

ОБЗОРНЫЕ
И ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ СТАТЬИ

УДК 633.11:575.11

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ РЕСУРС ПЫРЕЯ *Thinopyrum elongatum* (Host) D.R. Dewey
В СЕЛЕКЦИОННОМ УЛУЧШЕНИИ ПШЕНИЦЫ

© 2023 г. Т. В. Коростылева¹ *, А. Н. Шиян¹, Т. И. Одинцова¹

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

*e-mail: tatkor@vigg.ru

Поступила в редакцию 31.03.2023 г.

После доработки 11.05.2023 г.

Принята к публикации 16.05.2023 г.

Thinopyrum elongatum (Host) D.R. Dewey является ценным генетическим ресурсом, используемым в целях улучшения пшеницы методами геномной инженерии и современными генетическими технологиями, как носитель генома E, базового для рода *Thinopyrum*. Его представители успешно используются в отдаленной гибридизации и создании интрогрессивных линий для переноса генов хозяйственно ценных признаков в новые сорта пшеницы. В настоящем обзоре представлены основные генетически охарактеризованные признаки *Th. elongatum*, перенесенные или желательные для переноса в геном пшеницы: устойчивость к фузариозу, септориозу, к ржавчинным болезням, устойчивость к абиотическим факторам — переувлажнению, засолению почв, к низким температурам, а также гены, влияющие на качество хлебопекарной продукции. Рассмотрены последние результаты в области изучения генома *Th. elongatum* методами геномного и транскриптомного секвенирования.

Ключевые слова: *Thinopyrum elongatum*, устойчивость к фузариозу, устойчивость к ржавчинным болезням, устойчивость к септориозу, интрогрессивные линии, Lg-гены, геном, транскриптом.

DOI: 10.31857/S0016675823100077, **EDN:** UEEZEB

Надвигающееся глобальное потепление грозит сельскохозяйственному производству снижением экологической приспособленности культур, сменой видов и рас привычных патогенов, негативными генетическими процессами [1, 2]. Прогнозируется, что повышение температуры и изменение характера осадков усугубит негативное влияние засухи и может значительно снизить урожайность пшеницы, если не будут созданы сорта, несущие гены устойчивости к этим факторам [3, 4]. В поисках генов устойчивости селекционеры обращаются в первую очередь к сохраненным образцам стародавних сортов пшеницы из разных географических регионов, однако внутри родов *Triticum* и близкородственного *Aegilops* пул таких генов ограничен. Перспективным направлением для улучшения устойчивости пшеницы к различным стрессам является использование в исследовательских и селекционных программах многолетних видов из трибы Triticeae с более отдаленным родством с культурной пшеницей, таких как *Agropyron*, *Elymus*, *Elytrigia*, *Thinopyrum* [5–7].

Дикорастущий вид — пырей удлинённый *Thinopyrum elongatum* (Host) D.R. Dewey, является многолетним перекрестноопыляющимся злаком и считается ценным источником генов устойчивости к абиотическим и биотическим стрессам.

Вид высокоадаптивен к контрастным изменениям экологических условий: засухе, низким температурам, засолению почв и к их заболачиванию, а также устойчив к грибным заболеваниям. В последнее время, благодаря повышенному, по сравнению с пшеницами, содержанию белка в зерновке, он также активно рассматривается как потенциальный донор для улучшения технологических и питательных качеств известных сортов мягкой пшеницы.

ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ
И ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ
ПЫРЕЯ УДЛИНЕННОГО

По современным таксономическим представлениям пырей удлинённый относят к роду *Thinopyrum* A. Löve, который был отделен от более крупного рода пыреи (*Elytrigia*) в 80-х гг. прошлого века вместе с родами *Lophopyrum* и *Trichopyrum* на основе морфологических и цитогенетических данных. Обоснованность такого выделения и принадлежности пырея удлинённого к роду *Thinopyrum* была подтверждена позднее методами молекулярной филогении на основе нуклеотидных последовательностей нетранскрибируемых спейсеров 5S-rРНК [8], а также сравнением транскриптомных и геномных данных по 180 генам у

357 видов Poaceae [9]. Современная классификация дикорастущих полиплоидных видов, родственных пшенице, основана на том, что их хромосомный набор образован разным сочетанием нескольких геномов [10], о происхождении геномов разных видов рода *Thinopyrum* имеются довольно противоречивые сведения. Диплоидные представители *Thinopyrum* несут базовый для этого рода геном E, обозначаемый также E^c, J, J^c [11]. Было показано, что он является наиболее синтетическим геному D из всех известных геномов современных злаков [12–14].

