

УДК 576.3:633.111.1:631.523

СИНТЕТИЧЕСКИЕ ФОРМЫ КАК ОСНОВА ДЛЯ СОХРАНЕНИЯ И ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ГЕНОФОНДА ДИКИХ СОРОДИЧЕЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ

© 2012 г. Р.О. Давоян, И.В. Бебякина, О.Р. Давоян, А.Н. Зинченко,
Э.Р. Давоян, А.М. Кравченко, Ю.С. Зубанова

Краснодарский НИИ сельского хозяйства им. П.П. Лукьяненко, Краснодар, Россия,
e-mail: davoyanro@mail.ru

Поступила в редакцию 11 ноября 2011 г. Принята к публикации 26 декабря 2011 г.

Представлены результаты изучения и использования синтетической геномно-добавленной формы *Triticum miguschovae* (*T. militinae/Aegilops tauschii*) и геномно-замещенных форм Авродес, Аврозис, Авролата, Авротата, Авроале и Аврокум. В геномно-замещенных формах геном D мягкой пшеницы сорта Аврора был замещен соответственно на геномы *Ae. speltooides*, *Ae. sharonensis*, *Ae. umbellulata*, *Ae. uniaristata*, *Secale cereale* и *Agropyron glaucum*. Синтетические формы представляют собой уникальную генетическую основу для сохранения и использования генофонда диких сородичей в селекции мягкой пшеницы. На их основе получены вторичные рекомбинантные синтетики (RS формы) с геномными формулами BBAADS, BBAADR и BBAASS^{sh}, цитологически стабильные интрогрессивные линии, сочетающие высокое содержание белка с устойчивостью к болезням. С использованием полученных интрогрессивных линий создано 5 сортов озимой мягкой пшеницы.

Ключевые слова: мягкая пшеница, синтетические формы, цитологический анализ, интрогрессивные линии.

Потенциальная урожайность мягкой пшеницы во многом зависит от устойчивости возделываемых сортов к неблагоприятным абиотическим и биотическим факторам внешней среды. Генетического материала самой мягкой пшеницы недостаточно для решения этой проблемы. В особенности это касается генов устойчивости к болезням, ограниченное разнообразие которых является одним из основных лимитирующих факторов селекции.

Значительный резерв генов, контролирующих хозяйственно ценные признаки, находится в генофонде многочисленных родственных мягкой пшенице видов и родов. Многие из них были с успехом использованы для передачи таких признаков в мягкую пшеницу (Knott, 1987; Jiang *et al.*, 1994). Так, в настоящее время значительная часть эффективных генов устойчивости к болезням происходит из этого генофонда (McIntosh *et al.*, 2005).

Существует лишь небольшое число сородичей, хромосомы которых способны конъюгировать с хромосомами пшеницы, что позволяет переносить полезные гены данных видов в пшеницу путем прямого скрещивания. Для большинства же видов необходимо использование специальных приемов хромосомной инженерии, с тем чтобы их генетическое разнообразие преобразовать в форму, доступную для традиционной селекции (Sears, 1972; Knott, 1987; Feldman, 1988). Одним из таких методов является создание и использование синтетических геномно-замещенных и геномно-добавленных форм в качестве «мостиков» для передачи генетического материала от диких сородичей. Следует также отметить актуальность сохранения генофонда диких сородичей в виде синтетических форм.

В статье представлены основные результаты изучения и использования созданных в

КНИИСХ геномно-замещенных и геномно-добавленных синтетических форм.

Геномно-замещенные и геномно-добавленные синтетические формы

Получение амфидиплоидов после предложенного в 1937 г. метода полиплоидизации с использованием колхицина стало традиционным (Blakeslee, Avery, 1937). Амфидиплоиды были получены от скрещивания культурной пшеницы со многими чужеродными видами (Riley, Kimber, 1966; Mujeeb-Kazi *et al.*, 1996; Valkoun, 2000).

