продолжение таблицы 7

Образец	Длина колоса, см			Число колосков в колосе, шт.		Число зерен в колосе, шт.			Масса зерна с колоса, г		
	2000	2003	2007	2000	2007	2000	2003	2007	2000	2003	2007
Ц20	8.9±0.44	8.9±0.2	8.8±0.52	17.0±0.25	16.2±0.4	36.5±1.3	30.38±1.03	40.7±1.8	1.0±0.04	0.70±0.07	1.3±0.05
191	7.4±0.13**	6.6±0.2***	6.8±0.12***	14.0±0.3***	15.8±0.3	35.0±1.5	29.04±0.96	39.67±1.17	0.90±0.04	0.78±0.03	1.25±0.04
199	7.6±0.22**	8.9±0.24	8.4±0.2	14.5±0.1***	15.3±0.4	33.6±1.38	23.75±2.06*	31.7±1.54**	0.76±0.05*	0.65±0.08	0.97±0.06*
206	6.9±0.16***	6.8±0.1***	7.0±0.3**	13.2±0.2***	16.4±0.4	23.2±2.16**	28.59±1.5	32.13±3.04	0.80±0.07*	0.72±0.06	0.88±0.07**
208	8.9±0.15	8.8±0.19	8.9±0.45	13.8±0.5***	15.5±0.2	27.6±1.7*	18.0±3.9**	41.27±1.04	0.95±0.03	0.85±0.13	1.3±0.04
212	7.9±0.2*	8.7±0.1	9.1±0.33	16.7±0.2	14.6±0.3*	26.0±1.6*	28.25±4.59	33.7±1.65*	0.67±0.05**	0.63±0.13	1.07±0.06*
ИЛ Ц20 ^а	7.7±0.33**	7.9±0.5*	8.0±0.48	14.4±0.3***	15.5±0.3	29.08±2.26*	27.79±0.82	35.69±1.99	0.79±0.06*	0.72±0.03	1.09±0.08*
Н67	10.1±0.12	11.2±0.3	9.4±0.45	18.6±0.23	17.6±0.44	40.8±0.66	26.4±0.7	36.2±1.9	1.39±0.13	0.70±0.07	1.66±0.13
676	6.3±0.17***	6.8±0.13***	6.1±0.12***	16.7±0.4**	16.2±0.26	35.9±1.34*	23.0±0.9	36.4±1.27	1.07±0.05**	0.71±0.03	1.28±0.06*
699	7.9±0.33***	9.2±0.19**	7.7±0.38**	17.2±0.33*	15.6±0.23**	31.8±1.64**	43.27±2.7***	39.7±0.84	1.14±0.06**	0.75±0.06	0.98±0.03**
728	7.7±0.13***	8.7±0.26**	6.2±0.16***	16.2±0.3**	17.4±0.27	30.2±2.0**	27.0±2.75	40.0±1.84	1.02±0.06*	1.48±0.11**	1.48±0.07
732	9.2±0.16*	9.5±0.15**	9.2±0.48	16.0±0.26**	15.7±0.20**	24.3±1.36***	24.08±1.49	28.83±0.94*	0.98±0.04*	0.69±0.1	1.05±0.05**
ИЛ Н67 ^а	7.7±0.59**	8.5±0.61**	6.5±1.28**	16.53±0.27**	16.2±0.41	30.6±2.41**	31.21±1.2*	36.23±2.6	1.05±0.12**	0.93±0.05*	1.17±0.11*

Примечание: ^а – усредненные данные по интрогрессивным линиям; *p<0.05, **p<0.01, ***p<0.001

Приложение: таблица 8. Хромосомная локализация SSR локусов и длина фрагментов ПЦР у сортов пшеницы Chinese Spring, Саратовская 29, Скала, интрогрессивной линии 832-2 (*T. aestivum*/*T. timopheevii*) и тетраплоидной пшеницы *T. timopheevii* var. *viticulosum*

№	SSR - локус	Хромосомная локализация, (популяция ITMI)	Длина фрагмента ПЦР, п.н.					Хромосома/ группа сцепления линии 832-2
			CS	<i>T. timopheevii</i> var. <i>viticulosum</i>	C29	Скала	линия 832-2	
1	Xgwm2	3Da, 3Ab	126	114	124b, 244a	124b, 244a	124b, 244a	NP
2	Xgwm3	3D	77	null	82	80	82	3D
3	Xgwm4	4A	238	238	238	238	238	NP
4	Xgwm5	3A	173	null	174	165	174	3A
5	Xgwm6	4B	220	null	148	148	148	NP
6	Xgwm11	1B	187	null	190	198	190	1B
7	Xgwm18	1B	178	200	188	188	188	NP
8	Xgwm30	2Da, 3Ab	127, 207	null	124b, 200a	124b, 215a	124b, 200a	2D
9	Xgwm32	3A	172	null	175	169	175	3A
10	Xgwm33	1Aa, 1Bb, 1Dc	124	125	116a, 158c	116a, 158c	125	1A
11	Xgwm37	7D	188	null	158	162	158	NP
12	Xgwm43	7B	144	144	147	145	147	–
13	Xgwm44	7D	170	139	173	180	174	7D
14	Xgwm46	7B	179	null	177	163	177	7B
15	Xgwm47	2B, 2A	167	null	140, 146, 180	140, 146, 180	140, 146, 180	NP
16	Xgwm52	3D	151	158	156	158	156	3D
17	Xgwm55	2B, 6D	129, 143	null	97, 163, 181	97, 158, 179	163	–
18	Xgwm60	7A	200	null	216	203	216	7A
19	Xgwm66	5B	160	null	132	147	132	–
20	Xgwm67	5B	93	null	98	92	98	–
21	Xgwm71	2A, 3D	128	null	94a, 112b, 126c, 148d	94a, 116b, 124c	148	2Aa,b
22	Xgwm72	3B	nd	null	140	140	140	NP
23	Xgwm88	6B	121	null	139	139	139	NP
24	Xgwm95	2A	117	105	124	116	105	2A
25	Xgwm99	1A	102, 120	142	112, 130	118	113, 130	1A
26	Xgwm102	2D	143	null	145	147	145	–

№	SSR - локус	Хромосомная локализация, (популяция ITMI)	Длина фрагмента ПЦР, п.н.					Хромосома/ группа сцепления линии 832-2
			CS	<i>T. timopheevii</i> <i>var. viticulosum</i>	C29	Скала	линия 832-2	
27	Xgwm106	1D	139	null	130	130	130	NP
28	Xgwm107	4B	209	null	205	205	205	NP
29	Xgwm108	3B	130	null	138, 190	138, 190	138, 190	NP
30	Xgwm113	4B	nd	null	150	150	150	NP
31	Xgwm118	5B	110	112	112	109	112	–
32	Xgwm119	5B	180	null	174	null	174	–
33	Xgwm120	2B	138	null	150	146	null	2B
34	Xgwm122	2A	147	112	142	140	142	–
35	Xgwm124	1B	212	158	190	190	190	NP
36	Xgwm126	5A	195	192	192	199	192	5A
37	Xgwm129	5Aa, 2Bb	233	229	226b, 233a	228b, 233a	226b, 233a	5A
38	Xgwm130	7A	130	109	137	133	137	–
39	Xgwm131	1B, 3B	130	null	112, 118, 135	112, 118, 135	112, 118, 135	NP
40	Xgwm133	6B	null	98	178b	126b	98a, 178b	2Ba, 6Bb
41	Xgwm135	1A	136, 153	null	154	154	154	NP
42	Xgwm140	1B	153, 169	128	128, 148, 237	130, 237	128, 148, 237	–
43	Xgwm148	2B	163	null	146	146	null	–
44	Xgwm149	4B	164	157	154	154	157	4B
45	Xgwm153	1B	null	null	182, 198	188	182, 198	–
46	Xgwm154	5A	98	103	100	100	100	NP
47	Xgwm155	3A	139	null	144	148	144	3A
48	Xgwm156	5A	316	286	316	328	316	–
49	Xgwm157	2D	106	null	100	100	100	NP
50	Xgwm159	5B, 5D	183, 196	185	183, 196	183, 196	183, 196	NP
51	Xgwm160	4A	178	165	178	186, 208	178	4A
52	Xgwm161	3D	152	null	150	150	150	NP
53	Xgwm162	3A	206	242	242	242	242	NP
54	Xgwm164	1A	120	null	122	120	null	–
55	Xgwm165	4Aa, 4Db, 4Bc	190a, 199b, 248c	180	192a, 197b, 255c	192a, 197b, 262c	192a, 197b, 255c	4B
56	Xgwm174	5D	174	180	174	222	174	5D

№	SSR - локус	Хромосомная локализация, (популяция ITMI)	Длина фрагмента ПЦР, п.н.					Хромосома/ группа сцепления линии 832-2
			CS	<i>T. timopheevii</i> <i>var. viticulosum</i>	C29	Скала	линия 832-2	
57	Xgwm179	5A	178	176	186	186	186	NP
58	Xgwm182	5D	165	null	166	158	166	5D
59	Xgwm183	3D	97	97	150	150	150	NP
60	Xgwm186	5A	131	112	100	100	100	NP
61	Xgwm190	5D	209	null	207	207	207	NP
62	Xgwm191	5B, 2B, 6B	110, 120, 130	null	114, 124, 132	118, 124, 144	114, 124, 132	–
63	Xgwm192	4A, 4B, 4D	137, 144, 189	200	165, 197	165, 197	165, 197	NP
64	Xgwm193	6B	173	null	170	170	170	NP
65	Xgwm194	4D	131	null	129	129	129	NP
66	Xgwm200	6B (6A)	169	null	165a	162a, 218b	null	6Da
67	Xgwm205	5Aa, 5Db	142b, 152a	134	142b, 162a	142b, 166a	142b, 162a	5Aa
68	Xgwm210	2B, 2D	166,185,190	null	166,168	166, 168	166, 168	NP
69	Xgwm212	5D	103	null	100	100	100	NP
70	Xgwm213	5B	174	130	171	163	171	–
71	Xgwm219	6B	188	null	185	168	185	6B
72	Xgwm232	1D	139	null	142	142	142	NP
73	Xgwm233	7A	246, 260	245	255	245, 266	255	–
74	Xgwm234	5B	240	240	246	244	null	5B
75	Xgwm241	5A	144	128	125, 155	121, 155	128	–
76	Xgwm249	2D, 2A	183	177	158, 186	163, 171, 186	177	–
77	Xgwm251	4B	100	null	107	107	null	4B
78	Xgwm255	7B	146	138	142	146	142	–
79	Xgwm257	2B	197	184	197	195	184	2B
80	Xgwm259	1B	105	null	100	100	100	NP
81	Xgwm260	7A	140, 158	150	164	185	164	7A
82	Xgwm261	2D	189	null	174	174	174	NP
83	Xgwm263	7B	134	124	130	110, 133	112, 130	7B
84	Xgwm264	1Ba, 3Bb	160	null	165a, 222b	163a, 222b	165a, 222b	1Ba
85	Xgwm265	2A	140,172	164	158, 166	158, 166	158, 166	NP
86	Xgwm268	1B	162, 221	180	234	208	234	1B