Пырей удлинённый, или *Thinopyrum elongatum* (Host) D.R. Dewey, 1984 (syn.: *Lophopyrum elongatum* (Host) Á. Löve, 1980; *Elymus elongatus* (Host) Runemark, 1972; *Elytrigia elongata* (Host) Nevski., 1933; *Agropyron elongatum* (Host) Beauv., 1812) [15] определен как вид с диплоидным набором хромосом ($2n = 2x = 14$, EE), имеющий автополиплоидные тетраплоидные ($2n = 4x = 28$), гексаплоидные ($2n = 6x = 42$) и декаплоидные формы ($2n = 10x = 70$) [16, 17]. При этом в различных литературных источниках существуют противоречия в разграничении декаплоидной формы *Th. elongatum* и другого декаплоидного вида из рода *Thinopyrum* – *Th. ponticum* (Podp.) Barkworth & D.R. Dewey (syn. *Elytrigia elongata* auct. nonn.) [15, 18, 19]. Кроме того, ранее эти два вида описывали как один вид под названием *Agropyron elongatum* (Host) Beauv. [20, 21], а также как *Elytrigia elongata* (Host) Nevski [22], что следует учитывать при работе со старыми коллекциями. Нужно отметить, что также существуют сложности в определении видовой принадлежности этих пыреев из-за значительного внутривидового генетического полиморфизма, способности к широкой гибридизации и слабо выраженных морфологических различиях. Определенность вносят исследования их кариотипов с помощью методов геномной гибридизации *in situ* (FISH, GISH), с определением субгеномного состава [23, 24]. Пырей понтийский *Th. ponticum* (Podp.) Barkworth & D.R. Dewey описывается сейчас как декаплоидный вид ($2n = 10x = 70$) с различными геномными составами: автополиплоидным E^b геномом E^bE^bE^bE^bE^b [25] и аллополиплоидными – JJJJ^sJ^s [26, 27] и E^cE^bE^xStSt [28], где E^b/E^c/E^x – варианты генома J, происходящие от близкородственных геномов *Th. bessarabicum* (J^b)/*Th. elongatum* (J^c), а геном St (J^s) от близкородственного вида рода *Pseudoroegneria*.

ИСТОРИЯ И ПРАКТИКА ИСПОЛЬЗОВАНИЯ *Th. elongatum* В СЕЛЕКЦИИ ПШЕНИЦЫ

По доступности для использования в скрещивании, селекции и улучшению признаков пшеницы род *Thinopyrum* был в свое время отнесен к третьему генофонду [29]. Основную проблему при

скрещивании пшеницы и диплоидного *Th. elongatum* составляет низкая всхожесть гибридных семян поколения F₁, низкая фертильность гибридов F₁ в отличие от гибридов гексаплоидного пырея промежуточного *Th. intermedium* (Host) Barkworth & D.R. Dewey. Первое успешное скрещивание пшеницы с пыреями (*Elymus repens* (L.) Gold, syn. *Elytrigia repens* subsp. *repens* (L.) Desv. ex Nevski), а также с видами рода *Thinopyrum* удалось осуществить академику Н.В. Цицину [30]. Его целью было создание зерновой культуры с многолетней вегетацией. Н.В. Цицин в Зональном институте зернового хозяйства Нечерноземной полосы проводил работу по отдаленной гибридизации пшеницы с сизым пыреем (*Agropyron glaucum* (Desf. ex DC.) Roem. & SchulTh., syn. *Th. intermedium* (Host) Barkworth & D.R. Dewey) для получения сортов озимой мягкой пшеницы [31]. На основе 42-хромосомных форм пшенично-пырейных гибридов (ППГ) 599 и 186 Н.В. Цицин и Г.Д. Лапченко впервые успешно вывели озимые сорта мягкой пшеницы. Растения показывали средний уровень зимостойкости, отдельные селекционные линии содержали в зерне до 19% белка [32]. Для создания улучшенных сортов яровой пшеницы широко использовались линии ППГ 56 и Грекум 114 [33]. С использованием в качестве родителей *Th. elongatum* и *Th. aestivum* cv. China Spring был получен амфиплоид мягкой пшеницы с добавленным геномом E ($2n = 8x = 56$; геном AABBDDDEE) [34], позднее был создан полный набор дисомных аддитивных линий (в которых каждая хромосома *Th. elongatum* была добавлена к геному пшеницы), а также моносомные линии с рядом отдельных хромосом *Thinopyrum* [35–37].

Также академиком Цициным был создан новый синтетический вид злаков – трититригия ($\times$ *Trititrigia cziczinii* Tsvet., syn. *Triticum agropyrotriticum* Cicin, $2n = 56$), геном которой содержит 42 хромосомы мягкой пшеницы и 14 хромосом пырея, в процессе селекции которой были использованы пырей средний (*Elytrigia intermedia* (Host) Nevski) и пырей удлинённый (*E. elongata* (Host) Nevski) [38]. В продолжение работ Н.В. Цицина в Главном ботаническом саду РАН путем скрещивания различных вариантов промежуточных форм ППГ создаются сорта и стабильные по морфологическим и биологическим признакам самоопыляемые линии с различным сочетанием хозяйственно ценных признаков, таких как высокая урожайность, продуктивность колоса, скороспелость, легкий обмолот зерновок, послеуборочное отрастание генеративных побегов, высокие хлебопекарные качества муки [39, 40]. Был зарегистрирован и предлагается к внедрению в сельхозпроизводство перспективный сорт трититригии Памяти Любимовой, сочетающий качества высокоурожайной зерновой и кормовой культуры [41]. Отличительная особенность сорта, привнесенная из генофонда пырея – интенсивное послеуборочное отрастание

новых побегов, позволяющая за вегетационный период снимать до трех укосов зеленой массы.

ГЕНЫ УСТОЙЧИВОСТИ К ФИТОПАТОГЕНАМ

В российской и мировой практике пырей удлиненный в основном используется в качестве источника генов устойчивости к грибным болезням [33]. Исследования устойчивости *Th. elongatum* к грибным заболеваниям показали, что этот вид несет на длинном плече хромосомы 7 (7EL) участок с локусом высокоэффективной устойчивости к фузариозу колоса (fusarium head blight, FHB) [42, 43], в нем также была локализована устойчивость к листовой (Lr19 и Lr29) и стеблевой (Sr25 и Sr43) ржавчине [44, 45]. Сообщалось также, что устойчивость к FHB может локализоваться и на хромосоме 1E *Th. elongatum*, передавшей этот признак в дисомную аддитивную линию твердой пшеницы DGE-1 [46]. В селекционной работе успешно применяются транслокационные линии, несущие гены устойчивости *Th. elongatum* к бурой и стеблевой ржавчине, оказывающей значительное влияние на урожайность пшеницы — *Lr19/Sr25*, *Lr24/Sr24*, *Lr29* [47]. Работы по переносу генов устойчивости к болезням от *A. elongatum* в геном мягкой пшеницы были проведены в США [48, 49] и Китае [50]. В актуальных российских сортах пшеницы преимущественно использованы транслокации с генами *Lr19/Sr25* [51].

