

doi 10.18524/2077-1746.2021.2(49).246884

УДК 633.111.11:575.116

І. І. Моцний¹, к. б. н., провідний науковий співробітник,
Т. П. Нарган¹, к. с.-г. н., старший науковий співробітник,
М. Ю. Наконечний¹, к. с.-г. н., зав. лабораторією,
С. П. Лифенко¹, д. с.-г. н., проф., ак. НААН, засл. діяч науки та техніки,
О. О. Молодченкова¹, д. б. н., зав. лабораторією,
Л. Т. Міщенко², д. б. н., професор.

¹Селекційно-генетичний інститут – Національний центр насіннєзнавства та сортовивчення НААН України, Овідіопольська дорога, 3, Одеса, 65036, Україна, e-mail: motsnyui@gmail.com,

²Київський національний університет імені Тараса Шевченка, ННЦ «Інститут біології та медицини», вул. Володимирська, 64/13, Київ, 01601, Україна, e-mail: lmishchenko@ukr.net.

РІЗНОМАНІТТЯ ПОХІДНИХ ВІДДАЛЕНОЇ ГІБРИДИЗАЦІЇ ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ ЗА СТІЙКІСТЮ ДО ХВОРОБ ТА ІНШИМИ ЧУЖИННИМИ ОЗНАКАМИ

Досліджувались нові лінії пшениці від міжвидових схрещувань, стосовно стійкості до поширених хвороб та інших ознак. Більшість ліній були стійкими до видів іржі завдяки успішній інтрогресії чужинних *Lr*, *Yr* та *Sr* генів з усіх джерел, що брали участь у гібридизації. Частота поєднання групової стійкості з високою урожайністю та якістю зерна була дуже низькою. Урожайність не корелювала зі стійкістю до хвороб, за виключенням стеблової іржі ($R_{sp} = 0,34^{**}$) та септоріозу ($R_{sp} = -0,23^*$). Негативна кореляція спостерігалася між якістю та врожайністю зерна, проте показники якості переважно позитивно корелювали між собою. Встановлено, що лінії мають потенціал для використання в селекційних програмах щодо стійкості до хвороб на півдні України.

Ключові слова: пшениця; інтрогресивні лінії; стійкість до хвороб; посуха; ознаки; продуктивність.

В останні роки глобальні зміни клімату призвели до опустелювання південних областей України та розширення посушливої кліматичної зони на північ. Середня кількість опадів у квітні та травні в Одеській області була зафіксована нижче норми протягом 10 з останніх 20 років [46]. Зменшення кількості опадів сприяє поширенню основних хвороб озимої пшениці та збільшує втрати врожаю, спричинені цими хворобами та посухою [45, 47]. Підвищення температури, особливо взимку, посилює еволюцію багатьох патогенів, частіше з'являються нові більш агресивні та вірулентні раси, які долають стійкість існуючих сортів [24, 47, 49]. Запобігання руйнівному впливу хвороб на урожайність залежить від появи нових донорів, які несуть гени стійкості [13, 14],

а розповсюдження стійких сортів зменшує забруднення біосфери пестицидами та продуктами їх розпаду.

Інтрогресивні лінії, створені на основі міжвидових схрещувань між сучасними високопродуктивними місцевими сортами та первинними джерелами чужинної мінливості різного походження, можуть бути цінними донорами стійкості як до хвороб [25, 29, 33], так і до посухи [23]. В зв'язку з цим метою даної роботи було вивчення фенотипового різноманіття нових ліній пшениці, отриманих від складних міжвидових гібридів і їх бекросів, у відношенні стійкості до поширених хвороб і посухи, продуктивності й інших важливих сільськогосподарських ознак.

Матеріали і методи дослідження

Сорти та лінії пшениці. Рослинний матеріал включав 78 ліній пшениці м'якої різних поколінь, ступенів насичення та походження, а також два сорти стандарту для аридного кліматичного поясу (Антонівка та Куяльник). Лінії були отримані шляхом віддаленої гібридизації кількох сортів селекції СГІ–НЦНС (Одеська 267, Альбатрос, Селянка, Куяльник, Гурт та ін.) з колекційним зразком Н74/90–245, трьома оригінальними інтрогресивними лініями (Е200/97–2, 592PH16 та Е214/09–1) та п'ятьма амфіплоїдами (АД Жирова, ES4, ES17, ES20 та ES25), отриманими за участі *Aegilops tauschii* Coss. Кілька ліній було отримано за участі сорту Віген, створеного шляхом гібридизації з пшенично-елітусним амфіплоїдом *Elytricum fertile* [17], або після заключного схрещування бекросованих гібридів з лінією МА1, яка має модифіковану транслокацію 1BL.1RS_m на генетичному тлі ярого сорту Равон 76 [36]. При цьому широко розповсюджений в минулому сорт інституту Одеська 267 найчастіше використовувався у складних схрещуваннях у ролі рекурентної форми (табл. 1).

Зразок Н74/90–245 створений у Добруджанському сільськогосподарському інституті-Генерал Тошево (колишній Інститут пшениці та соняшнику, Болгарія) від схрещування Tom Pouce Blanc / AD(*T. timopheevii* Zhuk.-*Ae. tauschii* ssp. *strangulata*) // Аврора /3/ Rusalka [19, 48]. У Національному центрі генетичних ресурсів рослин України (НЦГРРУ) Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН (Харків, Україна) він інтродукований під номером IU029995.

Варто зазначити, що АД Жирова (геномна формула А⁴GD) був створений д. б. н. Е. Г. Жировим в Краснодарському науково-дослідному інституті сільськогосподарства (Росія) шляхом схрещування *T. militinae* Zhuk. et Migusch. / *Ae. tauschii*, як і *T. miguschovae* Zhir. [6]. Обидві лінії однакові за морфологічними ознаками та параметрами стійкості до хвороб, але *T. miguschovae* колосилась на 4–5 днів пізніше, ніж АД Жирова, була трохи нижчою і мала крупніші зерна. В НЦГРРУ вони відрізняються каталожними номерами (№ UA0500015 та UA0500016, відповідно) [21]. Крім того, нам не вдалося отримати гібриди Одеська 267 / *T. miguschovae*, на відміну від Одеська 267 / АД Жирова, а гібри-

Таблиця 1

Родовід, тип та чужинні ознаки у 78 інтрогресивних ліній озимої пшениці, переданих до контрольного розсадника 2019 року

Родовід ¹⁾	Ознаки ²⁾	К-кість ліній	Тип ³⁾	Посилання ⁴⁾
Од. 267 / АД Жирова // Од. 267* ¹⁰	Hg	1	NIL	[6, 21]
Од. 267 / Н74/90–245 // Од. 267* ¹² /3/ МА1	Pm Lr Sr	2	AIL	[19, 36]
Куяльник /4/ Од. 267 / Н74/90–245 // Од. 267* ⁴ /3/ Селянка	Pm Lr Yr Sr	16	AIL	[19, 48]
Куяльник /4/ Од. 267 / Н74/90–245 // Од. 267* ⁴ /3/ Селянка /5/ Зміна (або Вагажок, або МА1)	Lr Sr	9	AIL	[19, 36, 48]
Од. 267 / Е200/97–2 // Од. 267* ¹⁰ /3/ Куяльник	Lr Yr Sr	4	AIL	[38, 15]
Селянка / ES4 F ₂ // Од. 267	Pm Lr Yr Iw	1	PIL	[41]
Селянка / ES17 F ₂ // Од. 267 (або Селянка) /3/ Борвій (або Гурт, або Зміна, або Вагажок, або Селянка)	Lr Sr Pc	15	PIL	[41]
Селянка / ES20 F ₂ // Од. 267 (або Селянка)	Pm Lr Yr Hg Bg Iw Pc	4	PIL	[41]
Селянка / ES20 F ₂ // Од. 267 (або Селянка) /3/ Вагажок (або Зміна, або Віген, або Подяка)	Pm Lr Yr Sr Bg Iw Pc	8	PIL	[41]
Селянка / ES25 F ₂ // Альбатрос (або Селянка)	Pm Lr Yr Sr Hg Pc	3	PIL	[41]
Селянка / ES25 F ₂ // Альбатрос /3/ Зміна	Lr	3	PIL	[41]
592PH16 / Мелодія // Мудрість	Lr Hl _{low}	1	AIL	[27]
Е214/09–1 / Борвій (або Гурт) // Гурт (або Жайвір)	Pm Lr Yr Sr	4	AIL	[18]
Е214/09–1 / Гурт* ² // Вагажок (або Віген)	Lr	4	AIL	[18]
Віген / Од. 267 // Селянка	Lr Yr Sr	2	BL	[17]
Віген / Мудрість // Щедрість /3/ Наснага	Lr Yr Sr	1	BL	[17]

¹⁾ Джерела чужинної мінливості виділено жирним шрифтом: АД Жирова – AD(*T. militinae/Ae. tauschii*); Н74/90–245 – колекційний зразок (Tom Pouce Blanc/AD(*T. timopheevii-Ae. tauschii* ssp. *strangulata*)/Аврора/3/ Rusalka; Е200/97–2, Н242/97–1 і Е125/03 – первинні інтрогресивні лінії (Triticale(8x) АД825/*T. durum* Чорномор//Н74/90–245); ES4 (CIGM87.2775), ES17 (CIGM87.2760), ES20 (CIGM87.2761) та ES25 (CIGM86.942) – елітні лінії синтетичної пшениці з CIMMYT: *T. durum* Altar 84/зразки *Ae. tauschii* WX193, WX220, WX221 та WX224, відповідно; 592PH16 – *CSph1b/E125/03//CSph1b*; Е214/09–1 – покращена інтрогресивна лінія (Н242/97–1/Од. 267*³ // Куяльник). Перше схрещування – /, друге схрещування – //, третє і більше схрещування – /3/, /4/. Материнська форма пишеться до косої рисочки. Запилювачем може бути складний гібрид, він пишеться після другої рисочки. Бекроси одним і тим же сортом позначені верхнім індексом після зірочки. Самозапилення – F₂.