Большую ценность имеют амфидиплоиды с одним и более субгеномами, гомологичными или гомеологичными субгеномам мягкой пшеницы. Использование таких форм значительно упрощает возможность получения замещенных и транслокационных линий, возрастает вероятность гомо- и гомеологичной конъюгации, в особенности если в используемом амфидиплоиде присутствуют гены-индукторы гомеологичной конъюгации. Создание таких форм позволяет не только в значительной степени облегчить передачу чужеродной генетической информации, но и в более удобной форме сохранять генофонд диких сородичей.

Особый интерес представляют синтетические геномно-замещенные формы, полученные на основе выделения и использования тетракомпонента мягкой пшеницы (ВВАА, $2n = 28$). Возможность удаления одного из субгеномов (генома D) мягкой пшеницы и замещения его на геномы других видов впервые была проде-

монстрирована в работах Kerber (1964), Kerber, Dyck (1969). На основании этого в лаборатории цитогенетики КНИИСХ под руководством Е.Г. Жирова был разработан оригинальный подход к перестройке генома мягкой пшеницы (Жиров, 1989). Путем замещения генома твердой пшеницы на геномы AABB мягкой были получены тетраплоидные компоненты сортов Аврора, Саратовская 29 и Кальянсона. С использованием тетракомпонента сорта Аврора созданы синтетические геномно-замещенные формы Авродес, Аврозис, Авролата, Авротата, Авроале и Аврокум, у которых геном D мягкой пшеницы был замещен на геномы *Ae. speltoides*, *Ae. sharonensis*, *Ae. umbellulata*, *Ae. uniaristata*, *S. cereale* и *Ag. glaucum* соответственно. Кроме этого, была получена геномно-добавленная форма *T. miguschovae*, у которой геном D от *Aegilops tauschii* был добавлен к геномам AG *Triticum militinae* (табл. 1).

Наибольший интерес для селекционной практики, и в частности для передачи генов, контролирующих высокое содержание белка и устойчивость к болезням, представляют геномно-добавленная форма *T. miguschovae* и геномно-замещенные формы Авродес, Авролата, Аврозис и Аврокум. Унаследовав от диких сородичей ценные признаки, эти формы являются более удобными источниками для передачи их в пшеницу. Все формы имеют гексаплоидный уровень плоидности, легко скрещиваются с мягкой пшеницей, и их потомство обладает хорошей жизнеспособностью (Давоян, 1988; Жиров, 1989; Давоян, Жиров, 1995). Исключением была геномно-замещенная форма Аврокум, получен-

Таблица 1

Характеристика синтетических форм по содержанию белка и устойчивости к болезням

Синтетическая форма	Геном	Вид-донор	Белок, %	Листовая ржавчина	Желтая ржавчина	Мучнистая роса
<i>T. miguschovae</i>	AGD	<i>T. militinae</i> <i>Ae. tauschii</i>	19,4	R	R	R
Авродес	BAS	<i>Ae. speltoides</i>	22,4	R	R	R
Авролата	BAU	<i>Ae. umbellulata</i>	18,5	R	R	R
Аврозис	BAS ^{sh}	<i>Ae. sharonensis</i>	19,4	R	R	R
Авротата	BAN	<i>Ae. uniaristata</i>	18,2	MR	R	MS
Авроале	BAR	<i>S. cereale</i>	16,0	S	R	R

Примечание. R – устойчивый; S – восприимчивый; MR – умеренно устойчивый; MS – умеренно восприимчивый; sh – геном S происходит от *Ae. sharonensis*.

ная с участием *Ag. glaucum*. Эта форма представляла собой 76-хромосомный амфидиплоид и после получения гибридов F₁ от скрещивания с ней сорта Аврора из-за слабой жизнеспособности, к сожалению, была потеряна.

В результате постоянного наблюдения за самими синтетическими формами в полевых условиях и систематического цитологического контроля установлено, что они на протяжении многих лет остаются константными по своим морфо-биологическим признакам и имеют достаточно высокую степень бивалентной конъюгации хромосом (табл. 2).

