СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННАЯ БИОЛОГИЯ, 2019, том 54, № 3, с. 409-425

Обзоры, проблемы

УДК 633.1:631.523:577.21 doi: 10.15389/agrobiology.2019.3.409rus

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОГО ПОТЕНЦИАЛА МНОГОЛЕТНИХ ДИКОРАСТУЩИХ ЗЛАКОВ В СЕЛЕКЦИОННОМ УЛУЧШЕНИИ ПШЕНИЦЫ*

(обзор)

П.Ю. КРУПИН[1, 2], М.Г. ДИВАШУК[1, 2], Г.И. КАРЛОВ[1]

Большой проблемой в современной селекции пшеницы является снижение генетического разнообразия пшеницы, что связано, в первую очередь, с ограниченным числом сортов, используемых в родословных. Как следствие обеднения генетического пула пшеницы происходит преодоление ее устойчивости фитопатогенами, что в целом снижает стабильность агрофитоценоза. Одним из способов расширения генетического разнообразия пшеницы служит перенос в ее геном генов хозяйственно-ценных признаков от близкородственных родов и видов, объединенных в три генетических пула: первичный (сорта твердой и мягкой пшеницы), вторичный (различные виды *Triticum* и *Aegilops*), третичный (наиболее удаленные виды Triticeae). В настоящем обзоре представлены успехи в области переноса генов хозяйственно ценных признаков в геном пшеницы от её дикорастущих многолетних сородичей, относящихся к третичному генетическому пулу: *Thinopyrum*, *Dasypyrum*, *Pseudoroegneria*, *Elymus*, *Agropyron*. Представители данных видов имеют разный уровень плоидности (ди-, тетра, гека- и даже декаплоиды) и могут сочетать в себе геномы J (=E), St, W, Y, X, V, H, P, а также их различные варианты. Рассмотрены различные уровни переноса наследственного материала в геном пшеницы: амфидиплоиды, дополненные и замещенные линии, линии с транслокациями и мелкими интрогрессиями. Особое внимание в обзоре уделено амфидиплоидам, а именно пшенично-пырейным гибридам (ППГ), сочетающим в себе геном пшеницы и целый или часть генома пырея. Рассмотрена роль ППГ в селекции пшеницы как в качестве самостоятельного объекта возделывания, так и в качестве «селекционного мостика», то есть промежуточного этапа при переносе генов из пырея в пшеницу. Перенос крупных фрагментов хроматина, несущего целевой ген, часто связан с дополнительным переносом «генетического мусора», то есть генов дикорастущих сородичей, снижающих количество и ухудшающих качество конечной продукции пшеницы. В связи с этим наиболее ценными формами считаются интрогрессивные линии пшеницы, в которых имеется небольшая вставка хроматина чужеродного генома, несущая полезный ген. Поскольку геномы представителей третичного генетического пула наиболее удалены от геномов пшеницы, важной проблемой, рассмотренной в обзоре, является получение интрогрессий путем обмена участками гомеологичных хромосом. Перенос полезных генов в геном пшеницы от дикорастущих сородичей проиллюстрирован примерами интрогрессии генов устойчивости к грибным заболеваниям (листовая и стеблевая ржавчины, мучнистая роса, фузариоз, септориоз), вирусным (желтой карликовости, полосатой мозаики), колонизации клещом, толерантности к засухе, засолению и прорастанию на корню, запасных белков (глютенинов) и многолетнего образа жизни растения. Отмечается, что дикорастущие сородичи могут служить донорами не только генов, отвечающих за устойчивость к стрессовым факторам, но и повышающих урожайность за счет повышения фертильности, числа колосков и других элементов структуры урожайности, а также улучшающих качество конечной продукции благодаря новым вариантам запасных белков. молекулярных и молекулярно-цитогенеческих маркеров, которые позволяют направленно переносить целевые гены или участки хроматина, а также осуществлять мониторинг их интрогрессии в геном пшеницы в расщепляющихся популяциях. При этом на разных этапах практической селекции может успешно использоваться маркер, разработанный на целую хромосому, на ее плечо, сцепленный с участком хроматина, несущим целевой ген, или маркер, разработанный непосредственно на саму нуклеотидную последовательность гена. Отмечается, что в перспективе значительную роль в привлечении генетического материала дикорастущих сородичей в селекции пшеницы будет играть использование данных полногеномного секвенирования и использование технологий геномного редактирования.

Ключевые слова: пшеница, гены, отдаленная гибридизация, пырей, пшенично-пырейные гибриды, *Thinopyrum*, *Dasypyrum*, *Pseudoroegneria*, *Elymus*, *Agropyron*.

Гексалпоидная пшеница как вид возникла после второй аллополиплоидизации 8-10 тыс. лет назад, ее окультуривание произошло в районе Плодородного Полумесяца на территории современной юго-восточной

* Работа выполнена при финансовой поддержке РНФ (грант № 16-16-00097).

Турции. Далее пшеница следовала за путями миграции человека как на запад, в Европу, так и на восток, в Азию, и, наконец, в Америку и Австралию. В результате возникли локальные сорта, адаптированные к местным условиям возделывания (1). Стародавние сорта пшеницы (ландрасы) всегда характеризовалсь генетической гетерогенностью и неоднородностью. Благодаря этому сортопопуляции обладают большей экологической устойчивостью и пластичностью и более гибко реагируют на колебания погодных и климатических условий (2). У таких сортопопуляций из гомозиготных линий популяционная структура чаще всего со временем меняется, но обеспечивает устойчивость к биотическим и абиотическим стрессам (3). С 1970-х годов, то есть с началом активной стадии Зеленой революции, и до настоящего времени происходит активное замещение местных сортов коммерческими генетически однородными сортами, пригодными для высокоинтенсивных агротехнологий, в результате чего произошло обеднение генофонда и снизилось аллельное разнообразия (4). Для описания последствий этой деятельности человека, приводящей к уменьшению генетического разнообразия видов вплоть до их утраты, в начале 1970-х годов был предложен термин «генетическая эрозия» (genetic erosion) (5, 6). Позднее термин был адаптирован в российской научной среде как в дословном переводе (7-11), так и в фомулировке «эрозия генофонда» (12-15).

Снижение генетического разнообразия — глобальная проблема, касающаяся большинства возделываемых растений, но в отношении пшеницы как самой потребляемой мировой культуры (площадь посевов на 2017 год 218 млн га, сбор 772 млн т, 15 % ото всех потребляемых населением Земли калорий) эти процессы наиболее масштабные — 65-84 % относительно дикорастущих предковых форм (16, 17). Обеднение генетического разнообразия прежде всего обусловлено широким распространением однотипных сортов с перекрывающимися родословными, селекцию которых вели в основном на урожайность. Ситуация усугубляется глобальным изменением климата, урбанизацией, распашкой новых земель, пожарами, военными действиями; эти факторы приводят к утрате местных сортов, а также сокращению естественного ареала дикорастущих сородичей пшеницы, которые также могли использоваться для увеличения ее генетического разнообразия (18). Как следствие, возникают более агрессивные расы фитопатогенов, регистрируются вспышки эпифитотий, уменьшается устойчивость агроэкосистем, растет зависимость сельского хозяйства от химизации (19).

В России анализ глиадин-кодирующих локусов у пшеницы показал начало генетической эрозии в Краснодарском крае, Ростовской области и Нечерноземье и преобладание аллелей сортов Безостая 1 и Мироновская 808 (20). Сравнение генеалогических профилей сортов у яровой мягкой пшеницы в Нижневолжском регионе выявило степень сходства выше полусибсов, а у озимой пшеницы в Центральном и Волго-Вятском регионах — на уровне полных и полусибсов (21).

Отметим, что в последнее время наблюдается положительная тенденция к увеличению биоразнообразия сортов пшеницы. J. Orabi с соавт. (22) установили, что наибольший спад генетического разнообразия среди европейских сортов пшеницы приходился на 1960-1980-е годы; С.П. Мартынов с соавт. (21) отмечают, что если в 1970-е годы родословные сортов включали одну-две ландрасы, то современные — 9-10. Однако при кажущемся разнообразии изменился его характер. Современная селекция привела к несбалансированному преобладанию зародышевой плазмы пшеницы из Юго-Восточной, Южной Европы и Средиземноморья, в то время

как генетические ресурсы Восточной Европы и Азии используются в наименьшей степени (1). За последние 70 лет генетическое разнообразие российских сортов повысилось, правда, за счет иностранного селекционного материала. Это сопровождается потерей оригинального российского материала (у мягкой пшеницы — от 35 до 50 %, у твердой — 20 %) и его замещением генетическими ресурсами из Европы, США и CIMMYT (21).

Основные источники увеличения генетического разнообразия пшеницы представлены тремя пулами: первичным (представлен местными и стародавними сортами и сортопопуляциями — ландрасами); вторичным (другие виды *Triticum*) и третичный (другие роды — *Secale*, *Aegilops*, *Thinopyrum* и пр.). В 1970-е годы появляется группа сортов с иным, чем у стародавних и местных сортов, генетическим разнообразием, что связывают с интрогрессиями чужеродного генетического материала в геном пшеницы от ее сородичей, прежде всего ржи, при отдаленной гибридизации (1). В настоящее время известно о переносе в геном пшеницы аллелей из 50 видов, представляющих 13 родов (23). Среди доноров генов хозяйственно ценных признаков в третичном генетическом пуле особое место занимают многолетние злаки, в частности такие известные и хорошо зарекомендовавшие себя виды, как пырей средний и пырей понтийский (1).

По современной классификации, у многолетних дикорастущих сородичей пшеницы хромосомный набор образован разным сочетанием нескольких геномов в полиплоидных видах. Геном P представлен в ди-, тетра- и гексаплоидных (в том числе сегментных) *Agropyron cristatum* и других формах житняка (24). Важную роль играют виды *Pseudoroegneria* с геномом St, служившие, по всей видимости, материнской формой у полиплоидных видов *Thinopyrum* и *Elymus* (25, 26) и, таким образом, представляющие один из центральных геномов у многолетних видов злаков (27-29). Представители рода *Thinopyrum* несут геном E, также обозначаемый J; диапазон плоидности у этого рода колеблется от диплоидов *Th. bessarabicum* (J^b) и *Th. elongatum* (J^e) до гексаплоидных форм *Th. intermedium* ($J^rJ^{vs}St$) и декаплоидоного *Th. ponticum* ($JJJJ^sJ^s$). Вопрос о геномном составе пырея среднего и пырея понтийского до сих пор остается открытым и изучается многими исследователями с применением молекулярно-цитогенетических подходов (29-31). Перечисленные виды *Thinopyrum* широко используются в селекционном улучшении мягкой пшеницы в качестве доноров хозяйственно ценных признаков. Геном V представлен всего в двух видах — в однолетнем злаке *Dasypyrum villosum* ($2n = 14$, VV) и многолетнем злаке *D. breviariestatum*, у последнего есть как диплоидные, так и тетраплоидные формы; является ли тетраплоидная форма *D. breviaristatum* алло- или автотетраплоидом VVV^bV^b, остается предметом дискуссий (32, 33).