²⁾ Hg – опушення колоскової луски; Bg – коричневий колос; Pc – антоціанова соломина; Iw – відсутність воскового нальоту; Hl_{low} – опушення нижньої поверхні листкової пластинки; Pm, Lr, Yr, Sr – різний рівень стійкості відповідно до борошнистої роси, листкової, жовтої та стеблової іржі.

³⁾ NIL – майже ізогенна лінія, PIL – примітивна інтрогресивна лінія, AIL – покращена інтрогресивна лінія, BL – селекційна лінія.

⁴⁾ Дослідження, що повідомляє про статус, родовід чи комбінацію схрещування за участю чужинних джерел.

ди від обернених схрещувань загинули після декількох бекросів від ЦМС. Елітні синтетичні (ES) лінії (*T. durum* Desf. Altar 84/ зразки *Ae. tauschii*, ABD) були створені в СІММУТ (Мексика) [42, 43] і отримані від чл. кор-а О.І. Рибалки [41]. За літературними та нашими попередніми даними, усі вихідні форми мають високу стійкість до борошнистої роси, листової, жовтої та стеблової іржі.

Весь експериментальний матеріал був отриманий методом Pedigree внаслідок безперервних індивідуальних доборів, починаючи з першого покоління, що розщеплюється. Гібридні популяції пройшли скринінг на природному та штучному фоні досліджених захворювань. Елітні рослини відбирали за наявністю стійкості до хвороб та чужинних морфологічних ознак як при бекросуванні, так і після кожного самозапилення. При виділенні ліній особлива увага приділялася їх константності як за окремими ознаками, зокрема чужинними (табл. 1), так і за їх комплексом.

Польові експерименти. Польові експерименти проводились на дослідних полях СГІ–НЦНС протягом двох сезонів (2018–19 та 2019–20 рр.). Детальна методика вирощування рослин наводиться у попередній публікації [18]. Стійкість до поширених захворювань вивчали в умовах природних інфекційних фонів в " " "КР±, на провокаційному фоні в інфекційному розсаднику, а також під час створення ліній – в цілому протягом 2016–2020 років. Досліджували сприйнятливість дорослих рослин до таких хвороб: борошнистої роси (*Blumeria graminis* (DC) "Speer f. sp. *tritici* March.), листової (*Puccinia triticina* Erikss. & Henn.), стеблової (*Puccinia graminis* sp. *tritici* Erikss. & Henn.) та жовтої (*Puccinia striiformis* West.) іржі, септоріозу пше/ниці (*Septoria tritici* Rob. ex Desm.). Однак на штучному інфекційному фоні оцінювали лише стійкість до листової та стеблової іржі. Расовий склад видів іржі, стадії та методика інокуляції детально наведені в роботі [1].

Ураження дорослих рослин усіма патогенами оцінювали одноманітно за допомогою 9-бальної уніфікованої інтегрованої шкали оцінок РЕВ [1], де 1 = дуже сприйнятливий, а 9 = імунні. Це дозволяє обчислювати результати оцінок за допомогою загальноприйнятих методів статистики [4]. Дана шкала базується на модифікованій загальноживаній бальній шкалі оцінок Саарі та Прескотта [44], лише реакції рослин виражені у зворотному напрямку. Її особливістю є пряма відповідність наростання стійкості дорослих рослин до хвороби збільшенню поділок шкали, що спрощує інтерпретацію кореляційних зв'язків між стійкістю та іншими ознаками. Фітопатологічну оцінку проводили у фазі максимального розвитку захворювання, яка коливалася від початку колосіння для борошнистої роси, до ранньої молочної стиглості для септоріозу, листової та жовтої іржі, та воскової-ранньої повної стиглості для стеблової іржі, відповідно (табл. 2).

Посухостійкість та лабораторні методи. Сезон 2019 року характеризувався як посушливий [46], хоча загальна кількість опадів у вегетативному сезоні становила 172 мм. Максимальна кількість опадів у 2019 році була зафік-

сована в січні – 55 мм, отже, навесні у ґрунті було достатньо вологи для росту та розвитку рослин пшениці. Навпаки, протягом зими 2020 року випало дуже мало опадів (загалом 26 мм опадів у різні періоди зими). Більше того, практично не було продуктивних опадів навесні 2020 р. Отже, індекс посухостійкості був розрахований, у відповідності з [22], як частка врожаю в умовах гострої посухи (у 2020 р.) відносно врожайності в умовах порівняно кращого щодо опадів сезону у 2019 р.

Вміст білка визначали у цільнозмеленому борошні за методом Кельдаля [32] на приладі Kjeltec-Auto 1030 («FOSS», Швеція), а масу тисячі зернин (МТЗ) – у зразках, одержаних відразу після комбайна, за стандартною методикою (ДСТУ 4138–2002) [5]. У тих же зразках вимірювали натуру. Щільність борошна визначали у тих його зразках, які готували для визначення вмісту білка. При доборі ліній з високим вмістом білка розраховували додаткові критерії білковості: «Збір білка з одиниці площі» [ц/га] = («Урожайність сухого зерна», ц/га × «Вміст білка в зерні»,%) / 100% і «Абсолютний вміст білка в перерахунку на 1000 зернин» [г] = («МТЗ», г × «Вміст білка»,%) / 100%, як у [8, 40]. Їх використання дозволить частково усунути дисперсію ознаки вміст білка, зумовлену особливостями анатомічної структури зернівки (наприклад, зморшкуватістю зерна) або низькою продуктивністю ліній. Позначення хвороб та морфологічних ознак у таблицях та тексті подано відповідно до Міжнародного каталогу генних символів пшениці [37].

Статистичний аналіз. Дані опрацьовували за допомогою дисперсійного та кореляційного аналізу. F критерій Фішера, $HSP_{0,05}$ та стандартне відхилення (SD) використовувались для порівняння середніх значень, також як середні значення (M), стандартні відхилення (SD) та межі варіації (LV) – для опису розподілів. Коефіцієнт лінійної кореляції (r Пірсона) для кількісних оцінок та непараметричний коефіцієнт (R_{sp} Спірмена) для бальних оцінок розраховувались виходячи із значень ознак, спільних для кожної лінії. Для спрощення викладу матеріалу в таблицях та тексті статті наведені уніфіковані загальноприйняті позначення ступеня значущості визначених нами або взятих з літератури показників, критеріїв та коефіцієнтів: *, ** та *** – вірогідні при 0,05, 0,01 та 0,001 рівні значущості, відповідно.

Результати дослідження

Більшість ліній були стійкими до видів іржі з середнім показником стійкості 5,0–5,9 бала (табл. 2). Це пов'язано з успішною інтрогресією чужинних Lr , Yr та Sr генів з усіх джерел, залучених до гібридизації. Висока тривала стійкість до стеблової іржі спостерігалася насамперед серед похідних колекційного зразка Н74/90–245 з Болгарії. Відразу варто зазначити, що до похідних зразка Н74/90–245 відносяться також покращені інтрогресивні лінії, одержані від схрещувань з вихідними лініями Е200/97–2, 592РН16 та Е214/09–1 (табл. 1).

гіонах світу [47]. Серед похідних амфіплоїдів за участю *Ae. tauschii* такі лінії зустрічалися дуже рідко; більшість ліній стійких до стеблової іржі на стадії молочної зрілості (7–8 балів), поступово втрачали стійкість по мірі дозрівання зерна з оцінкою 2–4 бали.

Лише кілька ліній виявили стійкість до борошнистої роси, і їх оцінка залежала від погодних умов. Жодна з проаналізованих ліній не мала толерантності до септоріозу; найкращі лінії показали помірну сприйнятливість (4–5 балів) на рівні стандартів. Це суперечить літературним даним [33], де серед інтрогресивних ліній спостерігалася висока стійкість до септоріозної плямистості листя в умовах Лісостепу України. Бімодальність розподілу ліній за реакцією на ураження всіма іржастими захворюваннями свідчить про детермінацію означеної стійкості головними генами. Навпаки, унімодальний розподіл стійкості до борошнистої роси та септоріозу з високою часткою проміжних балів та низькими значеннями стандартного відхилення (табл. 2) свідчить на користь її полігенної детермінації, зумовленої позитивною трансгресією від незначних джерел стійкості. Такі ознаки, на відміну від стійкості до видів іржі, як правило важко передати потомкам шляхом схрещувань.

Аналіз урожайності продемонстрував, що ознаки високої стійкості до хвороб, як правило, супроводжуються низькою урожайністю, зниженим вмістом білка або дрібним зерном, забезпечуючи, таким чином, криволінійний зв'язок між стійкістю та селекційними ознаками (табл. 2). Все ж кілька ліній з високою МТЗ або вмістом білка зберігали набір цільових ознак групової стійкості і перевищували стандарти за окремими агрономічними ознаками або їх комплексом. Проте, частота поєднання групової стійкості та високої врожайності та якості зерна була дуже низькою.

Ознаки стійкості не корелювали з датою колосіння, висотою рослин (крім стеблової іржі, $R_{sp} = -0,33^*$) та вмістом білка (табл. 3). Показники врожайності не корелювали зі стійкістю до борошнистої роси, листової та жовтої іржі, очевидно, через кривизну зв'язків (табл. 2). Лише кореляція між врожайністю та стійкістю до стеблової іржі була позитивною, хоча і низькою ($R_{sp} = 0,34^{**}$), можливо, через позитивний вплив транслокації 1BL.1RS на обидві ознаки. Очевидно генетичний фон деяких інтрогресивних ліній, похідних зразка Н74/90–245, був сприятливим для генерування позитивного ефекту ПЖТ як на врожайність, так і на адаптативні ознаки на Півдні України, а також на здатність ПЖТ комбінуватися з іншими генами стійкості. Навпаки, кореляція між урожайністю та стійкістю до септоріозу була слабо негативною $R_{sp} = -0,23^*$. МТЗ показала низьку, але вірогідну кореляцію зі стійкістю до борошнистої роси ($R_{sp} = 0,31^{**}$), стеблової іржі ($R_{sp} = -0,26^*$) та септоріозу ($R_{sp} = 0,31^{**}$). Крім того, стійкість до стеблової іржі корелювала зі збором білка ($R_{sp} = 0,37^{***}$), натурою ($R_{sp} = 0,55^{***}$), об'ємом тисячі зернин ($R_{sp} = -0,51^{***}$) та щільністю борошна ($R_{sp} = -0,46^{***}$). Останнє може бути наслідком негативного впливу транслокації 1BL.1RS.

