

## ДИНАМИКА РАСПРОСТРАНЕНИЯ РЖАНЫХ ТРАНСЛОКАЦИЙ В ГЕНОТИПАХ РОССИЙСКИХ СОРТОВ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ *Triticum aestivum* L.

© 2023 г. А. В. Фисенко<sup>1</sup> \*, О. А. Ляпунова<sup>2</sup>, Е. В. Зуев<sup>2</sup>, А. Ю. Новосельская-Драгович<sup>1</sup> \*\*

<sup>1</sup>Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва, 119991 Россия

<sup>2</sup>Федеральный исследовательский центр, Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), Санкт-Петербург, 190000 Россия

\*e-mail: fisenko800@mail.ru

\*\*e-mail: dragova@mail.ru

Поступила в редакцию 25.10.2022 г.

После доработки 16.11.2022 г.

Принята к публикации 18.11.2022 г.

Широкое использование в селекции пшеницы сортов с транслокациями 1RS/1BL и 1RS/1AL было обусловлено их высокой комплексной устойчивостью за счет генов резистентности на 1RS-хромосомах. Многочисленные сведения о появлении новых вирулентных рас патогенов и потере генами, локализованными на 1RS, своих защитных свойств делают актуальным решение вопроса о перспективности использования обеих ржаных транслокаций в современных селекционных программах. Кроме того, использование в интрогрессивной гибридизации различных генетических источников ржаной хромосомы 1RS ставит задачу изучения разнообразия групп сцепления 1RS. Нами исследована динамика распространения ржаных транслокаций в генотипах 240 российских сортов мягкой пшеницы из трех селекционных центров РФ. Для маркирования 1RS использовались множественные аллели генов запасных белков, специфичных для 1RS. Выявлено, что гены устойчивости на 1RS по-прежнему эффективны против ряда патогенов, в частности против возбудителей мучнистой росы и стеблевой ржавчины. Прослежена динамика изменения качества зерна сортов с TR:1RS/1BL. Подтверждено статистически достоверное его улучшение у озимых сортов начиная с 2000-х гг., а у яровых сортов присутствие в генотипах TR:1RS/1BL не препятствует получению зерна с высоким уровнем качества. Показано, что в результате этих процессов во всех трех селекционных центрах идет накопление TR:1RS/1BL во времени. Показано высокое аллельное разнообразие секалин-кодирующего локуса (*Gli-B1*) на хромосоме 1RS. Однако все сорта с TR:1RS/1BL независимо от происхождения 1RS несли один и тот же аллель. Обсуждаются возможные причины такого единообразия. Транслокация 1RS/1AL в исследованных нами сортах не выявлена, обсуждаются возможные причины.

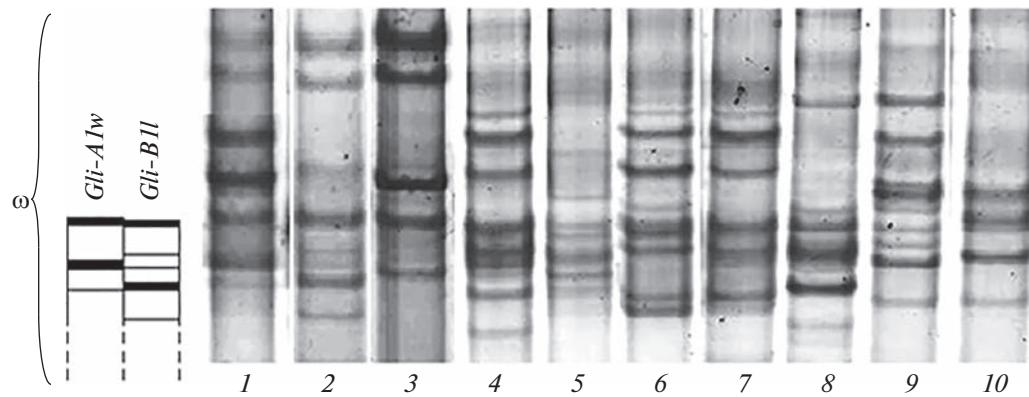
**Ключевые слова:** пшеница, ржаные транслокации, гены запасных белков.

**DOI:** 10.31857/S0016675823050053, **EDN:** FNOUIG

Мягкая пшеница является одной из важнейших сельскохозяйственных культур мира. Поэтому от ее продуктивности зависит благосостояние населения большинства стран мира. Критическим фактором в получении высокого и стабильного урожая зерна является устойчивость культивируемых сортов к биотическим и абиотическим стрессам. При поиске новых генов для улучшения пшеницы большое внимание уделяется ее диким и культурным родственникам. Одним из широко используемых доноров генов устойчивости к заболеваниям является рожь [1]. Несмотря на то, что рожь относится к видам третичного генофонда (виды, геномы которых не гомологичны геномам

пшеницы), анализ геномных последовательностей пшеницы и ржи выявил их высоко консервативную колинеарность. Однако только хромосома 1R является полностью синтетической своим гомеологам у пшеницы [2]. Вероятно поэтому на фоне большого количества линий пшеницы [3] с генетическим материалом ржи, только две из них нашли широкое применение в практике. Это транслокации, в которых участвует короткое плечо хромосомы 1R ржи — TR:1RS.1BL и TR:1RS.1AL.

Первые официальные российские сорта с TR:1RS.1BL — Кавказ и Аврора (районированные в 1970-е гг.) произошли от линии Neuzucht 14/14 (с 1RS от сорта ржи Petkus) и стали донорами этой



**Рис. 1.**  $\omega$  – зона электрофоретических спектров различных сортов пшеницы (1–3) и тритикале (4–10): 1 – сорт Богданка (несет аллельный вариант *Gli-A1w* локуса, контролирующего секалины и расположенного на коротком плече хромосомы 1R в транслокации 1RS.1AL); 2 – сорт Прохоровка (несет аллель *Gli-B11* локуса на 1RS в транслокации 1RS.1BL); 3 – сорт Безостая 1 (несет аллель *Gli-B1b* локуса, расположенного на коротком плече пшеничной хромосомы 1B); 4 – АД Зеленый; 5 – Ставропольский 2; 6 – Ставропольский 1; 7 – Ставропольский 3; 8 – Донской 2; 9 – АД 196; 10 – АД 206. Схематически представлены блоки компонентов, контролируемые *Gli-A1w*, *Gli-B11*.

транслокации для многих отечественных и зарубежных сортов [3, 4]. Сегмент 1RS обладает большим числом генов устойчивости<sup>1</sup>. В результате, первые сорта с 1RS характеризовались комплексным иммунитетом, обеспечивающим высокую урожайность, однако эти положительные свойства новых сортов сопровождались значительным снижением их качества [6–8].