Таблица 2

Ассоциация хромосом в метафазе I мейоза у некоторых синтетических форм

Синтетик	Число растений	Число изученных клеток	Среднее число на клетку		
			уни-валенты	биваленты	мульти-валенты
Авродес	4	232	2,30	18,38	0,57
Авролата	3	184	0,05	20,95	–
Авротата	2	114	–	21	–
Аврозис	4	195	0,46	20,70	0,06
Авроале	3	158	–	21	–

Среднее число конъюгирующих хромосом составило: 38,7 у Авродеса; 41,8 у Авролаты; 41,5 у Аврозиса. У остальных форм оно составляло 42 хромосомы. Наличие у геномно-замещенной формы Авродес относительно большого количества мультивалентов в метафазе I мейоза свидетельствует о способности этого синтетика стимулировать гомеологичную конъюгацию хромосом.

Полученные синтетики были использованы для передачи их полезных признаков мягкой пшенице, а также для выяснения некоторых теоретических вопросов. Преимущество используемых нами синтетиков заключается в том, что они позволяют миновать этапы генетической несбалансированности линий, получаемых при традиционной схеме передачи генетического материала диких сородичей в геном мягкой пшеницы. Кроме этого, использование таких синтетиков предполагает получение множест-

венных замещений или транслокаций хромосом в зависимости от того, конъюгируют ли хромосомы генома дикого вида, заместившего геном D мягкой пшеницы, с хромосомами самой пшеницы.

Рекомбинантные синтетические формы

В 1999 г. нами была начата работа по получению рекомбинантных, «вторичных» синтетиков на основе созданных в лаборатории геномно-замещенных форм. Предполагалось, что общие для всех форм геномы ВА мягкой пшеницы могут стать основой для возможного рекомбинационного процесса между хромосомами двух различных геномов диких видов. Были получены гибриды F₁ от скрещивания геномно-замещенных форм между собой, у которых был изучен мейоз. В результате проведенного анализа было установлено, что геномы диких сородичей сохранили свою стабильность в этих формах. В то же время у гибридов, в особенности с участием Авродес, отмечалось относительно большое число конъюгирующих хромосом (33,4 у Авродес/Авроале, 35,3 у Авродес/Аврозис). Очевидно, это связано со способностью синтетической формы Авродес подавлять действие гена *Ph* и вызывать гомеологичную конъюгацию хромосом за счет наличия в ее составе генома S от *Aegilops speltoides*. Многие дикие виды обладают генами-промоторами гомеологичной конъюгации (Riley *et al.*, 1968; Mello-Sampayo, 1971; Сечняк, Симоненко, 1991). Количество конъюгирующих хромосом может зависеть от генетической дивергенции используемых видов, а также от наличия и активности у них генов-супрессоров *Ph*-генов.

В результате дальнейшей работы (беккроссирование, самоопыление, цитологический отбор) на основе использования геномно-замещенной формы Авродес к 2004 г. были получены новые формы, у которых геном D мягкой пшеницы замещен на смешанный (рекомбинантный) геном двух диких видов. Рекомбинантные формы для краткости были обозначены как RS-синтетики. Предполагаемый геномный состав и характеристика их по устойчивости к некоторым болезням представлены в табл. 3.

Синтетические формы RS2; RS3; RS4; RS7 и RS8 были высокоустойчивы к листовой,

Таблица 3

Характеристика новых синтетических форм
по геномному составу
и устойчивости к болезням

Синтетическая форма	Геном	Листовая ржавчина	Желтая ржавчина	Мучнистая роса
RS2	BBAASR	R*	R	R
RS3	BBAASR	R	R	R
RS4	BBAASN	R	R	R
RS5	BBAASD	R	R	MR
RS6	BBAASD	R	R	MR
RS7	BBAASU	R	R	R
RS8	BBAASS ^{sh}	R	R	R

* Сокращения см. табл. 1.

желтой ржавчине и мучнистой росе. RS5 и RS6 проявляли резистентность к листовой и желтой ржавчинам и среднюю устойчивость к мучнистой росе.