В Омском аграрном университете им. П.А. Столыпина с 1990-х гг. велась работа по созданию ППГ на основе *Th. elongatum* (syn. *Agropyron elongatum* (HosTh.) Beauv.), были созданы яровые ППГ разных поколений — 380 образцов, а также 490 интрогрессивных линий на основе этих ППГ [52]. В 2012–2017 гг. на естественном инфекционном фоне при усилении поражения пшеницы грибными болезнями были выделены устойчивые линии ППГ: к мучнистой росе, бурой и стеблевой ржавчине, к листовой и колосовой форме септориоза, с групповой устойчивостью к ржавчинным болезням. Генетический анализ показал присутствие в интрогрессивных линиях от одного до трех генов устойчивости к бурой ржавчине, отличных от известных *Lr19*, *Lr24*, *Lr29* [53]. В результате был создан набор перспективных линий с генами *Th. elongatum*, сочетающих такие признаки как сокращенный период вегетации, высокая урожайность, устойчивость к комплексу болезней, в том числе и к возбудителям септориоза *Parastagonospora nodorum* (Berk.) Quaedvl. и *Septoria tritici* Desm [54].

УСТОЙЧИВОСТИ *Th. elongatum* К АБИОТИЧЕСКИМ СТРЕССАМ

Генофонд *Th. elongatum*, помимо устойчивости к патогенам, является также источником для повышения устойчивости к абиотическим стрессовым факторам, таким как устойчивость к переувлажнению, засолению почв и низким температурам. Известно, что *Th. elongatum* и *E. repens* обладают лучшей переносимостью избыточного переувлажнения, чем пшеница. В результате экспериментов на пшеничных амфилоидных линиях с чужеродными добавочными хромосомами от *Th. elongatum* было выявлено, что наличие у линии хромосомы 2E связано с положительным влиянием на рост корней в условиях переувлажнения [55]. Причем было доказано, что приобретенный признак не связан эффектом увеличения дозы гомеологичного хроматина, что свидетельствует о локализации комплекса генов, отвечающих за устойчивость к переувлажнению, в длинном плече хромосомы 2E.

Влияние отдельных пар хромосом *Th. elongatum* (syn. *E. elongata*) на солеустойчивость мягкой пшеницы было продемонстрировано в полевых экспериментах на растениях замещенных линий *Th. aestivum* cv. Chinese Spring. Линии с хромосомой 3E при выращивании в условиях среднего и сильного засоления почвы показали более эффективный выброс избыточного Na⁺ и лучшее сохранение уровня внутриклеточного K⁺ во флаговых листьях, а также более высокую сухую массу и урожайность зерна по сравнению с контрольным сортом Chinese Spring [56]. Авторы показали, что повышенная солеустойчивость интрогрессивных линий не сопряжена со снижением продуктивности рецепиентной культуры вне стрессовых условий. Таким образом, интрогрессия локусов хромосомы 3E от *Th. elongatum* очень перспективна для повышения солеустойчивости пшеницы.

В Институте цитологии и генетики СО РАН проводилась работа по интродукции генетического материала пыреев с акцентом на устойчивость к локальным климатическим условиям, холодовому стрессу. Исходным материалом для получения морозостойких форм ППГ послужила коллекция семян двух видов, пырея сизого и пырея удлиненного [57], однако более успешным и продуктивным оказался отбор линий с генетическим материалом пырея сизого *Th. intermedium*.

ГЕНЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА КАЧЕСТВО ХЛЕБОПЕКАРНОЙ ПРОДУКЦИИ

Виды *Aegilops* и *Thinopyrum* служат богатым источником генетического разнообразия запасных белков зерна, в первую очередь низкомолекулярных субъединиц глютенина (LMW-GS). Низкомолекулярные глютенины влияют на показатели вязкости и упругости теста, некоторые из аллелей

кодирующих их генов связаны с хорошим качеством выпечки хлеба [58]. В работе японских исследователей было подтверждено, что обогащение твердых сортов пшеницы генами именно LMW-GS значительно повышает качество теста [59], что сделало поиск доноров ценных аллелей весьма актуальным. Разными исследователями были получены гибридные линии пшеницы и *Thinopyrum*, обладающие превосходными показателями качества теста, для некоторых было показано, что улучшение качества не связано с генами высокомолекулярных субъединиц глютенина [60, 61].

Молекулярно-филогенетический анализ восьми клонированных генов LMW-GS из *Th. elongatum* (syn. *A. elongatum*) показал относительно слабую идентичность последовательностей между собой и отличия в структуре генов от их гомеологов из пшеницы и эгилопса [62], что делает их крайне привлекательными для вовлечения в селекцию культурных злаков. В недавней работе китайских исследователей в геноме *E. Th. elongatum* было идентифицировано в общей сложности 19 генов α -глиадинов, 9 γ -глиадинов, 19 ω -глиадинов, 2 гена, кодирующих субъединицы высокомолекулярного глютенина (HMW-GS), и 5 генов, кодирующих субъединицы низкомолекулярного глютенина (LMW-GS) [63].