Источником транслокации 1RS.1AL является сорт Amigo (1970-е гг., США), 1RS у которого получен от сорта ржи Insave F.A. [9]. С появлением TR:1RS.1AL генофонд пшеницы обогатился дополнительными генами устойчивости<sup>2</sup>. Сейчас в мире создано около 100 сортов и линий с этой транслокацией [4].

Низкое хлебопекарное качество сортов с TR:1RS/1BL связывается с отсутствием в геноме короткого плеча 1B-хромосомы (1BS), на котором находятся локусы *Glu-3* и *Gli-1*. Они кодируют низкомолекулярные глютеины и глиадины соответственно [10, 11]. Считается, что оба локуса вносят значительный вклад в качество пшеницы, положительно влияя на время развития и вязкость теста, а также на объем хлеба [12, 13].

Локусы *Glu-3* и *Gli-1* представляют собой кластеры сцепленных генов [14], характеризующиеся множественным аллелизмом. Аллельные варианты одного локуса контролируют синтез полипептидов,

которые на электрофореграмме выглядят как блоки сцепленных компонентов. Блоки различаются числом, интенсивностью, а также подвижностью входящих в них компонентов, что определяется различием в числе экспрессирующихся генов, молекулярной массе и заряде полипептидов. Для локуса *Gli-B1* на 1BS-хромосоме известно минимум 16 аллельных вариантов [15]. Такое высокое разнообразие в сочетании с разработанной интерпретацией результатов [16] используется для маркирования участков хромосом. Присутствие ржаного плеча 1RS легко выявляется по аллельному варианту *Gli-B11*, в случае TR:1RS.1BL [17] (1RS передано сортом ржи Petkus) и по *Gli-A1w* – в случае TR:1RS.1AL [18] (1RS передано рожью Insave). Белковые продукты двух аллельных вариантов легко выявляются на электрофореграмме в виде характерных различающихся между собой блоков компонентов, которые не имеют ничего общего с любым другим пшеничным блоком, так как это продукты секалин-кодирующего локуса, расположенного на 1RS, характеризующегося, как и глиадинкодирующие локусы, множественным аллелизмом [15, 17, 19] (рис. 1).

К 2000-х гг. генетикам и селекционерам удалось “разорвать” негативную сцепку “устойчивость к болезням–качество” [20], но с 1990-х гг. уже появляются сведения о потере генами на 1RS в 1RS.1BL и 1RS/1AL транслокациях своей резистентности [21, 22]. Для усиления защитных свойств новых сортов пшеницы в селекционном процессе стали использовать альтернативные источники 1R-хромосомы. Поскольку рожь является перекрестно опыляющейся культурой и характеризуется чрезвычайно высоким генетическим разнообразием [23], то в ее геноме предполагалось найти 1RS с другими аллелями генов устойчивости,

<sup>1</sup> *Lr26*, *Sr31*, *Yr9*, *Pm8* и *Dn7*, гены, контролирующие иммунитет к бурой *Puccinia tritricina* f. sp. *tritici*, стеблевой *P. graminis* f. sp. *tritici*, желтой *P. striiformis* f. sp. *tritici*, ржавчинам, мучнистой росе *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* и русской пшеничной тле *Diuraphis noxia* соответственно [5].

<sup>2</sup> *Pm17* и *SrAmi* – гены устойчивости к стеблевой ржавчине и мучнистой росе, *Gb2*, *Gb6* и *Cmc3* – гены устойчивости к тле *Schizaphis graminum* и клещу *Aceria tosicheilla* соответственно [5].

которые бы эффективно работали с современными расами патогенов. Для этой цели использовались межвидовые скрещивания пшеницы с тритикале — вида, у которого один из геномов ржаной. Учитывая высокое генетическое разнообразие ржи, можно предположить, что новые группы сцепления 1RS будут маркироваться аллелями, отличающимся от двух уже известных — *Gli-B11* и *Gli-A1w*.

В отличие от обширных исследований динамики накопления чужеродных транслокации в генофонде пшеницы из различных стран мира [1, 24, 25] подобные исследования на отечественных сортах носят ограниченный и несистемный характер, несмотря на высокую актуальность таких работ [18, 20, 26]. Было показано небольшое увеличение частоты встречаемости TR:1RS.1BL с 40 до 44% в селекционном материале Краснодарского НИИСХ за период 2003–2014 гг. А их сорта, внесенные в Госреестр в 2014 г., на 36.6% состояли из носителей этой транслокации. В селекционном материале также отмечено повышение частоты встречаемости транслокации 1RS.1AL с 2.7 до 8.5% с 2011 по 2014 гг. [20]. Исследование 20 сортов селекции БелНИИСХ позволило выявить три сорта с TR:1RS.1BL и один сорт с TR:1RS.1AL [18]. Среди яровых сортов СибНИИСХа, в родословных которых присутствовал сорт Кавказ, обнаружено только три сорта с TR:1RS.1BL [26], однако эта выборка не отражала разнообразия сибирских сортов. Значительная часть отечественных сортов остается не изученной.

Задачами нашей работы были: 1) исследование динамики чистоты встречаемости транслокаций 1RS.1AL и 1RS.1AL в современных российских сортах мягкой пшеницы в трех крупных селекционных центрах РФ, 2) выявление взаимосвязей между присутствием транслокаций и актуальной устойчивостью к болезням, а также показателями качества зерна, 3) поиск неизвестных ранее аллелей локуса *Gli-1*, маркирующих группу сцепления короткого плеча 1R-хромосомы ржи, полученной из альтернативных источников.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Проанализировано 240 сортов, созданных в регионах со значительной долей пшеницы в общей площади посевов. Это: Северокавказский регион (г. Краснодар), Нижняя Волга (г. Саратов) и Западная Сибирь (г. Омск). Большая часть изученных в работе образцов была получена от оригинаторов сортов из соответствующих научных учреждений. Образцы сорта Богданка предоставлены д. б. н. В.П. Нецветаевым. Часть современных сортов, районированных в Российской Федерации в последние годы, получена из ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР) Министерство науки и высшего образования.

Для идентификации ржаных транслокаций 1RS.1AL и 1RS.1BL, а также поиска неизвестных ранее аллелей глиадинкодирующих локусов использован метод электрофореза спирторастворимых запасных белков — глиадинов. Приготовление образцов и электрофорез в 8.3%-ном полиакриламидном геле (ПААГ) в кислом лактат-алюминиевом буфере проводили по стандартному методу [15]. В каждом сорте методом электрофореза исследовано по 100 отдельных зерновок.