Таблиця 3

Кореляції між стійкістю до хвороб та кількісними ознаками інтрогресивних ліній в контрольному розсаднику, 2019 р. (N=82)

Пари ознак (R_{sp})									
Стійкість до	Дата колосіння	Висота рослин	МТЗ	ОТЗ	Вміст білка	Абс. вміст білка на 1000 зернин	Збір білка	Натура	Щільність борошна
Pm	-0,12	-0,05	0,31**	0,19	0,06	0,21	0,05	0,16	0,04
Lr	-0,03	0,01	-0,03	-0,03	0,11	0,02	-0,01	-0,02	0,15
Yr	0,01	0,10	0,05	0,04	0,16	0,12	-0,02	-0,02	-0,09
Sr	0,14	-0,33**	-0,26*	-0,51***	0,14	-0,07	0,37***	0,55***	-0,46***
Stb	0,18	0,06	0,33**	0,38***	0,10	0,27*	-0,22*	-0,17	0,01

¹⁾ МТЗ – маса тисячі зернин, ОТЗ – об'єм тисячі зернин *, **, *** – вірогідно при рівні значущості $p < 0,05$, $< 0,01$ і $< 0,001$, відповідно.

Вміст білка негативно корелював із урожаєм зерна ($r = -0,45***$), однак, виявлено кілька ліній [наприклад, AIL379/18 або AIL96PH18 (Куяльник /4/ Од. 267 / Н74/90–245 // Од. 267⁴ /3/ Селянка /5/ Зміна)] з високими значеннями обох ознак. Негативна кореляція спостерігалася також між іншими показниками якості та врожайністю зерна, проте показники якості переважно позитивно корелювали між собою, за винятком пар – натура-об'єм 1000 зернин та натура-щільність борошна (табл. 4).

Таблиця 4

Кореляції між кількісними ознаками інтрогресивних ліній в контрольному розсаднику, 2019 р. (N=82)

Ознаки	Дата колосіння	Висота рослин	Урожайність	МТЗ ¹⁾	ОТЗ ¹⁾	Натура	Вміст білка
Висота рослин	-0,19						
Урожайність	0,14	-0,49***					
МТЗ	-0,10	0,25*	-0,23*				
ОТЗ	-0,11	0,29**	-0,29**	0,85***			
Натура	0,03	-0,14	-0,18	0,07	-0,47***		
Вміст білка	-0,06	0,35**	-0,45***	0,21	0,02	0,32**	
Щільність борошна	-0,21	0,26*	-0,23*	0,28*	0,38***	-0,28*	-0,10

¹⁾ МТЗ – маса тисячі зернин, ОТЗ – об'єм тисячі зернин. *, **, *** – вірогідно при рівні значущості $p < 0,05$, $< 0,01$ і $< 0,001$, відповідно.

Висота рослин мала найбільший внесок у врожайність зерна ($r = -0,49^{***}$), потім об'єм 1000 зернин ($r = -0,29^{**}$) та МТЗ ($r = -0,23^*$), відповідно. Однак залежність між висотою рослини та врожайністю не була повністю лінійною. Максимальний урожай мали лінії з оптимальною висотою рослини (≈ 100 см). Зі збільшенням висоти рослин, а також з різким зниженням показники врожайності поступово зменшувались. Тоді як дата колосіння не корелювала з будь-якими іншими ознаками (табл. 4), незважаючи на досить значну варіацію ознаки (14–19 травня).

За результатами дослідів 2018/19 р., п'ятнадцять інтрогресивних ліній (A1L341/18, A1L345/18, A1L347/18, A1L353/18 та ін.) з різним рівнем стійкості до борошнистої роси або видів іржі були виділені та висіяні у наступному сезоні. Лінії поєднували високу загальну селекційну оцінку з продуктивністю на рівні або вище найближчого стандарту в більш сприятливих умовах 2019 року (табл. 5), і жодна з них не має чужинних морфологічних ознак.

Таблиця 5

**Стійкість до хвороб (у 2016–2020 рр.)
та значення досліджуваних ознак у 2019 році**

Лінія	Стійкість до хвороб (бали) ¹⁾ :					Загальна оцінка бали	Урожайність ц/га	Натура кг/г	Щільність борошна кг/м ³
	Pm	Lr	Yr	Sr	Stb				
Антонівка (St)	3	3	3	1–2	4	4+	69,3	71,2	568
Куяльник (St)	3	4	4	2–3	3	4	68,9	72,5	608
A1L341/18	4	6–7 ²⁾	7	6–8	4	5	72,1	78,2	549
A1L345/18	6	7	4	7–8	3	4+	73,0	76,4	582
A1L347/18	6	7	4–7	7–8	3	4+	72,2	79,6	553
A1L353/18	6	6–7	4	7–8	3	4-	72,3	77,5	603
A1L359/18	5	6–7	5	7–8	3	4-	71,3	78,5	563
A1L361/18	6	6–7	5	7–8	3	5+	72,4	77,2	573
A1L365/18	6	6–7	5	6–8	3	4-	70,3	78,6	569
A1L379/18	6–7	4–6	7	6–7	3	5-	72,2	77,0	592
A1L90PH18	6–7	5–7	7	7–8	5	5	70,7	75,3	611
A1L96PH18	4–7	4–6	7	7–8	4	4	75,0	77,7	552
P1L611/18	4	6–8	3	5–6	3	5-	69,3	75,9	553
RKN866B: ³⁾	6	6	5	96:	6	6-	8:.	98:.	752
P1L648/18	4	6–8	3	6–8	3	5-	70,0	75,9	616
RKN874B:	6	769	6	96:	5	7-	8:.	97.6	759
G4998B6	7	668	768	568	6	6-	8:.	97.4	794
<i>SD</i> ⁴⁾	-	-	-	-	-	-	8,8	3,0	44

¹⁾ Бали відповідають інтенсивності пошкодження у відсотках: 1 відповідає 100%; 2–90%; 3–65%; 4–40%; 5–25%; 6–15%; 7–10%; 8–5%; і 9–0%. Ураження накопичувачів інфекції та індикаторів високої сприйнятливості до хвороб – 1 бал щороку. ²⁾ 6–7 – діапазон варіації бальних оцінок за роки дослідження. ³⁾ Лінії з індексами посухостійкості в межах значень стандартів позначені жирним шрифтом. ⁴⁾ *SD* – стандартне відхилення.

Десять з них були вдосконаленими (шість і більше схрещувань з сучасними сортами) лініями, отриманими від колекційного зразка Н74/90–245. Виходячи зі стійкості до стеблової іржі лінії повинні мати ПЖТ 1BL.1RS від сорту Аврора.

Дисперсійний аналіз показав, що вплив року був значущим на врожайність зерна ($F(1;18)=416,7^{***}$), МТЗ ($F(1;16)=19,7^{***}$), збір білка ($F(1;18)=214,2^{***}$), дату колосіння ($F(1;18)=246,0^{***}$) та висоту рослин ($F(1;18)=43,3^{***}$). На врожайність зерна фактор «Лінія» суттєво не впливав, і більшість ознак були зумовлені погодними умовами більшою мірою, ніж генотипом. Взаємодія «Лінія» × «Рік» була значущою для МТЗ ($F(16;38)=4,5^{***}$) зі зміною рангів для окремих ліній. Хоча відмінності між показниками ліній, отриманими в різні роки, були невірогідними, в середньому МТЗ була значно вищою у гостро посушливому сезоні 2020 р. (37,2 г проти 35,7 г у 2019 р.). Збір білка був набагато вищим у 2019 році (8,50 ц/га проти 5,12 ц/га в 2020 році) завдяки урожайності, яка також була набагато вищою у сприятливішому 2019 році (табл. 5 та 6).

Вміст білка в гостро посушливому 2020 році, як правило, має тенденцію до зменшення (12,0% у 2019 році та 11,7% у 2020 році, відповідно), але різниця між значеннями, отриманими в різні роки, невірогідна і не перевищує похибки. Невідповідність загальній тенденції спостерігалася лише для лінії E2776/14 (**Віген** / Од. 267 // Селянка), де одночасно спостерігались максимальні по досліді 2020 р. показники врожайності (52,1 ц/га) та вмісту білка (13,2%). Така ж картина спостерігалася і для значень абсолютного вмісту білка в перерахунку на 1000 зернин.

Натура зерна визначалася розміром і формою зернин ($r=-0,47^{***}$ між натурою та об'ємом 1000 зернин) та вмістом білка ($r=0,32^{**}$) і не залежала від МТЗ ($r=0,07$). Загалом, дрібне кругле зерно з високим вмістом білка було краще упаковано. Досить помітні відмінності між генотипами спостерігались за щільністю борошна ($LV=509-718$ кг/м³). Слід зазначити, що незважаючи на слабку негативну кореляцію між урожайністю лінії та щільністю борошна ($r=-0,23^*$), що може пояснюватися різнонаправленим впливом ПЖТ на обидві ознаки, добір за цим показником збільшить МТЗ ($r=0,28^*$), а отже, і врожайність лінії, незалежно від розміру зерна.