В результате скрещиваний пшеницы и многолетних злаков могут быть получены следующие типы селекционного материала: амфиплоиды, наследственный материал которых включает полный геном пшеницы и полный (в случае диплоидного вида) или частичный (у полиплоидного вида) геном дикорастущего злака; дополненные линии (у них полный геном пшеницы сочетается с парой дополненных хромосом дикорастущего злака); замещенные линии (их хромосомный набор образован полным геном пшеницы, за исключением одной пары хромосом, замещенной на хромосомы дикорастущего злака); транслоцированные линии (линии пшеницы, одна или несколько хромосом которой несут транслокации); интрогрессивные линии (одна или несколько хромосом несут интрогрессии — мелкие вставки хроматина дикорастущего злака в хромосомы пшеницы).

Большую проблему при переносе полезных генов в геном пшеницы

представляет так называемый «генетический мусор»: в участке хроматина дикорастущего сородича, встраиваемого в хромосому пшеницы, помимо целевого гена, могут находиться гены, ухудшающие конечное качество продукции. Ненужные фрагменты хроматина удаляют методами хромосомной инженерии с использованием спонтанных транслокаций, воздействия радиации, с помощью культуры тканей и индуцированной рекомбинации. Спонтанные транслокации, как правило, центричные (робертсоновские, происходят в результате разрыва и слияния хромосом по центромере), воздействие радиации приводит к образованию нецентричных транслокаций. Индуцированные транслокации возникают в результате удаления из генома пшеницы гена *Ph* на хромосоме 5BL, который запрещает гомо- и гомеологичную конъюгацию: можно использовать нуллисомики по 5B либо мутанты *ph1b* мягкой и *ph1c* твердой пшеницы, у которых делетирован *Ph*-локус, а также аллель Ph^1 *Aegilops speltoides*. Задача селекционера состоит в том, чтобы отобрать растения с целевым геном, у которых доза остального хроматина уменьшилась; в случае *ph*-мутантов необходимо восстановить аллель *Ph* у пшеницы после уменьшения дозы интрогрессии (34). Если за признак отвечает группа генов, расположенных в разных локусах одной хромосомы или распределенных между хромосомами, передать его пшенице посредством отдельных интрогрессий — трудновыполнимая задача; в этом случае амфидиплоиды и дополненные (либо замещенные формы) будут показывать более сильное проявление признака по сравнению с интрогрессивными формами (35).

Работа с дикорастущими сородичами начинается с точной идентификации видовой принадлежности образца на молекулярно-цитогенетическом и молекулярном уровнях (36, 37). Большую роль играет изучение генов и аллельного разнообразия в геномах дикорастущих сородичей. Это позволяет найти гены-кандидаты хозяйственно ценных признаков, оценить генетическое разнообразие популяций, разработать молекулярные маркеры тех генов, которые могут быть перенесены в геном мягкой и твердой пшеницы (38-42). Немалую роль играет выявление молекулярных и цитогенетических маркеров, специфичных для отдельных хромосом или их участков, так как интрогрессивные формы часто отбирают не по конкретному гену, а по участку хроматина, ассоциированному (сцепленному) с целевым геном (43, 44).

Пырей удлиненный *Th. elongatum* (Host) D.R. Dewey представлен диплоидной ($E = J^e$, $2n = 2\times = 14$) и тетраплоидной (E_1E_2, $2n = 4\times = 28$) формами. Созданы дополненные и замещенные формы мягкой пшеницы по хромосоме 7E и твердой пшеницы по хромосоме 1E, устойчивые к фузариозу колоса (45-48). Дисомно замещенные линии мягкой пшеницы 1E(1A), 1E(1D) и 6E(6D) показали устойчивость к септориозу, линии 1E(1B), 2E(2B), 2E(2D) и 3E(3B) — к вирусу желтой карликовости злаков (49). Гены устойчивости к засолению на хромосоме 3E, отвечающие за удаление ионов натрия из клетки, были интрогрессированы в дистальный участок хромосомы мягкой пшеницы 3A посредством индуцированной гомеологичной рекомбинации (50). Линия мягкой пшеницы, дополненная хромосомой 4E, показала наилучшую способность к отрастанию после уборки по сравнению с остальными дополненными линиями (51). D. Li с соавт. (52) на основе частичного амфидиплоида Trititrigia 8801 ($2n = 6\times = 42$, ABE), созданного с участием тетраплоидной формы *Th. elongatum*, получил замещенные, дополненные и транслоцированные линии, большинство из которых показали устойчивость к полосатой ржавчине пшеницы.

Пырей бессарабский *Th. bessarabicum* (Savul. & Rayss) Á. Löve; (J^b,

$2n = 2\times = 14$) используется для улучшения устойчивости мягкой пшеницы к неблагоприятным факторам окружающей среды. Также пырей бессарабский интересен как источник генов устойчивости к засолению и нематоде *Meloidogyne chitwoodi* (53). С помощью индуцированной гомеологичной рекомбинации в отсутствие гена *Ph1* были получены транслоцированные солеустойчивые формы с транслокацией T5AS.5JL (54). Определенную ценность имеют низкомолекулярные глютенины, которые могут влиять на хлебопекарные качества зерна мягкой пшеницы (55, 56). Кроме того, была получена серия транслоцированных форм мягкой пшеницы с сегментами хромосом *Th. bessarabicum* (57, 58). S. Grewal с соавт. (59) на основе серии рекомбинантных линий пшеницы разработал 1150 молекулярных SNP (single nucleotide polymorphism) маркеров для всех семи хромосом пырея бессарабского, которые могут быть использованы в маркер-опосредованной селекции (marker assisted selection, MAS) (59).

Пырей прутьевидный *Th. junceum* (L.) Á. Löve — это гексаплоид ($2n = 6\times= 42$) с предположительной геномной конституцией $E^bE^bE^e$ (или JJE). На основе частичного октаплоидного амфидиплоида была создана серия дополненных по хромосомам *Th. junceum* линий пшеницы (24). Линия AJDAj3 с дополненной хромосомой *Th. junceum* второй гомеологичной группы показала устойчивость к фузариозу колоса (60); на основе солеустойчивой линии AJDAj5, дополненной по первой гомеологичной группе *Th. junceum*, с помощью гена Ph^I от *Aegilops speltoides* были созданы рекомбинантные линии пшеницы, сохранившие устойчивость к засолению (61). Сородич пырея прутьевидного пырей ситниковидный *Th. junceiforme* (Á. Löve & D. Löve) Á. Löve — тетраплоид ($2n = 4\times = 28$), совмещающий геномы J_1J_2 (J_1 близок к *Th. elongatum* или *Th. bessarabicum*) либо JE (E^bE^e) (24, 62). На его основе с участием *T. turgidum* subsp. *dicoccon* (BA) был создан полный амфидиплоид, устойчивый к абиотическим (засуха, затопление) и биотическим (фузариоз колоса и поражение вирусом полосатой мозаики) стрессовым факторам (62).

Пырей средний *Th. intermedium* (Host) Barkworth & D.R. Dewey [syn. *A. intermedium* (Host) Beauvoir, *Elytrigia intermedia* (Host) Nevski] ($2n = 6\times = 42$) — дикорастущий злак, широко используемый в селекции мягкой пшеницы (благодаря высокой скрещиваемости с ней) в качестве уникального донора устойчивости к биотическим и абиотическим стрессорам (63). Различные селекционные линии пырея среднего испытываются на хлебопекарные качества зерна, проводится его окультуривание и селекция (64-66). Создано множество пшенично-пырейных гибридов (ППГ) с высоким содержанием белка, а также устойчивых к вирусу желтой карликовости ячменя и полосатой мозаики пшеницы, мучнистой росе, желтой, листовой, стеблевой ржавчинам (67-70). Каждый ППГ имеет в геноме, кроме хромосом пшеницы, собственный уникальный набор хромосом пырея, ассоциированных с теми или иными хозяйственно ценными признаками (71, 72). Формы ППГ, созданные Н.В. Цициным и его учениками, обладают хорошими хлебопекарными качествами зерна, устойчивостью к листовой ржавчине, засухе и засолению, прорастанию на корню, а также способны к отрастанию и многолетнему образу жизни, характеризуются большим биологическим разнообразием (73-77). Многие признаки впоследствии были успешно перенесены в геном пшеницы непосредственно из пырея или посредством октаплоидных амфидиплоидов в дисомно дополненные, дисомно замещенные и транслоцированные линии мягкой пшеницы, обладающие устойчивостью к болезням и новыми субъединицами белков (78-80). Важно отметить, что даже дисомно замещенные

формы могут в итоге стать коммерчески успешными сортами; примером этого служат сорта Тулайковская и Белянка и их производные, в которых устойчивость к бурой ржавчине обеспечивается замещением хромосомы 6D хромосомой пырея среднего 6J различного происхождения (81, 82). Показано, что гены хозяйственно полезных признаков локализованы на разных хромосомах пырея, которые могут быть успешно интрогрессированы в геном мягкой пшеницы посредством обмена участками между хромосомами (83). Перенос генов из пырея среднего чаще всего происходит поэтапно. Например, ген устойчивости *Wsm3* был выявлен на длинном плече хромосомы пырея 7SL в дителосомно дополненной линии мягкой пшеницы DtA7S#3 (84), на основе которой была получена робертсоновская транслокация в хромосому пшеницы T7BS.7S#3L (85); с помощью *ph1b*-индуцированной рекомбинации создали линию T7BS 7BL-7S#3L с меньшей дозой пырейного хроматина, сохранившую ген *Wsm3* (86). Сходным образом получили транслокацию гена *Bdv2*: на основе амфидиплоида TAF36 создали дополненную линию с хромосомой пырея 7S, устойчивую к вирусу желтой карликовости ячменя; с помощью *ph*-мутации и культуры тканей получили серию транслоцированных линий, несущих целевой ген при меньшей дозе остального пырейного хроматина (87). На основе октаплоидного пшенично-пырейного амфидиплоида Zhong 5 была получена линия Z4 с двумя неробертсоновскими транслокациями T3DS-3AS.3AL-7J^sS и T3AL-7J^sS.7J^sL, из которых вторая несет ген устойчивости к желтой ржавчине (88). К настоящему времени из пырея среднего в различные хромосомы в виде небольших интрогрессий перенесены гены устойчивости к грибным ржавчинным заболеваниям *Lr38*, *Sr44, Yr50*, *YrL693* (78, 84, 89), мучнистой росе *Pm40* (90), *Pm43* (91), фузариозу (92), устойчивости к вирусным болезням *Wsm1, Wsm3, Bdv2*, *Bdv3, Bdv4* (86, 93-96), к злаковой тле (97). Чаще всего гены устойчивости из субгеномов пырея среднего J^r и J^{vs} интрогрессируют в хромосомы D-субгенома пшеницы, реже — в субгеном A и совсем редко — в субгеном B, что, вероятно, обусловлено высокой степенью гомологии между субгеномами пырея J^r и J^{vs}, с одной стороны, и субгеномом пшеницы B — с другой (91).