Для изучения взаимосвязи между локусами *Gli-1* и *Glu-3* у сортов с транслокацией 1RS.1BL была использована база данных GRIS [27].

Для расчета показателей устойчивости к болезням (бурая, желтая и стеблевая ржавчины, септориоз, мучнистая роса, фузариоз) были использованы база данных испытаний сортов на искусственных инфекционных фонах [28, 29]. Устойчивость сортов оценивалась в баллах от 1 до 5: 1 — восприимчивый сорт, 5 — устойчивый. Для двух сравниваемых групп сортов (со ржаной транслокацией и без нее) рассчитывались усредненные баллы устойчивости к шести основным заболеваниям. Разделение сортов пшеницы на группы качества — сильные, ценные, филлеры — проведено в соответствии с описаниями сортов в Госреестре [30].

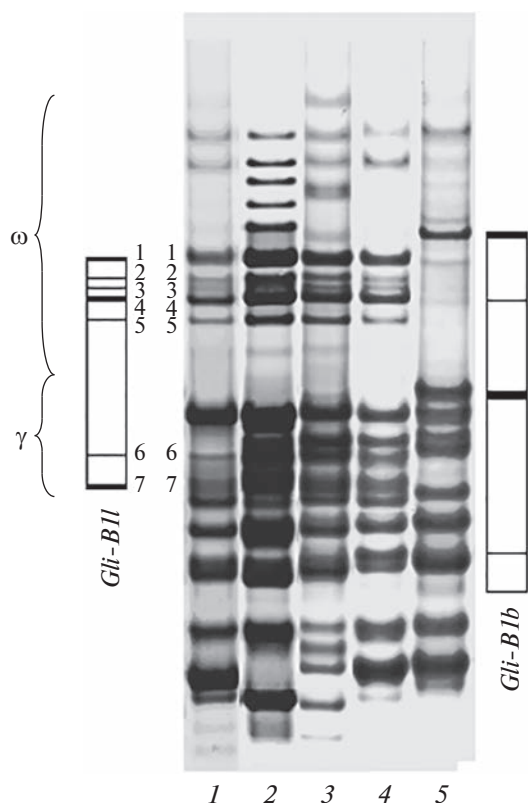
Достоверность различий групп сортов по качеству оценивалась по критерию Стьюдента, а по устойчивости — по  $\chi$ -критерию Ван-дер-Вардена.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### Транслокация 1RS.1BL (TR:1RS.1BL)

*Транслокация 1RS.1BL в озимых сортах мягкой пшеницы, созданные в Национальном центре зерна им. П.П. Лукьяненко (г. Краснодар)*

Изучено 120 озимых сортов мягкой пшеницы, созданных с 1958 по 2021 гг. Сорта разделены на четыре группы: 1) сорта советской селекции (1958–1989 гг.), 2) сорта, созданные в 1990-е годы, 3) сорта, созданные в 2000-е гг. и 4) сорта селекции 2010-х гг. (табл. 1). Выявлено, что частота встречаемости 1RS.1BL-транслокации, маркируемой аллелем *Gli-B11* неуклонно растет: от 20% в сортах 1-й группы до 59.5% в сортах 4-й группы (табл. 1). Как отмечалось выше, TR:1RS.1BL попала в краснодарские сорта из четырех разных источников: это сорта Кавказ и Аврора (1RS от ржи “Petkus”) и три разных сорта тритикале (см. примеч. табл. 1). Исследования электрофоретических спектров запасных белков у 15 сортов озимых тритикале, позволило показать их широкое разнообразие, которое контролируется разными аллельными вариантами локуса на 1RS (рис. 1). Учитывая эти данные, а также высокое разнообразие сортов ржи [23, 31], ожидалось, что 1R-хромосомы, полученные из разных источников, будут отличаться аллельными вариантами от *Gli-B11*. Однако все



**Рис. 2.** Электрофоретические спектры сортов Яшуклянка (1), Княжна (2), Тая (3), Кавказ (4). Сорт-стандарт Безостая 1 (5). Схематически указаны компоненты спектра, контролируемые аллельным вариантом *Gli-B1I* на коротком плече хромосомы 1R и *Gli-B1b* (Безостая 1), контролируемые пшеничным коротким плечом 1RS.  $\gamma$  и  $\omega$  – общепринятые обозначения зон спектра.

проанализированные сорта независимо от источника получения 1R-хромосомы, характеризовались блоком электрофоретических компонентов, контролируемым аллельным вариантом локуса *Gli-B1I*, который маркирует короткое плечо хромосомы 1R, полученной от ржи “Petkus” (рис. 2)<sup>3</sup>. Было показано, что из 23 наиболее известных в мире в 1980-е годы сортов с 1RS, предположительно полученной из разных источников, только у некоторых зерновок сорта Weique наблюдался аллель, отличный от аллеля *Gli-B1I* [32].

Для уточнения группы сцепления, маркируемой аллелем *Gli-B1I*, нами проведено сопоставление аллелей локусов *Gli-B1* и *Glu-B3* у 19 транслокационных сортов 1RS.1BL с использованием базы данных GRIS [27]. Показано, что аллелю *Gli-B1I* во всех случаях соответствует аллель *Glu-B3j*, образуя группу

<sup>3</sup> Генетический контроль компонентов, контролируемых локусом *Gli-B1I*, был определен с помощью гибридологического исследования [17].

сцепления *Gli-B1I/Glu-B3j*, служащую надежным маркером транслокации 1RS.1BL.

Один и тот же аллель локуса *Gli-B1*, наблюдаемый у всех исследованных сортов с TR:1RS.1BL, несмотря на разное происхождение 1RS в них позволяет сделать ряд предположений о причинах возникновения такого единообразия. И наиболее очевидное из них – это межгеномные взаимодействия, ограничивающие существующее аллельное разнообразие *Gli-B1* ржи и тритикале единственным конкурентоспособным аллелем *Gli-B1I* для полноценного функционирования генетического материала ржи в геноме пшеницы. Косвенным подтверждением этого предположения является тот факт, что несмотря на активное привлечение рода *Secale* в селекционные программы и получение большого числа линий с генетическим материалом ржи [4, 31], только две из них (кроме 1RS.1BL и 1RS.1AL) получили некоторое распространение – это 4BS.4BL-2RL с генами *Lr25* и *Pm7*, отмеченная у ряда североамериканских сортов [33], и 6D.6RL, обнаруженная у китайского сорта Xiao Yan 6 [34, 35].