СОВРЕМЕННЫЕ МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ ГЕНОФОНДА ПЫРЕЯ *Th. elongatum* И ЕГО ИСПОЛЬЗОВАНИЕ В ИЗУЧЕНИИ МОЛЕКУЛЯРНО- ГЕНЕТИЧЕСКИХ ОСНОВ УСТОЙЧИВОСТИ

Для успешного переноса ценных признаков интрогрессией фрагментов необходимо создание систем картирования и маркирования целевых участков, создания генетических карт видов-доноров. Для генетической характеристики *Th. elongatum*, его гибридов с пшеницей и интрогрессивных линий было разработано и подобрано множество ДНК-маркеров, специфичных для генома J (E): микросателлитных повторов (SSR, simple sequence repeats), экспрессируемых последовательностей (EST, expressed sequence tag), SCAR-маркеров, маркеров консервативных последовательностей (COS, conserved orthologous set) и наборы маркеров однонуклеотидных полиморфизмов (SNPs, single nucleotide polymorphisms) [14, 32, 64–68]. В 2013 г. китайскими исследователями для получения молекулярных маркеров, высокоспецифичных для хромосомы 7E *Th. elongatum*, была впервые использована технология SLAF-seq (specific length amplified fragment sequencing) [69]. Следует заметить, что отсутствие “эталонного” генома для *Th. elongatum* сильно ограничивало возможности разработки высокоспецифичных маркеров и широкого применения современных методов мар-

кер-ассоциированной селекции (MAC) для переноса материала *Thinopyrum* в пшеницу.

Консенсусная генетическая карта *Th. elongatum* была получена с использованием набора SNP-маркеров (Axiom® Wheat-Relative Genotyping Array) с подтверждением геномной гибридизацией *in situ* (GISH) [15]. Для семи хромосом на карте были локализованы 263 маркера SNP, верифицированных на специфичность к *Th. elongatum*, с плотностью маркеров от 19 до 68 точек на группу сцепления. Плотность была невысока, но исследователям удалось картировать перенесенные от *Th. elongatum* фрагменты в геномах у 134 интрогрессивных линий и их потомков. Конечная цель исследования — с помощью данных маркеров отобрать линии с единичными интрогрессиями, представляющими весь геном *E. Th. elongatum* в перекрывающихся сегментах.

Геном пырея удлинённого *Th. elongatum* с диплоидным набором хромосом J^eJ^e , ($2n = 14$) в 2020 г. был просеквенирован и размещен в базе GenBank (номер GCA_011799875.1) в рамках проекта по изучению горизонтального переноса генов грибного патогена в геном злаков на материале биообразца, полученного из Туниса [70]. В результате была получена сборка размером 4.63 Гб с семью группами сцепления и размером контигов N50 — 2.15 Мб. В геноме удалось определить последовательности 44474 генов, кодирующих белки, 41 144 из них были локализованы на семи собранных хромосомах. С помощью полученных геномных данных было выявлено, что локус *Fhb7*, контролирующей устойчивость к фузариозу колоса, кодирует глутатион-S-трансферазу. Фермент инактивирует трихотециновые микотоксины фитопатогена, присоединяя к ним глутатион, что придает растению-хозяину широкую устойчивость к разным видам *Fusarium*. Гомологи нуклеотидной последовательности *Fhb7* не обнаруживались у растений, был сделан вывод, что *Th. elongatum* получил ген *Fhb7* путем горизонтального переноса от эндофитного аскомицета рода *Epichloë* — возбудителя чехловидной болезни злаков. Всего в геноме *E* было аннотировано 1897 аналогов генов устойчивости. Интрогрессия гена *Fhb7* придает пшенице устойчивость как к фузариозу колоса, так и к корневой гнили в различных фоновых условиях среды без снижения урожайности, что делает его чрезвычайно перспективным для дальнейшего использования в селекции злаковых культур [71].

Применение транскриптомного подхода может расширить возможности выявления из больших семейств генов вариантов, усиливающих экспрессию в ответ на заражение определенным штаммом патогена, то есть идентификацию наиболее функционального локуса из семейства тандемно расположенных гомологов и гомеологов у полиплоидов и у интрогрессивных линий. Так, в

2016 г. было опубликовано исследование, в результате которого были просеквенированы и определены интродуцированные в *Th. aestivum* из *Th. intermedium* гены путем сравнения транскриптомов [72]. Изучение транскриптомов позволило выявить набор генов, различающихся по экспрессии в листьях интрогрессивной линии SN6306 и родительского сорта Yannong 15 при инокуляции их *Blumeria graminis* f. sp. *tritici*, возбудителем мучнистой росы злаков. Важно отметить, что часть из них оказались уникальными, не аннотированными ранее. Следует заметить, однако, что системного изучения транскриптомов у представителей рода *Thinopyrum* до сих пор не проводилось, хотя отдельные работы по функциональной геномике *Th. elongatum* имеются [63]. В базе данных Киотской энциклопедии генов и геномов KEGG (<https://www.kegg.jp>) на настоящий момент отсутствуют данные для этого вида по экспрессии генов различных метаболических путей, но можно прогнозировать их быстрое накопление, в первую очередь данных, которые будут получены при транскриптомном анализе интрогрессивных линий с селекционно ценными признаками.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящее время в научно-селекционной практике, в том числе и в России, накоплено значительное количество генетического материала *Th. elongatum* в виде фрагментов генома Е различного размера, транслоцированных в интрогрессивные линии мягкой пшеницы. Получены линии, устойчивые к фузариозу колоса корней, листовой и стеблевой ржавчине, септориозу, часть из них охарактеризована как носители генов *Fhb7*, *Lr19/Sr25*, *Lr24/Sr24*, *Lr29*. Получена первичная нуклеотидная последовательность генома Е, базового субгенома для видов рода *Thinopyrum*, что значительно расширяет возможности подбора маркерных праймеров и расширения применения методов МАС, точной локализации генов, кодирующих морфологические и селекционно ценные признаки, в том числе и QTL. Обзор исследовательских работ показывает, что общей тенденцией становится перенос генов дикорастущих злаков, охарактеризованных методами геномного и транскриптомного секвенирования. Для отбора интрогрессивных линий это позволит максимально точно определять локализацию функционально значимых для переносимого признака генов и, таким образом, внести желаемый признак без негативных эффектов. Наличие генетически изученных доноров дает возможность пополнить банк генов устойчивости к актуальным расам фитопатогенов и на их основе создать новые неоднородные по генам устойчивости сорта пшеницы.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РНФ № 22-16-00010 (Т.В. Коростылева,