Пырей понтийский *Th. ponticum* (Podp.) Z.-W. Liu & R.-C. Wang ($JJJJ^sJ^s$ или $E^eE^bE^xStSt$, $2n = 10\times = 70$) обладает комплексом ценных признаков, высокой устойчивостью к грибным и бактериальным заболеваниям, высокой продуктивностью, мощной мочковатой корневой системой, сильным развитием и т.д., благодаря чему этот вид пырея очень перспективен для скрещивания с пшеницей (67). Пырей понтийский относительно легко скрещивается с мягкой пшеницей, что легло в основу создания серии ППГ, геном которых сочетает хромосомы как пырея среднего, так и пырея понтийского (71, 74). ППГ могут отрастать после уборки и после зимовки, обладают устойчивостью к грибным и вирусным заболеваниям и могут в перспективе выращиваться как самостоятельная культура (98, 99). Часто генетический материал пырея понтийского вовлекается в получение интрогрессивных линий пшеницы посредством «селекционных мостиков» в виде ППГ, дополненных и замещенных линий. Уже ставшим классическим можно назвать пример переноса гена устойчивости к листовой ржавчине *Lr19* из хромосомы пырея понтийского 7E в хромосому мягкой пшеницы 7D. Первым шагом было создание дополненной линии 7el1(7D) Agrus; затем посредством γ-облучения получили линию T4 (Agatha) с транслокацией пырейного хроматина в хромосому пшеницы 7D. Благодаря γ-облучению и *ph1c*-индуцированной гомеологичной рекомбинации создали серию линий с разной дозой хроматина пырея на хромосомах 7D и 7B

мягкой и 7А — твердой пшеницы и установили, что эта транслокация, помимо *Lr19*, несет гены устойчивости к полосатой ржачине *Sr25*, гены желтого пигмента эндосперма *Yp* (один из возможных кандидатов — ген *Psy1*), а также *Sd1* и *Sd2*, ухудшающие фертильность и приводящие к сдвигу в расщеплении по транслокации (100). Помимо 7el1, в пшеницу был перенесен фрагмент хроматина 7el2L, несущего гены устойчивости к фузариозу, что позволяет осуществлять пирамидирование различных генов устойчивости пырея понтийского (101-103). При интрогрессии гена *Lr24* сходным образом сначала получили замещенную линию $3J^s$(3D) TAP 67, а на ее основе — транслокацию на хромосому 3D; при этом фрагмент хроматина, помимо *Lr24*, как оказалось, нес *Sr24* (104). Эффективный ген *Sr26* (определяет устойчивость в том числе к расе стеблевой ржавчины Ug99) был перенесен по схеме частичный амфидиплоид ($2n$ = 56)—замещенная линия 6Ag(6A)—транслокация 6AgL-6AL; так как эта транслокация снижала урожайность на 15 %, ее дозу уменьшили с 90 % до 30 %, что позволило повысить урожайность (105); на хромосоме 6Ag также был выявлен новый ген устойчивости *SrB* (106). В хромосомы пшеницы от пырея понтийского перенесены гены устойчивости к листовой и стеблевой ржачинам *Lr19*, *Lr24*, *Lr29, Sr24*, *Sr25*, *Sr26*, *Sr43* (84, 107-110), колонизации клещом *Eriophyes tulipa Cmc2* (84), неизвестный доминантный ген короткостебельности (111), ген желтого пигмента в эндосперме (112) и антоцианового окрашивания алейронового слоя (113). Подобно пырею среднему, у пырея понтийского большая часть интрогрессий хроматина с ценными генами происходит в хромосомы субгенома D мягкой пшеницы, что может быть связано с его близостью к субгеномам пырея понтийского (111).

В селекционной практике используют род *Pseudoroegneria* как донор солеустойчивости и засухоустойчивости. Получены гибриды между *P. spicata* (Pursh) Á. Löve (St, $2n = 2\times = 14$) и различными видами элимуса, а также *Secale montanum* (114); выявлены новые субъединицы низкомолекулярных глютенинов (115). Создание молекулярных маркеров хромосом у видов *Pseudoroegneria* важно, так как St-геном представлен во многих полиплоидных видах многолетних дикорастущих сородичей пшеницы, в том числе таких селекционно значимых, как пырей средний, пырей понтийский, и у видов элимуса (24).

Многолетний злак *D. breviaristatum* (Lindb. F.) Frederiksen ($2n = 4\times = 28$, V^bV^b или VV^b) представлен диплоидной (Vb, $2n = 2\times = 14$) и тетраплоидной (V^bV^b или VV^b, $2n = 2\times = 42$) формами. На основе амфиплоидов, полученных гибридизацией пшеницы и *D. breviaristatum*, созданы дополненные линии, несущие гены устойчивости к полосатой, стеблевой ржавчине, мучнистой росе (116, 117). С помощью молекулярных маркеров выявлено замещение $2V^b$(2D) в линии мягкой пшеницы, устойчивой к полосатой ржавчине (118), на основе которой получена интрогрессивная устойчивая форма с более длинным колосом (119). Интрогрессии сегментов хромосомы $1V^b$ позволили создать формы пшеницы с новыми высокомолекулярными глютенинами (119, 120).

Ближайший родственник *D. breviaristatum* [syn. *Haynaldia villosa*] — однолетний вид дазипирум мохнатый *D. villosum* (L.) Borbás (V, $2n = 2\times = 14$), интенсивно используемый в качестве донора устойчивости к вирусным заболеваниям в дополненных и замещенных транслоцированных линиях (121, 122). Большую роль в вовлечении генетического материала дазипирума в селекцию мягкой пшеницы играют молекулярные маркеры не генов, а хромосом и их плеч, что позволяет маркировать и картировать на хромосомах сегменты, ассоциированные с теми или иными признаками

(43, 44). Благодаря переносу хроматина *D. villosum* в геном пшеницы установлено, что хромосома 1V несет гены устойчивости к твердой головне и глазковой пятнистости, а также гены, улучшающие качество зерна (123-125); на 2V обнаружены гены, повышающие урожайность и гены устойчивости к мучнистой росе *Pm62* и глазковой пятнистости (125-127); на 3V выявлены гены устойчивости к офиоболезной гнили (возбудитель *Gaeumannomyces graminis*) и глазковой пятнистости, а также полосатой ржавчине (125, 128, 129), на 4V локализованы гены устойчивости к глазковой пятнистости *Pch3*, вирусу веретеновидной полосатой мозаики пшеницы *Wss1* (130-132); на хромосоме 5V локализованы гены устойчивости к мучнистой росе *Pm55* (133); хромосома 6V несет гены устойчивости к мучнистой росе (134), листовой ржавчине *Lr6V*#4 (124), полосатой ржавчине *SrHv6* (135) и злаковой нематоде *CreV* (136).

Представители рода *Agropyron* изначально произрастали в степях европейской части России и на юго-востоке Сибири, а также, возможно, возделывались в Волжском регионе восточнее Саратова. Этот род представлен 10-15 видами, из которых *A. cristatum* и *A. fragilie* интродуцированы и выращиваются в Северной Америке, а пять видов обитают в Китае. Наиболее характерный представитель этого рода — тертаплоидная форма *A. cristatum*, произрастающая в Центральной Европе и Средней Азии, в Центральной Азии и Сибири, Китае и Монголии, там же, где и более редкие диплоидные формы; гексаплоиды встречаются в Турции, Иране и Казахстане (24). На основе дополненных и замещенных линий, применяя гаметоцидные хромосомы, радиационное воздействие, другие методы, в хромосомы пшеницы перенесли отдельные сегменты, несущие гены устойчивости к мучнистой росе и листовой ржавчине (хромосома 2P) (137, 138); гены, повышающие продуктивную кустистость и количество зерен в колосе, и гены устойчивости к листовой ржавчине и мучнистой росе (хромосома 6P) (139-142); гены, повышающие засухоустойчивость и массу 1000 зерен (хромосома 7P) (143). Таким образом, помимо генов устойчивости, житняк гребенчатый несет гены и QTL (quantitative trait loci), которые положительно влияют на элементы структуры урожая.

Род *Elymus* представлен более чем 200 исключительно полиплоидными видами, сочетающими в себе геномы St, H, Y, P, и W (24, 35). В потомстве от скрещиваний и беккроссов аллогексаплоидного апомиктичного вида *E. rectisetus* с мягкой пшеницей получили линию, дисомно дополненную хромосомой 1Y, которая характеризуется умеренной устойчивостью к гельминтоспориозу и септориозу (144, 145), а дополнение по хромосомам 2-й и 5-й гомеологочных групп обеспечивало хорошую устойчивость к фузариозу колоса (60, 146). *E. tsukushiensis*, ставший донором гена *Fhb6* (хромосома 1Ets#1S), перенесенного на хромосому пшеницы 1AS (147), и *E. repens*, с участием хроматина которого были получены различные интрогрессивные устойчивые к фузариозу линии пшеницы (148, 149), также служат источниками устойчивости к фузариозу. *E. trachycaulis* был донором гена устойчивости мягкой пшеницы к листовой ржавчине *Lr55* (150). Большую перспективу имеют пшенично-элимусные гибриды на основе *E. farctus* (151).

Использование молекулярных и цитогенетических маркеров позволяет направленно интрогрессировать целевые гены в геном пшеницы, тем самым значительно облегчая работу селекционеров (152, 153). Данные полногеномного секвенирования, которое в настоящее время активно развивается, и технологии геномного редактирования, несомненно, позволят повысить эффективность использования генетических ресурсов ди-

корастущих видов (154-156).

Таким образом, успешное использование генетического потенциала дикорастущих многолетних сородичей пшеницы дает возможность расширить ее генетическое разнообразие, существенно обедненное в результате ограниченного использования одних и тех же сортов в родословных. Перечень видов многолетних дикорастущих сородичей и полезных генов, перенесенных в геном пшеницы, безусловно, не ограничивается перечисленными в настоящем обзоре. Выполненный нами анализ показал, что общей тенденцией становится перенос и характеристика генов дикорастущих сородичей, не только повышающих устойчивость, но и положительно влияющих на элементы структуры урожая и качество конечной продукции, то есть явно улучшающих, а не просто не ухудшающих эти характеристики. Эффективными инструментами селекционеров будут молекулярные и цитогенетические маркеры, методы полногеномного секвенирования и технологии геномного редактирования. Необходимо использовать все имеющиеся ресурсы для расширения генетической базы пшеницы, привлекая в селекцию как стародавние сорта и популяции видов *Triticum* и *Aegilops*, так и новые виды и роды многолетних злаков *Triticeae*.