Еще одна теоретическая возможность появления одного и того же 1RS плеча у 1RS.1BL сортов – это случайное участие в сложных межвидовых гибридах линий пшеницы с *Gli-B1I* аллелем.

Преодоление патогенами защитных свойств растений с 1RS.1BL и 1RS.1AL [21, 22] должно было повлиять на постепенное их вымывание из популяции современных сортов. Однако мы наблюдаем существенное увеличение частоты их встречаемости во времени (табл. 1), что ставит вопрос об их реальной устойчивости к патогенам. Нами проанализирована устойчивость сортов, районированных начиная с 1990-х гг. с TR:1RS.1BL, и ее отсутствие к шести основным заболеваниям по данным [28, 29] (табл. 2). Для каждой группы сортов рассчитаны усредненные баллы устойчивости к каждому заболеванию, при этом расы патогенов, меняющиеся во времени, не учитывались. Согласно данным табл. 2 устойчивость к двум заболеваниям – стеблевой ржавчине и мучнистой росе, у группы сортов с TR:1RS/1BL статистически достоверно превосходит таковую у сортов без TR:1RS.1BL. То есть с высокой долей вероятности можно предположить, что в Северо-Кавказском регионе гены *Sr31* и *Pm8* остаются эффективными против большинства рас обоих типов патогенов.

Положительное влияние 1RS.1BL на устойчивость к мучнистой росе отмечено также у современных сортов Беларуси с этой транслокацией [36]. Что касается остальных четырех заболеваний, то наши данные подтверждают, что устойчивость к ним, определяемая генами на 1RS.1BL, уже преодолена новыми вирулентными биотипами соответствующих возбудителей [1].

**Таблица 1.** Наличие ржаной транслокации 1RS.1BL, маркируемой аллелем *Gli-B11*, в краснодарских, саратовских и омских сортах разных периодов селекции

Годы районирования	Названия сортов		Сортов всего/с <i>Gli-B11</i>	Частота сортов с 1RS.1BL (%)
	без транслокации	с транслокацией		
<b>КРАСНОДАР</b>				
1958–1989	Безостая 1, Краснодарские 6, 39, 46, 57, Исток, Замена, Дружина, Криница, Олимпия, Павловка, Ранняя 12, Полукарликовая 49, Северокубанка, Северокубанская 43, Спартанка	Аврора, Безостая 2, Кавказ, Массив	20/4	20.0
1990–1999	Дельта, Деметра, Зимородок, Краснодарские 70, 90, Даха, Крошка, Леда, Ника Кубани, Олимпия 2, Офелия, Победа 50, Руфа, Скифянка, Соратница, Уманка, Эхо, Югина, Юна	Горлица, Княжна, Купава, Половчанка, Хазарка	24/5	20.8
2000–2009	Батько, Виза, Горянка, Грация, Есаул, Зимница, Зимтра, Краснодарская 99, Кума, Ласточка, Лебедь***, Лига 1, Лира, Москвич, Нота, Палпич, Память, Русса, Старшина, Фишт, Юбилейная 100, Юнона	Айвина, Веда*, Дея, Афина, Вита, Дока, Восторг, Иришка, Красота, Мафэ, Тая, Миллениум, Первица, Селянка, Фортуна, Файл, Яшкулянка	39/17	43.6
2010–2021	Бригада, Вершина*, Гром, Доля, Морозко, Протон, Сила, Табор, Трио, Этнос, Юмпа, Дуплет, Сварог, Собербаш, Еланчик	Адель, Алексеич, Баграт, Безостая 100, Васса, Гурт**, Курень*, Курс, Юка*, Стан, Лауреат, Ольхон**, Уруп, Вид, Антонина, Ваня, Веха, Жива**, Степь, Велена, Каравай, Тимирязевка 150	37/22	59.5
<b>САРАТОВ</b>				
1920–1940	Альбидум 604, 721, 24, Лютесценс 62, 55/11, 53/12, Эритроспермум 341, Сарроза, Саррубра, Полтавка, Русская, Селивановский Русак, Междуреченская, Милоградовка	–	14/0	0
1940–1976	Альбидум 21, 43, 1616, 1697, Лютесценс 53/12, 758, Стекловидная 1, Саратовские 210, 29, 33, 36, 38, 39, 42, 44	–	15/0	0
1979–1989	Саратовские 45, 46, 48, 49, 50, 52, 54, 55, Альбидум 28	–	9/0	0
1991–1999	Саратовские 58, 60, 62, Л-503, Л-505, Самсар, Белянка, Альбидум 29, Альбидум 188	Прохоровка	10/1	10

Таблица 1. Окончание

Годы районирования	Названия сортов		Сортов всего/с <i>Gli-B1</i>	Частота сортов с 1RS.1BL (%)
	без транслокации	с транслокацией		
2000–2021	Саратовские 64, 66, 68, 70, 73, 74, 76, Альбидум 31, 33, Добрыня, Гречанка, Фаворит, Александрит	Юго-восточная 2, Юго-восточная 4	15/2	13.3
ОМСК				
1929–1957	Ноз сибирский, Смена, Цезиум 111, 94, Лютесценс 956, Тарская 4, Чеченевская, Альбидум 3700, Мильтурум 553	–	10/0	0
1976–1989	Сибирячка 4, Нива, Лютесценс 34, Омские 9, 12, 17, 19, Сibaковская 3, Иртышанка 10	–	9/0	0
1991–1999	Омские 18, 24, 28, 29, 30, Диас 2, Нива 2, Росинка, Росинка 2	Омская 20, Омская 29	11/2	18.2
2000–2021	Памяти Азиева, Омские 32, 33, 35, 36, Омская юбилейная, Соната, Страда Сибири, Славянка Сибири, Светлана, Катюша, Боевчанка, Омская краса, Волошинка, Серебристая, Силангий, Столыпинская, Столыпинская 2, Тарская 12	Омская 37, Омская 38, Геракл, Мелодия, ОмГАУ 100, Омская 44, Сигма, Элемент 22	27/8	29.6

Примечание. \* – потомки сортов Княжна и Половчанка, полученные в результате межвидовой гибридизации пшеницы и тритикале – АД 206/Рубин//АД-17-Т-3; \*\* – потомки сорта Таня, отселектированного из гибридов межвидового скрещивания (*Тритикале* Grado/*T. aestivum*); \*\*\* – потомки сорта Яшкульянка, полученные в результате межвидовой гибридизации пшеницы и тритикале (*Тритикале* PRAG-48-4 × AD-196) × *T. aestivum* сорт Спартанка).