Через відсутність весняних опадів рослини пшениці в середньому (вірогідно при $p<0,001$) колосились на 4,4 дня раніше, були на 10 см нижчими і на 36 ц/га менш урожайними в 2020 році, ніж у 2019. Зниження врожайності зерна ліній в умовах гострої посухи (індекс посухостійкості) становило 24,4%–50,7% від урожайності в нормальних умовах (2019 р.) та 25,3% (Куяльник) і 33,4% (Антонівка) у стандартів (табл. 6). Оскільки цей індекс є обернено пропорційною величиною до значень урожаю, лінії з нижчою урожайністю у 2019 р. мали найменше зниження урожаю і, таким чином, видавались посухостійкими. Як результат, виділені три перспективні лінії E2776/14 (**Віген** / Од. 267 // Селянка), P1L644/18 та P1L652/18 (обидві – Селянка / **ES17** F₂// Од. 267 F₄/3/Гурт)

Таблиця 6

Порівняння середніх значень досліджуваних ознак
озимої пшениці під впливом фактору «Лінія»

Лінія	Дата коло- сіння травень	Висота рос- лин см	Урожай-ність ц/га	Індекс посухо- стійкості %	Маса 1000 зернин г	Вміст білка %	Збір білка ц/га	Абс.вміст білка на 1000 зернин, г
Антонівка (St)	15	96	57,7	33,4	38,3	11,3	6,57	4,28
Куяльник (St)	14	100	60,1	25,3	36,6	11,4	6,84	4,22
AIL341/18	16	101	57,4	40,6	36,1	11,7	6,84	4,31
AIL345/18	14	95	57,9	41,5	37,6	11,4	6,61	4,27
AIL347/18	14	92	53,9	50,7	36,7	11,8	6,40	4,32
AIL353/18	15	90	54,9	48,3	36,2	11,9	6,59	4,29
AIL359/18	15	93	56,9	40,4	36,5	12,4	7,02	4,53
AIL361/18	15	90	56,5	43,9	37,5	11,9	6,65	4,48
AIL365/18	15	95	58,1	34,7	36,6	11,7	6,83	4,27
AIL379/18	14	94	57,8	40,0	33,6	12,9	7,51	4,34
AIL90PH18	14	84	55,4	43,4	34,3	10,8	5,97	4,10
AIL96PH18	15	96	59,9	40,3	37,6	12,6	7,72	4,74
PII611/18	14	92	56,7	36,5	38,1	12,7	7,21	4,83
PII644/18¹⁾	14	90	58,9	28,8	34,0	11,1	6,60	3,89
PII648/18	16	93	56,3	39,1	35,8	12,0	6,79	4,30
PII652/18	15	82	57,1	33,2	36,2	11,8	6,76	4,25
E2776/14	15	91	60,5	24,4	37,0	12,4	7,43	4,32
SD ²⁾	1,8	12	13,9	-	1,7	0,7	1,83	0,27
НІР _{0,05}	1,8	10	8,3	-	1,0	1,3	1,47	0,48

¹⁾ Лінії з індексами посухостійкості в межах значень стандартів позначені жирним шрифтом.

²⁾SD – стандартне відхилення; НІР_{0,05} – найменша істотна різниця при $p < 0,05$.

з показниками посухостійкості в межах стандартів. Хоча на відміну від інших удосконалених інтрогресивних ліній, вони не перевищували найближчий стандарт щодо абсолютних значень урожайності в 2019 р., лінія E2776/14 показала високий вміст білка в 2020 р. (13,2%), а P1L644/18 і P1L652/18 були стійкі до стеблової іржі (табл. 6).

Обговорення результатів

В історії селекції пшениці надзвичайний внесок зробили стійкі до хвороб та посухи донори зародкової плазми з ПЖТ 1BL.1RS [14]. В даній роботі, подібно до [20, 29], показаний позитивний вплив ПЖТ 1BL.1RS як на врожайність, так і на адаптивні ознаки, а також на здатність комбінуватися з іншими генами стійкості, хоча і у дуже небагатьох генетичних середовищах. Отже, для включення ефективних в даний час генів стійкості *Yr9* та *Sr31* у сорти СГІ–НЦНС без негативного впливу на якість борошна, здійснено поєднання інтактної 1BL.1RS, а також модифікованої (несе два інтерстеціальних сегмента пшеничної хромосоми 1BS в плече 1RS) транслокації 1BL.1RS_m з алелем високої якості *Glu-B1_{al}* [34, 39]. На жаль, стійкі лінії, похідні MA1 [36], які, ймовірно, мають транслокацію 1BL.1RS_m, показали нижчу врожайність у полі, порівняно з інтрогресивними лініями з інтактним плечем 1RS. І жодна з них не ввійшла в кращі (табл. 5, 6). Це відповідає літературним свідченням. Так, було показано [30, 31], що вставка короткого сегмента хромосоми 1BS пшениці в дистальну область плеча 1RS_m пов'язана зі зниженням врожайності зерна, біомаси, довжини коренів та водного статусу проростків. Механізмом цього є трикратне дозування генів, спричинене дуплікацією сегмента житньої хромосоми 1RS_m у лінії MA1, та колінеарністю пшеничної вставки з означеною дуплікацією [28].

Проте, залучення ПЖТ 1BL.1RS дає можливість практичного використання лише кількох генів стійкості до хвороб. У той же час різноманіття інших видів є величезним потенційним резервуаром нових для пшениці генів, велика кількість яких уже відомі [37]. Зокрема, в лабораторії селекції інтенсивних сортів пшениці СГІ–НЦНС особлива увага була звернута на найстійкіший до грибкових хвороб вид *T. timopheevii* Zhuk., який має комплексний імунітет суто генного (ядерного) типу. Причому найбільш ефективні гени стійкості локалізовані переважно у специфічному субгені G [10, 12], який суттєво відмінний від геному пшениці м'якої [26], що ускладнює інтрогресію генів стійкості. Шляхом ступінчастих схрещувань за участі примітивного зразка, похідного від *T. timopheevii*, був отриманий стійкий до хвороб сорт Ювілейна 75, який увійшов до родоводу низки більш нових сортів – Ніконія, Ліона та ін. [14].

Однак, використання *T. timopheevii* в інтрогресивній гібридизації з пшеницею м'якою наштовхується на ряд труднощів [9], тому традиційно залучають в схрещування 42-хромосомні амфіплоїди *T. timopheevii*-*Aegilops tauschii* Coss. [21, 26, 48]. Саме цим методом було створено колекційний зразок H74/90–245 [19], використаний у даному дослідженні (табл. 1). Тому ймовірно, що у най-

стійкіших удосконалених ліній (табл. 5) окремі ефективні гени стійкості, в першу чергу до стеблової іржі, походять також від *T. timopheevii*, яка входить до родоводу зразка Н74/90–245. В літературі є свідчення [2] про необхідність пірамідування кількох (від 2 до 7) відомих *Sr* генів для досягнення високої стійкості. Створення матеріалу з таким типом стійкості – це винятковий успіх, бо саме стеблова іржа тепер представлена самими вірулентними расами і складає найбільшу загрозу для пшениці у багатьох регіонах світу [47].

Значних успіхів досягнуто таким чином в КНДІСГ (Росія) при використанні *T. miguschovae* Zhirov – штучного амфідиплоїда голозерного мутанта *T. timopheevii* (*T. militinae* Zhuk. et Migusch.) з *Ae. tauschii* (A'A'GGDD). Від схрещувань з його участю створені сорти пшениці м'якої озимої Ростислав, Восторг, Жировка, Фішт, Євгенія та ін. [21]. Проте перенесена в пшеницю стійкість до листової іржі контролюється, головним чином, комбінацією генів *Lr39* від егілопса та *Lr26* від жита [3], а кількість районованих сортів, створених з використанням елементів саме субгеному G, в цілому дуже мала [11], хоча ліній з генетичним матеріалом *T. timopheevii* отримано чимало [11, 26, 37]. Це пояснюється недостатньою ефективністю інтрогресивних процесів. Відомо, що генетичний матеріал хромосом субгеному G передається в пшеницю з низькою частотою і, як правило, транслокаціями великих сегментів або заміщеннями цілих хромосом. І хоча заміщені і транслокантні лінії характеризуються нормальною морфологією і фертильністю [11, 26], все ж наявність великих за обсягом сегментів чужинного хроматину спричинює зниження продуктивності інтрогресивного матеріалу [7].

Загалом, інтрогресивні лінії широко вивчаються у відношенні різних цінних ознак в Україні [1, 4, 33, 40] та у світі [23, 35]. Досліджуються як теоретичні аспекти еволюції геномів, картування генів, успадкування або стабільності чужинних ознак в пшеничному генофоні [25, 29, 30, 39], так і практичне їх використання у селекції [1, 17, 20, 35]. У СГІ–НЦНС інтрогресивні лінії випробовуються уже тривалий час. Кожного сезону виділяються поодинокі лінії, що перевищують в даних умовах стандарти за врожайністю та мають деякі чужинні ознаки, в основному стійкість до хвороб [1, 18, 40]. Деякі з найкращих ліній стали сортами, що характерно не лише для СГІ–НЦНС, але й для інших селекційних установ [1, 13, 20, 21]. Щодо ліній, вивчених у даній роботі, то більшість із них має стійкість до хвороб – ознаки, за якими вони відбиралися. П'ятнадцять із 78 досліджених ліній мали задовільну урожайність у прийнятних умовах 2019 року, але лише одна лінія перевершила найближчі стандарти у гостро посушливому 2020 р. Три лінії виявили стійкість до посухи в межах значень стандартів. Дві з них були стійкими до хвороб та одна – високобілковою лінією. Лінії позбавлені багатьох негативних ознак, властивих диким видам, і як такі вони є перспективними донорами генів стійкості до хвороб для створення інноваційного матеріалу та поточних селекційних програм на півдні України.

Висновки

1. В результаті схрещувань різних першоджерел чужинних ознак із сучасними сортами пшениці були отримані інтрогресивні лінії з чужинними генетичними комплексами стійкості до хвороб, високого вмісту білка та морфологічних ознак, більшість з яких були стійкими до видів іржі завдяки успішній інтрогресії чужинних *Lr*, *Yr* та *Sr* генів з усіх джерел, залучених до гібридизації.

2. Висока тривала стійкість до стеблової іржі спостерігалась головним чином серед похідних колекційного зразка Н74/90–245 з Болгарії, генетичний фон яких був сприятливим для генерування позитивного ефекту транслокації 1BL.1RS як на продуктивні, так і на адаптивні ознаки на півдні України та здатність комбінуватися з іншими генами стійкості. Серед похідних *Ae. tauschii* такі лінії зустрічались дуже рідко; більшість ліній, стійких до стеблової іржі на стадії молочно-воскової стиглості, поступово втрачають стійкість по мірі дозрівання зерна.