ЛИТЕРАТУРА

1. Balfourier F., Bouchet S., Robert S., De Oliveira R., Rimbert H., Kitt J., Choulet F., International Wheat Genome Sequencing Consortium, BreedWheat Consortium, Paux E. Worldwide phylogeography and history of wheat genetic diversity. *Science Advances*, 2019, 5(5): EAAV0536 (doi: 10.1126/sciadv.aav0536).
2. Jaradat A.A. Phenotypic divergence in the meta-population of the Hourani durum wheat landrace. *J. Food Agric. Env.*, 2006, 4(3): 186-191 (doi: 10.1234/4.2006.942).
3. Jaradat A.A. Wheat landraces: a mini review. *Emir. J. Food Agric.*, 2013, 25(1): 20-29 (doi: 10.9755/ejfa.v25i1.15376).
4. Girma E. Genetic erosion of wheat (*Triticum* spp.): concept, research results and challenges. *Journal of Natural Sciences Research*, 2017, 7(23): 72-81.
5. Miller J. Genetic erosion: crop plants threatened by government neglect. *Science New Series*, 1973, 182(4118): 1231-1233 (doi: 10.1126/science.182.4118.1231).
6. Day P.R. Genetic variability of crops. *Annual Review of Phytopathology*, 1973, 11(1): 293-312 (doi: 10.1146/annurev.py.11.090173.001453).
7. Дзюбенко Н.И. К оценке генетической эрозии экономически значимых дикорастущих видов бобовых растений на обследованных территориях Азербайджана и Грузии. *Мат. Межд. науч.-практ. конф. «Генетические ресурсы культурных растений, проблемы мобилизации, инвентаризации, сохранения и изучения генофонда важнейших сельскохозяйственных культур для решения приоритетных задач селекции»*. СПб, 2001: 24-26.
8. Мартынов С.П., Добротворская Т.В. Генетическая эрозия в сортах мягкой пшеницы, реализованных в России. *Мат. конф. «Генетика в XXI веке: современное состояние и перспективы развития»*. М., 2004: 75.
9. Пухальский В.А. Проблемы генетической теории селекции растений. *Вестник ВОГиС,* 2005, 9(3): 306-316.
10. Глазко В.И., Глазко Т.Т. Современные направления «устойчивой» интенсификации сельского хозяйства. *Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии*, 2010, 3: 101-114
11. Тарантул В.З. *Толковый словарь по молекулярной и клеточной биотехнологии.* Т. 1. М., 2015.
12. Глазко В.И. Генетическая компонента и устойчивое развитие агроэкосистем. *Сельскохозяйственная биология*, 2007, 6: 9-15.
13. Гончаров Н.П., Шумный В.К. От сохранения генетических коллекций к созданию национальной системы хранения генофондов растений в вечной мерзлоте. *Вестник ВОГиС*, 2008, 12(4): 509-523.
14. Горбунов Ю., Соадатова Р., Казанцева Е. *Генофонд растений Красной книги Российской Федерации, сохраняемый в коллекциях ботанических садов и дендрариев.* М., 2012.
15. Шаманин В.П., Потоцкая И.В., Трущенко А.Ю., Чурсин А.С., Кузьмина С.П., Кротова Л.А. Расширение генетического разнообразия генофонда яровой пшеницы. *Вестник Алтайского государственного аграрного университета*, 2012, 5(91): 13-16.
16. *FAOSTAT.* Режим доступа: http://www.fao.org/faostat/en/#data. Дата обращения 30.01.2019.
17. Smith S., Bubeck D., Nelson B., Stanek J., Gerke J. Genetic diversity and modern plant breeding. In: *Genetic diversity and erosion in plants. Indicators and prevention.* V. 1 /M.R. Ahuja,

S. Mohan Jain (eds.). Springer International Publishing, Switzerland, 2015: 55-88.
18. Govindaraj M., Vetriventhan M., Srinivasan M. Importance of genetic diversity assessment in crop plants and its recent advances: an overview of its analytical perspectives. *Genetics Research International*, 2015, 2015: Article ID 431487 (doi: 10.1155/2015/431487).
19. Аблова И.Б., Беспалова Л.А., Колесников Ф.А., Набоков Г.Д., Ковтуненко В.Я., Филобок В.А., Давоян Р.О., Худокормова Ж.Н., Мохова Л.М., Левченко Ю.Г., Тархов А.С. Принципы и методы селекции пшеницы на устойчивость к болезням в КНИИСХ им. П.П. Лукьяненко. *Зерновое хозяйство России*, 2016, 5: 1-7.
20. Novoselskaya-Dragovich A.Yu., Fisenko A.V., Imasheva A.G., Pukhalskiy V.A. Comparative analysis of the genetic diversity dynamics at gliadin loci in the winter common wheat *Triticum aestivum* L. cultivars developed in Serbia and Italy over 40 years of scientific breeding. *Russian Journal of Genetics*, 2007, 43(11): 1236-1242 (doi: 10.1134/S1022795407110051).
21. Мартынов С.П., Добротворская Т.В. Генеалогический и статистический анализ генетического разнообразия с помощью информационно-аналитической системы генетических ресурсов пшеницы GRIS. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*, 2012, 169: 193-209.
22. Orabi J., Jahoor A., Backes G. Changes in allelic frequency over time in European bread wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties revealed using DArT and SSR markers. *Euphytica*, 2014, 197(3): 447-462 (doi: 10.1007/s10681-014-1080-x).
23. Wulff B.B., Moscou M.J. Strategies for transferring resistance into wheat: from wide crosses to GM cassettes. *Front. Plant Sci.*, 2014, 5: 692 (doi: 10.3389/fpls.2014.00692).
24. Wang R.R.C. *Agropyron* and *Psathyrostachys*. In: *Wild crop relatives: genomic and breeding resources. V. 1* /C. Kole (ed.). Springer Berlin Heidelberg, 2011: 77-108 (doi: 10.1007/978-3-642-14228-4_2).
25. Zhang C., Fan X., Yu H.Q., Zhang L., Wang X.L., Zhou Y.H. Different maternal genome donor to *Kengyilia* species inferred from chloroplast *trnL-F* sequences. *Biologia Plantarum*, 2009, 53(4): 759-763 (doi: 10.1007/s10535-009-0139-3).
26. Mahelka V., Kopecky D., Pastova L. On the genome constitution and evolution of intermediate wheatgrass (*Thinopyrum intermedium*: *Poaceae*, *Triticeae*). *BMC Evolutionary Biology*, 2011, 11(1): 127 (doi: 10.1186/1471-2148-11-127).
27. Wang Q., Xiang J., Gao A., Yang X., Liu W., Li X., Li L. Analysis of chromosomal structural polymorphisms in the St, P and Y genomes of *Triticeae* (*Poaceae*). *Genome*, 2010, 53: 241-249 (doi: 10.1139/g09-098).
28. Mason-Gamer R.J. Phylogeny of a genomically diverse group of *Elymus* (*Poaceae*) allopolyploids reveals multiple levels of reticulation. *PLoS ONE*. 2013, 8: e78449 (doi: 10.1371/journal.pone.0078449).
29. Wang R.R.-C., Larson S.R., Jensen K.B., Bushman S., DeHaan L., Wang S., Yan X. Genome evolution of intermediate wheatgrass as revealed by EST-SSR markers developed from its three progenitor diploid species. *Genome*, 2015, 58: 63-70 (doi: 10.1139/gen-2014-0186).
30. Chen Q., Conner R.L., Laroche A., Thomas J.B. Genome analysis of *Thinopyrum intermedium* and *Thinopyrum ponticum* using genomic in situ hybridization. *Genome*, 1998, 41(4): 580-586 (doi: 10.1139/g98-055).
31. Divashuk M.G., Khuat T.M., Kroupin P.Y., Kirov I.V., Romanov D.V., Kiseleva A.V., Khrustaleva L.I., Alexeev D.G., Zelenin A.S., Klimushina M.V., Razumova O.V., Karlov G.I. Variation in copy number of Ty3/Gypsy centromeric retrotransposons in the genomes of *Thinopyrum intermedium* and its diploid progenitors. *PLoS ONE*, 2016, 11(4): e0154241 (doi: 10.1371/journal.pone.0154241).
32. Baum B., Edwards T., Johnson D. What does the nr5S DNA multigene family tell us about the genomic relationship between *Dasypyrum breviaristatum* and *D. villosum* (*Triticeae*: *Poaceae*)? *Mol. Genet. Genomics*, 2014, 289: 553-565 (doi: 10.1007/s00438-014-0825-5).
33. Gradzielewska A., Tyrka M., Leśniowska-Nowak J., Nazaruk J. Genetic relationships among representatives of *Dasypyrum*, *Secale* and *Triticum* species revealed with RAPD and ISSR markers. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, 2014, 42(2): 420-430 (doi: 10.15835/nbha.42.2.9662).
34. Zhang P., Dundas I.S., Xu S.S., Friebe B., McIntosh R.A., Raupp W.J. Chromosome engineering techniques for targeted introgression of rust resistance from wild wheat relatives. In: *Wheat rust diseases. Methods and protocols, methods in molecular biology, Vol. 1659* /S. Periyannan (ed.). Springer Science+Business Media LLC, 2017: 163-172 (doi: 10.1007/978-1-4939-7249-4_14).
35. Ceoloni C., Kuzmanovic L., Forte P., Virili M. E., Bitti A. Wheat-perennial *Triticeae* introgressions: major achievements and prospects. In: *Alien introgression in wheat: cytogenetics, molecular biology, and genomics* /M. Molnár-Láng, C. Ceoloni, J. Doležel (eds.). Springer International Publishing Switzerland, 2015: 273-314 (doi: 10.1007/978-3-319-23494-6_11).
36. Khuat T.M.L., Divashuk M.G., Kroupin P.Yu., Nguyen Ph.A., Kiseleva A.V., Karlov G.I. Differences in ploidy level and genome constitution revealed by cytogenetic analysis of *Pseudoroegneria* germplasm accessions: case study. *Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии*, 2015, 2: 29-35.