Таблица 2. Распределение краснодарских сортов по группам устойчивости к патогенам в зависимости от наличия/отсутствия транслокации 1RS.1BL на основе данных Каталогов сортов [28, 29]

Группы сортов	Число сортов	Средняя оценка устойчивости в группах сортов, балл					
		ржавчины			септориоз	мучн. роса	фузариоз
		бурая	желтая	стеблевая			
Сорта с 1RS.1BL	24	3.21	3.71	4.42**	3.17	4.25*	2.54
Без 1RS.1BL	35	3.31	3.09	2.87	2.83	3.49	2.09

Примечание. \* – различие между группами сортов с 1RS.1BL и без транслокации достоверно на уровне значимости  $0.01 < P < 0.05$ ; \*\* – различие между группами сортов с 1RS.1BL и без транслокации достоверно на уровне значимости  $P < 0.01$ .

Хлебопекарные свойства муки и хлеба формируются в значительной степени под воздействием генотипической среды [31, 37], на которую определяющее влияние оказывают множественные аллели шести глютенин- и шести глиадин-кодирующих локусов – *Glu-1*, *Glu-3*, *Gli-1*, *Gli-2*. [см. 14, 37]. Ухудшение качества сортов 1RS.1BL с локусами ржи на коротком плече 1R пытались исправить методами хромосомной инженерии. Для этого заменили ржаные локусы, контролируемые глиадины и глютенины, на пшеничные (*Gli-*

*B1* и *Glu-B3*). Однако в ходе работы было выявлено неаллельное положение генов пшеницы и ржи и сложное их сцепление с набором генов устойчивости (*Pm8*, *Lr26*, *Yr9* и *Sr31*), расположенных между генами запасных белков, которые должны были быть заменены. Еще одна попытка, в результате которой была отобрана двойная рекомбинантная хромосома, несущая две небольшие интеркалярные вставки и все желаемые аллели как пшеницы, так и ржи, также оказалась неудачной, т.к. возникла неожиданная связь изъятых

**Таблица 3.** Распределение краснодарских сортов по группам качества в зависимости от присутствия/отсутствия в них транслокации 1RS.1BL на основе данных Госреестра [30]

Период селекции, годы	Группа сортов	Группы качества			
		сильные и ценные		филлеры	
		<i>N</i>	%	<i>N</i>	%
1958–2009*	Сорта с 1RS.1BL	10	38.5	16	61.5
	Сорта без 1RS.1BL	36	78.3	10	21.7
2010–2021	Сорта с 1RS.1BL	20	90.9	2	9.1
	Сорта без 1RS.1BL	14	93.3	1	6.7

Примечание. \* – различие между группами сортов с 1RS.1BL и без транслокации достоверно на уровне значимости  $0.01 < P < 0.05$ , *N* – число сортов.

генетического материала ржи с генетическими факторами, контролирующими эффективность корневой системы [38, 39].

Активная работа по преодолению жесткой связи между присутствием 1RS/1BL и низким качеством велась в Краснодаре, начиная с 1990-х гг., с использованием традиционных методов. В результате появились сорта, которые наряду с присутствием TR:1RS.1BL, обладали высоким качеством зерна [20]. Некоторые сорта (Алексеич, Баграт, Безостая 100, Горлица, Дея, Стан, Жива) относились даже к разряду сильных. Используя данные Госреестра [30], мы сравнили сорта с TR:1RS.1BL и без TR:1RS.1BL по качеству. Сравнение проводилось в двух группах сортов: 1) сорта, созданные до 2010 г. и 2) сорта, созданные с 2010 по 2020 гг. (табл. 3). Установили достоверное различие в качестве муки, присущем сортам более ранней селекции, то есть наблюдается статистически достоверное преобладание сильных и ценных по качеству генотипов в группе сортов, свободных от 1RS.1BL. Сорта, созданные в последнее десятилетие, характеризуются близкими значениями показателей качества независимо от наличия или отсутствия в них TR:1RS.1BL.

Исследования интрогрессивных линий, созданных на разном пшеничном генетическом фоне, с одним и тем же генетическим материалом ржи, показали, что удачно подобранный генотип пшеницы способен нивелировать отрицательное влияние генетического материала ржи [31]. Эти данные позволяют предположить, что для современных краснодарских сортов подобран определенный генетический фон, в котором, в частности, совмещаются такие аллели *Glu*- и *Gli*-локусов, которые влияют на формирование высокого качества муки и хлеба.

#### *Транслокация 1RS.1BL в яровых сортах Нижневолжского региона*

Исследовано 63 сорта, созданных с 1924 по 2021 гг. в ФАНЦ Юго-Востока, а также в его фи-

лиалах: Краснокутской и Ершовской селекционных станциях (табл. 1). До 1990-х гг. в Саратове не зафиксировано сортов с TR:1RS/1BL, первым таким сортом стала Прохоровка (1995 г.). В 2000 г. и в 2002 г. были районированы еще два сорта с TR:1RS/1BL, маркируемой аллелем *Gli-B11* – Юго-Восточная 2 и ЮВ 4, унаследовавшие 1RS от сорта Кавказ. Среди сортов, созданных после 2000 г., 1RS.1BL встречается с частотой 13.3% (табл. 1). Низкая частота встречаемости 1RS.1BL может быть связана как со сравнительно недавним включением в селекционный процесс сортов-носителей транслокации, так и с недостаточной ценностью этого генетического материала в Нижневолжском регионе. В отношении хлебопекарного качества зерна сорта Юго-Восточная 2 и ЮВ 4 являются сильными пшеницами, т.е. это зерно самого высшего качества.

#### *Транслокация 1RS.1BL в яровых сортах Сибирского ФНЦ агробиотехнологий (г. Омск)*

Исследование 57 сортов мягкой пшеницы, созданных в период 1929–2021 гг. (табл. 1), позволило выявить, что первым сортом с TR:1RS.1BL от сорта Кавказ стал сорт Омская 20 (1993 г.). Сорт гетерогенен – только 25% зерен несет TR:1RS.1BL, представляя собой отдельный биотип сорта [15]. Необходимо отметить, что *in situ* гибридизация у сорта Омская 20 не выявила 1RS.1BL-транслокацию [26], что, вероятно связано с анализом небольшого количества зерен, в число которых не вошел биотип с TR:1RS.1BL. Позже был создан гетерогенный сорт Омская 29 (1999 г.), а в 2000-е гг. появилось сразу восемь сортов с TR:1RS.1BL (табл. 1); и только один из них гетерогенен (сорт Омская 38) по TR:1RS.1BL. Остальные же сорта гомогенны.