3. Урожайність не корелювала зі стійкістю до борошнистої роси, листкової або жовтої іржі. Стійкість до стеблової іржі корелювала із врожайністю, збором білка, натурою та щільністю борошна, що може бути зумовлено наявністю транслокації 1BL.1RS. Вміст білка негативно корелював із урожайністю ($r = -0,45^{***}$). Негативна кореляція також спостерігалася між іншими ознаками якості та врожайністю зерна, але ознаки якості переважно позитивно корелювали між собою. Висота рослини мала найбільший внесок у врожайність, потім об'єм 1000 зернин та МТЗ, відповідно.

4. Ефект фактору рік був вірогідним на врожайність та збір білка, МТЗ, дату колосіння та висоту рослин. Крім того, на всі ознаки погодні умови впливали більшою мірою, ніж генотип. В середньому зниження врожайності інтрогресивних ліній в умовах гострої посухи (індекс посухостійкості) складало від 24,4% до 50,7% від урожайності в нормальних умовах (2019 р.) та 25,3% (Кувальник) та 33,4% (Антонівка) у стандартів.

5. Виділено п'ятнадцять вдосконалених інтрогресивних ліній (A1L341/18, A1L345/18, A1L347/18, A1L353/18 та ін.), що поєднують різний рівень стійкості до борошнистої роси або видів іржі з продуктивністю в сприятливих умовах на рівні стандартів або вище, а також три перспективні лінії (E2776/14, P1L644/18 та P1L652/18) з показниками посухостійкості в межах значень стандартів. Жодна з високопродуктивних ліній не мала чужинних морфологічних ознак. Лінії позбавлені багатьох негативних ознак, притаманних диким видам і можуть бути джерелом генів стійкості до хвороб для поточних селекційних програм на Півдні України.

Подяка

Автори висловлюють подяку к.с.-х.н. О.А. Васильєву за допомогу у створенні штучного інфекційного фону іржастих хвороб.

Стаття надійшла до редакції 05.10.2021

Список використаної літератури

1. Бабаянц О. В. Основы селекции и методология оценок устойчивости пшеницы к возбудителям болезней / О. В. Бабаянц, Л. Т. Бабаянц. – Одесса: ВМБ, 2014. – 401 с.
2. Воронов С. И. Пребридинговые исследования пшеницы мягкой по повышению устойчивости к биотическим и абиотическим стрессам в Нечерноземной зоне РФ / С. И. Воронов, И. Ф. Лапочкина, Л. А. Марченкова, О. В. Павлова, Р. Ф. Чавдарь, Т. Г. Орлова // Бюллетень ГНБС. – 2019. – Вып. 132. – С. 102–108. doi: 10.25684/NBG.boolt.132.2019.13.
3. Давоян Э. Р. Изучение интрогрессивных линий мягкой пшеницы с генетическим материалом *Aegilops tauschii* по устойчивости к листовая ржавчине / Э. Р. Давоян, Д. С. Миков, Ю. С. Зубанова, Д. М. Болдаков, Р. О. Давоян, И. В. Бебякина, В. А. Бибишев // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2018. – Т. 22, № 1. – С. 97–101. doi: 10.18699/VJ18.336.
4. Демидов О. А. Вихідний матеріал для селекції пшениці м'якої озимої на високу стійкість до хвороб в умовах Лісостепу України / О. А. Демидов, Г. Б. Вологодіна, С. І. Волощук, О. В. Гуменюк, В. В. Кириченко, С. О. Хоменко // Фактори експериментальної еволюції організмів. – Київ, 2019. – Т. 24. – С. 63–69. doi: 10.7124/FEEO.v24.1080.
5. ДСТУ 4138–2002 Насіння сільськогосподарських культур. Методи визначання якості / Кіндрок М. О. та ін. Держспоживстандарт України. – К., 2003. – С. 17–18. <https://www.studmed.ru/dstu-4138-2002-nasnnyaslskogospodarskih-kultur-metodi-viznachennya-yakost/e073265435f.html>.
6. Жиров Е. Г. Синтез новой гексаплоидной пшеницы / Е. Г. Жиров // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. – 1980. – Т. 68, № 1. – С. 14–16.
7. Значення специфічності генетичного матеріалу для успішної інтрогресії у геном м'якої пшениці (на прикладі інтрогресивних ліній *Triticum aestivum* L./*Triticum miguschovae* Zhirov): автореф. дис. ... канд. біол. наук: 03.00.15 «Генетика» / А. В. Злацька. – К.: ІАІБ УААН, 2001. – 19 с.
8. Кириченко Ф. Г. Изучение и отбор высокобелковых образцов озимой мягкой пшеницы из коллекции ВИР как исходного материала для селекции / Ф. Г. Кириченко, Н. А. Литвиненко, В. Г. Адамовская // Докл. ВАСХНИЛ. – 1979. – № 11. – С. 6–9.
9. Козловская В. Ф. Пути повышения эффективности интрогрессии генетического материала *Triticum timopheevii* Zhuk. в мягкую пшеницу на этапе выполнения первого беккросса / В. Ф. Козловская, Г. М. Музалитин // Генетика. – 1993. – Т. 29, № 1. – С. 167–176.
10. Кривченко В. И. Устойчивость к пыльной головне и геномный состав пшеницы / В. И. Кривченко, А. М. Ямалеев, Э. Ф. Мигушова // Генетика. – 1976. – Т. 12, № 4. – С. 5–11.
11. Леонова И. Н. Изучение признаков продуктивности у интрогрессивных линий *Triticum aestivum*/*Triticum timopheevii*, устойчивых к грибным болезням / И. Н. Леонова, Е. Б. Будашкина // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2016. – Т. 20, № 3. – С. 311–319. doi: 10.18699/VJ16.120.
12. Леонова И. Н. Генетический анализ и локализация локусов, контролирующих устойчивость интрогрессивных линий *Triticum aestivum* × *Triticum timopheevii* к листовой ржавчине / И. Н. Леонова, М. С. Родер, Н. П. Калинина, Е. Б. Будашкина // Генетика. – 2008. – Т. 44, № 12. – С. 1652–1659.
13. Литвиненко М. А. Створення сортів пшениці м'якої озимої (*Triticum aestivum* L.), адаптованих до змін клімату на Півдні України / М. А. Литвиненко // Збірник наукових праць СГП–НЦНС. – 2016. – Вип. 27 (67). – С. 36–53.
14. Лифенко С. П. Інтрогресії в геном пшениці м'якої від різних донорів – проблемний, але перспективний напрям селекції / С. П. Лифенко, Т. П. Нарган, М. Ю. Наконечний // Селекція і насінництво. – 2014. – Вип. 105. – С. 39–50. doi: 10.30835/2413-7510.2014.42043.
15. Мощный И. И. Успадкування стійкості до хвороб та морфологічних ознак у гібридів м'якої пшениці з інтрогресивними лініями / І. І. Мощний, О. М. Благодарова // Збірник наукових праць СГП–НАЦ НАІС. – 2004. – Вип. 6 (46). – С. 179–193.
16. Мощный И. И. Идентификация 1В-1R транслокации и замещения у интрогрессивных линий озимой пшеницы с помощью биохимических маркеров / И. И. Мощный, Е. М. Благодарова, В. И. Файт // 36. науч. статей V Міжнар. конф. «Геном рослин». – Одеса, 2008. – С. 98–101.
17. Мощный И. И. Застосування похідних неповного пшенично-елімусного амфіплоїда (НПЕА) *Elytricum fertile* в селекції пшениці м'якої озимої / І. І. Мощний, Т. П. Нарган, М. І. Єрняк, С. П. Лифенко // Вісник аграрної науки. – 2017. – Вип. 8. – С. 45–50. doi: 10.31073/agrovisnyk201708-08.
18. Мощный И. И. Залучення інтрогресивних ліній для селекції пшениці м'якої озимої / І. І. Мощний, Т. П. Нарган, С. П. Лифенко, М. І. Єрняк // Вісник ХНАУ. Біологія. – 2014. – Вип. 1 (31). – С. 79–90.