Т.И. Одинцова) и Государственного задания № 0092-2022-0003 (А.Н. Шиян)

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. Fu Y.B., Peterson G.W., Horbach C. et al. Elevated mutation and selection in wild emmer wheat in response to 28 years of global warming // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2019. V. 116(40). P. 20002–20008. <https://doi.org/10.1073/pnas.1909564116>
2. Hoffmann A.A., Sgrò C.M. Climate change and evolutionary adaptation // Nature. 2011. V. 470(7335). P. 479–485. <https://doi.org/10.1038/nature09670>
3. Dempewolf H., Eastwood R.J., Guarino L. et al. Adapting agriculture to climate change: A global initiative to collect, conserve and use crop wild relatives // Agroecol. Sust. Food. 2014. V. 38. P. 369–377. <https://doi.org/10.1080/21683565.2013.870629>
4. Ud Dowla M.A.N., Edwards I., O'Hara G. et al. Developing wheat for improved yield and adaptation under a changing climate: optimization of a few key genes // Engineering. 2018. V. 4. Is. 4. P. 514–522. <https://doi.org/10.1016/j.eng.2018.06.005>
5. Cui L., Ren Y., Murra T.D. et al. Development of perennial wheat through hybridization between wheat and wheatgrasses: a review // Engineering. 2018. V. 4. Is. 4. P. 507–513. <https://doi.org/10.1016/j.eng.2018.07.003>
6. Крупин П.Ю., Дивашук М.Г., Карлов Г.И. Использование генетического потенциала многолетних дикорастущих злаков в селекционном улучшении пшеницы // С.-хоз. биология, 2019. Т. 54. № 3. С. 409–425. <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2019.3.409rus>
7. Потоцкая И.В., Шаманин В.П., Айдаров А.Н., Моргунов А.И. Использование пырея среднего (*Thinopyrum intermedium*) в селекции // Вавиловский журн. генет. и селекции. 2022. Т. 26(5) С. 413–421. <https://doi.org/10.18699/VJGB-22-51>
8. Baum B.R., Johnson D.A. *Lophopyrum* Á. Löve (1980), *Thinopyrum* Á. Löve (1980), *Trichopyrum* Á. Löve (1986): One, two or three genera? A study based on the nuclear 5S DNA // Genet. Resources and Crop Evol. 2018. V. 65. P. 161–186. <https://doi.org/10.1007/s10722-017-0519-z>
9. Huang W., Zhang L., Columbus J.T., Hu Y. et al. A well-supported nuclear phylogeny of Poaceae and implications for the evolution of C4 photosynthesis // Mol. Plant. 2022. V. 15. Is. 4. P. 755–777. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2022.01.015>
10. Wang R.R.-C. Genome relationships in the perennial Triticeae based on diploid hybrids and beyond // Hereditas. 1992. V. 116. P. 133–136. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1992.tb00812.x>