37. Alexandrov O.S., Divashuk M.G., Karlov G.I. Development of the St/J and V genome specific molecular marker based on 5S rDNA polymorphism in *Thinopyrum bessarabicum*, *Pseudoroegneria spicata*, and *Dasypyrum villosum*. *Moscow University Biological Sciences Bulletin*, 2018, 73(1): 18-23 (doi: 10.3103/S0096392518010017).
38. Кочешкова А.А., Дивашук М.Г., Крупин П.Ю., Карлов Г.И. Клонирование и анализ последовательностей генов *Viviparous*-1 у дикорастущих сородичей пшеницы. *Вестник Башкирского университета*, 2013, 18(3): 736-738.
39. Почтовый А.А., Карлов Г.И., Дивашук М.Г. Создание молекулярных маркеров на гены *Dreb* пырейного происхождения, обеспечивающих повышение засухоустойчивости в геномах злаков. *Вестник Башкирского университета*, 2013, 18(3): 745-747.
40. Климушина М.В. *Сравнительный молекулярно-генетический анализ генов Wx у различных видов трибы пшеницевых. Автореф. канд. дис.* М., 2013.
41. Kocheshkova A.A., Divashuk M.G., Kroupin P.Y., Karlov G.I. Development of PCR-based STS marker for identification of *Viviparous*-1 gene of *Thinopyrum* species in wheat background. *Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии*, 2014, 5: 5-12.
42. Pochtovyy A.A., Kroupin P.Yu., Divashuk M.G., Kocheshkova A.A., Sokolov P.A., Karlov G.I. Clonning of *Dreb1* gene in wheat wild relatives and development of a DNA marker for its monitoring in wheat background. *Sel'skokhozyaistvennaya Biologiya* [*Agricultural Biology*], 2018, 53(3): 499-510 (doi: 10.15389/agrobiology.2018.3.499eng).
43. Кузнецова В.М. Изучение локализации тандемных повторов в геномах рода *Dasypyrum*. *Мат. XIX Всерос. конф. молодых ученых «Биотехнология в растениеводстве, животноводстве и сельскохозяйственной микробиологии» (15-16 апреля 2019 года, г. Москва*). М., 2019: 37-38.
44. Соколов П.А., Крупин П.Ю., Дивашук М.Г., Карлов Г.И. Использование PLUG-маркеров для анализа коллекции дисомно дополненных линий мягкой пшеницы хромосомами *Dasypyrum villosum*. *Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии*, 2017, 4: 147-157.
45. Shen X., Ohm H. Fusarium head blight resistance derived from *Lophopyrum elongatum* chromosome 7E and its augmentation with *Fhb1* in wheat. *Plant Breeding*, 2006, 125: 424-429 (doi: 10.1111/j.1439-0523.2006.01274.x).
46. Jauhar P.P., Peterson T.S., Xu S.S. Cytogenetic and molecular characterization of a durum alien disomic addition line with enhanced tolerance to Fusarium head blight. *Genome*, 2009, 52: 467-483 (doi 10.1139/g09-014).
47. Jauhar P.P., Peterson T.S. Cytological and molecular characterization of homoeologous group-1 chromosomes in hybrid derivatives of a durum disomic alien addition line. *Plant Genome*, 2011, 4: 102-109 (doi: 10.3835/plantgenome2011.01.0002).
48. Liu H., Dai Y., Chi D., Huang S., Li H., Duan Y., Cao W., Gao Y., Fedak G., Chen J. Production and molecular cytogenetic characterization of a durum wheat-*Thinopyrum elongatum* 7E disomic addition line with resistance to Fusarium Head Blight. *Cytogenet. Genome Res.*, 2017, 153(3): 165-173 (doi: 10.1159/000486382).
49. Anderson J.M., Bucholtz D.L., Sardesai N., Santini J.B., Gyulai G., Williams C.E., Stephen B., Goodwin S.B. Potential new genes for resistance to Mycosphaerella graminicola identified in *Triticum aestivum-Lophopyrum elongatum* disomic substitution lines. *Euphytica*, 2010, 172: 251-262 (doi: 10.1007/s10681-009-0061-y).
50. Mullan D., Mirzaghaderi G., Walker E., Colmer T., Francki M. Development of wheat—*Lophopyrum elongatum* recombinant lines for enhanced sodium 'exclusion' during salinity stress. *Theor. Appl. Genet.*, 2009, 119(7): 1313-1323 (doi: 10.1007/s00122-009-1136-9).
51. Lammer D., Cai X., Arterburn M., Chatelain J., Murray T., Jones S. A single chromosome addition from *Thinopyrum elongatum* confers a polycarpic, perennial habit to annual wheat. *J. Exp. Bot.*, 2004, 55: 1715-1720 (doi: 10.1093/jxb/erh209).
52. Li D., Long D., Li T., Wu Y., Wang Y., Zeng J., Xu L., Fan X., Sha L., Zhang H., Zhou Y., Kang H. Cytogenetics and stripe rust resistance of wheat—*Thinopyrum elongatum* hybrid derivatives. *Molecular Cytogenetics*, 2018, 11: 16 (doi: 10.1186/s13039-018-0366-4).
53. Jensen K.B., Griffin G.D. Resistance of diploid *Triticeae* species and accessions to the Columbia root-knot nematode, *Meloidogyne chitwoodi*. *J. Nematol.*, 1994, 26(4S): 635-639.
54. King I., Purdie K., Rezanoor H., Koebner R., Miller T., Reader S., Nicholson P. Characterization of *Thinopyrum bessarabicum* chromosome segments in wheat using random amplified polymorphic DNAs (RAPIDs) and genomic in situ hybridization. *Theor. Appl. Genet.*, 1993, 86: 895-900 (doi: 10.1007/BF00211038).
55. Luo Z., Chen F., Feng D., Xia G. LMW-GS genes in *Agropyron elongatum* and their potential value in wheat breeding. *Theor. Appl. Genet.*, 2005, 111: 272-280 (doi: 10.1007/s00122-005-2021-9).
56. Gao X., Liu S.W., Sun Q., Xia G.M. High frequency of HMW-GS sequence variation through somatic hybridization between *Agropyron elongatum* and common wheat. *Planta*, 2010, 231: 245-250 (doi: 10.1007/s00425-009-1040-1).
57. Qi Z., Du P., Qian B., Zhuang L., Chen H., Chen T., Shen J., Guo J., Feng Y., Pei Z. Char-

acterization of a wheat-*Thinopyrum bessarabicum* (T2JS-2BS.2BL) translocation line. *Theor. Appl. Genet.*, 2010, 121: 589-597 (doi: 10.1007/s00122-010-1332-7).
58. Patokar C., Sepsi A., Schwarzacher T., Kishii M., Heslop-Harrison J. Molecular cytogenetic characterization of novel wheat-*Thinopyrum bessarabicum* recombinant lines carrying intercalary translocations. *Chromosoma*, 2015, 125(1): 163-172 (doi: 10.1007/s00412-015-0537-6).
59. Grewal S., Yang C., Edwards S., Scholefield D., Ashling S., Burridge A., King I., King J. Characterisation of *Thinopyrum bessarabicum* chromosomes through genome-wide introgressions into wheat. *Theor. Appl. Genet.*, 2017, 131(2): 389-406 (doi: 10.1007/s00122-017-3009-y).
60. McArthur R., Zhu X., Oliver R., Klindworth D., Xu S., Stack R., Wang R., Cai X. Homoeology of *Thinopyrum junceum* and *Elymus rectisetus* chromosomes to wheat and disease resistance conferred by the *Thinopyrum* and *Elymus* chromosomes in wheat. *Chromosome Res.*, 2012, 20(6): 699-715 (doi: 10.1007/s10577-012-9307-y).
61. Wang R., Li X., Hu Z., Zhang J., Larson S., Zhang X., Grieve C., Shannon M. Development of salinity tolerant wheat recombinant lines from a wheat disomic addition line carrying a *Thinopyrum junceum* chromosome. *Int. J. Plant Sci.*, 2003, 164(1): 25-33 (doi: 10.1086/344556).
62. Li W., Zhang Q., Wang S., Langham M., Singh D., Bowden R., Xu S. Development and characterization of wheat—sea wheatgrass (*Thinopyrum junceiforme*) amphiploids for biotic stress resistance and abiotic stress tolerance. *Theor. Appl. Genet.*, 2018, 132(1): 163-175 (doi: 10.1007/s00122-018-3205-4).
63. Li H., Wang X. *Thinopyrum ponticum* and *Th. intermedium:* the promising source of resistance to fungal and viral diseases of wheat. *J. Genet. Genomics*, 2009, 36(9): 557-565 (doi: 10.1016/S1673-8527(08)60147-2).
64. Rahardjo C., Gajadeera C., Simsek S., Annor G., Schoenfuss T., Marti A., Ismail B. Chemical characterization, functionality, and baking quality of intermediate wheatgrass (*Thinopyrum intermedium*). *J. Cereal Sci.*, 2018, 83: 266-274 (doi: 10.1016/j.jcs.2018.09.002).
65. Banjade J. *Effects of dough conditioners on rheology and bread quality of intermediate wheatgrass. M.S. thesis.* University of Minnesota, 2018.
66. Jungers J.M., Frahm C.S., Tautges N.E., Ehlke N.J., Wells M.S., Wyse D.L., Sheaffer C.C. Growth, development, and biomass partitioning of the perennial grain crop *Thinopyrum intermedium*. *Ann. Appl. Biol.*, 2018, 172(3): 346-354 (doi: 10.1111/aab.12425).
67. Цицин Н.В. *Многолетняя пшеница*. М., 1978.
68. Cauderon Y., Saigne B., Dauge M. The resistance to wheat rusts of *Agropyron intermedium* and its use in wheat improvement. *Proc. 4th International Wheat Genet Symposium* /L.M.S. Sears, E.R. Sears (eds.). Columbia, Mo., 1973: 401-407
69. Georgieva M., Kruppa K., Tyankova N., Molnar Lang M. Molecular cytogenetic identification of a novel hexaploid wheat—*Thinopyrum intermedium* partial amphiploid with high protein content. *Turk. J. Biol.*, 2016, 40: 554-560 (doi: 10.3906/biy-1503-30).
70. Cui L., Ren Y., Murray T., Yan W., Guo Q., Niu Y., Sun Y., Li H. Development of perennial wheat through hybridization between wheat and wheatgrasses: a review. *Engineering*, 2018, 4(4): 507-513 (doi: 10.1016/j.eng.2018.07.003).
71. Kroupin P., Divashuk M., Belov V., Glukhova L., Aleksandrov O., Karlov G. Comparative molecular cytogenetic characterization of partial wheat-wheatgrass hybrids. *Rus. J. Genet.*, 2011, 47(4): 432-437 (doi: 10.1134/s1022795411040077).
72. Трифонова А.А., Борис К.В., Дедова Л.В., Мельник В.А., Иванова Л.П., Кузьмина Н.П., Завгородний С.В., Упелниек В.П. Анализ полиморфизма генома представителей синтетического вида ×*Trititrigia cziczinii* Tsvel. методом AFLP. *Вавиловский журнал генетики и селекции*, 2018, 22(6): 648-653 (doi: 10.18699/VJ18.406).
73. Дивашук М.Г., Крупин П.Ю., Баженов М.С., Климушина М.В., Белов В.И., Семенова Е.В., Карлов Г.И. Молекулярно-генетический анализ состава запасных белков в образцах коллекции пшенично-пырейных гибридов. *Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии*, 2012, 5: 29-37.
74. Белов В.И., Иванова Л.П., Завгородний С.В., Упелниек В.П. Селекционно-генетические ресурсы отрастающих промежуточных пшенично-пырейных гибридов (2*n* = 56). *Бюллетень Главного ботанического сада*, 2013, 4(199): 49-55.
75. Крупин П.Ю., Дивашук М.Г., Белов В.И., Жемчужина А.И., Коваленко Е.Д., Упелниек В.П., Карлов Г.И. Исследование промежуточных пшенично-пырейных гибридов на устойчивость к листовой ржавчине. *Сельскохозяйственная биология*, 2013, 48(1): 68-73 (doi: 10.15389/agrobiology.2013.1.68rus).
76. Крупин П.Ю., Дивашук М.Г., Баженов М.С., Гриценко Л.А., Тараканов И.Г., Упелниек В.П., Белов В.И., Почтовый А.А., Старикова Е.В., Кхуат Тхи Май Л., Климушина М.В., Давыдова А.Н., Карлов Г.И. Полиморфизм реакции проростков пшенично-пырейных гибридов на засоление. *Сельскохозяйственная биология*, 2013, 48(5): 44-53 (doi: 10.15389/agrobiology.2013.5.44rus).
77. Kocheshkova A.A., Kroupin P.Y., Bazhenov M.S., Karlov G.I., Pochtovyy A.A., Divashuk M.G., Upelniek V.P., Belov V.I. Pre-harvest sprouting resistance and haplotype variation of *ThVp*-1 gene in the collection of wheat-wheatgrass hybrids. *PLoS ONE*, 2017, 12(11): e0188049 (doi:

10.1371/journal.pone.0188049).
78. Liu J., Chang Z., Zhang X., Yang Z., Li X., Jia J., Zhan H., Guo H., Wang J. Putative *Thinopyrum intermedium*-derived stripe rust resistance gene *Yr50* maps on wheat chromosome arm 4BL. *Theor. Appl. Genet.*, 2013, 126(1): 265-274 (doi: 10.1007/s00122-012-1979-3).
79. Zhan H., Zhang X., Li G., Pan Z., Hu J., Li X., Qiao L., Jia J., Guo H., Chang Z., Yang Z. Molecular characterization of a new wheat-*Thinopyrum intermedium* translocation line with resistance to powdery mildew and stripe rust. *Int. J. Mol. Sci.*, 2015, 16(1): 2162-2173 (doi: 10.3390/ijms1601216).
80. Wang Y., Wang H. Characterization of three novel wheat-*Thinopyrum intermedium* addition lines with novel storage protein subunits and resistance to both powdery mildew and stripe rust. *J. Genet. Genomics*, 2016 43(1): 45-48 (doi: 10.1016/j.jgg.2015.10.004).
81. Salina E.A., Adonina I.G., Stasyuk A.I., Leonova I.N., Badaeva E.D., Shishkina A.A., Kroupin P.Y., Divashuk M.G., Starikova E.V., Khuat T.M.L., Karlov G.I., Syukov V.V. A *Thinopyrum intermedium* chromosome in bread wheat cultivars as a source of genes conferring resistance to fungal diseases. *Euphytica*, 2015, 204(1): 91-101 (doi: 10.1007/s10681-014-1344-5).
82. Sibikeev S.N., Druzhin A.E., Badaeva E.D., Shishkina A.A., Dragovich A.Y., Gultyaeva E.I., Kroupin P.Y., Karlov G.I., Khuat T.M., Divashuk M.G. Comparative analysis of *Agropyron intermedium* (Host) Beauv 6Agi and 6Agi2 chromosomes in bread wheat cultivars and lines with wheat—wheatgrass substitutions. *Russ. J. Genet.*, 2017, 53(3): 314-324 (doi: 10.1134/s1022795417030115).
83. Davoyan R.O., Bebyakina I.V., Davoyan E.R., Zinchenco A.N., Zubanova Y.S., Mikov D.S. Introgression of common wheat lines with genetic material of *Agropyron glaucum*. *Russian Journal of Genetics: Applied Research*, 2016, 6(1): 54-61 (doi: 10.1134/s2079059716010056).
84. Friebe B., Jiang J.M., Raupp W.J., McIntosh R.A., Gill B.S. Characterization of wheat alien translocations conferring resistance to diseases and pests: current status. *Euphytica*, 1996, 91(1): 59-87 (doi: 10.1007/bf00035277).
85. Liu W., Seifers D.L., Qi L.L., Friebe B., Gill B.S. A compensating wheat-*Thinopyrum intermedium* Robertsonian translocation conferring resistance to wheat streak mosaic virus and *Triticum* mosaic virus. *Crop Sci.*, 2011, 51(6): 2382-2390 (doi: 10.2135/cropsci2011.03.0118).
86. Danilova T.V., Zhang G., Liu W., Friebe B., Gill B.S. Homoeologous recombination-based transfer and molecular cytogenetic mapping of a wheat streak mosaic virus and *Triticum* mosaic virus resistance gene *Wsm3* from *Thinopyrum intermedium* to wheat. *Theor. Appl. Genet.*, 2017, 130(3): 549-556 (doi: 10.1007/s00122-016-2834-8).
87. Banks P., Larkin P., Bariana H., Lagudah E., Appels R., Waterhouse P., Brettell R., Chen X., Xu H., Xin Z., Qian Y., Zhou X., Cheng Z., Zhou G. The use of cell culture for subchromosomal introgressions of barley yellow dwarf virus resistance from *Thinopyrum intermedium* to wheat. *Genome*, 1995, 38(2): 395-405 (doi: 10.1139/g95-051).
88. Lang T., La S., Li B., Yu Z., Chen Q., Li J., Yang E., Li G., Yang Z. Precise identification of wheat—*Thinopyrum intermedium* translocation chromosomes carrying resistance to wheat stripe rust in line Z4 and its derived progenies. *Genome*, 2018, 61(3): 177-185 (doi: 10.1139/gen-2017-0229).
89. Huang Q., Li X., Chen W.Q., Xiang Z.P., Zhong S.F., Chang Z.J., Zhang M., Zhang H.Y., Tan F.Q., Ren Z.L., Luo P.G. Genetic mapping of a putative *Thinopyrum intermedium*-derived stripe rust resistance gene on wheat chromosome 1B. *Theor. Appl. Genet.*, 2014, 127(4): 843-853 (doi: 10.1007/s00122-014-2261-7).
90. Luo P.G., Luo H.Y., Chang Z.J., Zhang H.Y., Zhang M., Ren Z.L. Characterization and chromosomal location of *Pm40* in common wheat: a new gene for resistance to powdery mildew derived from *Elytrigia intermedium*. *Theor. Appl. Genet.*, 2009, 118(6): 1059-1064 (doi: 10.1007/s00122-009-0962-0).
91. He R., Chang Z., Yang Z., Yuan Z., Zhan H., Zhan X., Liu J. Inheritance and mapping of powdery mildew resistance gene *Pm43* introgressed from *Thinopyrum intermedium* into wheat. *Theor. Appl. Genet.*, 2009, 118(6): 1173-1180 (doi: 10.1007/s00122-009-0971-z).
92. Fedak G., Han F. Characterization of derivatives from wheat—*Thinopyrum* wide crosses. *Cytogenet. Genome Res.*, 2005, 109(1-3): 350-359 (doi: 10.1159/000082420).
93. Zhang Z.Y., Xu J.S., Xu Q.J., Larkin P., Xin Z.Y. Development of novel PCR markers linked to the BYDV resistance gene *Bdv2* useful in wheat for marker assisted selection. *Theor. Appl. Genet.*, 2004, 109(2): 433-439 (doi: 10.1007/s00122-004-1649-1).
94. Ayala-Navarrete L., Tourton E., Mechanicos A.A., Larkin P.J. Comparison of *Thinopyrum intermedium* derivatives carrying barley yellow dwarf virus resistance in wheat. *Genome*, 2009, 52(6): 537-546 (doi: 10.1139/g09-028).
95. Zhang Z.Y., Lin Z.S., Xin Z.Y. Research progress in BYDV resistance genes derived from wheat and its wild relatives. *J. Genet. Genomics*, 2009, 36(9): 567-573 (doi: 10.1016/s1673-8527(08)60148-4).
96. Friebe B., Qi L.L., Wilson D.L., Chang Z.J., Seifers D.L., Martin T.J., Fritz A.K., Gill B.S. Wheat—*Thinopyrum intermedium* recombinants resistant to wheat streak mosaic virus and *Triticum* mosaic virus. *Crop Sci.*, 2009, 49(4): 1221-1226 (doi: 10.2135/cropsci2008.09.0513).
97. Friebe B., Mukai Y., Dhaliwal H.S., Martin T.J., Gill B.S. Identification of alien chromatin