В рамках цитологического исследования новых синтетиков проводился анализ конъюгации хромосом в МI мейоза (табл. 4).

Практически все синтетики формировали в МI мейоза достаточно высокое среднее число бивалентов и мультивалентов, указывающее на наличие гомеологичной конъюгации хромосом.

Таблица 4

Цитологическая характеристика
новых синтетических форм

Синтетик	Число растений	Число изученных клеток	Среднее число на клетку		
			биваленты	униваленты	мультиваленты
RS2	3	164	19,48	2,90	0,03
RS3	3	170	17,59	6,58	0,05
RS4	2	137	19,06	2,81	0,02
RS5	2	128	18,63	4,56	0,04
RS6	3	141	20,70	0,31	–
RS7	2	124	17,23	4,98	0,02
RS8	2	115	17,04	5,14	0,08

Синтетические формы RS4, RS5, RS6 и RS7 имели низкую фертильность. Для дальнейшего поддержания и получения линий с чужеродными транслокациями их беккроссировали с мягкой пшеницей. Остальные синтетики, несмотря на нестабильный мейоз (рис.), имели удовлетворительную фертильность.

Таким образом, процесс становления рекомбинантного генома у RS форм происходит по-разному и зависит от конкретного сочетания хромосом двух гаплоидных геномов диких видов. В целом он направлен на отбор таких

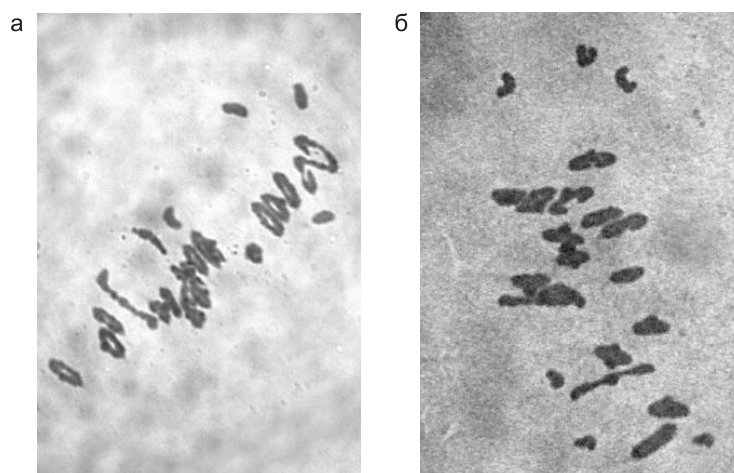


Рис. Конъюгация хромосом в метафазе I мейоза у рекомбинантных синтетических форм.

а – RS2, 16^{II} + 1^{VI} + 4^I; б – RS7, 18^{II} + 6^I.

сочетаний хромосом, которые могут обеспечить нормальное функционирование растительного организма. А.И. Щаповой и Л.А. Кравцовой (1990) при проведении кариологических исследований пшенично-ржаных гибридов было установлено, что гаметы ВВААDR подвергаются очень жесткому отбору, направленному, с одной стороны, на сохранение основного числа хромосом с небольшим уровнем анеуплоидии, с другой – на отбор таких сочетаний хромосом двух гаплоидных геномов, в которых присутствующие хромосомы одного генома способны у гаплоидов компенсировать отсутствие гомеологов другого генома. В результате такого отбора в последующих поколениях гибридов ВВААDR формируются гексаплоидные формы с комбинированным DR-геномом.

Полученные формы открывают новые возможности в изучении взаимоотношений геномов культурной пшеницы и ее сородичей, а также модификации генома мягкой пшеницы. Заклучая в себе значительный генетический ресурс, они являются более удобными источниками ценных генов. Практическая значимость их также определяется высокой устойчивостью к таким болезням, как листовая ржавчина, желтая ржавчина и мучнистая роса. Планируется дальнейшее изучение новых синтетиков и по другим хозяйственно полезным признакам.