11. Wang R.R., Larson S.R., Jensen K.B. et al. Genome evolution of intermediate wheatgrass as revealed by EST-SSR markers developed from its three progenitor diploid species // *Genome*. 2015. V. 58(2). P. 63–70. <https://doi.org/10.1139/gen-2014-0186>
12. Liu Z., Li D., Zhang X. Genetic relationships among five basic genomes St, E, A, B and D in triticeae revealed by genomic southern and *in situ* hybridization // *J. Integr. Plant Biol.* 2007. V. 4949. P. 1080–1086. <https://doi.org/10.1111/j.1672-9072.2007.00462.x>
13. Gál E., Valárik M., Molnár I. et al. Identification of COS markers for *Thinopyrum elongatum* chromosomes preliminary revealed high level of macrosyntenic relationship between the wheat and *Th. elongatum* genomes // *PLoS One*. 2018. V. 13. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0208840>
14. Baker L., Grewal S., Yang C.Y. et al. Exploiting the genome of *Thinopyrum elongatum* to expand the gene pool of hexaploid wheat // *Theor. Appl. Genet.* 2020. V. 133(7). P. 2213–2226. <https://doi.org/10.1007/s00122-020-03591-3>
15. <https://powo.science.kew.org/taxon/urn:lsid:ipni.org:names:942123-1#synonyms>
16. Guo J., Yu X., Yin H., Liu G. et al. Phylogenetic relationships of *Thinopyrum* and *Triticum* species revealed by SCoT and CDDP markers // *Plant. Syst. Evol.* 2016. V. 302. P. 1301–1309. <https://doi.org/10.1007/s00606-016-1332-4>
17. Mao P., Huang Y., Wang X., Meng L. et al. Cytological evaluation and karyotype analysis in plant germplasms of *Elytrigia* Desv. // *Agr. Sci. China*. 2010. V. 9. P. 553–560. [https://doi.org/10.1016/S1671-2927\(09\)60251-0](https://doi.org/10.1016/S1671-2927(09)60251-0)
18. Chen S., Huang Z., Dai Y. et al. The development of 7E chromosome-specific molecular markers for *Thinopyrum elongatum* based on SLAF-seq technology // *PLoS One*. 2013. V. 8(6). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0065122>
19. <https://www.iucnredlist.org/species/21343347/2141-3455#taxonomy>
20. Shepherd K.W., Islamic A.K.M.R. Fourth compendium of wheat-alien chromosome lines // *Proc. of the 7th Int. Genetic Symp.* Bath: Bath Press, 1988. P. 1373–1398.
21. Li X., Jiang X., Chen X. et al. Molecular cytogenetic identification of a novel wheat-*Agropyron elongatum* chromosomes translocation line with powdery mildew resistance // *PLoS One*. 2017. V. 12(9). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0184462>
22. http://www.agroatlas.ru/ru/content/related/Elytrigia_elongata/
23. Linc G., Seps A., Molnár-Láng M. A FISH karyotype to study chromosome polymorphisms for the *Elytrigia elongata* E genome // *Cytogenet. Genome Res.* 2012. V. 136(2). P. 138–144. <https://doi.org/10.1159/000334835>
24. Kruppa K., Molnár-Láng M. Simultaneous visualization of different genomes (J, JSt and St) in a *Thinopyrum intermedium* × *Thinopyrum ponticum* synthetic hybrid (Poaceae) and in its parental species by multicolour genomic *in situ* hybridization (mcGISH) // *Comp. Cytogenet.* 2016. V. 10. P. 283–293. <https://doi.org/10.3897/CompCytogen.v10i2.7305>
25. Arterburn M., Kleinhofs A., Murray T., Jones S. Polymorphic nuclear gene sequences indicate a novel genome donor in the polyploid genus *Thinopyrum* // *Hereditas*. 2011. V. 148. P. 8–27. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.2010.02084.x>
26. 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. V. 41. P. 580–586.
27. Brasileiro-Vidal A.C., Cuadrado A., Brammer S.P. et al. Chromosome characterization in *Thinopyrum ponticum* (Triticeae, Poacea) using *in situ* hybridization with different DNA sequences // *Genet. Mol. Biol.* 2003. V. 26. P. 505–510. <https://doi.org/10.1590/S1415-47572003000400014>
28. Zhang X., Dong Y., Wang R.R.C. Characterisation of genomes and chromosomes in partial amphiploids of the hybrid *Triticum aestivum* × *Thinopyrum ponticum* by *in situ* hybridization, isozyme analysis, and RAPD // *Genome*. 1996. V. 39. P. 1062–1071. <https://doi.org/10.1139/g96-133>
29. Friebe B., Jiang J., Raupp W.J. et al. Characterization of wheat-alien translocations conferring resistance to diseases and pests: current status // *Euphytica*. 1996. V. 91. P. 59–87. <https://doi.org/10.1007/BF00035277>
30. Tsitsin N.V. Remote hybridization as a method of creating new species and varieties of plants // *Euphytica*. 1965. V. 14 (3). P. 326–330.
31. Ланченко Г.Д. Применение метода отдаленной гибридизации в селекции озимой пшеницы // *Селекция и семеноводство*. 1967. Т. 2. С. 33–38.
32. Sandukhadze B.I., Mamedov R.Z., Krakhmalyova M.S., Bugrova V.V. Scientific breeding of winter bread wheat in the Non-Chernozem zone of Russia: The history, methods and result // *Vavilov. Zh. Genet. Selektii.* 2021. V. 25(4). P. 367–373. <https://doi.org/10.18699/VJ21.53-o>
33. Мартынов С.П., Добровольская Т.В., Крупнов В.А. Генеалогический анализ использования двух видов пырея (*Agropyron*) в селекции мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) на устойчивость к болезням // *Генетика*. 2016. Т. 52. № 2. С. 179–188.
34. Sharma H.C., Gill B.S. New hybrids between *Agropyron* and wheat. Production, morphology and cytogenetic analysis of F1 hybrids and backcross derivatives // *Theor. Appl. Genet.* 1983. V. 66. № 2. P. 111–121.
35. Rommel R., Jenkins B.C. Amphiploids in Triticinae produced at the University of Manitoba from March 1958 to December 1959 // *Wheat Inf. Service*. 1959. V. 9/10. P. 23.
36. Dvorak J., Knott D.R. Disomic and ditelosomic additions of diploid *Agropyron elongatum* chromosome to *Triticum aestivum* // *Canad. J. Genet. and Cytol.* 1974. V. 16(2). P. 399–417. <https://doi.org/10.1139/g74-043>
37. Lammer D., Cai X., Arterburn M. et al. A single chromosome addition from *Thinopyrum elongatum* confers a polycarpic, perennial habit to annual wheat // *J. Exp.*