Судя по динамике частоты встречаемости TR:1RS.1BL у сортов 1990-х (18.2%) и 2000-х годов (29.6%), в Омске происходит накопление транслокации (табл. 1). Пять из восьми сортов с TR:1RS.1BL, созданных в 2000-х гг. – Омские 20,

29, 37, 38 и ОмГАУ 100 – обладают высоким качеством, относясь к группе сильных пшениц.

Помимо ржаных транслокаций, в селекционный процесс активно вовлекаются линии, полученные с участием генетического материала дикорастущих злаков. Так, сорта Омская 37 и Омская 38 кроме TR:1RS.1BL несут пшенично-пырейную транслокацию 7DL-7Ai, в которой сегмент хромосомы 7Ai принадлежит пырею *Agropyron elongatum* (Host) Beauv. Комплексная устойчивость этих сортов обусловлена влиянием кластеров генов, локализованных на сегментах хромосом ржи и пырея [40]. Показано, что, пирамидирование “ржаного” гена *Sr31* с другими эффективными генами *Sr* в одном генотипе обеспечивает защиту растений даже от наиболее вредоносной угандийской расы стеблевой ржавчины Ug99 [41].

### Транслокация 1RS/1AL

В трех изученных нами в настоящей работе группах сортов транслокация 1RS.1AL не обнаружена. Ранее отмечалось активное привлечение исходного материала с TR:1RS.1AL в селекционные программы Краснодарского центра [20]. Однако работа с этим материалом началась только с 2010-х годов, и, вероятно, сорта с TR:1RS.1AL могут еще появиться.

В целом среди сортов, культивируемых в РФ, данная транслокация встречается редко. Она выявлена у сорта Богданка (Белгородского НИИСХ, 2009 г.) [18] и подтверждена нашими исследованиями (рис. 2) – сорт несет аллель *Gli-A1w*. Эту транслокацию включает также и одесский сорт Княгиня Ольга [42]. В ходе мониторинга и генотипирования современных сортов РФ из более чем 500 образцов разных сортов, поступивших нам из многочисленных регионов страны в последние несколько лет, обнаружено только два сорта с аллелем *Gli-A1w* – это озимая пшеница Чорнява украинской селекции и яровая пшеница Канюк французской селекции. Наличие у сорта Канюк TR:1RS/1AL подтверждено также цитологически, с использованием С-бэндинга (Е.Д. Бадаева, личное сообщение).

Таким образом, на данный момент TR:1RS.1AL идентифицирована только у четырех сортов, районированных в России. Как показано в ряде исследований [43], наличие транслокации 1RS.1AL, в отличие от 1RS.1BL, не приводит к резкому снижению хлебопекарного качества сортов. Вероятно, ограниченное распространение этой транслокации может быть связано как с поздним включением в селекционный процесс сортов-доноров, так и неэффективностью TR:1RS.1AL в генотипах сортов в РФ.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование 240 сортов из трех крупных селекционных центров позволило показать динамику распространения TR:1RS.1BL во времени. Выявлено широкое распространение TR:1RS.1BL среди сортов нашей страны, особенно в сортах, созданных в Краснодарском центре, и частота ее встречаемости продолжает там увеличиваться со временем. В сортах, выведенных до 2000-х гг., частота встречаемости транслокации составляла 20%, а после 2010-х гг. – 59.5%. Сравнение групп сортов с TR:1RS.1BL и без нее, районированных после 1990 г. подтвердило, что устойчивость к ряду болезней до сих пор обеспечивается комплексом генов, локализованных на 1RS-хромосоме. Наряду с этим преодоление отрицательной корреляции между присутствием в геноме TR:1RS.1BL и качеством зерна, позволяет материалу со ржаной транслокацией получить преимущество в селекционном процессе.

Частоты встречаемости 1RS.1BL у яровых сортов из саратовского и омского центров значительно ниже по сравнению с озимыми сортами Краснодара; это может быть связано с более поздним включением доноров транслокации в селекционный процесс, но динамика распространения TR:1RS.1BL и здесь имеет положительную тенденцию: в Саратове частота аллеля *Gli-B1l* среди сортов, созданных после 2000 г., достигает 13.3%, а в Омске повышается с 18.2 (у сортов 1990-х гг.) до 29.6% (у сортов 2000-х гг.). Полезной особенностью сортов из Омска и Саратова является то, что наличие у них TR:1RS.1BL практически не отражается на качестве зерна, что также отвечает интересам селекции.

Положительной динамике частоты встречаемости сортов с 1RS/1BL может способствовать также и потепление климата, т.к. TR:1RS.1BL способствует повышению урожайности. Это происходит не только за счет устойчивости к ряду заболеваний, но и повышенной устойчивости растений к засухе – за счет увеличения длины корня [44], позволяющего улучшать поглощение воды и минералов из глубоких слоев почвы, так и за счет увеличения содержания пролина. Последний играет ключевую роль в устойчивости растений к стрессу, удаляя активные формы кислорода и, как молекулярный шаперон, обеспечивая активность ферментов [45]. Более высокая урожайность сортов с TR:1RS.1BL может быть связана также с влиянием хроматина ржи на задержку старения листьев после цветения – растение долго остается зеленым и, следовательно, обеспечивается поступление ассимилированного углерода



к зерну, что также играет важную роль в повышении продуктивности [46].

Транслокация 1RS.1AL только в последние годы получила некоторое распространение среди российских сортов, и ее частота в наших сортах незначительна. Причиной этого может быть сравнительно недавнее включение TR:1RS.1AL в селекционный процесс, с одной стороны, или отсутствие преимущества таких сортов – с другой.