Передача генетического материала диких сородичей от синтетических форм мягкой пшеницы

Для передачи хозяйственно ценных признаков диких сородичей (*T. militinae*, *Ae. squarrosa*, *Ae. speltoides*, *Ae. umbellulata*, *Ag. glaucum*) мягкой пшенице были использованы синтетические формы *T. miguschovae*, Авродес, Авролата и Аврокум.

Растения F_1 , полученные от скрещивания синтетических форм *T. miguschovae*, Авродес и Аврокум с мягкой пшеницей, характеризовались полной устойчивостью к листовой ржавчине и мучнистой росе, но были частично фертильными. Для восстановления фертильности гибридные растения беккроссировали мягкой пшеницей. В целом фертильность растений была восстановлена после первого беккросса. Гибридные растения F_1 , полученные

от скрещивания геномно-замещенной формы Авролата с сортом Аврора, также были высокоустойчивыми к листовой ржавчине и мучнистой росе. Так как они оказались самофертильными, дальнейшие возвратные скрещивания с мягкой пшеницей не проводились.

Число хромосом у растений первых поколений, полученных от беккроссирования и самоопыления, колебалось от 35 до 49. Поскольку наиболее приемлемое число хромосом для мягкой пшеницы – 42, то и естественный отбор в популяции идет в пользу растений с таким количеством хромосом. После каждого последующего беккросса и самоопыления количество 42-хромосомных растений увеличивалось и в BC_2F_2 оно составляло с участием *T. miguschovae*, Авродес и Аврокум соответственно 52, 20 и 27 %, а с участием синтетической формы Авролата в F_4 – 35 %.

В результате проведенной работы было получено большое количество линий, фенотипически близких к сортам-реципиентам, но отличающихся от них высокой устойчивостью к грибным болезням. Наиболее интересные из них были вовлечены в цитологический анализ, направленный на идентификацию линий со сбалансированным мейозом, и выявление у них чужеродных хромосом и транслокаций. Было изучено 63 и 30 линий поколения BC_2F_3 – BC_5 , полученных на основе синтетических форм *T. miguschovae* и Авродес соответственно, а также 167 линий BC_1F_4 – BC_2F_3 , полученных с участием Аврокум, и 157 линий F_5 с участием Авролата.

Анализ МI мейоза показал, что большинство линий, полученных на основе *T. miguschovae*, Авродес и Аврокум, имеют стабильный мейоз: 68, 70 и 86 % соответственно. Относительно небольшая доля (25 %) мейотически стабильных линий была выявлена на основе геномно-замещенной формы Авролата, что объясняется отсутствием беккроссов.

Для того чтобы выяснить, в каком виде был передан генетический материал от синтетических форм, предварительно отобранные цитологически стабильные линии (21^{II}) были скрещены с сортами Chinese Spring, Скифянка и Аврора. В результате изучения конъюгации хромосом в метафазе МI мейоза у гибридных растений F_1 было выяснено, что передача гене-

тического материала от *T. miguschovae* и Авродес в основном происходит через транслокации. В то же время она может осуществляться через гомеологичную рекомбинацию и замещение целых хромосом (Давоян, 1993).

У большинства анализируемых линий, имеющих сбалансированный мейоз и полученных с участием синтетических форм Аврокум и Авролата, замещена одна пара хромосом. В то же время идентифицированы линии, замещенные по двум и трем парам хромосом пшеницы, а также с предполагаемыми транслокациями (Давоян и др., 2004а, б).

Большое количество замещенных линий, полученных от скрещивания геномно-замещенных форм Авролата и Аврокум с сортом Аврора, а также их разнообразие по фенотипическим признакам позволяли ожидать замещения разных хромосом D-генома пшеницы на соответствующие *Ae. umbellulata* и *Ag. glaucum*. Таким образом, появилась возможность создания серий замещенных по D-геному линий мягкой пшеницы. С этой целью первоначально было проведено скрещивание по неполной диаллельной схеме и изучен мейоз у гибридов F_1 между линиями. В результате нами были отобраны линии, различающиеся между собой по замещенным хромосомам (в МI мейоза у всех гибридов было $19^{II}+4^I$). У части гибридов между линиями в МКП с большой частотой наблюдалась ассоциация хромосом $20^{II}+2^I$. Как известно, каждая чужеродная хромосома может эффективно замещать хромосомы только определенной гомеологичной группы пшеницы (Miller, 1986). С учетом этого можно предположить, что у таких линий, вероятнее всего, замещены гомеологичные хромосомы разных геномов. Изучение мейоза у гибридов F_1 позволило нам также определить линии с одинаковыми замещениями хромосом (в мейозе наблюдали 21^{II}).