- Bot. 2004. V. 55(403). P. 1715–1720.
<https://doi.org/10.1093/jxb/erh209>
38. Упелниек В.П., Белов В.И., Иванова Л.П. и др. Наследие академика Н.В. Цицина — современное состояние и перспективы использования коллекции промежуточных пшенично-пырейных гибридов // Вавилов. журн. генет. и селекции. 2012. Т. 16. № 3. С. 667–674.
 39. Шуклина О.А., Завгородний С.В., Аленичева А.Д. и др. Связь элементов структуры колоса с продуктивностью растений образцов × *Triticum aestivum* L. // Изв. Тимирязевской с.-хоз. академии. 2022. № 5. С. 57–69.
<https://doi.org/10.26897/0021-342X-2022-5-57-69>
 40. Погост А.А., Лошакова П.О., Клименков Ф.И. и др. Новые яровые пшенично-пырейные гибриды, созданные в отделе отдаленной гибридизации Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН // Междунар. научно-исследов. журн. 2021. № 12. С. 114.
<https://doi.org/10.23670/IRJ.2021.114.12.024>
 41. Белов В.И., Завгородний С.В. Селекционное достижение: Трититригия Памяти Любимовой // Пат. № 11203. Российская Федерация: 22.07.2020. Заявитель и патентообладатель — Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН. Заявл. 14.01.2019. Опубл. 22.07.2020.
 42. Han F.P., Fedak G. Molecular characterization of partial amphiploids from *Triticum durum* × tetraploid *Thinopyrum elongatum* as novel source of resistance to wheat Fusarium head blight // Proc. 10th Int. Wheat Genet. Symp. Paestum. 2003. P. 1148–1150.
 43. Miller S.S., Watson E.M., Lazebnik J. et al. Characterization of an alien source of resistance to Fusarium head blight transferred to Chinese spring wheat // Botany. 2011. V. 89. P. 301–311.
<https://doi.org/10.1139/b11-017>
 44. Ceoloni C., Forte P., Kuzmanović L. et al. Cytogenetic mapping of a major locus for resistance to Fusarium headblight and crown rot of wheat on *Thinopyrum elongatum* 7EL and its pyramiding with valuable genes from a *Th. ponticum* homoeologous arm onto bread wheat 7DL // Theor. Appl. Genet. 2017. V. 130. P. 2005–2024.
<https://doi.org/10.1007/s00122-017-2939-8>
 45. Konkin D., Hsueh Y.C., Kirzinger M. et al. Genomic sequencing of *Thinopyrum elongatum* chromosome arm 7EL, carrying fusarium head blight resistance, and characterization of its impact on the transcriptome of the introgressed line CS-7EL // BMC Genomics. 2022. V. 23(1). P. 228.
<https://doi.org/10.1186/s12864-022-08433-8>
 46. Jauhar P.P., Peterson T.H.S., Xu S. Cytogenetic and molecular characterization of a durum alien disomic addition line with enhanced tolerance to Fusarium head blight // Genome. 2009. V. 52. P. 467–483.
<https://doi.org/10.1139/G09-014>
 47. Ковалышина А.Н., Дмитренко Ю.М. Источники устойчивости к возбудителю бурой ржавчины и их использование в создании сортов пшеницы мягкой // Plant Varieties Studying and Protection. 2017. Т. 13. № 4. С. 369–386.
<https://doi.org/10.21498/2518-1017.13.4.2017.117742>
 48. Knott D.R. The inheritance of rust resistance. VI. The transfer of stem rust resistance from *Agropyron elongatum* to common wheat // Can. J. Plant Sci. 1961. V. 41. P. 109–123.
 49. Gough F.J., Merkle O.G. Inheritance of stem and leaf rust resistance in Agent and Agrus cultivars of *Triticum aestivum* // Phytopathology. 1971. V. 61. P. 1501–1505.
 50. Li Z., Li B., Tong Y. The contribution of distant hybridization with decaploid *Agropyron elongatum* to wheat improvement in China // J. Genet. Genomics. 2008. V. 35. P. 451–456.
[https://doi.org/10.1016/S1673-8527\(08\)60062-4](https://doi.org/10.1016/S1673-8527(08)60062-4)
 51. Гультяева Е.И. Устойчивость российских сортов мягкой пшеницы к бурой ржавчине // 125 лет прикладной ботаники в России. Сб. тезисов. СПб: ФИЦ ВИР им. Н.И. Вавилова, 2019. С. 217–218.
 52. Плотникова Л.Я., Айдосова А.Т., Рысбекова А.Н., Мясников А.Ю. Интрогрессивные линии мягкой пшеницы с генами пырея удлиненного *Agropyron elongatum* устойчивые к листовым болезням на юге Западной Сибири // Вестник Омского ГАУ. 2014. № 4(16). С. 3–7.
 53. Сагендыкова А.Т. Создание селекционного материала яровой мягкой пшеницы устойчивого к болезням и абиотическим факторам среды на основе *Agropyron elongatum*: Автореф. дисс. ... канд. с.-хоз. наук. Тюмень: Гос. аграр. ун-т Сев. Зауралья, 2021. 18 с.
 54. Плотникова Л.Я., Сагендыкова А.Т., Бережкова Г.А. Перспективные интрогрессивные линии яровой пшеницы с генами *Agropyron elongatum* устойчивые к септориозу в Западной Сибири // Вестник Казанского ГАУ. 2017. № 3(45). С. 39–45.
 55. Taeb M., Koeber R.M., Forster B.P. Genetic variation for waterlogging tolerance in the Triticeae and the chromosomal location of genes conferring waterlogging tolerance in *Thinopyrum elongatum* // Genome. 1993. V. 36(5). P. 825–830.
<https://doi.org/10.1139/g93-110>
 56. Omielan J.A., Epstein E., Dvořák J. Salt tolerance and ionic relations of wheat as affected by individual chromosomes of salt-tolerant *Lophopyrum elongatum* // Genome. 1991. V. 34. P. 961–974.
 57. Размахнин Е.П., Размахнина Т.М., Козлов В.Е. и др. Получение высокоморозостойких форм пшенично-пырейных гибридов // Вавилов. журн. генет. и селекции. 2012. Т. 16. № 1. С. 240–249.
 58. Subedi M., Ghimire B., Bagwell J.W. et al. Wheat end-use quality: State of art, genetics, genomics-assisted improvement, future challenges, and opportunities // Front. Genet. 2023. V. 13.
<https://doi.org/10.3389/fgene.2022.1032601>
 59. Maruyama-Funatsuki W., Takata K., Funatsuki H. et al. Identification and characterization of a novel LMW-s glutenin gene of a Canadian Western Extra-Strong wheat // J. of Cereal Sci. 2005. V. 41. Is. 1. P. 47–57.
<https://doi.org/10.1016/j.jcs.2004.07.003>
 60. Fan S.H., Guo A.G. A study on the origin of HMW glutenin subunit 14 and 15 in Xiao Yan 6 // Acta Univ. Agric. Boreali-Occidentalia. 2000. V. 28(6). P. 1–5.
 61. Feng D.S., Xia G.M., Zhao S.Y., Chen F.G. Two quality-associated HMW glutenin subunits in a somatic hybrid