№	SSR - локус	Хромосомная локализация, (популяция ITMI)	Длина фрагмента ПЦР, п.н.					Хромосома/ группа сцепления линии 832-2
			CS	<i>T. timopheevii</i> <i>var. viticulosum</i>	C29	Скала	линия 832-2	
87	Xgwm269	5D	122, 136	93, 152	113, 124, 132, 144	113, 134, 142	124, 132, 144	5D
88	Xgwm273	1B	177, 194	175, 208	202	194	202	–
89	Xgwm274	1Ba, 7Bb	163b, 182a	null	160a, 184b	165a, 181b	160a, 184b	1Ba
90	Xgwm275	2A	79, 110	null	114, 118	106, 110	null	–
91	Xgwm276	7A	94	89	87	85	87	7A
92	Xgwm282	7A	nd	null	244, 266	244, 266	244, 266	–
93	Xgwm284	3B	nd	null	132, 143, 172	132, 143, 172	132, 143, 172	NP
94	Xgwm285	3B	240	null	225	223	225	3B
95	Xgwm291	5A	168	null	112	160	112	5A
96	Xgwm292	5D	215	null	217	217	217	NP
97	Xgwm293	5Aa, 5Bb	192	208	194	192	194	5A
98	Xgwm294	2A	98	100	104	102	104	–
99	Xgwm295	7D	208	null	208	208	208	NP
100	Xgwm296	2Da, 2Ab	147,169	null	134a, 170a,187b	140a, 158a, 177b	134a, 170a, 187b	2Ab, 2Da
101	Xgwm297	7B	151	130	151	156	151	–
102	Xgwm299	3B	204	193	203	203	203	NP
103	Xgwm301	2D	162, 206	null	215	226	215	2D
104	Xgwm302	7B	329	null	244	273	244	–
105	Xgwm304	5A	214	198	212	198	212	5A
106	Xgwm311	2A, 2D	151	null	122, 162	162	122, 162	NP
107	Xgwm312	2A	237	178	186	196	186	2A
108	Xgwm314	3D	170	null	null	166	null	–
109	Xgwm319	2B	176, 199	174	174, 196	174, 196	174, 196	NP
110	Xgwm320	2D	258	null	262	264	262	–
111	Xgwm325	6D	131	null	143	139	143	6D
112	Xgwm332	7A	194	200	192	192	192	NP
113	Xgwm333	7B	148	146	150	146	150	7B
114	Xgwm334	6A	115	118	117, 129	121, 127	117, 129	6A
115	Xgwm335	5B	171	182	220	210	220	–
116	Xgwm337	1D	176	null	176	176	176	NP
117	Xgwm340	3B	130	null	128, 146	130, 134	null	3B

№	SSR - локус	Хромосомная локализация, (популяция ITMI)	Длина фрагмента ПЦР, п.н.					Хромосома/ группа сцепления линии 832-2
			CS	<i>T. timopheevii</i> <i>var. viticulosum</i>	C29	Скала	линия 832-2	
118	Xgwm341	3D	108	null	139	139	139	NP
119	Xgwm344	7B	131	122	148	131	148	7B
120	Xgwm349	2D	null	150	240	228	240	2D
121	Xgwm350	7D, 7A	141,143	140	168, 223	168, 223	168, 223	NP
122	Xgwm356	2A	216	215	222	null	222	–
123	Xgwm357	1A	120	null	122	122	122	NP
124	Xgwm358	5D	130,158,162	128	156	156	156	NP
125	Xgwm359	2A	nd	null	213	223	213	–
126	Xgwm368	4B	246	null	246	246	246	NP
127	Xgwm369	3A	185	155	198	198	198	NP
128	Xgwm371	5B	220	178	176, 208	168, 196	176, 208	5B
129	Xgwm372	2A	329	328	312a	312a	328b	2A
130	Xgwm374	2B	216	null	219	219	null	–
131	Xgwm375	4B	156	112	162	162	112	4B
132	Xgwm382	2Aa, 2Dbc, 2Bd		null	92a, 128b	136b, 200d	92a, 128b	2Aa, 2Bd
133	Xgwm388	2B	154	null	165	165	null	–
134	Xgwm389	3B	130	null	132	120	132	3B
135	Xgwm397	4A	184	190	188	188	188	NP
136	Xgwm400	7B	130	null	148	146	148	7B
137	Xgwm403	1B	138	null	140	138	null	1B
138	Xgwm408	5B	172	182	178	180	178	5B
139	Xgwm410	5A, 2B	270, 350	295	260, 295	260, 295	260, 295	NP
140	Xgwm413	1B	90	null	96	96	96	NP
141	Xgwm415	5A	123	110	136	136	136	NP
142	Xgwm425	2A	143, 207	null	140	140	null	–
143	Xgwm427	6A	216	265	213	209	213	6A
144	Xgwm428	7D	141	null	138	130	138	7D
145	Xgwm429	2B	220, 224	306	203, 292	203, 292	218, 306	–
146	Xgwm437	7D	107	null	100	105	100	7D
147	Xgwm443	5B	140	140	200	196	200	–
148	Xgwm445	2A	205	null	178	186	null	–

№	SSR - локус	Хромосомная локализация, (популяция ITMI)	Длина фрагмента ПЦР, п.н.					Хромосома/ группа сцепления линии 832-2
			CS	<i>T. timopheevii</i> <i>var. viticulosum</i>	C29	Скала	линия 832-2	
149	Xgwm448	2A	237	null	237	240	null	–
150	Xgwm455	2D	144	null	154	152	154	2D
151	Xgwm456	3D	128	null	135	141	135	3D
152	Xgwm458	1D	113	null	113	111	113	1D
153	Xgwm459	6A	145	null	183	174	183	–
154	Xgwm469	6D	172	155	175	166	175	6D
155	Xgwm471	7A	147	139	149	126	149	7A
156	Xgwm480	3A	188	151	175	173	175	3A
157	Xgwm484	2D	144,153	null	163	163	163	NP
158	Xgwm493	3B	190	null	140, 166	140, 166	140, 166	NP
159	Xgwm494	6A	195	196	174, 186, 192	174, 186, 192	174, 186, 192	NP
160	Xgwm495	4B	164	null	176	178	176	4B
161	Xgwm497	1Aa, 2Ab, 3Dc	144, 157	null	144b	103a, 142b	144b	1Aa, 2Ab
162	Xgwm498	1B	155	null	155	155	null	–
163	Xgwm499	5B	136	120	133	165	133	5B
164	Xgwm501	2B	162	null	172	172	null	–
165	Xgwm508	6B	175	175	140, 175	140, 175	140, 175	NP
166	Xgwm512	2A	188	null	185	185	185	NP
167	Xgwm513	4B	137	152	145	143	145	4B
168	Xgwm515	2Aa, 2Db	111, 136	null	114b, 138a	112b, 138a	114b	2Aa, 2Db
169	Xgwm518	6B	215	null	124, 181, 240	126, 164, 223	124, 181, 240	6B
170	Xgwm526	2B	149	140	141, 143, 158	141, 143, 158	141, 143, 158	NP
171	Xgwm538	4B	139, 149, 175	132, 137	137, 149, 155	137, 149, 155	132, 137	4B
172	Xgwm539	2D	135	null	132	130	132	2D
173	Xgwm540	5B	130	124	124	126	124	5B
174	Xgwm544	5B	162	null	171	169	171	5B
175	Xgwm547	3B	175,183	null	175, 182	175, 182	175, 182	NP
176	Xgwm550	1B	150	null	152	156	152	–
177	Xgwm554	5B	134	134	138	138	138	NP
178	Xgwm558	2A	100, 173	null	116	116	null	–
179	Xgwm565	5D	140, 168	125, 182	140, 163	144, 165	125, 163	5D

№	SSR - локус	Хромосомная локализация, (популяция ITMI)	Длина фрагмента ПЦР, п.н.					Хромосома/ группа сцепления линии 832-2
			CS	<i>T. timopheevii</i> <i>var. viticulosum</i>	C29	Скала	линия 832-2	
180	Xgwm566	3B	126	null	130	122	130	3B
181	Xgwm570	6A	140	null	140	140	140	NP
182	Xgwm573	7Ba, 7Ab	179, 211	null	207b	185a, 214b	207b	7Ba, 7Ab
183	Xgwm577	7B	128	null	136	128	136	7B
184	Xgwm582	6Da, 1Bb	100,147	null	129, 147, 149b	129, 147, 149b	129, 140, 157a	6Da
185	Xgwm595	5A	183	null	180	180	180	NP
186	Xgwm601	4A	159	124	152	150	152	4A
187	Xgwm603	1D	141	null	155	155	155	NP
188	Xgwm604	5B	100	null	112	124	null	5B
189	Xgwm605	5B	67	null	null	163	null	-
190	Xgwm608	4Da, 2Db	155a, 172b	127	125a, 154b	123a, 148b	115, 125a, 154b	2Db, 6Ba
191	Xgwm609	4D	98	null	98, 112	107	98, 112	4D
192	Xgwm610	4A	165	160	160	null	160	4A
193	Xgwm611	7B	150, 165	null	null	149, 166	null	-
194	Xgwm613	6B	130	null	110, 120	110, 120	110, 120	NP
195	Xgwm614	2A	152	154	131, 147	154	147	2A
196	Xgwm617	6Aa, 5Ab	120	null	118a,170b	115a, 168b	118a,170b	6Aa, 5Ab
197	Xgwm619	2B	148	155	150	null	150	2B
198	Xgwm624	4D	121	null	124, 142	135	124, 142	4D
199	Xgwm626	6B	105	null	137	137	137	NP
200	Xgwm630	2B	120	null	124	124	null	2B
201	Xgwm631	7A	202	164	176	178	176	7A
202	Xgwm633	1A	136	126	132	136	126	1A
203	Xgwm635	7D, 7A	99, 107	82, 126	98, 110	98, 110	98, 110	NP
204	Xgwm636	2A	108	85	110	83	110	2A
205	Xgwm637	4A	172	null	153	153	153	NP
206	Xgwm638	3A	144	null	146	null	146	3A
207	Xgwm639	5Da, 5Ab, 5Bc	130a, 160c	138, 144	134a, 162c	134a, 176c	134a, 162c	5B
208	Xgwm642	1D	189	null	192	207	192	1D
209	Xgwm645	3D	149	null	171	167	171	3D

№	SSR - локус	Хромосомная локализация, (популяция ITMI)	Длина фрагмента ПЦР, п.н.					Хромосома/ группа сцепления линии 832-2
			CS	<i>T. timopheevii</i> <i>var. viticulosum</i>	C29	Скала	линия 832-2	
210	Xgwm654	5D	132, 147	null	134, 144	123, 147	134, 144	5D
211	Xgwm655	3B	174	null	170	170	170	NP
212	Xgwm659	1B	181	145	178	166	178	1B
213	Xgwm663	4A	136	null	192	178	192	–
214	Xgwm664	3D	152	null	152	152	152	NP
215	Xgwm666	1Ac, 3Ab,d, 5Ae, 7Aa	97	130	99b, 107d, 120e	101b, 109d, 113e	99b, 107d, 120e	3Ab,d, 5Ae
216	Xgwm674	3A	147, 165	176	163	163	163	NP
217	Xgwm676	7D	135	85	145	134	145	7D
218	Xgwm680	6B	123	110	125	125	125	NP
219	Xgwm681	7A	187	198	205	192	205	7A
220	Xgwm682	2B	104, 115	107	104, 112, 125	104, 112, 125	104, 112, 125	NP
221	Xgwm685	3B	124	null	116	116	116	NP
222	Xgwm691	1A	152	null	160	154	null	1A
223	Xgwm695	4A	253	240	253	253	253	NP
224	Xgwm698	7A	173	170	157	157	157	NP
225	Xgwm700	5D	137	null	138	142	138	5D
226	Xgwm705	3B	93	null	94	92	94	3B
227	Xgwm707	3D	109, 141	null	116, 118	120	116, 118	3D
228	Xgwm710	4B	142	null	129, 134	129, 136	127, 134	–
229	Xgwm715	6D	144	null	146	146	146	NP
230	Xgwm719	6A	163, 187	170	155	175	155	6D
231	Xgwm720	3A	162	null	152	148	152	3A
232	Xgwm721	2D	148,152	null	150, 165	148, 163	150, 165	2D
233	Xgwm726	2A	137	113	132	113, 132	132	2A
234	Xgwm731	4A	79	91	91, 113	96	91	4A
235	Xgwm732	6D	176	122	173b	146b	122a	6Da
236	Xgwm735	7Aa, 7Db	133	null	127	null	127	–
237	Xgwm736	4Ba, 5Ab	174, 180	150	164a, 181b	158a, 185b	150a, 181b	4Ba, 5Ab
238	Xgwm739	2Ba, 2Ab	130, 156	null	116a, 155b	125	155	2B
239	Xgwm742	4A	154	null	158	null	158	4A