Для идентификации чужеродных хромосом дисомно-замещенные линии, имеющие замещения по разным хромосомам пшеницы, были скрещены с серией замещенных по геному D линий сорта Chinese Spring. Выводы о замещенной хромосоме делались исходя из того, что в МI мейоза у гибрида между линией с неизвестной хромосомой и тестера с известной чужеродной хромосомой должны с высокой частотой встречаться клетки с $20^{II}+2^I$.

В результате проведенной работы были выявлены линии в комбинации скрещивания Аврора/Аврокум, у которых хромосомы 2D, 4D, 5D, 6D и 7D мягкой пшеницы замещены на соответствующие гомеологичные хромосомы от *Ag. glaucum* (Давоян и др., 2005). В настоящее время с использованием дифференциальной окраски хромосом подтверждены замещения по 5D и 7D хромосомам. Установлена связь замещений с устойчивостью к болезням, содержанием белка, качеством клейковины и другими морфобиологическими признаками.

Хозяйственно-биологическая оценка полученных интрогрессивных линий

Полученные на основе синтетических форм интрогрессивные линии оценивались по ряду хозяйственно ценных и биологических признаков.

Так как одной из главных задач при создании синтетических форм была передача устойчивости к болезням, особое внимание при оценке отводилось именно этому признаку.

Интрогрессивные линии наследуют устойчивость от синтетических форм. При этом для большинства линий характерно проявление резистентности к комплексу болезней. Анализ по устойчивости к листовой и желтой ржавчинам, мучнистой росе и септориозу за 2002–2005 гг. показал, что из 693 проанализированных линий устойчивость одновременно к двум болезням проявляют 39 %, к трем – 29 % и четырем – 12 %. Только 137 линий (20 %) были устойчивы к одной определенной болезни.

Анализ (гибридологический, моносомный, ПЦР-анализ) устойчивости линий к листовой ржавчине, одной из самых распространенных и вредоносных болезней пшеницы, выявил линии с разными генами устойчивости к данному заболеванию, отличными от известных эффективных генов (Давоян и др., 2009).

Чужеродные интрогрессии существенно влияют на технологические качества зерна (Bochev, 1983; Аксельруд, Рыбалка, 2002). Основными характеристиками качества зерна являются содержание белка, количество и качество клейковины. Содержание белка и клейковины зависит от условий вегетационного периода. Выявлено широкое варьирование ли-

ний по этим признакам, при этом большинство из них превышали показатели сортов-реципиентов. Так, содержание белка у 155 линий урожая 2005 г. варьировало от 13 до 19 %, а количество клейковины – от 23,5 до 43 %.

Изучение электрофоретических спектров глина у полученных линий позволило идентифицировать формулы глина, как сходные с таковыми у сортов-реципиентов, так и отличающиеся от них, при этом у некоторых из них выявлены ранее не встречающиеся аллели (Давоян, 2006). Широкий спектр изменений по глиадинкодирующим аллелям, содержанию белка и клейковины у полученных линий подтверждает возможность существенного изменения белкового комплекса мягкой пшеницы за счет интрогрессии в ее геном генетического материала диких сородичей.