specifying resistance to wheat streak mosaic and greenbug in wheat germplasm by C-banding and in situ hybridization. *Theor. Appl. Genet.*, 1991, 81(3): 381-389 (doi: 10.1007/bf00228680).
98. Larkin P.J., Newell M.T., Hayes R.C., Aktar J., Norton M.R., Moroni S.J., Wade L.J. Progress in developing perennial wheats for grain and grazing. *Crop and Pasture Science*, 2014, 65(11): 1147-1164 (doi: 10.1071/CP13330).
99. Lloyd S. *Perennial wheat. Independent Project in Biology*. 2015. Режим доступа: http://stud.epsilon.slu.se/7778/. Без даты.
100. Kuzmanovic L., Gennaro A., Benedettelli S., Dodd I.C., Quarrie S.A., Ceoloni C. Structural-functional dissection and characterization of yield-contributing traits originating from a group 7 chromosome of the wheatgrass species *Thinopyrum ponticum* after transfer into durum wheat. *J. Exp. Bot.,* 2014, 65(2): 509-525 (doi: 10.1093/jxb/ert393).
101. Shen X., Ohm H. Molecular mapping of *Thinopyrum*-derived Fusarium head blight resistance in common wheat. *Mol. Breeding*, 2007, 20(2): 131-140 (doi: 10.1007/s11032-007-9079-9).
102. Forte P., Virili M.E., Kuzmanovi L., Moscetti I., Gennaro A., D'Ovidio R., Ceoloni C. A novel assembly of *Thinopyrum ponticum* genes into the durum wheat genome: pyramiding Fusarium head blight resistance onto recombinant lines previously engineered for other beneficial traits from the same alien species. *Mol. Breeding*, 2014, 34(4): 1701-1716 (doi: 10.1007/s11032-014-0175-3).
103. Singh M., Mallick N., Chand S., Kumari P., Sharma J., Sivasamy M., Jayaprakash P., Prabhu K., Jha S., Vinod Marker-assisted pyramiding of *Thinopyrum*-derived leaf rust resistance genes *Lr19* and *Lr24* in bread wheat variety HD2733. *J. Genet.*, 2017, 96(6): 951-957 (doi: 10.1007/s12041-017-0859-7).
104. Li H., Chen Q., Conner R.L., Guo B., Zhang Y., Graf R.J., Laroche A., Jia X., Liu G., Chu C. Molecular characterization of a wheat—*Thinopyrum ponticum* partial amphiploid and its derivatives for resistance to leaf rust. *Genome*, 2003, 46(5): 906-913 (doi: 10.1139/g03-053).
105. Dundas I., Zhang P., Verlin D., Graner A., Shepherd K. Chromosome engineering and physical mapping of the *Thinopyrum ponticum* translocation in wheat carrying the rust resistance gene *Sr26. Crop Sci.*, 2015, 55(2): 648-657 (doi: 10.2135/cropsci2014.08.0590).
106. Mago R., Zhang P., Xia X., Zhang J., Hoxha S., Lagudah E., Graner A., Dundas I. Transfer of stem rust resistance gene *SrB* from *Thinopyrum ponticum* into wheat and development of a closely linked PCR-based marker. *Theor. Appl. Genet.*, 2019, 132(2): 371-382 (doi: 10.1007/s00122-018-3224-1).
107. McIntosh R.A., Dyck P.L., Green G.J. Inheritance of leaf rust and stem rust resistances in wheat cultivars Agent and Agatha. *Aust. J. Agric. Res.*, 1977, 28(1): 37-45 (doi: 10.1071/ar9770037).
108. Gupta S.K., Charpe A., Prabhu K.V., Haque Q.M.R. Identification and validation of molecular markers linked to the leaf rust resistance gene *Lr19* in wheat. *Theor. Appl. Genet.*, 2006, 113(6): 1027-1036 (doi: 10.1007/s00122-006-0362-7).
109. Friebe B., Jiang J., Knott D.R., Gill B.S. Compensation indices of radiation-induced wheat-*Agropyron elongatum* translocations conferring resistance to leaf rust and stem rust. *Crop Sci.*, 1994, 34(2): 400-404 (doi: 10.2135/cropsci1994.0011183x003400020018x).
110. Kim N.-S., Armstrong K., Knott D.R. Molecular detection of *Lophopyrum* chromatin in wheat-*Lophopyrum* recombinants and their use in physical mapping of chromosome 7D. *Theor. Appl. Genet.*, 1993, 85(5): 561-567 (doi: 10.1007/bf00220914).
111. Chen G., Zheng Q., Bao Y., Liu S., Wang H., Li X. Molecular cytogenetic identification of a novel dwarf wheat line with introgressed *Thinopyrum ponticum* chromatin. *J. Biosci.*, 2012, 37(1): 149-155 (doi: 10.1007/s12038-011-9175-1).
112. Pozniak C., Knox R., Clarke F., Clarke J. Identification of QTL and association of a phytoene synthase gene with endosperm color in durum wheat. *Theor. Appl. Genet.*, 2007, 114: 525-537 (doi: 10.1007/s00122-006-0453-5).
113. Liu L., Luo Q., Li H., Li B., Li Z., Zheng Q. Physical mapping of the blue-grained gene from *Thinopyrum ponticum* chromosome 4Ag and development of blue-grain-related molecular markers and a FISH probe based on SLAF-seq technology. *Theor. Appl. Genet.*, 2018, 131(11): 2359-2370 (doi: 10.1007/s00122-018-3158-7).
114. Wang R. Diploid perennial intergeneric hybrids in the tribe *Triticeae*. III. Hybrids among *Secale montanum*, *Pseudoroegneria spicata*, and *Agropyron mongolicum*. *Genome*, 1987, 29(1): 80-84 (doi: 10.1139/g87-014).
115. Qin L., Liang Y., Yang D., Xia G., Liu S. Characterisation of low molecular weight glutenin subunit genes from *Pseudoroegneria spicata* and *Pd. strigosa*. *J. Appl. Genet.*, 2015, 56(1): 27-35 (doi: 10.1007/s13353-014-0229-6).
116. Yang Z.J., Zhang T., Liu C., Li G.R., Zhou J.P., Zhang Y., Ren Z.L. Identification of wheat—*Dasypyrum breviaristatum* addition lines with stripe rust resistance using C-banding and genomic in situ hybridization. In: *The 11th International wheat genetics symposium proceedings* /R. Appels, R. Eastwood, E. Lagudah, P. Langridge, M. Mackay, L. McIntyre, P. Sharp (eds.). Sydney University Press, Sydney, 2008: 1-2.
117. Liu C., Qi L., Liu W., Zhao W., Wilson J., Friebe B., Gill B. Development of a set of compensating *Triticum aestivum-Dasypyrum villosum* Robertsonian translocation lines. *Genome*, 2011, 54(10): 836-844 (doi: 10.1139/g11-051).

118. Li G.-R., Zhao J.-M., Li D.-H., Yang E.-N., Huang Y-.F., Liu C., Yang Z.-J. A novel wheat—*Dasypyrum breviaristatum* substitution line with stripe rust resistance. *Cytogenet. Genome Res.*, 2014, 143(4): 280-287 (doi: 10.1159/000366051).
119. Wang H., Yu Z., Li B., Lang T., Li G., Yang Z. Characterization of new wheat—*Dasypyrum breviaristatum* introgression lines with superior gene(s) for spike length and stripe rust resistance. *Cytogenet. Genome Res.*, 2018, 156: 117-125 (doi: 10.1159/000493562).
120. Wang H., Zhang H., Li B., Yu Z., Li G., Zhang J., Yang Z. Molecular cytogenetic characterization of new wheat—*Dasypyrum breviaristatum* introgression lines for improving grain quality of wheat. *Front. Plant Sci.*, 2018, 9: 365 (doi: 10.3389/fpls.2018.00365).
121. Gradzielewska A. The genus *Dasypyrum*—part 2. *Dasypyrum villosum* —a wild species used in wheat improvement. *Euphytica*, 2006, 152(3): 441-454 (doi: 10.1007/s10681-006-9245-x).
122. De Pace C., Vaccino P., Cionini P.G., Pasquini M., Bizzarri M., Qualset C.O. *Dasypyrum*. In: *Wild crop relatives: genomic and breeding resources. Cereals* /C. Kole (ed.). Springer, Berlin, 2011: 185-292 (doi: 10.1007/978-3-642-14228-4).
123. Uslu E., Miller T.E., Rezanoor N.H., Nicholson P. Resistance of *Dasyryrum villosum* to the cereal eyespot pathogens *Tapesia yallundae* and *Tapesia acuformis. Euphytica*, 1998, 103: 203-209 (doi: 10.1023/A:1018340018838).
124. Bizzarri M., Pasquini M., Matere A., Sereni L., Vida G., Sepsi A., Molnar-Lang M., De Pace C. *Dasypyrum villosum* 6V chromosome as source of adult plant resistance to *Puccinia triticina* in wheat. *Proc. the 53rd Italian society of agricultural genetics annual congress.* Torino, Italy, 2009: 16-19.
125. Zhao W., Qi L., Gao X., Zhang G., Dong J., Chen Q., Friebe B., Gill B. Development and characterization of two new *Triticum aestivum-Dasypyrum villosum* Robertsonian translocation lines T1DS.1V#3L and T1DL.1V#3S and their effect on grain quality. *Euphytica*, 2010, 175(3): 343-350 (doi: 10.1007/ s10681-010-0177-0).
126. Zhang R.Q., Hou F., Feng Y.G., Zhang W., Zhang M.Y., Chen P.D. Characterization of a *Triticum aestivum-Dasypyrum villosum* T2VS.2DL translocation line expressing a longer spike and more kernels traits. *Theor. Appl. Genet.*, 2015, 128(12): 2415-2425 (doi: 10.1007/s00122-015-2596-8).
127. Zhang R., Fan Y., Kong L., Wang Z., Wu J., Xing L., Cao A., Feng Y. *Pm62*, an adult-plant powdery mildew resistance gene introgressed from *Dasypyrum villosum* chromosome arm 2VL into wheat. *Theor. Appl. Genet.*, 2018, 131(12): 2613-2620 (doi: 10.1007/s00122-018-3176-5).
128. Huang D.H., Lin Z.S., Chen X., Zhang Z.Y., Chen C.C., Cheng S.H., Xin Z. Molecular characterization of a *Triticum durum-Haynaldia villosa* amphiploid and its derivatives for resistance to *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici. Agricultural Sciences in China*, 2017, 6(5): 513-521 (doi: 10.1016/s1671-2927(07)60077-7).
129. Zhang J., Jiang Y., Wang Y., Guo Y., Long H., Deng G., Chen Q., Xuanet P. Molecular markers and cytogenetics to characterize a wheat-*Dasypyrum villosum* 3V (3D) substitution line conferring resistance to stripe rust. *PLoS ONE*, 2018, 13(8): e0202033 (doi: 10.1371/journal.pone.0202033).
130. Yildirim A., Jones S.S., Murray T.D. Mapping a gene conferring resistance to *Pseudocercosporella herpotrichoides* on chromosome 4V of *Dasypyrum villosum* in a wheat background. *Genome*, 1998, 41(1): 1-6 (doi: 10.1139/g97-092).
131. Yildirim A., Jones S.S., Murray T.D., Line R.F. Evaluation of *Dasypyrum villosum* populations for resistance to cereal eyespot and stripe rust pathogens. *Plant Dis.*, 2000; 84(1): 40-44 (doi: 10.1094/PDIS.2000.84.1.40).
132. Zhang Q., Li Q., Wang X., Wang H., Lang S., Wang Y, Wang S., Chen P., Liu D. Development and characterization of a *Triticum aestivum-Haynaldia villosa* translocation line T4VS.4DL conferring resistance to wheat spindle streak mosaic virus. *Euphytica*, 2005, 145(3): 317-332 (doi: 10.1007/s10681-005-1743-8).
133. Zhang R.Q., Sun B.X., Chen J., Cao A.Z., Xing L.P., Feng Y.G., Lan C., Chen P. *Pm55*, a developmental-stage and tissue specific powdery mildew resistance gene introgressed from *Dasypyrum villosum* into common wheat. *Theor. Appl. Genet.*, 2016, 129(1): 1975-1984 (doi: 10.1007/s00122-016-2753-8).
134. Chen P.D., Qi L.L., Zhou B., Zhang S.Z., Liu D.J. Development and molecular cytogenetic analysis of wheat *Haynaldia villosa* 6VS/6AL translocation lines specifying resistance to powdery mildew. *Theor. Appl. Genet.*, 1995, 91(6-7): 1125-1128 (doi: 10.1007/BF00223930).
135. Pumphrey M., Jin Y., Rouse M., Qi L.L., Friebe B., Gill B.S. Resistance to stem rust race TTKS in wheat relative *Haynaldia villosa. Proc. the 11th international wheat genetics symposium* /R. Appels, E. Lagudah, P. Langridge, M. Mackay (eds.). University Press, Sydney, Australia, 2008: 151.
136. Zhang R.Q., Feng Y.G., Li H.F., Yuan H.X., Dai J.L., Cao A.Z., Xing L., Li H. Cereal cyst nematode resistance gene *CreV*, effective against *Heterodera filipjevi*, transferred from chromosome 6VL of *Dasypyrum villosum*, to bread wheat. *Mol. Breeding*, 2016, 36(9): 122 (doi: 10.1007/s11032-016-0549-9).
137. Li H., Jiang B., Wang J., Lu Y., Zhang J., Pan C., Yang X., Li X., Liu W., Li L. Mapping of novel powdery mildew resistance gene(s) from *Agropyron cristatum* chromosome 2P. *Theor. Appl. Genet.*, 2016, 130(1): 109-121 (doi: 10.1007/s00122-016-2797-9).