№	SSR - локус	Хромосомная локализация, (популяция ITMI)	Длина фрагмента ПЦР, п.н.					Хромосома/ группа сцепления линии 832-2
			CS	<i>T. timopheevii</i> <i>var. viticulosum</i>	C29	Скала	линия 832-2	
240	Xgwm748	7A	130	150	133	133	133	NP
241	Xgwm750	1A	215	null	200	200	null	–
242	Xgwm751	3A	129	152	152	141	152	–
243	Xgwm752	1A	133	null	134	130	null	1A
244	Xgwm757	3A	97	null	97	68	97	–
245	Xgwm759	1B	120	null	92	92	92	NP
246	Xgwm760	6D	112	null	104	104	104	NP
247	Xgwm761	2A	100	null	null	104	null	–
248	Xgwm762	1B	144	null	122	122	122	NP
249	Xgwm767	7B	151	null	150	156	150	7B
250	Xgwm768	6B	180	null	178, 184	160, 170	178, 184	–
251	Xgwm771	6B	82, 98	null	88, 108	88, 108	88, 108	NP
252	Xgwm774	6D	136	null	140	140	140	NP
253	Xgwm777	5B	115	null	110	108	110	5B
254	Xgwm778	1A	202	188	186	190	188	1A
255	Xgwm779	3Ba,b, 3Ac	208	178	112, 127, 217c	112, 127, 207c	112, 127, 217c	3Ac
256	Xgwm780	7D	120	113	93, 95, 119	93, 117	93, 95, 119	–
257	Xgwm781	4A	190	240	194	194	194	NP
258	Xgwm783	7B	105	null	110	110	110	NP
259	Xgwm784	1B	191	153	196	178	196	1B
260	Xgwm785	6B	140	134	139b	null	134a, 139b	2Ba, 6Bb
261	Xgwm786	6A	100, 140	115	100, 144	100, 144	100, 144	NP
262	Xgwm790	2Da, 6Bb, 5Bc	169b, 182a	null	178a, 169b	183a, 161b	178a, 169b	2Da, 6Bb
263	Xgwm791	1A	178	null	164	170	null	–
264	Xgwm793	1D	138	141	143	138	143	1D
265	Xgwm795	3D	175	220	178	178	178	NP
266	Xgwm802	3B	133	null	139	135	139	3B
267	Xgwm805	5D	244	null	242	244	242	5D
268	Xgwm806	1B	138	null	135	135	135	NP
269	Xgwm808	7B	111	null	113	107, 132	113	7B

№	SSR - локус	Хромосомная локализация, (популяция ITMI)	Длина фрагмента ПЦР, п.н.					Хромосома/ группа сцепления линии 832-2
			CS	<i>T. timopheevii</i> <i>var. viticulosum</i>	C29	Скала	линия 832-2	
270	Xgwm810	5B	154	150	147	155	147	5B
271	Xgwm814	6B	150	null	145	168	null	5B
272	Xgwm815	2D	200	196	215	210	215	2D
273	Xgwm816	6B	196	178	196	198	196	6B
274	Xgwm817	2A	180	null	180	195	null	–
275	Xgwm818	1B	147	null	143	143	143	NP
276	Xgwm819	4D	176	null	176	176	176	NP
277	Xgwm820	1D	132, 146	null	132, 146	132, 146	132, 146	NP
278	Xgwm823	2D	132	null	132	135	132	2D
279	Xgwm830	2A	130	null	134	130	134	2A
280	Xgwm831	5B	126	null	98	102	98	–
281	Xgwm832	4A	150	88	152	158	152	4A
282	Xgwm834	7A	154	158	158, 217	158, 217	158, 217	NP
283	Xgwm843	5B	111	null	102	94	102	–
284	Xgwm845	3B	195	195	196	196	196	NP
285	Xgwm846	2Aa, 2Bd, 2Db,c	111	null	93a, 130b	136b, 200d	93a, 130b	2Aa, 2Bd
286	Xgwm848	1D	188	null	192	196	192	1D
287	Xgwm853	3B	128	null	130	null	130	3B
288	Xgwm855	4A	153	153	153	137	153	4A
289	Xgwm856	4B	114	88	114	112	114	–
290	Xgwm857	4B	186	null	190	190	190	NP
291	Xgwm858	3D	109	null	108	156	108	3D
292	Xgwm861	7B, 7A	112, 127	null	130, 140, 149	130, 142, 149, 162	140	–
293	Xgwm871	7B	150	150	154	156	154	7B
294	Xgwm877	2Ba, 2Db	90, 136	90	90, 135, 156	90, 135, 156	90, 135, 156	NP
295	Xgwm880	5B	185	null	nd	190	null	–
296	Xgwm885	7D	173	null	177	162	177	–
297	Xgwm887	6B	211	null	205, 218	205, 218	205, 218	NP
298	Xgwm888	4B	193, 201, 234	220	197, 204, 241	197, 204, 241	197, 204, 241	NP
299	Xgwm889	6B	143	202	142a	138a	142a, 202b	6Ba, 6Db

№	SSR - локус	Хромосомная локализация, (популяция ITMI)	Длина фрагмента ПЦР, п.н.					Хромосома/ группа сцепления линии 832-2
			CS	<i>T. timopheevii</i> <i>var. viticulosum</i>	C29	Скала	линия 832-2	
300	Xgwm890	7A	137	113	113	115	113	–
301	Xgwm891	4B	138	138	138	138	138	NP
302	Xgwm892	3D	157	null	147	147	147	NP
303	Xgwm894	4A	123	154	123	123	123	NP
304	Xgwm895	2A	nd	150	200	200	200	NP
305	Xgwm897	7B	145	null	141	111	141	–
306	Xgwm898	4B	105	null	118	107	118	4B
307	Xgwm902	5D	146	null	147	147	147	NP
308	Xgwm903	1Ba, 1Db	100a, 108b	null	107b	109b	107b	1D
309	Xgwm904	6D	156	null	180	158	180	6D
310	Xgwm905	1A	nd	null	236	256	236	1A
311	Xgwm910	4B	142	null	146	144	146	4B
312	Xgwm912	2B, 2A	171, 189	174	180, 295	180, 295	180, 295	NP
313	Xgwm913	7A	193	170	170	170	170	NP
314	Xgwm921	6B	183, 219	219	174	174	174	NP
315	Xgwm925	4B	185, 228	253	186, 226	178, 219	186, 226	4B
316	Xgwm928	7D	nd	null	177, 185	177, 185	177, 185	NP
317	Xgwm929	4A	135	null	133	133	133	NP
318	Xgwm930	4B	124, 248	248	186a, 248	186a	248b	4Bb
319	Xgwm931	5D	272	null	280	280	280	NP
320	Xgwm934	1B, 1D	119, 127	null	126	128	126	1D
321	Xgwm935	6Ba, 4Bb,d, 2Bc	127,144,103	null	126b	103, 128b	126b, null-d	4Bd
322	Xgwm936	7B	248	null	248	265	248	–
323	Xgwm937	4A	160	null	157	157	157	NP
324	Xgwm938	3B	155	150	133	133	133	NP
325	Xgwm940	6Ba, 4Bb,d, 2Bc	138,160,178	null	160b, 176d	162b, 179d	160b, 176d	4Bb
326	Xgwm942	7A	129	null	127	127	127	NP
327	Xgwm946	4B	184	null	238	245	238	4B
328	Xgwm951	7B	154	174	160	null	160	7B
329	Xgwm960	5D	171	176	190	192	190	5D

№	SSR - локус	Хромосомная локализация, (популяция ITMI)	Длина фрагмента ПЦР, п.н.					Хромосома/ группа сцепления линии 832-2
			CS	<i>T. timopheevii</i> <i>var. viticulosum</i>	C29	Скала	линия 832-2	
330	Xgwm961	2D	176	null	176	186	176	–
331	Xgwm963	7B	255	306	251	256	251	–
332	Xgwm972	2B	148	null	146	146	null	2B
333	Xgwm973	3D	148	140	140, 151	140, 151	140, 151	NP
334	Xgwm974	7D	103, 133	94	106	110	106	–
335	Xgwm976	4D	237	null	247	247	247	NP
336	Xgwm977	3D	108	112	106	110	106	3D
337	Xgwm980	3B	157	172	175	179	175	–
338	Xgwm982	5A, 5D	138	108	122b, 132a	114b, 130a	122b, 108a	5Aa, 5Db
339	Xgwm983	7B	133	null	136	142	136	–
340	Xgwm984	7Ba, 7Ab	183, 236	null	232b, 264b	205a, 232b, 247a, 264b	232b, 264b	7B
341	Xgwm988	2D	140	null	145	164	145	2D
342	Xgwm991	2D, 2A	222	null	237, 243	237, 243	237, 243	NP
343	Xgwm995	5A	174	null	114	168	114	5A
344	Xgwm998	4B	203	210	210	210	210	NP
345	Xgwm1000	7D, 3D	nd	null	111, 119, 146	111, 119, 146	111, 119, 146	NP
346	Xgwm1002	7D	175	null	162, 187	173, 195	162, 187	7D
347	Xgwm1007	7D	198	226	192, 200	192, 200	192, 200	NP
348	Xgwm1009	6Aa, 6Db	94	90	92a, 103b	94a, 121b	92a, 103b	6Aa, 6Db
349	Xgwm1011	6Aa, 2Ab	121	108	116a, 127b	116a, 127b	108a, 127b	6A
350	Xgwm1012	1D	114	null	118	118	118	NP
351	Xgwm1014	7D	202	185	185, 202, 206	185, 202, 206	185, 202, 206	NP
352	Xgwm1015	3B	152	null	161	175	161	3B
353	Xgwm1016	5B	146	null	139, 151	135, 145	139	5B
354	Xgwm1017	6A	271	217	277b	280b	217a, 277	6Ab, 6Da
355	Xgwm1025	7B	139	null	138	138	138	NP
356	Xgwm1027	2B	132	null	134	null	134	2B
357	Xgwm1028	1B, 1D	117	null	120	117	120	1D
358	Xgwm1029	3B	220	null	222	220	222	–
359	Xgwm1036	2A	146, 167	163	167	167	163	2A

№	SSR - локус	Хромосомная локализация, (популяция ITMI)	Длина фрагмента ПЦР, п.н.					Хромосома/ группа сцепления линии 832-2
			CS	<i>T. timopheevii</i> <i>var. viticulosum</i>	C29	Скала	линия 832-2	
360	Xgwm1037	3B	145	null	190	192	190	3B
361	Xgwm1039	5D	152	165	121, 154	131, 164	121, 154	5D
362	Xgwm1040	6A	140	125, 140	125, 135, 154	125, 135, 154	125, 135, 154	NP
363	Xgwm1041	1D	238	null	256	237	256	1D
364	Xgwm1042	3A	99	null	94	92	94	3A
365	Xgwm1043	5B	146	107	143	155	143	5B
366	Xgwm1045	2A	194	167	185	185	167	–
367	Xgwm1047	3D	287	null	271, 294	271, 294	271, 294	NP
368	Xgwm1048	2A, 2B, 2D	127,130,142	125	122, 130, 142	122, 130, 142	122, 130, 142	NP
369	Xgwm1049	1D	205	null	208	208	208	NP
370	Xgwm1050	1B	217		140, 182, 280	140, 182, 280	140, 182, 280	NP
371	Xgwm1052	2A, 7D	270	230	270	270	270	NP
372	Xgwm1054	5B	119, 140	113	119a, 143b	119a, 139b	113a, 143b	2Aa, 5Bb
373	Xgwm1055	7D	149	149	145	145	145	NP
374	Xgwm1057	5A	240	null	245	245	245	NP
375	Xgwm1061	7A	171	null	168	173	168	–
376	Xgwm1063	3A	118	164	124	143	124	3A
377	Xgwm1065	7A	115	111	116	114	111, 116	7A
378	Xgwm1066	7A	110, 136	126	140	142	140	7A
379	Xgwm1067	2B	165, 179	null	178	178	null	2B
380	Xgwm1070	2A, 2B	106, 115	95	102,128	102, 122	102, 128	2A
381	Xgwm1071	3A	147	122	148	148	148	NP
382	Xgwm1072	5Da, 5Bb	196b, 213a	180	196b, 217a	196b, 215a	217a, 180b	5Bb
383	Xgwm1076	6B	130	null	122	96	122	6B
384	Xgwm1077	4A	134	109	null	null	109	4A
385	Xgwm1078	1B	144	153	153	153	153	NP
386	Xgwm1081	4A	139	153	142	139	142	4A
387	Xgwm1082	5A	119	null	128, 156	128, 156	128, 156	NP
388	Xgwm1083	7A	105	null	94	96	94	–
389	Xgwm1084	4B	188	null	167	173	167	–