Полученные линии имеют значительный полиморфизм и по другим признакам. Выделены линии, сочетающие комплексную устойчивость к болезням с высоким содержанием белка и клейковины. С использованием полученных линий создано 5 сортов озимой мягкой пшеницы: Жировка, Фишт, Восторг, Евгения и Гром. Последний включен в Государственный реестр селекционных достижений РФ в 2010 г. Полученные нами синтетические формы представляют собой уникальную генетическую основу для сохранения и использования генофонда диких сородичей в селекции мягкой пшеницы, открывают новые возможности в изучении взаимоотношений геномов культурной пшеницы и ее сородичей и модификации генома мягкой пшеницы.

Литература

- Аксельруд Д.В., Рыбалка А.И. Оригинальные агро-технологические свойства линий озимой мягкой пшеницы на основе чужеродных интрогрессий от диких и культурных сородичей // Пути повышения и стабилизации производства высококачественного зерна: Сб. докл. Междунар. науч.-практ. конф. Краснодар, 2002. С. 34–37.
- Давоян Р.О. Синтезированный гомолог мягкой пшеницы *Triticum miguschovae* как источник устойчивости к листовой ржавчине // Сб. тр. КНИИСХ. Краснодар, 1988. С. 30–36.
- Давоян Р.О. Передача генов устойчивости к листовой ржавчине от *Triticum militinae* Zhuk. и *Aegilops speltoides* Tauch. в геном мягкой пшеницы через синтетические гексаплоиды *Triticum miguschovae* и Авродес: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Санкт-Петербург: ВИР, 1993. 24 с.
- Давоян Р.О., Жиров Е.Г. Геномно-замещенная форма Авродес как источник устойчивости растений мягкой пшеницы к листовой ржавчине и мучнистой росе // С.-х. биология. 1995. № 1. С. 95–101.
- Давоян Р.О., Бебякина И.В., Бессараб К.С. Получение и характеристика чужеродно-замещенных линий озимой мягкой пшеницы Аврора с хромосомами *Agropyron glaucum* // Эволюция научных технологий в растениеводстве: Сб. науч. тр., посвящ. 90-летию КНИИСХ им. П.П. Лукьяненко. Краснодар, 2004а. Т. 3. С. 3–9.
- Давоян Р.О., Бебякина И.В., Кекало Н.Ю. Получение и изучение замещенных по геному D линий мягкой пшеницы с хромосомами *Ae. umbellulata* // Наука Кубани. 2004б. № 3. Ч. I. С. 48–51.
- Давоян Р.О., Бебякина И.В., Кекало Н.Ю. Идентификация хромосом пырея сизого (*Agropyron glaucum*) у замещенных линий сорта мягкой пшеницы Аврора // Наука Кубани. 2005. С. 104–107.
- Давоян Р.О. Использование генофонда дикорастущих сородичей в улучшении пшеницы (*Triticum aestivum* L.): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Краснодар, 2006. 49 с.
- Давоян Р.О., Бебякина И.В., Давоян О.Р. и др. Передача устойчивости к болезням от диких сородичей мягкой пшеницы с использованием синтетических форм // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 2009. Т. 166. С. 519–523.
- Сечняк А.Л., Симоненко В.К. Влияние генома ржи Rcl на гомеологичную конъюгацию хромосом у гибридов *Secale cereale* L. с полиплоидными видами *Triticum* L./ *Aegilops* L. // Цитология и генетика. 1991. Т. 25. № 1. С. 20–23.
- Жиров Е.Г. Геномы пшеницы: исследование и перестройка: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Киев, 1989. 36 с.
- Щапова А.И., Кравцова Л.А. Цитогенетика пшенично-ржаных гибридов. Новосибирск: Наука, 1990. 163 с.
- Blakeslee A.F., Avery A.G. Methods of inducing doubling of chromosomes in plants // J. Hered. 1937. V. 28. P. 393–411.
- Bochev B. The genus *Aegilops* – possibilities and perspectives of utilization the breeding of high quality wheat cultivar // Proc. of 7th World Cereal Genet. And Breed. Congr. Prague, 1983. P. 237–242.
- Feldman M. Cytogenetic and molecular approaches to alien gene transfer in wheat // Proc 7th Int. Wheat Genet. Symp. 1988. V. 1. P. 23–32.
- Jiang J., Friebe B., Gill B.S. Recent advances in alien gene transfer in wheat // Euphytica. 1994. V. 73. P. 199–212.
- Kerber E.R. Wheat: Reconstitution of the tetraploid component (AABB) of hexaploid // Science. 1964. V. 143. P. 242–255.
- Kerber E.R., Dyck P.L. Inheritance in hexaploid wheat leaf rust resistance and other characters derived from *Aegilops squarrosa* // Can. J. Genet. Cytol. 1969. V. 11. P. 639–647.
- Knott D.R. Transferring alien genes to wheat // Wheat and