- line between *Triticum aestivum* and *Agropyron elongatum* // Theor. Appl. Genet. 2004. V. 110. P. 136–144.
https://doi.org/10.1007/s00122-004-1810-x
62. Luo Z., Chen F., Feng D., Xia G. LMW-GS genes in *Agropyron elongatum* and their potential value in wheat breeding // Theor. and Applied Genet. 2005. V. 111(2). P. 272–280.
https://doi.org/10.1007/s00122-005-2021-9
 63. Ge W., Gao Y., Xu S. et al. Genome-wide identification, characteristics and expression of the prolamin genes in *Thinopyrum elongatum* // BMC Genomics. 2021. V. 22(1). P. 864.
https://doi.org/10.1186/s12864-021-08088-x
 64. Крупин П.Ю., Дивашук М.Г., Фесенко И.А., Карлов Г.И. Адаптация микросателлитных SSR-маркеров пшеницы для анализа геномов пырея среднего, пырея удлинённого и пшенично-пырейных гибридов // Изв. Тимирязев. с.-хоз. академии. 2011. Т. 3. С. 49–57.
 65. Hu L.-J., Liu C., Zeng Z.-X. et al. Genomic rearrangement between wheat and *Thinopyrum elongatum* revealed by mapped functional markers // Genes Genom. 2012. V. 34. P. 67–75.
https://doi.org/10.1007/s13258-011-0153-7
 66. Chen S., Gao Y., Zhu X. et al. Development of E-chromosome specific molecular markers for *Thinopyrum elongatum* in a wheat background // Crop Sci. 2015. V. 55. P. 2777–2785.
https://doi.org/10.2135/cropsci2014.08.0539
 67. Dong L., Zhang K., Wang D. et al. High-throughput mining of E-genome-specific SNPs for characterizing *Thinopyrum elongatum* introgressions in common wheat // Mol. Ecol. Res. 2017. V. 17. P. 1318–1329.
https://doi.org/10.1111/1755-0998.12659
 68. Lou H., Dong L., Zhang K. et al. High-throughput mining of E-genome-specific SNPs for characterizing *Thinopyrum elongatum* introgressions in common wheat // Mol. Ecol. Res. 2017. V. 17(6). P. 1318–1329.
https://doi.org/10.1111/1755-0998.12659
 69. Chen S., Huang Z., Dai Y. et al. The development of 7E chromosome-specific molecular markers for *Thinopyrum elongatum* based on SLAF-seq technology // PLoS One. 2013. V. 8(6).
https://doi.org/10.1371/journal.pone.0065122
 70. Wang H., Sun S., Ge W. et al. Horizontal gene transfer of Fhb7 from fungus underlies fusarium head blight resistance in wheat // Science. 2020. V. 368(6493).
https://doi.org/10.1126/science.aba5435
 71. Haldar A., Tekieh F., Balcerzak M. et al. Introgression of *Thinopyrum elongatum* DNA fragments carrying resistance to fusarium head blight into *Triticum aestivum* cultivar Chinese Spring is associated with alteration of gene expression // Genome. 2021. V. 64(11). P. 1009–1020.
https://doi.org/10.1139/gen-2020-0152
 72. Li Q., Niu Z., Bao Y. et al. Transcriptome analysis of genes related to resistance against powdery mildew in wheat – *Thinopyrum* alien addition disomic line germplasm SN6306 // Gene. 2016. V. 590(1). P. 5–17.
https://doi.org/10.1016/j.gene.2016.06.005

The Genetic Resource of *Thinopyrum elongatum* (Host) D.R. Dewey in Breeding Improvement of Wheat

T. V. Korostyleva^a, *, A. N. Shiyan^a, and T. I. Odintsova^a

^aVavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119991 Russia

*e-mail: tatkor@vigg.ru

Thinopyrum elongatum (Host) D.R. Dewey is a valuable resource for the application of genomic engineering and modern genetic technologies aimed at wheat improvement because it carries genome E, the parent genome of the *Thinopyrum* genus. Its representatives are successfully used in distant hybridization and production of introgressive lines for transferring genes of economically valuable traits into new wheat varieties. This review presents the available data on the main genetically characterized traits of *Th. elongatum* that have been or can be used for transfer into the wheat genome. These traits include resistance to fusariosis, septoriosi, rust diseases, and abiotic environmental factors – overwatering, soil salinity and low temperatures, as well as the traits that determine the quality of bakery products. The latest studies of *Th. elongatum* genome by genome and transcriptome sequencing are also considered.

Keywords: *Thinopyrum elongatum*, resistance to fusariosis, resistance to rusts, resistance to septoriosi, introgressive lines, Lr genes, genome, transcriptome.