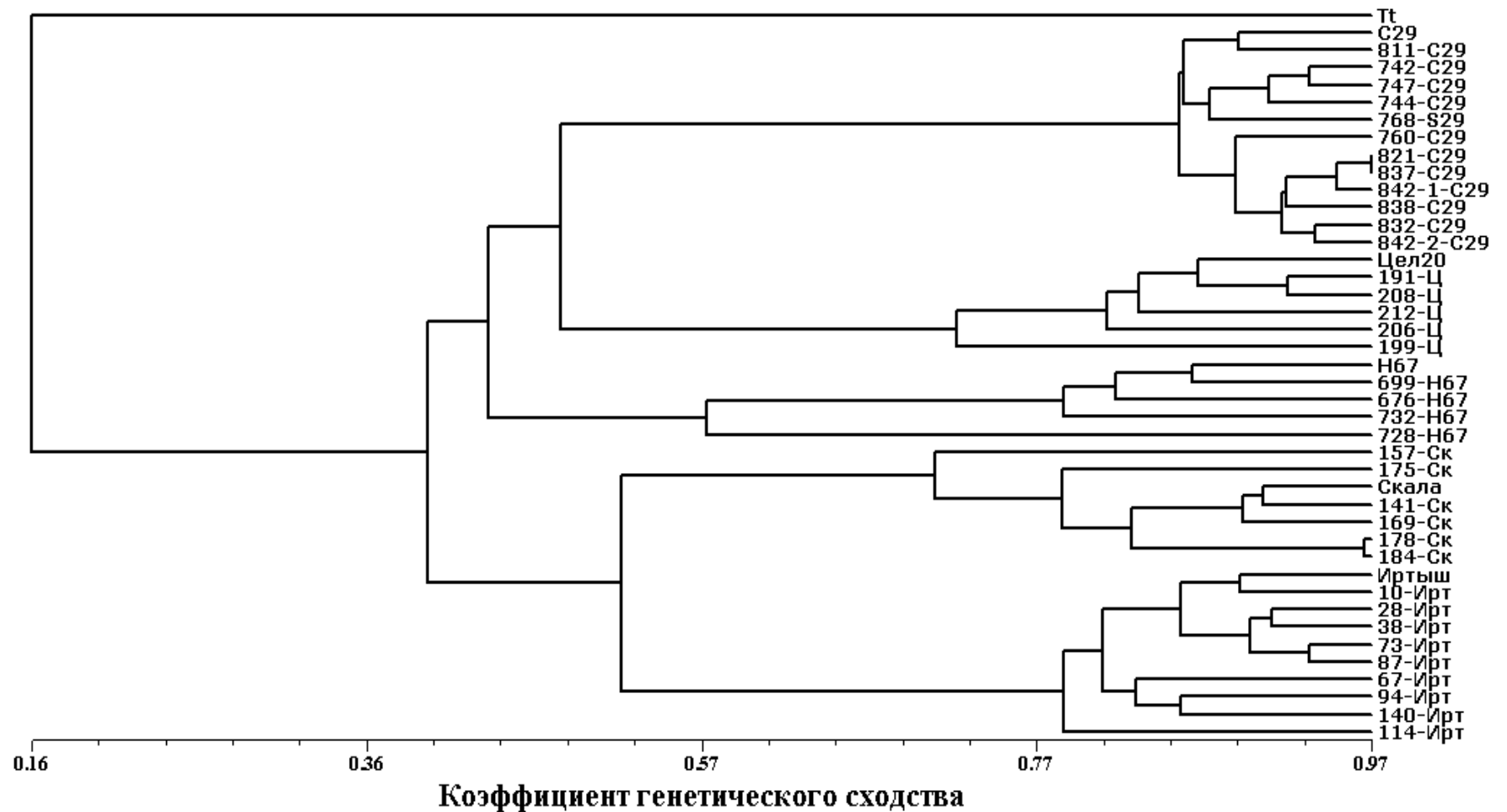
№	SSR - локус	Хромосомная локализация, (популяция ITMI)	Длина фрагмента ПЦР, п.н.					Хромосома/ группа сцепления линии 832-2
			CS	<i>T. timopheevii</i> <i>var. viticulosum</i>	C29	Скала	линия 832-2	
390	Xgwm1085	7B	126	null	125	150	125	7B
391	Xgwm1088	3D	252	null	256	258	256	–
392	Xgwm1089	6A	147	140	150	152	150	6A
393	Xgwm1091	4A	225	null	230	230	230	NP
394	Xgwm1093	4A	113	160	127	125	127	–
395	Xgwm1097	1A	150	null	154	160	null	1A
396	Xgwm1099	2D	129	123	139	121	139	–
397	Xgwm1100	1B	196	233	224	224	224	NP
398	Xgwm1102	7D	200	null	215	208	215	7D
399	Xgwm1103	6D	141, 188	145	130, 182	142, 155	130, 145	6D
400	Xgwm1104	1A	168	164	196	164	164	1A
401	Xgwm1110	3A	196	200	202	202	202	NP
402	Xgwm1115	2A	nd	null	98, 105	98, 105	98, 105	NP
403	Xgwm1120	1B	202	null	163, 169	163,166	163, 169	–
404	Xgwm1121	3A	132,135,156	140	120	126, 140	120	3A
405	Xgwm1122	5D	116	null	110, 115	112, 117	110, 115	5D
406	Xgwm1123	7D	132	null	154	154	154	NP
407	Xgwm1128	2B	155	144	192	162	144	2B
408	Xgwm1130	1B	nd	null	115	109	115	1B
409	Xgwm1139	1A, 1B	237	null	211, 231	218	211	–
410	Xgwm1144	7B	126	126	128	130	128	7B
411	Xgwm1148	1A	131	98	144	136	98	1A
412	Xgwm1150	6A	170	130	182	192	182	6A
413	Xgwm1151	2A	135	null	162	158	162	–
414	Xgwm1154	7D	153	null	133	133	133	NP
415	Xgwm1159	3A	197	220	210	194	210	3A
416	Xgwm1160	3D	134	null	127	127	127	NP
417	Xgwm1163	4D	136	null	136	136	136	NP
418	Xgwm1165	5B	138	null	158	164	158	–
419	Xgwm1166	6D	141	null	126, 138	126, 138	126, 138	NP

№	SSR - локус	Хромосомная локализация, (популяция ITMI)	Длина фрагмента ПЦР, п.н.					Хромосома/ группа сцепления линии 832-2
			CS	<i>T. timopheevii</i> <i>var. viticulosum</i>	C29	Скала	линия 832-2	
420	Xgwm1167	4B, 6D	141	null	115, 141	115, 141	115, 141	NP
421	Xgwm1168	7D	126	null	126	124	126	7D
422	Xgwm1171	5Aa, 7Ab	145a, 152b	null	144a, 156b	146a, 154b	144a, 156b	5Aa, 7Ab
423	Xgwm1173	7B	210, 270	230	210, 253	210, 255	210, 255	7A
424	Xgwm1175	7B	244	165	165, 201	165, 201	165, 201	NP
425	Xgwm1176	2A	264	262	262	262	262	NP
426	Xgwm1177	2B	109	114	108	108	114	2B
427	Xgwm1180	5B	144	166	141	148	141	–
428	Xgwm1184	7B	138	null	144	140	144	7B
429	Xgwm1185	6A	229	222	232, 258	232, 258	232, 258	NP
430	Xgwm1186	2D	234	null	238	236	238	2D
431	Xgwm1187	7Aa, 7Db	109, 120	null	109, 129	109, 122	109, 129	7D
432	Xgwm1191	5A	169	169	169	169	169	NP
433	Xgwm1192	7A	nd	null	224	226	224	7A
434	Xgwm1198	2A	143	192	154a	152a	154a, 192b	2Aa, 2Bb
435	Xgwm1199	6B	211	185	212	null	194	–
436	Xgwm1200	3D	184, 219	null	152, 176, 222	156, 180, 224	152, 176, 222	3D
437	Xgwm1202	1D	238, 268	null	264	264	264	NP
438	Xgwm1204	2D	278	null	222, 270	222, 270	222, 270	NP
439	Xgwm1207	7A	250	null	208	208	208	NP
440	Xgwm1217	3A	150	null	150	150	150	NP
441	Xgwm1220	7D	140	null	134	130	134	7D
442	Xgwm1223	1A, 1D	148	null	151, 164	151, 164	151, 164	NP
443	Xgwm1229	3A	148	129, 148	153a	156a	129b, 148b, 153a	3Aa, 3Bb
444	Xgwm1230	1D	118	null	120	120	120	NP
445	Xgwm1233	6B	142	null	164	140	164	6B
446	Xgwm1235	2D	128	null	154	124	154	–
447	Xgwm1236	5A	148	125	158	158	158	NP
448	Xgwm1241	6D	131	136	136	138	136	–
449	Xgwm1242	7D	nd	null	142	140	142	7D