138. Jiang B., Liu T., Li H., Han H., Li L., Zhang J., Yang X., Zhou S., Li X., Liu W. Physical mapping of a novel locus conferring leaf rust resistance on the long arm of *Agropyron cristatum* chromosome 2P. *Front. Plant Sci.*, 2018, 9: 817 (doi: 10.3389/fpls.2018.00817).
139. Luan Y., Wang X., Liu W., Li C., Zhang J., Gao A., Wang Y., Yang X., Li L. Production and identification of wheat—*Agropyron cristatum* 6P translocation lines. *Planta*, 2010, 232(2): 501-510 (doi: 10.1007/s00425-010-1187-9).
140. Ye X., Lu Y., Liu W., Chen G., Han H., Zhang J., Yang X., Li X., Gao A., Li L. The effects of chromosome 6P on fertile tiller number of wheat as revealed in wheat—*Agropyron cristatum* chromosome 5A/6P translocation lines. *Theor. Appl. Genet.*, 2015, 128(5): 797-811 (doi: 10.1007/s00122-015-2466-4).
141. Song L., Lu Y., Zhang J., Pan C., Yang X., Li X., Liu W., Li L. Cytological and molecular analysis of wheat—*Agropyron cristatum* translocation lines with 6P chromosome fragments conferring superior agronomic traits in common wheat. *Genome*, 2016, 59(10): 840-850 (doi: 10.1139/gen-2016-0065).
142. Ma H., Zhang J., Zhang J., Zhou S., Han H., Liu W., Yang X., Li X., Li L. Development of P genome-specific SNPs and their application in tracing *Agropyron cristatum* introgressions in common wheat. *The Crop Journal*, 2018, 7(2): 151-162 (doi: 10.1016/j.cj.2018.07.003).
143. Lu M., Lu Y., Li H., Pan C., Guo Y., Zhang J., Yang X., Li X., Liu W., Li L. Transferring desirable genes from *Agropyron cristatum* 7P chromosome into common wheat. *PLoS ONE*, 2016, 11(7): e0159577 (doi: 10.1371/journal.pone.0159577).
144. Liu Z.W., Wang R.R.C., Carman J.G. Hybrids and backcross progenies between wheat (*Triticum aestivum* L.) and apomictic Australian wheatgrass [*Elymus rectisetus* (Nees in Lehm.) A. Löve and Connor]: karyotypic and genomic analyses. *Theor. Appl. Genet.*, 1994, 89(5): 599-605 (doi: 10.1007/bf00222454).
145. Oliver R.E., Cai X., Wang R.C., Xu S.S., Friesen T.L. Resistance to tan spot and *Stagonospora nodorum* blotch in wheat-alien species derivatives. *Plant Dis.*, 2008, 92(1): 150-157 (doi: 10.1094/PDIS-92-1-0150).
146. Dou Q.W., Lei Y.T., Li X.M., Mott I.W., Wang R.R.C. Characterization of alien grass chromosomes in backcross derivatives of *Triticum aestivum-Elymus rectisetus* hybrids by using molecular markers and multi-color FISH/GISH. *Genome*, 2012, 55: 337-347 (doi: 10.1139/g2012-018).
147. Cainong J., Bockus W., Feng Y., Chen P., Qi L., Sehgal S., Danilova T., Koo D., Friebe B., Gill B. Chromosome engineering, mapping, and transferring of resistance to Fusarium head blight disease from *Elymus tsukushiensis* into wheat. *Theor. Appl. Genet.*, 2015, 128(6): 1019-1027 (doi: 10.1007/s00122-015-2485-1).
148. Zeng J., Cao W., Hucl P., Yang Y., Xue A., Chi D., Fedak G. Molecular cytogenetic analysis of wheat-*Elymus repens* introgression lines with resistance to Fusarium head blight. *Genome*, 2013, 56(1): 75-82 (doi: 10.1139/gen-2012-0130).
149. Fedak G., Cao W., Wolfe D., Chi D., Xue A. Molecular characterization of Fusarium resistance from *Elymus repens* introgressed into bread wheat. *Cytology and Genetics*, 2017, 51(2): 130-133 (doi: 10.3103/s0095452717020025).
150. Friebe B., Wilson D.L., Raupp W.J., Gill B.S., Brown-Guedira G.L. Notice of release of KS04WGRC45 leaf rust-resistant hard white winter wheat germplasm. *Annu. Wheat Newsl.*, 2005, 51: 188-189.
151. Лошакова П.О., Фисенко А.В., Калмыкова Л.П., Кузнецова Н.Л., Упелниек В.П. Межродовые гибриды × *Trititrigia cziczinii* × *Elymus farctus* и перспективы их использования в селекции. *Достижения науки и техники АПК*, 2018: 32(9): 28-31.
152. Wilkinson M.D., King R., Grimaldi R. Sequence diversity and identification of novel puroindoline and grain softness protein alleles in *Elymus*, *Agropyron* and related species. *Diversity*, 2018, 10(4): 114 (doi: 10.3390/d10040114).
153. Yu Z., Wang H., Xu Y., Li Y., Lang T., Yang Z., Li G. Characterization of chromosomal rearrangement in new wheat-*Thinopyrum intermedium* addition lines carrying *Thinopyrum*-specific grain hardness genes. *Agronomy*, 2019, 9(1): 18 (doi: 10.3390/agronomy9010018).
154. Kolchanov N.A., Kochetov A.V., Salina E.A., Pershina L.A. Khlestkina E.K., Shumny V. K. Status and prospects of marker-assisted and genomic plant breeding. *Herald of the Russian Academy of Sciences*, 2017, 87(2): 125-131 (doi: 10.1134/s1019331617020113).
155. Baral K., Coulman B., Biligetu B., Fu Y.-B. Genotyping-by-sequencing enhances genetic diversity analysis of crested wheatgrass [*Agropyron cristatum* (L.) Gaertn.]. *Int. J. Mol. Sci.*, 2018, 19(9): 2587 (doi: 10.3390/ijms19092587).
156. Liu L., Luo Q., Teng W., Li B., Li H., Li Y., Li Z., Zheng Q. Development of *Thinopyrum ponticum*-specific molecular markers and FISH probes based on SLAF-seq technology. *Planta*, 2018, 247(5): 1099-1108 (doi: 10.1007/s00425-018-2845-6).

[1]ФГБНУ Всероссийский НИИ сельскохозяйственной биотехнологии,
127550 Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, 42,
e-mail: pavelkroupin1985@gmail.com ✉, divashuk@gmail.com, karlov@iab.ac.ru;

Поступила в редакцию 30 января 2019 года

[2]*ФГБОУ ВПО Российский государственный аграрный университет—МСХА им. К.А. Тимирязева,*
127550 Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49,
e-mail: pavelkroupin1985@gmail.com

Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [*Agricultural Biology*], 2019, V. 54, № 3, pp. 409-425

GENE RESOURCES OF PERENNIAL WILD CEREALS INVOLVED IN BREEDING TO IMPROVE WHEAT CROP
(review)

P.Yu. Kroupin[1, 2], *M.G. Divashuk*[1, 2], *G.I. Karlov*[1]

[1]*All-Russian Research Institute of Agricultural Biotechnology,* 42, ul. Timiryazevskaya, Moscow, 127550 Russia, e-mail pavelkroupin1985@gmail.com (✉ corresponding author), divashuk@gmail.com, karlov@iab.ac.ru;
[2]*Timiryazev Russian State Agrarian University—Moscow Agrarian Academy,* 49, ul. Timiryazevskaya, Moscow, 127550 Russia, e-mail pavelkroupin1985@gmail.com
ORCID:
Kroupin P.Yu. orcidorg/0000-0001-6858-3941 Karlov G.I. orcid.org/0000-0002-9016-103X
Divashuk M.G. orcid.org/0000-0001-6221-3659
The authors declare no conflict of interests
Acknowledgements:
Supported financially by Russian Science Foundation (grant No. 16-16-00097)
Received January 30, 2019 doi: 10.15389/agrobiology.2019.3.409eng

Abstract

The reduction of wheat genetic diversity is an urgent problem in modern wheat breeding, which is primarily due to the limited number of varieties had been used in wheat pedigree. As a result of the depletion of the genetic pool of wheat, its resistance to phytopathogens has dropped, that generally reduces the stability of the agrophytocenosis. One of the ways to expand the genetic diversity of wheat is the transfer of genes of economically valuable traits from closely related genera and species, classified into three genetic pools: primary (varieties of hard and bread wheat), secondary (*Triticum* and *Aegilops* species), tertiary (most distant *Triticeae* species). The paper presents a review of success in gene transfer of economically valuable traits into the wheat genome from wheat's wild perennial relatives of the tertiary genetic pool: *Thinopyrum*, *Dasypyrum*, *Pseudoroegneria*, *Elymus*, and *Agropyron*. Representatives of these species have different levels of ploidy (di-, tetra, hexa- and even decaploids) and combine the genomes J (= E), St, W, Y, X, V, H, P, as well as their variants. Various levels of transfer of hereditary material into the wheat genome are considered, i.e. amphidiploids, addition and substitution lines, lines with translocations and small introgressions. Special attention is paid to amphidiploids, namely wheat-wheatgrass hybrids (PPG) combining the wheat genome and a whole or a part of the wheatgrass genome. The wheat-wheatgrass hybrids are considered both as an independent objects of cultivation and as a "breeding bridge", that is, an intermediate step in the transfer of genes from wheatgrass to wheat. The transfer of large chromatin fragments carrying the target gene is often associated with the additional transfer of undesirable genes which reduce the amount and impair the quality of the final wheat products. Therefore, introgressive lines of wheat are considered the most valuable forms, having a small chromatin insertion of an alien genome carrying a useful gene. Since the genomes of the tertiary genetic pool members are the most distant from the wheat genomes, an important problem considered in the review is the production of introgressions by recombination of homeologous chromosomes. The transfer of useful genes in wheat genome from its wild relatives is illustrated by examples, that consider the introgression of genes for resistance to fungal diseases (leaf and stem rust, powdery mildew, Fusarium blight, Septoria blight), viruses (yellow dwarfism streak mosaic), mite colonization, tolerance to drought, salinity and pre-harvest sprouting, storage proteins (glutenins) and perennial lifestyle of the plant. It is noted that wild relatives can serve as donors not only of genes responsible for resistance to stress factors, but also increase yields by increasing fertility, the number of spikelets and other elements of the yield structure, as well as improving the quality of the final product due to new variants of storage proteins. Special attention is paid to the development and use of molecular and molecular cytogenic markers which allow breeders to transfer target genes or regions of chromatin, as well as to monitor their introgression into the wheat genome in segregating populations. At the same time, in practical selection, different types of markers can be successfully used, i.e. those designed for the whole chromosome or its shoulder, linked to the chromatin region carrying the target gene, as well as the marker developed directly to the nucleotide sequence of the gene itself. Whole genome sequencing and genome editing technologies is noted to play in future a significant role in introduction of genetic material of wild relatives into wheat to improve its breeding programs.

Keywords: wheat, genes, wide hybridization, *Thinopyrum*, *Dasypyrum*, *Pseudoroegneria*, *Elymus, Agropyron*, wheatgrass, wheat-wheatgrass hybrids.