- Wheat Improvement. 2nd ed. 1987. P. 462–471.
- McIntosh R.A., Devos K.M., Dubovsky J. *et al.* Catalogue of gene symbols for wheat: 2005 supplement // *Ann. Wheat Newslett.* 2005. V. 51. P. 272–285.
- Mello-Sampayo T. Promotion of homoeologous pairing in hybrids of *T. aestivum* × *Ae. longissima* // *Genet. Iberica.* 1971. V. 23. P. 1–9.
- Miller T.E. Double alien chromosome substitution into wheat // *Annu. Rep. Inst. Plant Sci. Res. John Innes Centre. Norwich.* 1986. P. 67–69.
- Mujeeb-Kasi A., Rosas V., Roldan S. Conservation of the genetic variation of *Triticum tauschii* (Coss.) Schmalth. (*Aegilops squarrosa* auct. non L.) in synthetic hexaploid wheats (*T. turgidum* L. s. lat. × *T. tauschii*; 2n = 6x = 42, AABBDD) and its potential utilization for wheat improvement // *Genet. Res. Crop Evol.* 1996. V. 43. P. 129–134.
- Riley R., Kimber G. The transfer of alien genetic variation to wheat // *Reports Plant Breed. Inst. Cambridge.* 1966. P. 6–36.
- Riley R., Chapman V., Johnson R. Introduction of yellow rust resistance of *Aegilops comosa* into wheat by genetically induced homoeologous recombination // *Nature.* 1968. V. 217. No 5126. P. 383–384.
- Valkoun J. Wheat pre-breeding using wild progenitors // *Proc. of the 6th Intern. Wheat Conf. «Wheat in a Global Environment» / Development in Plant Breeding.* Dordrecht; Boston; London, 2000. V. 9. P. 699–707.
- Sears E.R. Chromosome engineering in wheat // *Stadler Symp., Univ. of Missouri, Columbia, USA.* 1972. V. 4. P. 23–28.

USE OF SYNTHETIC FORMS IN THE PRESERVATION AND EXPLOITATION OF THE GENE POOL OF WILD COMMON WHEAT RELATIVES

R.O. Davoyan, I.V. Bebyakina, O.R. Davoyan, A.N. Zinchenko,
E.R. Davoyan, A.M. Kravchenko, Y.S. Zubanova

Krasnodar Lukyanenko Research Institute of Agriculture, Krasnodar, Russia,
e-mail: davoyanro@mail.ru

Summary

The results of investigation and exploitation of the synthetic genome addition line *T. miguschovae* (*Triticum militinae/Aegilops tauschii*) and genome substitution lines Avrodes, Avrosis, Avrolata, Avrotata, Avroale, and Avrocam are reported. In the genome substitution forms, genomes of *Ae. speltoides*, *Ae. sharonensis*, *Ae. umbellulata*, *Ae. uniaristata*, *Secale cereale* and *Agropyron glaucum* are substituted for the D-genome of common wheat cultivar Avrora. The synthetic forms provide a unique genetic basis for preservation and use of the gene pool of wild relatives in wheat breeding. These forms have been used to produce secondary recombination synthetic forms (RS forms) with genome constitutions BBAADS, BBAASR and BBAASS^{sh}. These cytologically stable introgression lines combine disease resistance and high protein content. Five common winter wheat cultivars have been developed on the base of the introgression lines obtained.

Key words: common wheat, synthetic forms, cytological analysis, introgression lines.