19. Отчет о научно-исследовательских работах, проведенных в сотрудничающих учреждениях стран – членов СЭВ за 1974 г. // Координационный центр СЭВ. – Одесса, 1975. – С. 5.
20. Першина Л.А. Аллоплазматические рекомбинантные линии (*H. vulgare*)-*T. aestivum* с транслокацией 1RS.1BL: исходные генотипы для создания сортов мягкой пшеницы / Л.А. Першина, Л.И. Белова, Н.В. Трубочеева, Т.С. Осадчая, В.К. Шумный, И.А. Белан, Л.П. Россева, В.В. Немченко, С.Н. Абакумов // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2018. – Т. 22, № 5. – С. 544–552. doi: 10.18699/VJ18.393.
21. Твердохлеб Е.В. Скрещиваемость и фертильность гибридов между формами пшеницы – носителями субгена G и сортами мягкой и твердой пшениц / Е.В. Твердохлеб // Вестник ХНУ им. В.Н. Каразина. Биология. – 2009. – Вып. 9 (856). – С. 89–96.
22. Чеботар Г.О. Апробація маркерного аналізу гена *TaSnRK2.8-A* на українських сортах пшениці м'якої озимої / Г.О. Чеботар, О.С. Олійник, Ю.О. Лавриненко, С.В. Чеботар // Вісник ОНУ. Біологія. – 2020. – Т. 25, вип. 2 (47). – С. 83–94. doi: 10.18524/2077-1746.2020.2(47).218456.
23. Ahmadi J. Wild relatives of wheat: *Aegilops-Triticum* accessions disclose differential antioxidative and physiological responses to water stress / J. Ahmadi, A. Pour-Aboughadareh, S.F. Ourang, A.A. Mehrabi, K. H.M. Siddique // Acta Physiol. Plant. – 2018. – V. 40, № 5, P. 90–104. doi: 10.1007/s11738-018-2673-0.
24. Babayants O.V. Race composition of *Blumeria graminis* (DC) Speer f. sp. *tritici* in the South of Ukraine and effectiveness of *Pm*-genes in 2004–2013 / O.V. Babayants, L.T. Babayants, V.A. Traskovetskaya, A.F. Gorash, N.I. Saulyak, A.V. Galaev // Cer. Res. Comm. – 2015. – V. 43, № 3. – P. 449–458. doi: 10.1556/0806.43.2015.011.
25. Babayants O.V. Genetic determination of wheat resistance against *Puccinia graminis* (f. sp. *tritici*) derived from *Aegilops cylindrica*, *Triticum erebuni*, and Amphidiploid 4 / O.V. Babayants, L.T. Babayants, A.F. Gorash, A.A. Vasil'ev, V.A. Traskovetskaya, V.A. Palyasnyi // Cytol. Genet. – 2012. – V. 46, № 1. – P. 9–14. doi: 10.3103/S0095452712010033.
26. Brown-Guedira G.L. Chromosome substitutions of *Triticum imopheevii* in common wheat and some observations on the evolution of polyploid wheat species / G.L. Brown-Guedira, E.D. Badaeva, B.S. Gill, T.S. Cox // Theor. Appl. Genet. – 1996. – V. 93, № 8. – P. 1291–1298. doi: 10.1007/BF00223462.
27. Chebotar S.V. Analysis of recombinations between 1RS and 1BS chromosomes by using PCR and GLL/GLU markers / S.V. Chebotar, M.K. Toporash, I.I. Motsnyi, O.M. Blagodarova, P. Sourdille // 17th EWAC EUCARPIA Int. Conf., Bucharest, Romania, 3–8 June 2018. – EWAC Newsl. – 2019. – P. 56–59.
28. Gabay G. Structural rearrangements in wheat (1BS)-rye (1RS) recombinant chromosomes affect gene dosage and root length / G. Gabay, J. Zhang, G.F. Burguener, T. Howell, H. Wang, T. Fahima, A. Lukaszewski, J.I. Moriconi, G.E. Santa-Maria, J. Dubcovsky // Pl. Genome. – 2021. – e20079. – P. 1–16. doi: 10.1002/tpg2.20079.
29. Gorash A. Leaf rust resistance of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) lines derived from interspecific crosses / A. Gorash, A. Galaev, O. Babayants, L. Babayants // Zemdirbyste-Agriculture. – 2014. – V. 101, № 3. – P. 295–302. doi: 10.13080/z-a.2014.101.038.
30. Howell T. Mapping a region within the 1RS.1BL translocation in common wheat affecting grain yield and canopy water status / T. Howell, I. Hale, L. Jankuloski, M. Bonafede, M. Gilbert, J. Dubcovsky // Theor. Appl. Genet. – 2014. – V. 127, № 12. – P. 2695–2709. doi: 10.1007/s00122-014-2408-6.
31. Howell T. A wheat/rye polymorphism affects seminal root length and yield across different irrigation regimes / T. Howell, J.I. Moriconi, X.Q. Zhao, J. Hegarty, T. Fahima, G.E. Santa-Maria, J. Dubcovsky // J. Exp. Bot. – 2019. – V. 70, № 15. – P. 4027–4037. doi: 10.1093/jxb/erz169.
32. Kjeldahl J. Neue Methode zur Bestimmung des Stickstoffs in organischen Körpern" (New method for the determination of nitrogen in organic substances) / J. Kjeldahl // Zeitschrift für analytische Chemie. – 1983. – V. 22, № 1. – P. 366–383.
33. Kovalchuk S.O. Identification of prospective sources of agronomically-valuable traits of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) among breeding lines in the condition of Forest-Steppe of Ukraine / S.O. Kovalchuk, S.I. Voloschuk, N.A. Kozub, Ye. V. Zaika, V.M. Starychenko // Ukr. J. Ecol. – 2020. – V. 10, № 5. – P. 253–258. doi: 10.15421/2020/240.
34. Kozub N.A. Development of common wheat lines with the 1BL/1RS translocation linked with the allele *Glu-B1_{at}* / N.A. Kozub, I.A. Sozinov, G. Ya. Bidnyk, N.A. Demianova, O.I. Sozinova, A.V. Karelov, Ya. B. Blume, A.A. Sozinov // Plant Protection and Quarantine. – 2017. – Is. 63. – P. 176–184. doi: 10.36495/1606-9773.2017.63.77-85.
35. Liu Ch. Research progress of wheat wild hybridization, disease resistance genes transfer and utilization / Ch. Liu, R. Han, X. Wang, W.P. Gong, D.G. Cheng, X.Y. Cao, A.F. Liu, H. Sh. Li, J.J. Liu // Scientia Agricultura Sinica. – 2020. – V. 53, № 7. – P. 1287–1308. doi: 10.3864/j.issn.0578-1752.2020.07.001.

36. Lukaszewski A. Manipulation of the 1BL.1RS translocation in wheat by induced homoelogus recombination / A. Lukaszewski // Crop Sci.– 2000.– V. 40, № 1.– P. 216–225. doi: 10.2135/cropsci2000.401216x.
37. McIntosh R.A. Catalogue of gene symbols for wheat / R.A. McIntosh, Y. Yamazaki, J. Dubcovsky, J. Rogers, C. Morris, R. Appels, X.C. Xia // 12th Int. Wheat Genet. Symp., Yokohama, Japan, 8–13 September 2013: proceedings.– Yokohama, 2013. <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/2013/GeneSymbol.pdf>.
38. Motsnyi I.I. Inheritance of alien characters in hybrids between *T. aestivum* and wheat introgression lines / I.I. Motsnyi // Ann. Wheat Newsl.– 2004.– V. 50.– P. 178–180. doi: 10.13140/RG.2.1.1223.1206.
39. Motsnyi I.I. Cytogenetic characteristics of wheat lines with modified rye-wheat translocation 1RS.1BL / I.I. Motsnyi, E.M. Blagodarova, A.I. Rybalka // Cytol. Genet.– 2017.– V. 51, № 5.– P. 331–338. doi: 10.3103/S0095452717050073.
40. Motsnyi I.I. Selection evaluation of introgressive lines of soft winter wheat with signs of resistance to phytopathogens / I.I. Motsnyi, O.O. Molodchenkova, A.P. Smertenko, L.T. Mishchenko, A.I. Kryvenko, R.V. Solomonov // Plant Archives.– 2021.– V. 21, № 1.– P. 486–498. doi: 10.51470/PLANTARCHIVES.2021.v21.S1.076.
41. Motsnyi I. I. A genetic diversity of the synthetics *T. durum* x *Ae. tauschii* and their involvement in wheat crosses / I.I. Motsnyi, A.I. Rybalka // Genetic resources of cultivated plants. Problems of crop evolution and systematics: Int. Sc. Conf. in commemoration of the 120th birthday of E.N. Sinskaya, 8–11 December 2009: materials.– St. Petersburg, 2009.– P. 97–101.
42. Mujeeb-Kazi A. Rebirth of synthetic hexaploids with global implications for wheat improvement / A. Mujeeb-Kazi, A. Gul, M. Farooq, S. Rizwan, I. Ahmad // Aust. J. Agric. Res.– 2008 – V. 59, № 10.– P. 391–398. doi: 10.1071/AR07226.
43. Mujeeb-Kazi A. Utilizing wild grass biodiversity in wheat improvement: 15 years of wide cross research at CIMMYT / A. Mujeeb-Kazi, G. P. Hettel // Research Report.– № 2.– Mexico, D. F., CIMMYT, 1995.
44. Saari E. E. A scale for appraising the foliar intensity of wheat diseases / E. E. Saari, J. M. Prescott // *Plant Dis. Rep.*– 1975.– V. 59, № 5.– P. 377–380.
45. Sarto M. V. M. Wheat phenology and yield under drought: a review / M. V. M. Sarto, J. R. W. Sarto, L. Rampim, J. S. Rosset, D. Bassegio, P. F. da Costa, A. M. Inagaki // Austral. J. Crop Sci.– 2017 – V. 11, № 8.– P. 941–946. doi: 10.21475/ajcs.17.11.08.pne351.
46. Sidorenko M. V. The effect of drought on wheat plants at different growth stages / M. V. Sidorenko, S. V. Chebotar // Вісник ОНУ. Біологія.– 2020.– Т. 25, Вип. 1 (46).– С. 67–87. doi: 10.18524/2077–1746.2020.1(46).205848.
47. Soko T. Yield loss associated with different levels of stem rust resistance in bread wheat / T. Soko, C. M. Bender, R. Prins, Z.A. Pretorius // Plant Disease.– 2018.– V. 102, № 12.– P. 2531–2538. doi: 10.1094/PDIS-02–18–0307-RE.
48. Spetsov P. A review on amphiploids in the *Triticeae*, obtained in Bulgaria during 1950–1990 / P. Spetsov, M. Savov // Wheat Inf. Serv.– 1992.– V. 75.– P. 1–6.
49. Wellings C. R. Global status of stripe rust: a review of historical and current threats / C. R. Wellings // Euphytica.– 2011.– V. 179, № 1.– P. 129–141. doi: 10.1007/s10681–011–0360-y.

**І. І. Моцний¹, Т. П. Нарган¹, М. Ю. Наконечний¹, С. П. Лифенко¹,
О. О. Молодченкова¹, Л. Т. Міщенко²**

¹Селекційно-генетичний інститут – Національний центр насіннезнавства та сортовивчення НААН України, Овідіопольська дорога, 3, Одеса, 65036, Україна, e-mail: motsnyui@gmail.com,

²Київський національний університет імені Тараса Шевченка, ННЦ «Інститут біології та медицини», вул. Володимирська, 64/13, Київ, 01601, Україна, e-mail: lmishchenko@ukr.net.

РІЗНОМАНІТТЯ ПОХІДНИХ ВІДДАЛЕНОЇ ГІБРИДИЗАЦІЇ ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ ЗА СТІЙКІСТЮ ДО ХВОРОБ ТА ІНШИМИ ЧУЖИННИМИ ОЗНАКАМИ

Резюме

Проблема. Глобальні зміни клімату сприяють поширенню основних хвороб пшениці м'якої озимої (*Triticum aestivum* L.) та збільшують втрати врожаю, спричинені як цими хворобами, так і посухою. Запобігання руйнівного впливу цих факторів на врожайність залежить від створення донорів, що несуть нові гени стійкості.

Мета. Досліджувалось різноманіття нових ліній пшениці, отриманих від складних міжвидових схрещувань, стосовно стійкості до поширених хвороб, посухи та інших сільськогосподарських ознак.