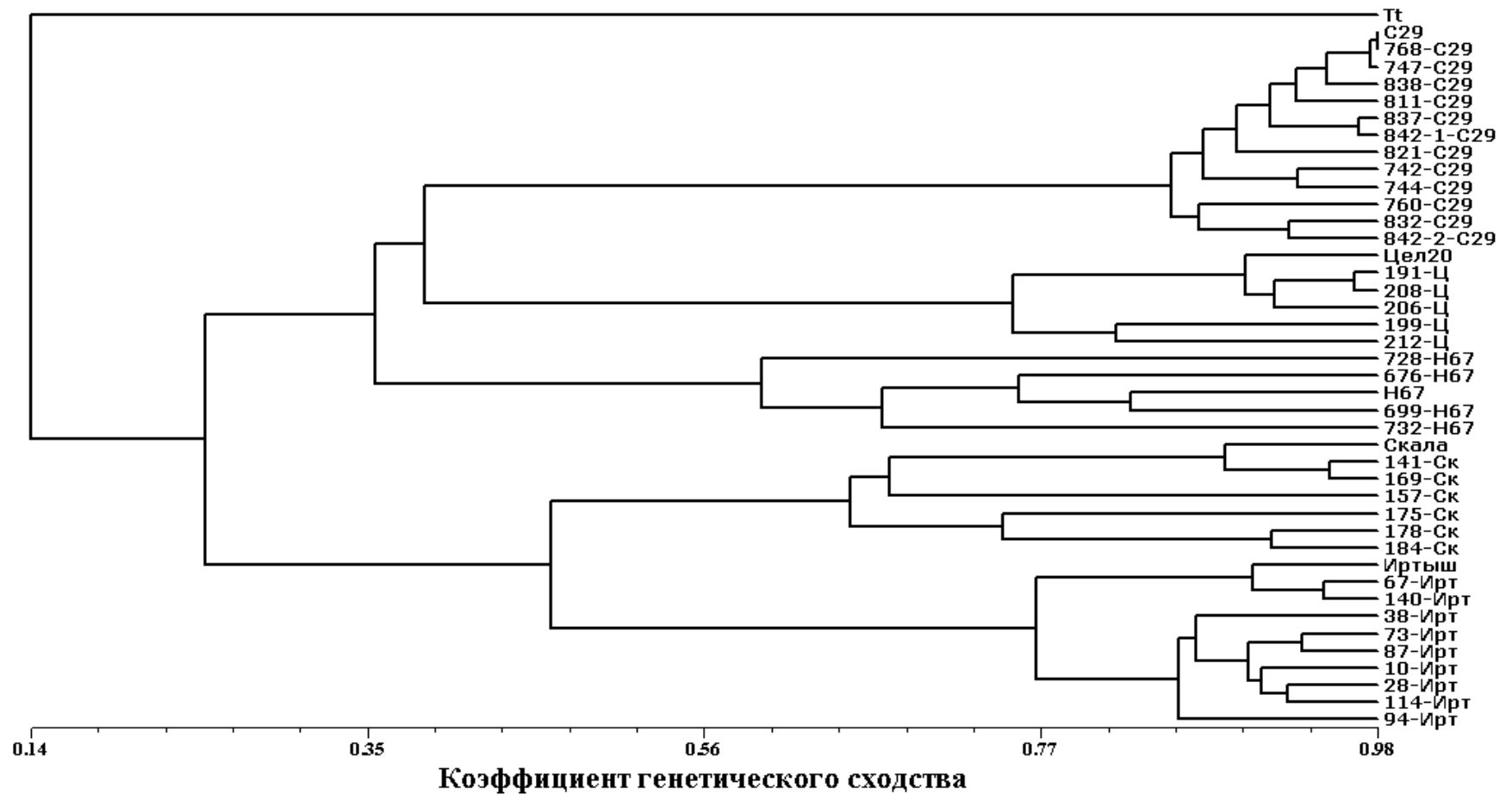
№	SSR - локус	Хромосомная локализация, (популяция ITMI)	Длина фрагмента ПЦР, п.н.					Хромосома/ группа сцепления линии 832-2
			CS	<i>T. timopheevii</i> <i>var. viticulosum</i>	C29	Скала	линия 832-2	
450	Xgwm1243	3D	138	null	142	148	142	3D
451	Xgwm1245	6D	218	201	205	195	205	6D
452	Xgwm1246	5B, 5D	133	223	134a, 236b	134a, 236b	134a, 223b	5Bb
453	Xgwm1249	2B	120	106	120	120	106	–
454	Xgwm1250	7D	156	null	162	168	162	7D
455	Xgwm1251	4A	220	null	230	230	230	NP
456	Xgwm1252	5D	115	null	110	110	110	NP
457	Xgwm1253	5D	nd	null	105	107	105	–
458	Xgwm1255	6B	249	320	245	245	245	NP
459	Xgwm1256	2A	205, 207	208	215	208	215	2A
460	Xgwm1257	5B	252	263	245	239	263	5B
461	Xgwm1258	7Da, 7Ab, 4Ac, 2Bd	163, 196	null	149c, 164d, 173b, 201a	149c, 160d, 169b, 191a	164d, 173b, 201a	7Da, 7Ab, 4Ac, 2Bd
462	Xgwm1263	2A	262	262	237, 290	237, 290	237, 290	NP
463	Xgwm1264	2D	100	null	null	110	null	2D
464	Xgwm1266	3B	170	null	162	178	162	3B
465	Xgwm1267	7B	nd	null	145	145	145	NP
466	Xgwm1268	6D	128, 146	150	128, 150	128, 148	128, 150	6D
467	Xgwm1274	2D	163	null	162	162	162	NP
468	Xgwm1276	7D	201	199	199	197	199	7D
469	Xgwm1278	4B	102	null	102	104	102	4B
470	Xgwm1284	5B	148	null	148	148	148	NP
471	Xgwm1291	1D	190	null	192	192	192	NP
472	Xgwm1293	6A	97, 115	null	112	112	112	NP
473	Xgwm1296	6A	null	230	283	283	283	NP
474	Xgwm1300	3Da, 2Bb	122, 136	null	136a	128b, 136a,	136a	2B
475	Xgwm1302	4D	207	null	180, 222	182, 222	180	4D
476	Xgwm1303	7A	184	null	184, 256	184, 256	184, 256	NP
477	Xgdm61	4D	null	null	99	101	99	–
478	Xgdm68	5D	138	null	138	138	138	NP
479	Xgdm72	3D	134	null	134	134	134	NP

№	SSR - локус	Хромосомная локализация, (популяция ITMI)	Длина фрагмента ПЦР, п.н.					Хромосома/ группа сцепления линии 832-2
			CS	<i>T. timopheevii</i> <i>var. viticulosum</i>	C29	Скала	линия 832-2	
480	Xgdm129	4D	120	null	117	117	117	NP
481	Xgdm138	5D	214	null	207	207	207	NP
482	Xwmc24	1A	158	145	155	135	145	1A
483	Xwmc147	1D	150	null	150	150	150	NP
484	Xwmc206	4D, 5D, 6A	nd	null	189	189	null	
485	Xwmc243	2B, 2D, 6A	nd	null	156, 160	166, 170	null	2B
486	Xwmc254	4B, 6A	199	null	182	208	182	
487	Xwmc748	6A, 6B, 6D	nd	112	144	152	144	6D
488	Xwmc786	6A, 6B, 6D, 7A	nd	null	163, 168	170, 174, 185	163, 168	6D
489	Xbarc21	6A, 6D	225	null	213	210	null	6D
490	Xbarc37	6A	nd	null	115, 120, 123, 127, 135	115, 120, 123, 127, 135	115, 120, 123, 127, 135	NP
491	Xbarc107	6A	180	null	184, 215	184	184, 215	–
492	Xbarc118	6A	nd	null	145	145	145	NP
493	Xbarc119	1D	211, 221	null	206	210	118, 206	1D
494	Xbarc123	6D, 7B	270	null	265	265	null	–
495	Xbarc146	6Aa, 6Bb, 6Dc	130	115	127b, 140, 153a	132b, 136, 157a	127b, 140, 153a	6Aa, 6Bb
496	Xbarc175	6D	227	null	229	226, 232	232	–
497	Xbarc204	1Aa, 6Db	155	null	150a, 167b	150a, 162b	150	6A
498	Xbarc263	1A	205	200	205	205	200	1A
499	Xbarc1121	6D	120	null	119	122	null	6D
500	Xcfd19	5D, 6D	nd	nd	266, 306, 316	275, 304, 310	266, 306, 316	6D
501	Xtaglgap	1BS	280	234	238	218	238	1B
502	Xtaglut	1AS	236	158a, 236b	252	null	158a, 236b	2Ab

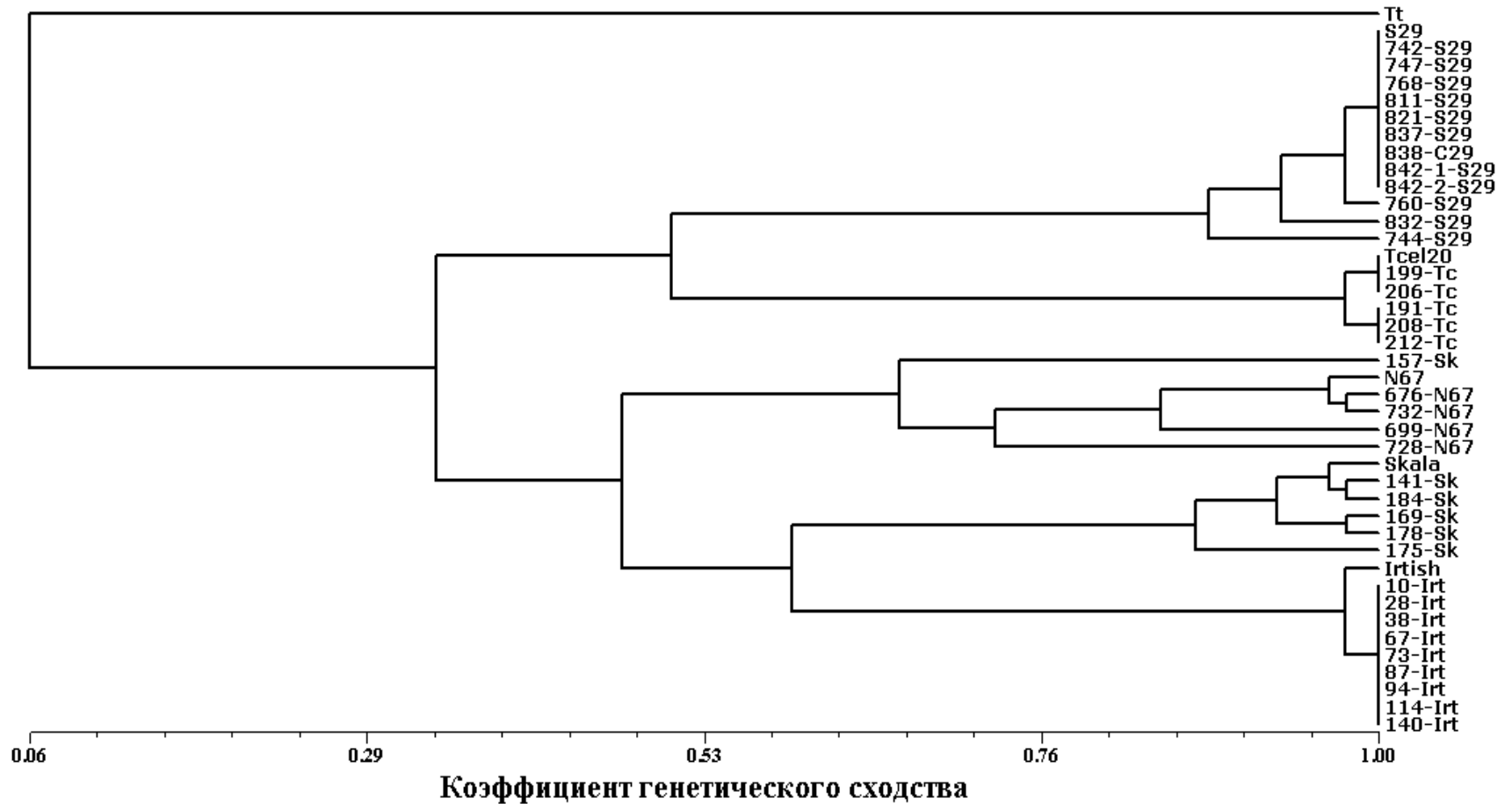
NP означает непалиморфный маркер; nd – нет данных; прочерк – маркер не картирован.