Финансирование работы осуществлялось за счет средств Федерального бюджета, номер государственного учета РИД и ЕГИСУ НИОКТР АААА-А19-119022790099-9.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием в качестве объекта животных.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием в качестве объекта людей.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Rabinovich S.V.* Importance of wheat-rye translocations for breeding modern cultivar of *Triticum aestivum* L. // *Euphytica*. 1998. V. 100. P. 323–340. <https://doi.org/10.1023/A:10183618192>
2. *Bauer E., Schmutzer T., Barilar I. et al.* Towards a whole-genome sequence for rye (*Secale cereale* L.) // *Plant J*. 2017. V. 89. P. 853–869. <https://doi.org/10.1111/tbj.13436>
3. *Дорофеев В.Ф., Якубцинер М.М., Руденко М.И. и др.* Пшеницы мира. Л.: 1976.
4. *Schlegel R.* Current list of wheats with rye and alien introgression. V. 01.22. 2022. <http://rye-gene-map.de/rye-introgression>.
5. *McIntosh R.A., Hart G., Gale M.* Catalogue of gene symbols for wheat // *Proc. 8th Intern. Wheat Gen. Symp.* / Eds Li Z., Xin Z.Y. Beijing, China: 1993. P. 1333–1500.
6. *Lee J.H., Graybosch R.A., Peterson C.J.* Quality and biochemical effects of a 1RS.1BL wheat-rye translocation in wheat // *Theor. Appl. Genet.* 1995. V. 90. P. 105–112. <https://doi.org/10.1007/BF00221002>
7. *Kumlay A.M., Baenziger P.S., Gill K.S. et al.* Understanding the effect of rye chromatin in bread wheat // *Crop Sci*. 2003. V. 43. № 5. P. 1643–1651. <https://doi.org/10.2135/cropsci2003.1643>
8. *Чуманова Е.В., Ефремова Т.Т., Трубачеева Н.В. и др.* Хромосомный состав пшенично-ржаных линий и влияние хромосом ржи на устойчивость к болезням и на хозяйственно ценные признаки // *Генетика*. 2014. Т. 50. № 11. С. 1319–1328. <https://doi.org/10.7868/S0016675814110034>
9. *Sebesta E.E., Wood E.F.* Transfer of greenbug resistance from rye to wheat with X-rays // *Agronomy Abstracts*. Madison, WI: 1978. P. 61–62.
10. *Burnett C.J., Lorenz K.J., Carver B.F.* Effects of the 1B/1R translocation in wheat on composition and properties of grain and flour // *Euphytica*. 1995. V. 86. P. 159–166. <https://doi.org/10.1007/BF00016353>
11. *Li Z., Ren T., Yan B. et al.* A mutant with expression deletion of gene Sec-1 in a 1RS.1BL line and its effect on production quality of wheat // *PLoS One*. 2016. V. 11(1). e0146943. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.014694>
12. *Lundh G., MacRitchie F.* Size exclusion HPLC characterization of gluten protein fractions varying in bread-making potential // *J. Cereal Sci.* 1989. V. 10. P. 247–253.
13. *Liu C.-Y., Shepherd K.W.* Inheritance of B subunits of glutenin and  $\omega$ - and  $\gamma$ -gliadins in tetraploid wheats // *Theor. Appl. Genet.* 1995. V. 90. P. 1149–1157. <https://doi.org/10.1007/BF00222936>
14. *Новосельская-Драгович А.Ю.* Генетика и геномика пшеницы: запасные белки, экологическая пластичность и иммунитет // *Генетика*. 2015. Т. 51. № 5. С. 1–16.
15. *Упелниек В.П., Новосельская-Драгович А.Ю., Шишкина А.А. и др.* Лабораторный анализ белков семян пшеницы. М.: ООО “Ваш формат”, 2013. 173 с.
16. *Новосельская-Драгович А.Ю., Янковская А.А., Бадаева Е.Д.* Интрогрессии и хромосомные перестройки не влияют на активность глиадинокодирующих генов в линиях гибридов *Triticum aestivum* L. × *Aegilops columnaris* Zhuk. // *Вавилов. журн. генет. и селекции*. 2018. Т. 22. № 5. С. 507–514. <https://doi.org/18699/VJ18.388>
17. *Metakovsky E.V.* Gliadin allele identification on common wheat. II. Catalogue of gliadin allele in common wheat // *J. Genet. & Breed.* 1991. V. 45. P. 325–344.
18. *Козуб Н.А., Созинов И.А., Собко Т.А. и др.* Идентификация ржаных транслокаций у сортов озимой мягкой пшеницы Богданка и Синтетик // *Науч. ведомости. Серия Естественные науки*. 2010. Т. 15. № 12. С. 47–54.
19. *Singh N.K., Shepherd K.W., McIntosh R.A.* Linkage mapping of genes for resistance to leaf, stem and stripe rusts and  $\omega$ -secalins on the short arm of rye chromosome 1R // *Theor. Appl. Genet.* 1990. V. 80. P. 609–616. <https://doi.org/10.1007/s00122-004-1807-5>
20. *Мельникова Е.Е., Букреева Г.И., Беспалова Л.А. и др.* Динамика генетического разнообразия сортов и линий мягкой пшеницы краснодарской селекции по аллелям глиадинокодирующих локусов // *Достижения науки и техники АПК*. 2016. Т. 30. № 3. С. 51–53.
21. *Ren T.H., Yang Z.J., Yan B.J. et al.* Development and characterization of a new 1BL.1RS translocation line