Методика. Випробування проводилося послідовно протягом двох посівних сезонів (2018–19 та 2019–20 рр.) в контрольному розсаднику по чорному пару без поливу. Рослинний матеріал включав сімдесят вісім інтрогресивних ліній пшениці різного походження та два сорти-стандарту для посушливого кліматичного поясу України. Були одержані дані за 9 агрономічними (кількісні оцінки) та 5 фітопатологічними (бальні оцінки) ознаками, які були обраховані за допомогою дисперсійного та кореляційного аналізу, щоб зрозуміти внесок чинників у загальну дисперсію та зв'язки між ознаками.

Основні результати. Більшість ліній були стійкими до видів іржі завдяки успішній інтрогресії чужинних *Lr*, *Yr* та *Sr* генів з усіх джерел, що брали участь у гібридизації. Висока тривала стійкість до стеблової іржі спостерігалась головним чином серед похідних колекційного зразка Н74/90–245 з Болгарії, генетичний фон яких був сприятливим для генерування позитивного ефекту транслокації 1BL.1RS як на продуктивні, так і на адаптивні ознаки на півдні України та здатність комбінуватися з іншими генами стійкості. Показники врожайності не корелювали зі стійкістю до хвороб, за виключенням стеблової іржі ($R_{sp} = 0,34^{**}$) та септоріозу ($R_{sp} = -0,23^{*}$). Стійкість до стеблової іржі корелювала із врожайністю, збором білка, натурою та щільністю борошна, що може бути зумовлено наявністю транслокації 1BL.1RS. Негативна кореляція спостерігалася між ознаками якості та врожайністю зерна, проте показники якості переважно позитивно корелювали між собою. Висота рослини склала найбільший внесок у врожайність зерна, за нею слідували об'єм 1000 зернин та МТЗ.

Висновки. Встановлено, що інтрогресивні лінії мають потенціал для використання в програмах поліпшення пшениці щодо стійкості до хвороб на півдні України.

Ключові слова: пшениця; інтрогресивні лінії; стійкість до хвороб; посуха; ознаки; продуктивність.

I. I. Motsnyi¹, T. P. Nargan¹, M. Yu. Nakonechnyi¹, S. Ph. Lyfenko¹,
O. O. Molodchenkova¹, L. T. Mishchenko²

¹Plant Breeding and Genetics Institute – National Center of Seed and Cultivar Investigation,

3 Ovidiopolska doroga, Odesa, 65036, Ukraine

²Taras Shevchenko National University of Kyiv, Educational and Scientific Centre “Institute of Biology and Medicine”, 64/13 Volodymyrska str., Kyiv, 01601, Ukraine

DIVERSITY OF WIDE HYBRIDIZATION DERIVATIVES OF WINTER WHEAT FOR RESISTANCE TO DISEASES AND OTHER ALIEN CHARACTERS

Abstract

Introduction. The global climate change conduces spreading of main diseases of winter bread wheat (*Triticum aestivum* L.) and increases the yield losses caused by both these diseases and drought. Preventing the devastating impact of these factors on the yield depends on development of donors carrying the resistance genes.

Aim. The diversity of new introgression wheat lines derived from complex interspecies crosses was evaluated for resistance to widespread diseases, drought and other agricultural traits.

Methods. The trial was conducted consecutively during two vegetative periods (2018–2019 and 2019–2020) on the black earth area under the arid system in a control nursery design. Genetic material includes seventy-eight introgression wheat lines of different origin with two check cultivars for the arid climate zone of Ukraine. The data on nine agronomic (quantitative scores) and five plant pathological (point scores) traits were collected and subjected to both variance and correlation analysis to comprehend the contribution of the factors towards general diversity and connections between the characters.

Results. Most lines were resistant to rust species due to the successful introgression of alien *Lr*, *Yr* and *Sr* genes from all sources involved in hybridization. High long-term resistance to stem rust was observed mainly among the derivatives of the collection sample H74/90–245 from Bulgaria, whose genetic background was favorable for generating a positive effect of 1BL.1RS translocation on both productive and adaptive traits in southern Ukraine and the ability to combine with other resistance genes. The yield traits did not correlate with the resistance to diseases except stem rust ($R_{sp} = 0.34^{**}$) and *Septoria* blight ($R_{sp} = -0.23^*$). Resistance to stem rust correlated with the grain and protein yield, test weight and flour density, which may be due to the presence of translocation 1BL.1RS. Negative correlation was observed between quality traits and grain yield, but quality traits mainly positively correlated with each other. The plant height had the highest contribution to grain yield followed by volume of 1000 kernels and WTK.

Conclusions. The introgression lines were found to be diverse and potential for use in the wheat improvement programs for resistance to the diseases or drought in Southern Ukraine.

Key words: wheat, introgression lines, disease resistance, drought, characters, productivity.

References

1. Babayants O. V., Babayants L. T. (2014) *Bases of breeding and methodology of assessments of wheat resistance to pathogens* [Osnovy selektsii i metodologiya otsenok ustoychivosti pshenitsy k vozbuditelnyam bolezney], Odessa, VMV, 401 p.
2. Voronov S. I., Lapochkina I. F., Marchenkova L. A., Pavlova O. V., Chavdar R. F., Orlova T. G. (2019) «Prebreeding research of a common wheat to improve its resistance to biotic and abiotic stresses in the non-chernozem belt of the Russian Federation» [«Prebridingovyye issledovaniya pshenitsy myagkoy po povysheniyu ustoychivosti k bioticheskim i abioticheskim stressam v Nechernozemnoy zone RF»], *Bull. of the State Nikita Botan. Gard.*, 132, pp. 102–108. doi: 10.25684/NBG.boolt.132.2019.13.
3. Davoyan E. R., Mikov D. S., Zubanova Y. S., Boldakov D. M., Davoyan R. O., Bebyakina I. V., Bibishev V. A. (2018) «Study of introgressive lines of common wheat with *Aegilops tauschii* genetic material for resistance to leaf rust» [«Izucheniye introgressivnykh liniy myagkoy pshenitsy s geneticheskim materialom *Aegilops tauschii* po ustoychivosti k listovoy rzhavchine», *Vavilov J. Genet. Breed.*, 22(1), pp. 97–101. doi: 10.18699/VJ18.336.
4. Demydov O. A., Volohdina H. B., Voloshchuk S. I., Humeniuk O. V., Kyrylenko V. V., Khomenko S. O. (2019) «Parent material for breeding winter wheat with high disease resistance under environments of forest-steppe of Ukraine» [«Vykhidnyi material dlya selektsiyi pshenitsi m'yakoyi ozymoyi na vysoku stiykist' do khvorob v umovakh Lisostepu Ukrainy»], *Factors in experimental evolution of organisms*, 24, pp. 63–69. doi: 10.7124/FEEO.v24.1080.
5. DSTU4138–2002 (2003) *Crop seeds. Methods of quality determination* [Nasinnya sil's'kohospodars'kykh kul'tur. Metody vyznachannya yakosti], Kindruk M. O. et al; Derzhspozhyvstandart of Ukraine, Kyiv, pp. 17–18. <https://www.studmed.ru/dstu-4138-2002-nasnnya-slskogospodarskih-kultur-metodi-viznachennya-yakost/e073265435f.html>.
6. Zhirov E. G. (1980) «Synthesis of new hexaploid wheat» [«Sintez novoy geksaploidnoy pshenitsy»], *Works Appl. Bot., Genet. Breed.*, 68(1), pp. 14–16.
7. Zlatska A. V. (2001) Importance of genetic material specificity for successful introgression into common wheat genome (using the *Triticum aestivum* L./*Triticum miguschovae* introgressive lines as a model) [Znachennya spetsyfichnosti henetychnoho materialu dlya uspishnoyi introhresiyi u henom m'yakoyi pshenitsi (na prykladi introhresyivnykh liniy *Triticum aestivum* L./*Triticum miguschovae* Zhirov). thesis dis... kand. biol. nauk, 03.00.15.– genetics], Kyiv, ICBGI NASU, 19 p.
8. Kirichenko F. G., Litvinenko N. A., Adamovskaya V. G. (1979) «Study and selection of high protein samples of bread winter wheat from a collection of All-Soviet Union Crop Research Institute such as starting material for breeding» [«Izucheniye i otbor vysokobelkovykh obraztsov ozimoy myagkoy pshenitsy iz kolektsii VIR kak iskhodnogo materiala dlya selektsii»], *Proc. of All-Soviet Union Agr. Sc.*, 11, pp. 6–9.
9. Kozlovskaya V. F., Musalitin G. M. (1993) «The ways for increasing efficiency of introgression of the genetic material of *Triticum timopheevii* Zhuk. into bread wheat during the first backcross step» [«Puti povysheniya effektivnosti introgressii geneticheskogo materiala *Triticum timopheevii* Zhuk. v myagkuyu pshenitsu na etape vpolneniya pervogo bekkrossa»], *Genetika*, 29(1), pp. 167–1176.
10. Krivchenko V. I., Yamaleev A. M., Migushova E. F. (1976) «Common bunt resistance and wheat genomic composition» [«Ustoychivost' k pyl'noy golovne i genomnyy sostav pshenitsy»], *Genetika*, 12(4), pp. 5–11.
11. Leonova I. N., Budashkina E. B. (2016) «The study of agronomical traits determining productivity of *Triticum aestivum*/*Triticum timopheevii* introgression lines with resistance to fungal diseases» [«Izucheniye priznakov produktivnosti u introgressivnykh liniy *Triticum aestivum*/*Triticum timopheevii*, ustoychivyykh k gribnym boleznyam»] *Vavilov J. Genet. Breed.*, 20(3), pp. 311–319. doi: 10.18699/VJ16.120.
12. Leonova I. N., Röder M. S., Kalinina N. P., Budashkina E. B. (2008) «Genetic analysis and localization of loci controlling leaf rust resistance of *Triticum aestivum* × *Triticum timopheevii* introgression lines» [«Geneticheskiy analiz i lokalizatsiya lokusov, kontroliruyushchikh ustoychivost' introgressivnykh liniy *Triticum aestivum* × *Triticum timopheevii* k listovoy rzhavchine»], *Rus. J. Genet.*, 44(12), pp. 1652–1659.
13. Lytvynenko M. A. (2016) «Creation of winter bread wheat cultivars (*Triticum aestivum* L.) adapted to climatic changes in the South Ukraine» [«Stvorenniya sortiv pshenitsi m'yakoyi ozymoyi (*Triticum aestivum* L.), adaptovanykh do zmin klimatu na Pivdni Ukrainy»], *Collection of Sci. Articles of PBGI–NCSCI*, Odessa, 67(27), pp. 36–53.
14. Lyfenko S. Ph., Nargan T. P., Nakonechny N. Ju. (2014) «Problematic but prospective direction of breeding: introgressions into genome of winter bread wheat different donors» [«Introhresiyi v genom pshenitsi m'yakoyi vid riznykh donoriv – problemnyi, ale perspektyvnyi napryam selektsiyi»], *Breeding and seed production*, 105, pp. 39–50. doi: 10.30835/2413–7510. 2014.42043.