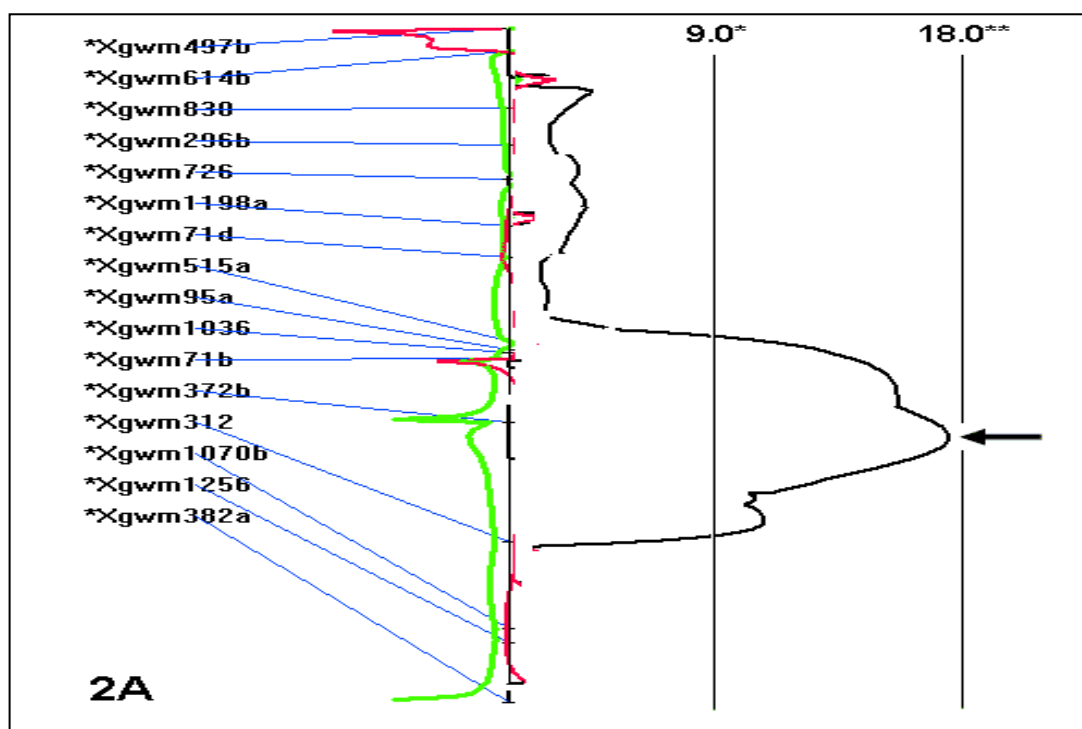
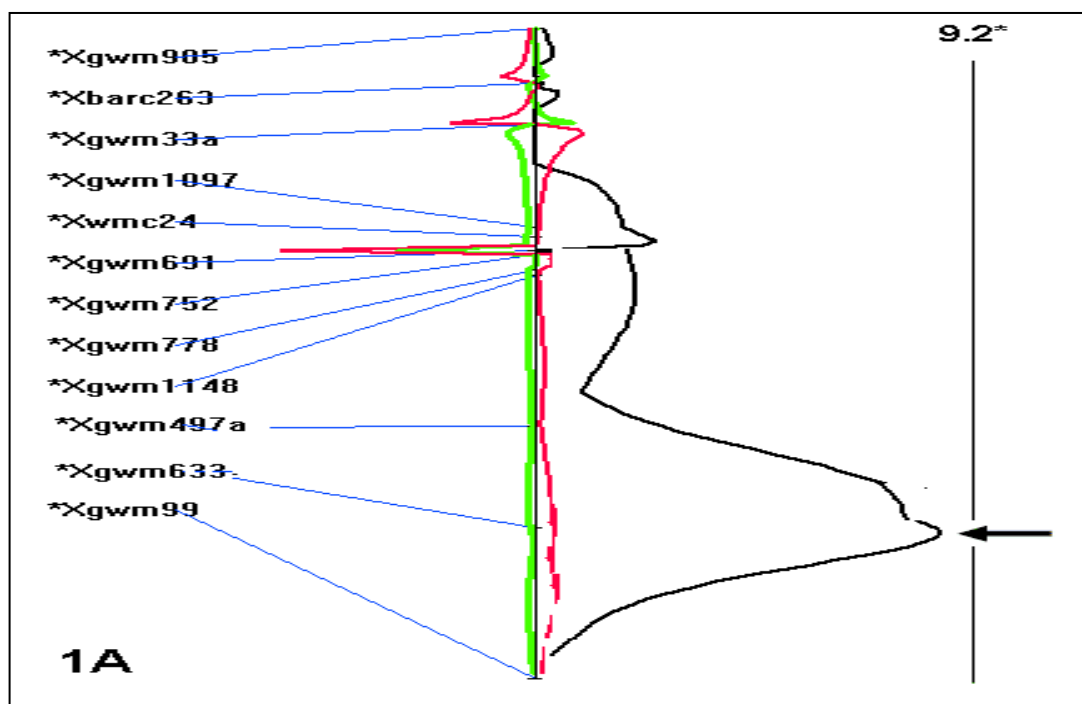
Приложение: рисунок 1. Дендрограмма генетического сходства интродуктивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii* и родительских сортов мягкой пшеницы, построенная на основании результатов амплификации микросателлитных локусов генома А. Сорт мягкой пшеницы, участвующий в гибридизации, указан справа от номера линии. Тt-*T. timopheevii*, С29 – Саратовская 29, Ск – Скала, Ирт – Иртышанка 10, Ц – Целинная 20, Н67 – Новосибирская 67.



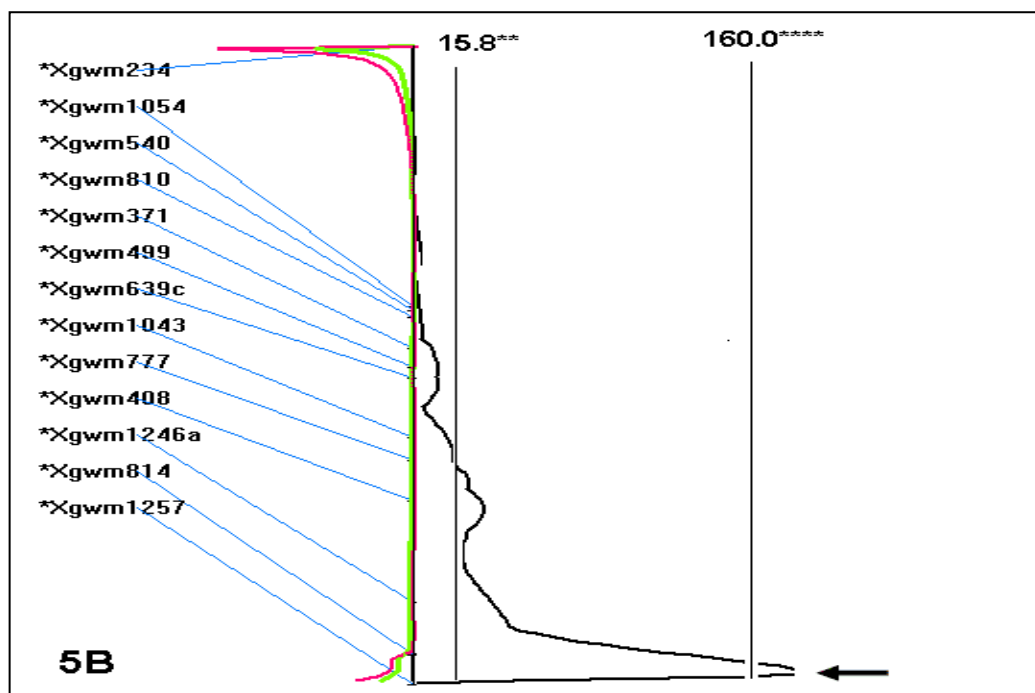
Приложение: рисунок 2. Дендрограмма генетического сходства интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii* и родительских сортов мягкой пшеницы, построенная на основании результатов амплификации микросателлитных локусов генома В. Сорт мягкой пшеницы, участвующий в гибридизации, указан справа от номера линии. Тt – *T. timopheevii*, С29 – Саратовская 29, Ск – Скала, Ирт – Иртышанка 10, Ц – Целинная 20, Н67 – Новосибирская 67.



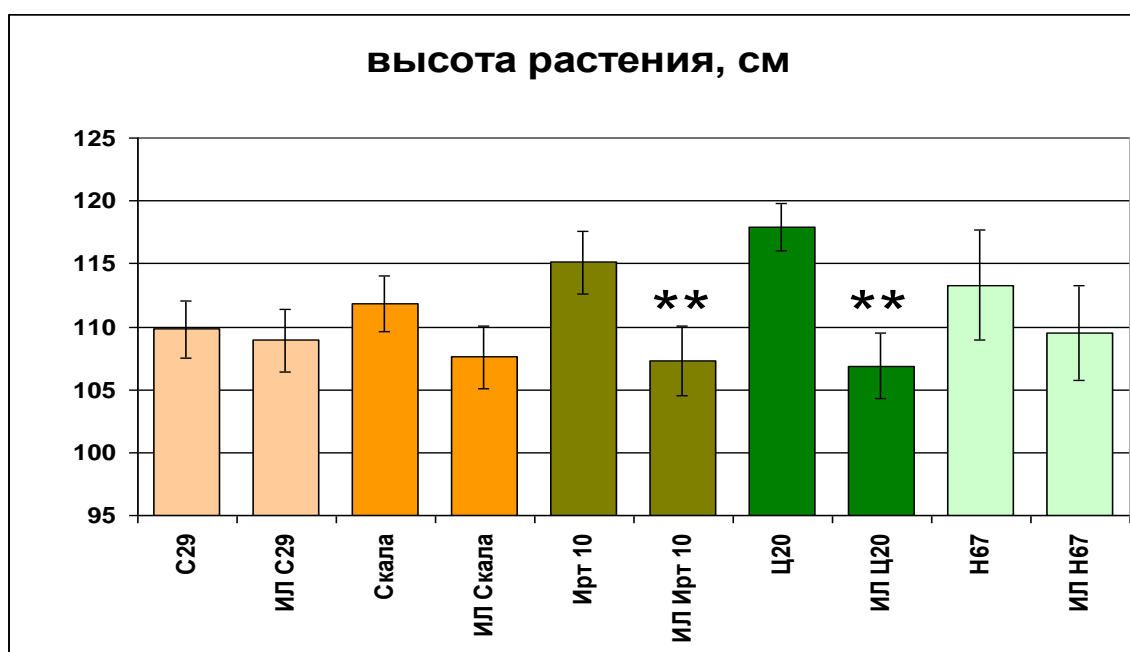
Приложение: рисунок 3. Дендрограмма генетического сходства интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii* и родительских сортов мягкой пшеницы, построенная на основании результатов амплификации микросателлитных локусов генома D. Сорт мягкой пшеницы, участвующий в гибридизации, указан справа от номера линии. Tt-*T. timopheevii*, C29 – Саратовская 29, Ск – Скала, Ирт – Иртышанка 10, Ц – Целинная 20, Н67 – Новосибирская 67.



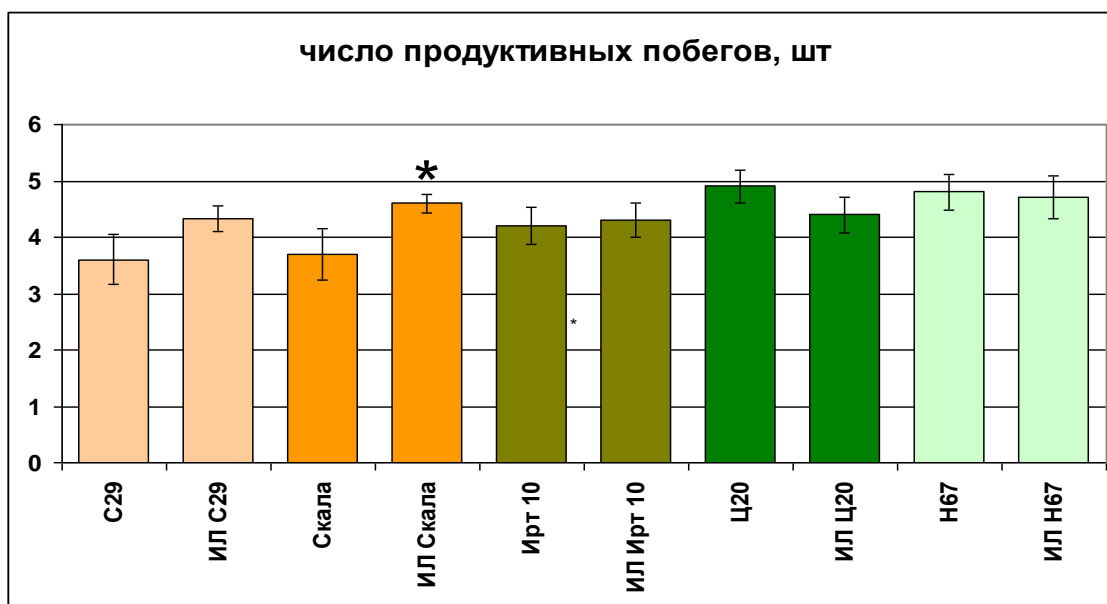
Приложение: рисунок 4. Вероятность распределения ассоциаций маркер-признак на хромосомах 1A, 2A и 5B для устойчивости линии 842-2 (*T. aestivum/T. timopheevii*) к бурой ржавчине. Локализация QTLs проведена с помощью программы MapManager QTX. Слева представлены SSR-маркеры, использованные для генотипирования картирующей популяции. Вертикальные линии и цифры над ними обозначают достоверность ассоциаций (LRS). * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, **** $p < 0.0001$. Стрелка обозначает наиболее вероятное положение локуса.