- with resistance to stripe rust and powdery mildew of wheat // *Euphytica*. 2009. V. 169. P. 207–213. <https://doi.org/10.1007/s10681-009-9924-5>
22. Qi W., Tang Y., Zhu W. et al. Molecular cytogenetic characterization of a new wheat-rye 1BL/1RS translocation line expressing superior stripe rust resistance and enhanced grain yield // *Planta*. 2016. V. 244. P. 405–416. <https://doi.org/10.1094/PDIS-93-2-0124>
  23. Maraci Ö., Özkan H., Bilgin R. Phylogeny and genetic structure in the genus *Secale* // *PLoS One*. 2018. V. 13(7). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0200825>
  24. Landjeva S., Korzun V., Tsanev V. et al. Distribution of the wheat-rye translocation 1RS.1BL among bread wheat varieties of Bulgaria // *Plant Breeding*. 2006. V. 125. P. 102–104. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2006.01142.x>
  25. Yediay F.E., Baloch F.S., Kilian B., Özkan H. Testing of rye-specific markers located on 1RS chromosome and distribution of 1AL.RS and 1BL.RS translocations in Turkish wheat (*Triticum aestivum* L., *T. durum* Desf.) varieties and landraces // *Genet. Res. Crop Evol.* 2010. V. 57. P. 119–129. <https://doi.org/10.1007/s10722-009-94569>
  26. Трубочеева Н.В., Россеева Л.П., Белан И.А. и др. Особенности сортов яровой мягкой пшеницы Западной Сибири, несущих пшенично-ржаную транслокацию 1RS.1BL // *Генетика*. 2011. Т. 47. № 1. С. 18–24.
  27. GRIS. Genetic Resources Information System for Wheat and Triticale. <http://wheatpedigree.net/> (Last update: 2017-01-09).
  28. Каталог. Сорты и гибриды КНИИСХ им. П.П. Лукьяненко. Краснодар: 2009. 67 с.
  29. Каталог. Сорты и гибриды НЦЗ им. П.П. Лукьяненко. Краснодар: 2021. 135 с.
  30. Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. Т. 1. Сорты растений. М.: 2009 и 2021. <https://reestr.gossortrf.ru/>.
  31. Ren T.H., Chen F., Yan B.Ju. et al. Genetic diversity of wheat-rye 1BL.1RS translocation lines derived from different wheat and rye sources // *Euphytica*. 2012. V. 183. P. 133–146. <https://doi.org/10.1007/s10681-011-0412-3>
  32. Созинов А.А., Новосельская А.Ю., Лушникова А.А., Боданов Ю.Ф. Цитолого-биохимический анализ сортов мягкой пшеницы с замещениями и транслокациями 1В/1R в кариотипе // *Цитология и генетика*. 1987. Т. 21. № 4. С. 256–261.
  33. McIntosh R.A., Yamazaki Y., Dubcovsky J. Catalogue of gene symbols for wheat // 11th Int. Wheat Genet. Symp. 24–29 August 2008. Brisbane, Australia: 2008. 137 p.
  34. He Zhong-Hu. High molecular weight glutenin subunit composition of Chinese bread wheats // *Euphytica*. 1992. V. 64. № 1. P. 11–20. <https://doi.org/10.1002/cche.10290>
  35. Hazen S.P., Zhu L., Kim H.-S. et al. Genetic diversity of winter wheat in Shaanxi province, China, and other common wheat germplasm pools // *Genet. Resour. Crop Evol.* 2002. V. 49. № 4. P. 437–445. <https://doi.org/10.1023/A:1020670013249>
  36. Булойчик А.А., Долматович Т.В., Борзяк В.С., Волуевич Е.А. Молекулярная идентификация и эффективность генов *Lr26/Pm8* в сортообразцах мягкой пшеницы (*Triticum aestivum*) // *Весті НАН Беларусі*. 2014. Т. 2. С. 60–63.
  37. Козуб Н.А., Созинов И.А., Созинов А.А. Сопряженность 1BL/1RS-транслокации с качественными и количественными признаками у мягкой пшеницы *T. aestivum* // *Цитология и генетика*. 2001. Т. 5. С. 74–80.
  38. Lukaszewski A.J. Manipulation of the 1RS.1BL translocation in wheat by induced homoeologous recombination // *Crop Sci.* 2000. V. 40. P. 216–225.
  39. Lukaszewski A.J. Introgressions between wheat and rye // *Alien Introgression in Wheat*. Cham, Switzerland. Springer, 2015. P. 163–189. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-23494-6\\_7](https://doi.org/10.1007/978-3-319-23494-6_7)
  40. Белан И.А., Россеева Л.П., Россеев В.М. и др. Изучение хозяйственно ценных и адаптивных признаков у линий сорта яровой мягкой пшеницы Омская 37, несущих транслокации 1RS.1BL и 7DL-7Ai // *Вавилов журн. генет. и селекции*. 2012. Т. 16. № 1. С. 178–186.
  41. Шаманин В.П., Морзунов А.И., Петуховский С.Л. и др. Селекция яровой мягкой пшеницы на устойчивость к стеблевой ржавчине в Западной Сибири. Омск: ОмГАУ им. П.А. Столыпина, 2015. 175 с.
  42. Kozub N.O., Sozinov I.O., Chaika V.M. et al. Changes in allele frequencies at storage protein loci of winter common wheat under climate change // *Cytol. and Genet.* 2020. V. 54. № 4. P. 305–317. <https://doi.org/10.3103/S0095452720040076>
  43. Kumlay A.M., Baenziger P.S., Gill K.S. et al. Understanding the effect of rye chromatin in bread wheat // *Crop Sci.* 2003. V. 43. № 5. P. 1643–1651. <https://doi.org/10.2135/cropsci2003.1643>
  44. Liu H., Tang H., Ding P. et al. Effects of the 1BL/1RS translocation on 24 traits in a recombinant inbred line population // *Cereal Res. Commun.* 2020. V. 48. P. 225–232. <https://doi.org/10.1007/s42976-020-00027-y>
  45. Jang J.H., Jung W.J., Kim D.Y., Seo Y.W. cDNA-AFLP analysis of 1BL.1RS under water-deficit stress and development of wheat-rye translocation-specific markers // *N. Zel. J. Crop Hort. Sci.* 2017. V. 45. P. 150–164. <https://doi.org/10.1080/01140671.2016.1269018>
  46. Moskal K., Kowalik S., Podyma W. et al. The pros and cons of rye chromatin introgression into wheat genome // *Agronomy*. 2021. V. 11. P. 456. <https://doi.org/10.3390/agronomy11030456>

## Dynamics of Rye Translocations Frequency in Russian Common Wheat *Triticum aestivum* L. Cultivars

A. V. Fisenko<sup>a, \*</sup>, O. A. Lyapunova<sup>b</sup>, E. V. Zuev<sup>b</sup>, and A. Yu. Novoselskaya-Dragovich<sup>a, \*\*</sup>

<sup>a</sup>Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119991 Russia

<sup>b</sup>Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), St. Petersburg, 190000 Russia

\*e-mail: fisenko800@mail.ru

\*\*e-mail: dragova@mail.ru

The widespread using 1RS/1BL and 1RS/1AL translocation cultivars in wheat breeding was due to their high complex resistance provided by genes on 1RS chromosomes. Numerous data on the emergence of new virulent pathogen races that caused the loss of protective properties by genes on 1RS make it relevant to analyse the prospects for using both rye translocations in modern breeding programs. The use of various genetic sources of the 1RS rye chromosome in introgressive hybridization poses the problem of studying the diversity of 1RS linkage groups. We have studied the rye translocations dynamics in 240 genotypes of the wheat cultivars from 3 breeding centers of the Russian Federation. Multiple alleles of storage protein genes specific for 1RS were used to mark 1RS. The effectiveness of 1RS resistance genes to a number of pathogens, in particular to powdery mildew and stem rust, has been established. The grain quality dynamics of the 1RS/1BL cultivars has been traced. A statistically significant grain quality improvement of winter wheat cultivars since the 2000s has been confirmed. The spring cultivars quality does not depend on the presence of rye translocations in the genotypes. Accumulation of cultivars with TR:1RS/1BL observed in all three centers. A high allelic diversity of the secalin coding locus on 1RS chromosome was shown. However, all cultivars with rye translocations, regardless of 1RS origin, carried the same allele. Possible reasons for this uniformity are discussed. Translocation 1RS/1AL was not detected in the studied cultivars. Possible reasons are discussed.

**Keywords:** common wheat, rye translocation, storage protein genes.