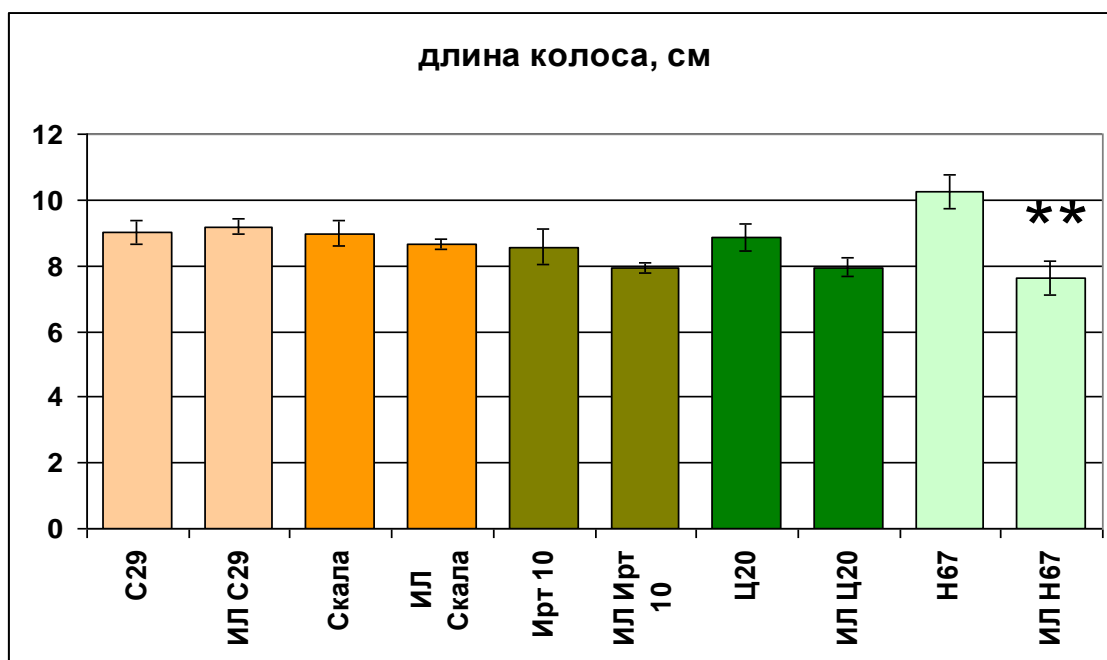
Приложение: рисунок 4. Продолжение.



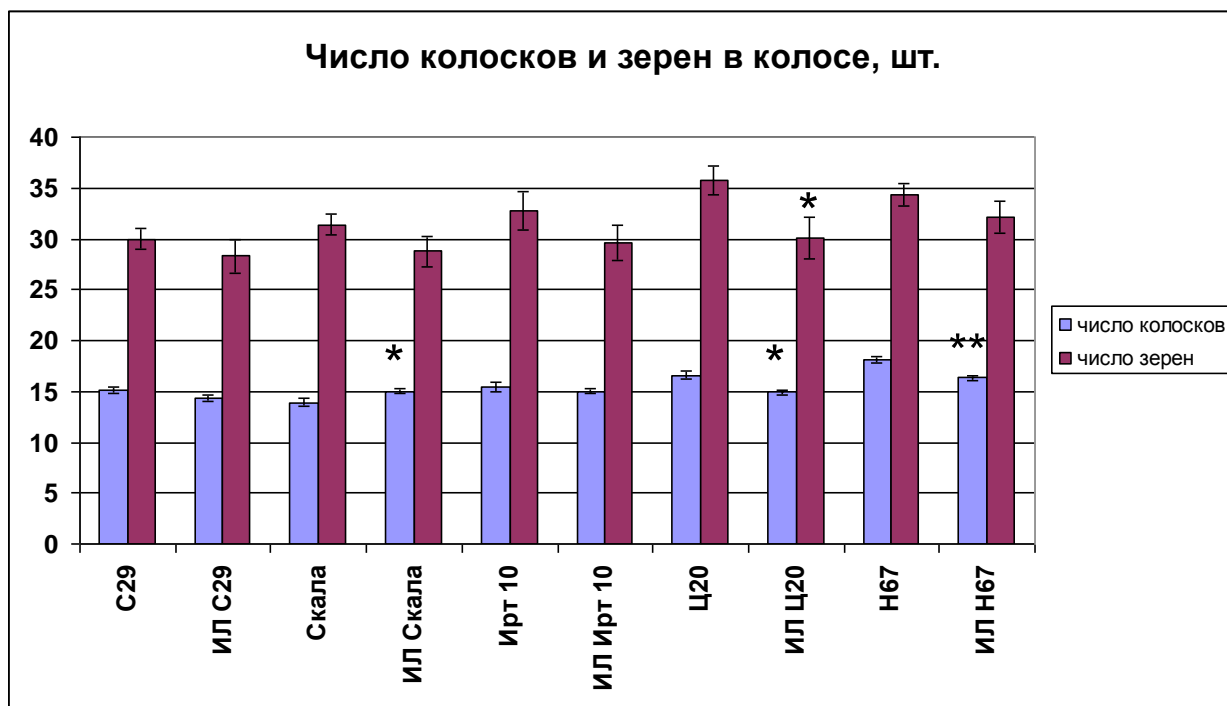
Приложение: рисунок 5. Характеристика интрогрессивных линий *T. aestivum/T. timopheevii* по признаку высота растения. Звездочкой отмечены комбинации скрещивания, достоверно отличающиеся от родительских сортов мягкой пшеницы (** $p < 0.01$).



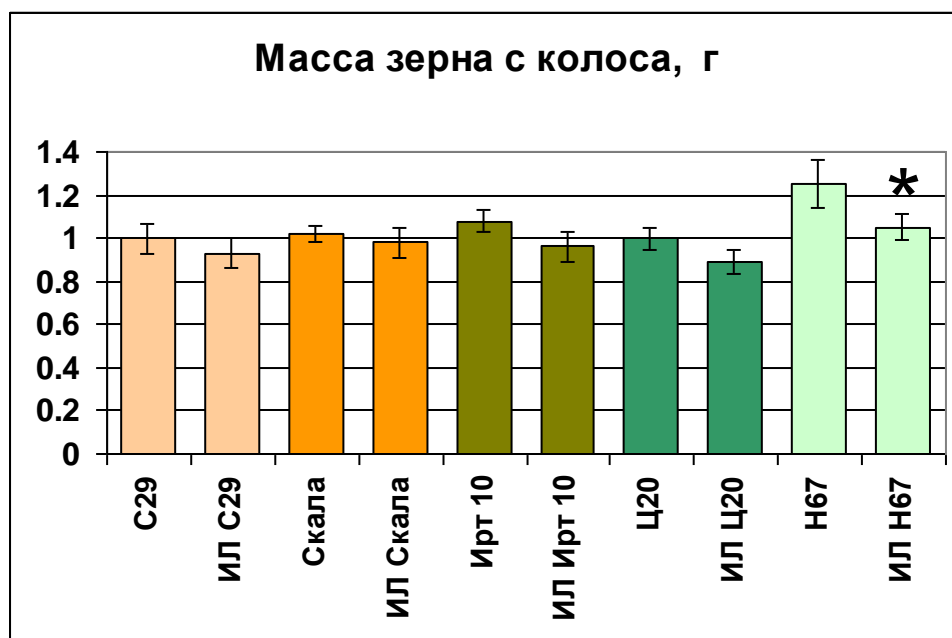
Приложение: рисунок 6. Характеристика интрогрессивных линий *T. aestivum/T. timopheevii* по признаку число продуктивных побегов. Звездочкой отмечены комбинации скрещивания, достоверно отличающиеся от родительских сортов мягкой пшеницы (* $p < 0.05$).



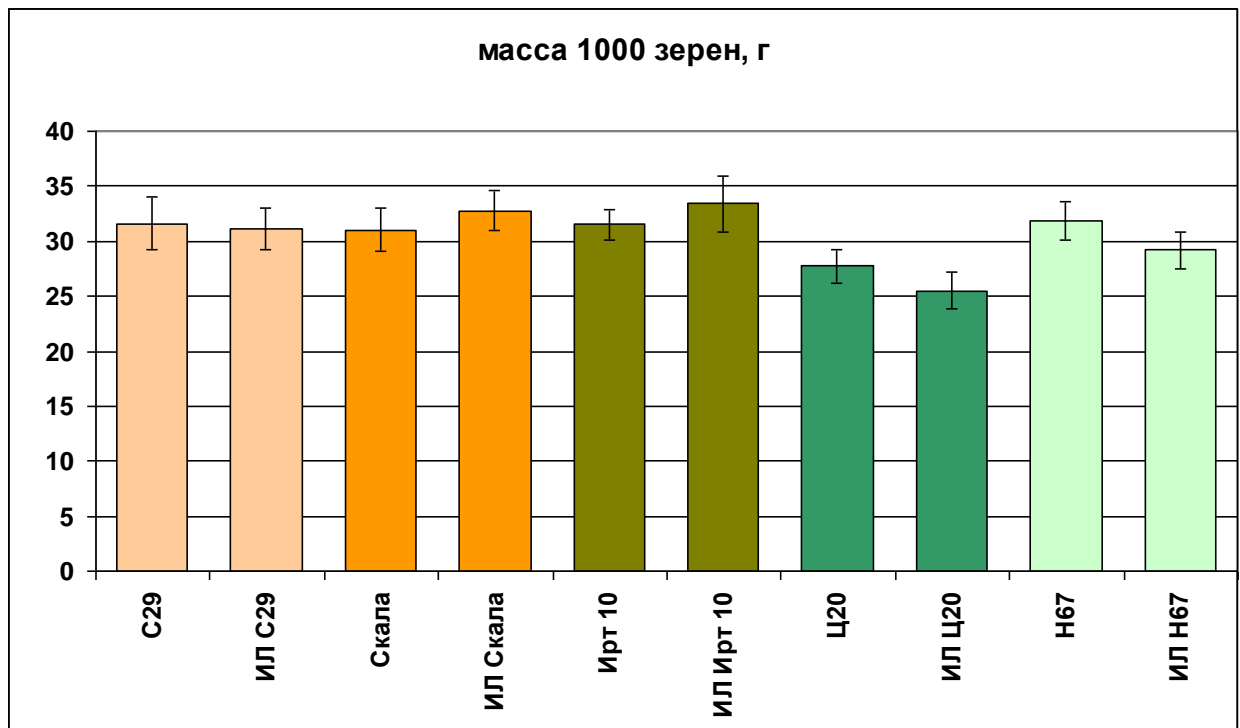
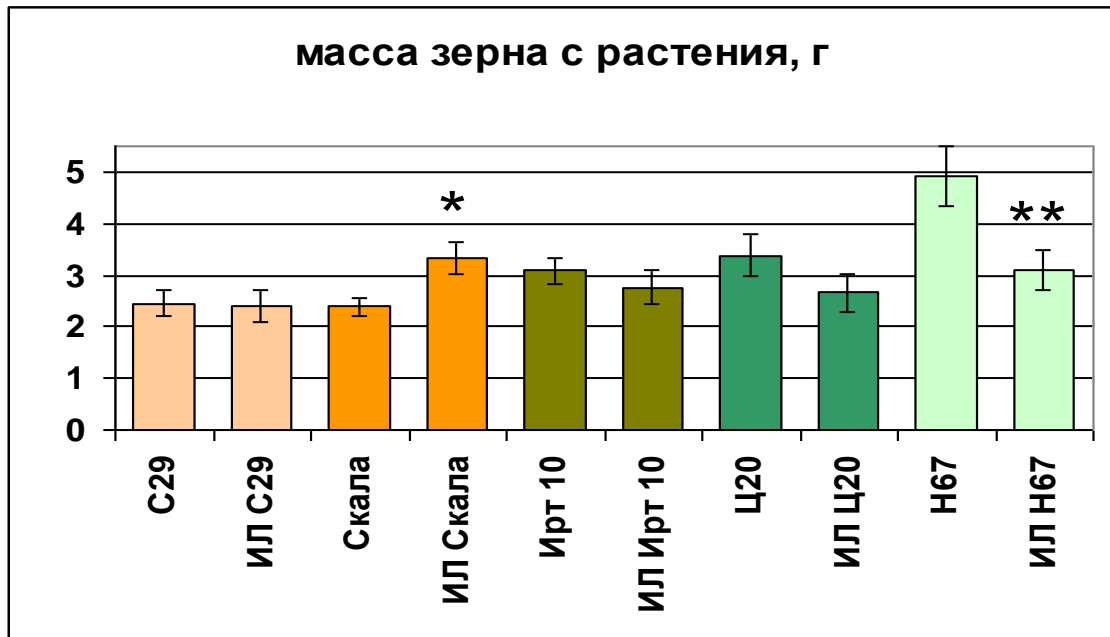
Приложение: рисунок 7. Характеристика интрогрессивных линий *T. aestivum/T. timopheevii* по признаку длина колоса. Звездочкой отмечены комбинации скрещивания, достоверно отличающиеся от родительских сортов мягкой пшеницы (** $p < 0.01$).



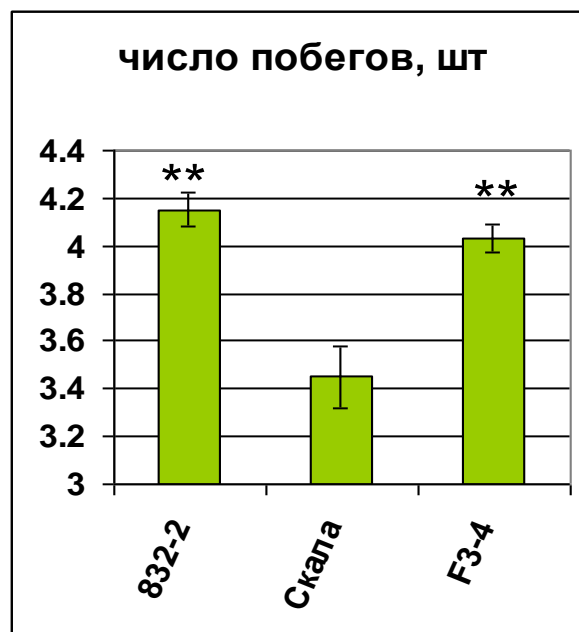
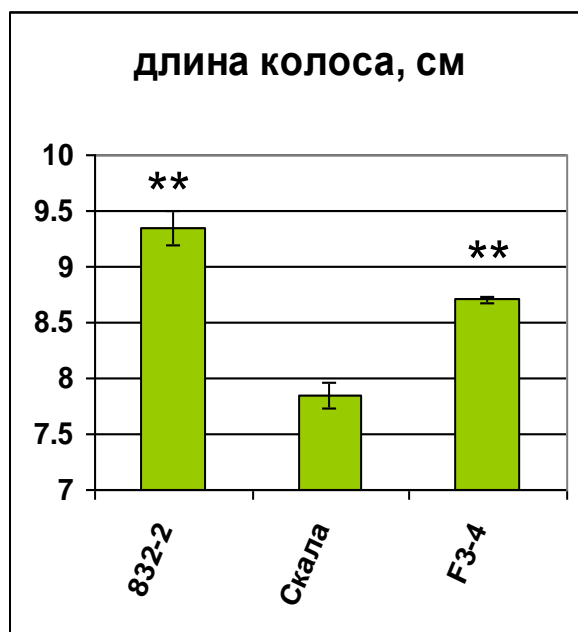
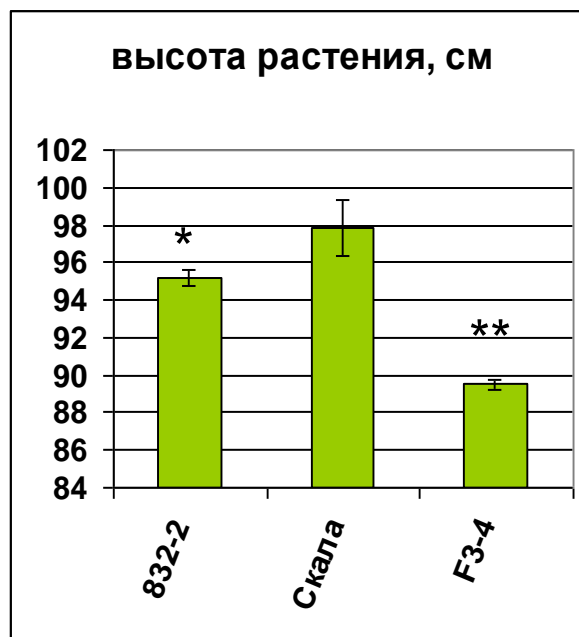
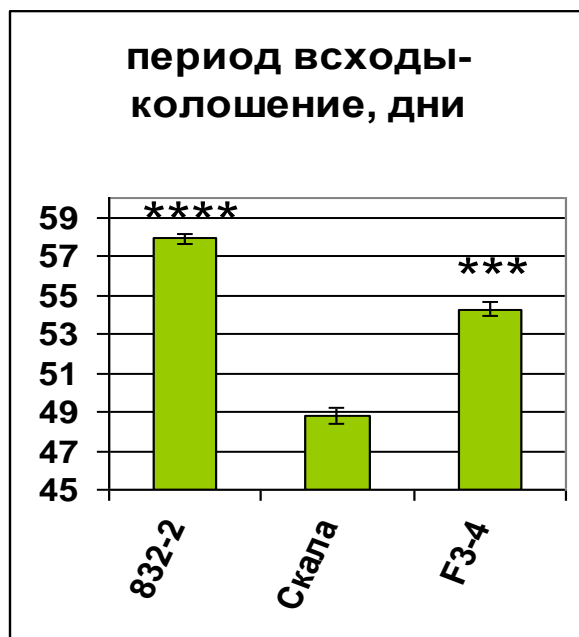
Приложение: рисунок 8. Характеристика интрогрессивных линий *T. aestivum/T. timopheevii* по признаку число колосков и зерен в колосе. Звездочкой отмечены комбинации скрещивания, достоверно отличающиеся от родительских сортов мягкой пшеницы (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$).



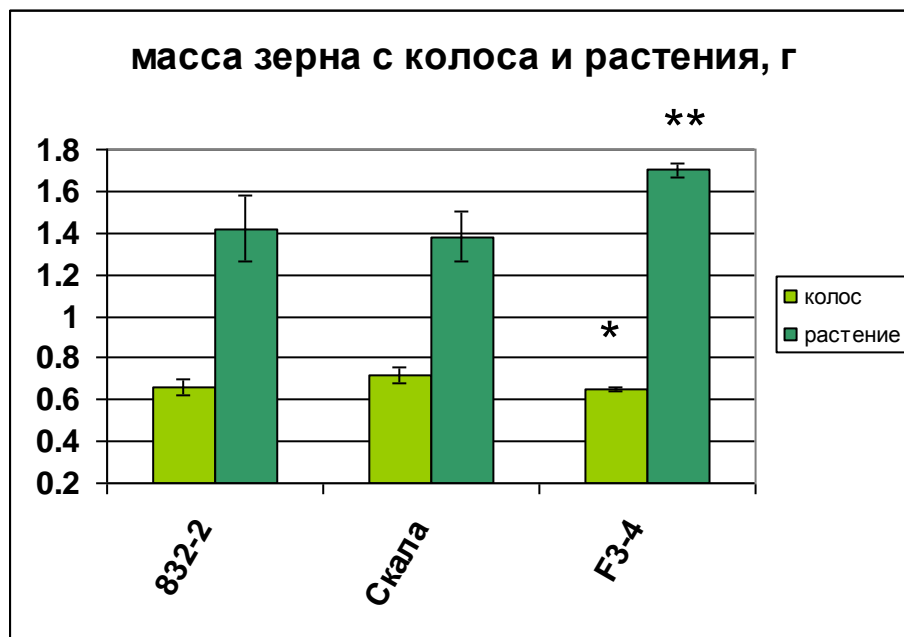
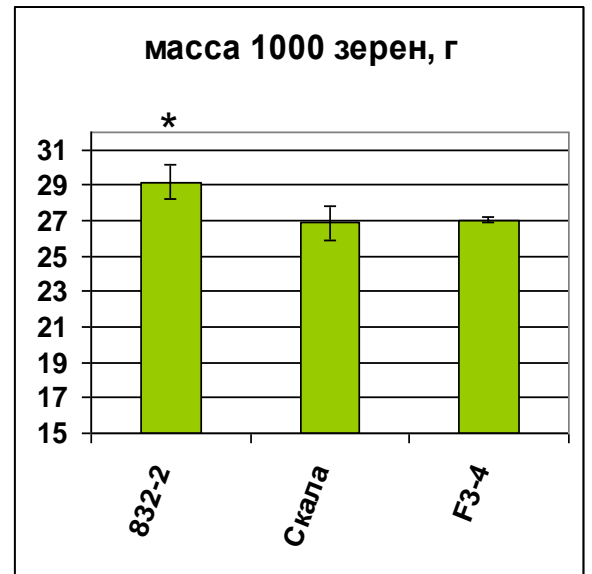
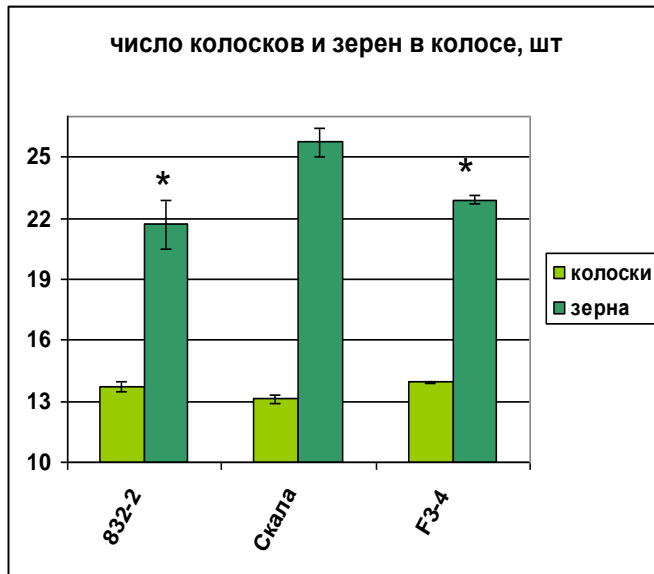
Приложение: рисунок 9. Характеристика интрогрессивных линий *T. aestivum/T. timopheevii* по признаку масса зерна с колоса. Звездочкой отмечена комбинация скрещивания, достоверно отличающаяся от родительского сорта мягкой пшеницы (* $p < 0.05$).



Приложение: рисунок 10. Характеристика интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii* по признаку масса зерна с растения и масса 1000 зерен. Звездочкой отмечены комбинации скрещивания, достоверно отличающиеся от родительских сортов мягкой пшеницы (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$).



Приложение: рисунок 11. Характеристика растений популяции F₃₋₄ (л. 832-2 x Скала) и исходных родительских форм (линия 832-2, сорт Скала) по хозяйственно-ценным признакам. Звездочкой отмечены достоверные отличия линии 832-2 и популяции F₃₋₄ от сорта Скала (*p<0.05, **p<0.01, ***p<0.001, ****p<0.0001).



Приложение: рисунок 11. Продолжение.