15. Motsnyi I. I., Blagodarova E. M. (2004) «*Inheritance of resistance to diseases and morphological characters in the hybrids of common wheat with introgression lines*» [«Uspadkuvannya stiykosti do khvorob ta morfolohichnykh oznak u hibrydiv m'yakoyi pshenytsi z introhresyvnymy liniyamy»], *Collection of Sci. Articles of PBGI-NCSCI*, Odessa, 46(6), pp. 179–193.
16. Motsnyi I. I., Blagodarova E. M., Feit V. I. (2008) «*Identification of 1B-1R translocation and substitution in introgression lines of winter wheat using biochemical markers*», *Plant Genome* [«Identifikatsiya 1B-1R translokatsii i zameshcheniya u introgressivnykh liniy ozymoy pshenytsi s pomoshch'yu biokhimicheskikh markerov» Henom roslyn], *Collected scientific papers of V Int. Conf.*, 13–16 October 2008, SBPC UAAS: Odessa, Ukraine, pp. 98–101.
17. Motsnyi I. I., Narhan T. P., Yeryniak M. I., Lyfenko S. Ph. (2017) «*Application of derivatives of incomplete wheat-wildrye amphiploid (WWRA) Elytricum fertile in selection of winter soft wheat*» [«Zastosuvannya pokhidnykh nepovnoho pshenychno-elimusnoho amfiployida (NPEA) *Elytricum fertile* v selektsiyi pshenytsi m'yakoyi ozymoyi»], *Bulletin of Agricultural Science*, Ukraine, 8, pp. 45–50. doi: 10.31073/agrovisnyk201708–08.
18. Motsnyi I. I., Narhan T. P., Lyfenko S. Ph., Yerynyak N. I. (2014) «*Involvement of introgression lines for winter bread wheat breeding*» [«Zaluchennya introhresyvnnykh liniy dlya selektsiyi pshenytsi m'yakoyi ozymoyi»], *Bull. Kharkiv Natl. Agr. Univ. Ser. Biology*, 31(1), pp. 79–90.
19. Report on research work carried out in the cooperating institutions of the COMECON member countries for 1974 [Otchet o nauchno-issledovatel'skikh rabotakh, provedennykh v sotrudnichayushchikh uchrezhdeniyakh stran – chlenov SEV za 1974 g.], *COMECON Coordination Center*: Odessa, 1975, p. 5.
20. Pershina L. A., Belova L. I., Trubacheeva N. V., Osadchaya T. S., Shumny V. K., Belan I. A., Rosseeva L. P., Nemchenko V. V., Abakumov S. N. (2018) «*Alloplasmic recombinant lines (H. vulgare)-T. aestivum with IRS.1BL translocation: initial genotypes for production of common wheat varieties*» [«Alloplazmaticheskiye rekombinantnyye linii (*H. vulgare*)-*T. aestivum* s translokatsiyey IRS.1BL: iskhodnyye genotypy dlya sozdaniya sortov myagkoy pshenytsy»], *Vavilov J. Genet. Breed.*, 22(5), pp. 544–552. doi: 10.18699/VJ18.393.
21. Tverdokhlebov E. V. (2009) «*Crossability and fertility of hybrids between wheat forms carrying subgenome G and varieties of bread and durum wheat*» [«Skreshchivayemost' i fertil'nost' gibridov mezhdou formami pshenytsi – nositelyami subgenoma G i sortami myagkoy i tvordoy pshenitsy»], *J. V. N. Karazin Kharkiv Natl. Univ. Ser. Biology*, 9(856), pp. 89–96.
22. Chebotar G. O., Oliinyk O. Ye., Lavrynenko Yu. O., Chebotar S. V. (2020) «*Approbation of TaSnRK2.8-A gene marker analysis on Ukrainian bread winter wheat varieties*» [«Aprobatsiya markernoho analizu hena *TaSnRK2.8-A* na ukrayins'kykh sortakh pshenytsi m'yakoyi ozymoyi»], *Visnyk ONU. Ser. Biologiya*, 25(2), pp. 83–94. doi: 10.18524/2077–1746.2020.2(47).218456.
23. Ahmadi J., Pour-Aboughadareh A., Ourang, S. F., Mehrabi A. A., Siddique K. H. M. (2018) «*Wild relatives of wheat: *Aegilops-Triticum* accessions disclose differential antioxidative and physiological responses to water stress*», *Acta Physiol. Plant.*, 40(5), pp. 90–104. doi: 10.1007/s11738–018–2673–0.
24. Babayants O. V., Babayants L. T., Traskovetskaya V. A., Gorash A. F., Saulyak N. I., Galaev A. V. (2015) «*Race composition of *Blumeria graminis* (DC) Speer f. sp. *tritici* in the South of Ukraine and effectiveness of *Pm*-genes in 2004–2013*», *Cer. Res. Comm.*, 43(3), pp. 449–458. doi: 10.1556/0806.43.2015.011.
25. Babayants O. V., Babayants L. T., Gorash A. F., Vasil'ev A. A., Traskovetskaya V. A., Palyasnyi V. A. (2012) «*Genetic determination of wheat resistance against *Puccinia graminis* (f. sp. *tritici*) derived from *Aegilops cylindrica*, *Triticum erebuni*, and Amphidiploid 4*», *Cytol. Genet.*, 46(1), pp. 9–14. doi: 10.3103/S0095452712010033.
26. Brown-Guedira G. L., Badaeva E. D., Gill B. S., Cox T. S. (1996) «*Chromosome substitutions of *Triticum imophevii* in common wheat and some observations on the evolution of polyploid wheat species*», *Theor. Appl. Genet.*, 93(8), pp. 1291–1298. doi: 10.1007/BF00223462.
27. Chebotar S. V., Toporash M. K., Motsnyi I. I., Blagodarova O. M., Sourdille P. (2019) «*Analysis of recombinations between IRS and 1BS chromosomes by using PCR and GLL/GLU markers*», *Proc. 17th EWAC EUCARPIA Int. Conf.*, Bucharest, Romania, 3–8 June 2018: *EWAC Newsl.*, pp. 56–59.
28. Gabay G., Zhang J., Burguener G. F., Howell T., Wang H., Fahima T., Lukaszewski A., Moriconi J. I., Santa-Maria G. E., Dubcovsky J. (2021) «*Structural rearrangements in wheat (1BS)-rye (IRS) recombinant chromosomes affect gene dosage and root length*», *Pl. Genome*, e20079, pp. 1–16. doi: 10.1002/tpg2.20079.
29. Gorash A., Galaev A., Babayants O., Babayants L. (2014) «*Leaf rust resistance of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) lines derived from interspecific crosses*», *Zemdirbyste-Agriculture*, 101(3), pp. 295–302. doi: 10.13080/z-a.2014.101.038.
30. Howell T., Hale I., Jankuloski L., Bonafede M., Gilbert M., Dubcovsky J. (2014) «*Mapping a region within the IRS.1BL translocation in common wheat affecting grain yield and canopy water status*», *Theor. Appl. Genet.*, 127(12), pp. 2695–2709. doi: 10.1007/s00122–014–2408–6.

31. Howell T., Moriconi J.I., Zhao X. Q., Hegarty J., Fahima T., Santa-Maria G. E., Dubcovsky J. (2019) «A wheat/rye polymorphism affects seminal root length and yield across different irrigation regimes», *J. Exp. Bot.*, 70(15), pp. 4027–4037. doi: 10.1093/jxb/erz169.
32. Kjeldahl J. (1983) «Neue Methode zur Bestimmung des Stickstoffs in organischen Körpern (New method for the determination of nitrogen in organic substances)», *Zeitschrift für analytische Chemie*, 22(1), pp. 366–383.
33. Kovalchuk S. O., Voloschuk S.I., Kozub N.A., Zaika Ye. V., Starychenko V.M. (2020) «Identification of prospective sources of agronomically-valuable traits of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) among breeding lines in the condition of Forest-Steppe of Ukraine», *Ukr. J. Ecol.*, 10(5), pp. 253–258. doi: 10.15421/2020/240.
34. Kozub N. A., Sozinov I.A., Bidnyk G. Ya., Demianova N.A., Sozinova O.I., Karelav A.V., Blume Ya. B., Sozinov A.A. (2017) «Development of common wheat lines with the 1BL/1RS translocation linked with the allele *Glu-B1_{at}*», *Plant Protection and Quarantine*, 63, pp. 176–184. doi: 10.36495/1606-9773.2017.63.77-85.
35. Liu Ch., Han R., Wang X., Gong W.P., Cheng D.G., Cao X. Y., Liu A. F., Li H. Sh., Liu J.J. (2020) «Research progress of wheat wild hybridization, disease resistance genes transfer and utilization», *Scientia Agricultura Sinica*, 53(7), pp. 1287–1308. doi: 10.3864/j.issn.0578-1752.2020.07.001.
36. Lukaszewski A. (2000) «Manipulation of the 1BL.1RS translocation in wheat by induced homoelogous recombination», *Crop Sci.*, 40(1), pp. 216–225. doi: 10.2135/cropsci2000.401216x.
37. McIntosh R. A., Yamazaki Y., Dubcovsky J., Rogers J., Morris C., Appels R., Xia X.C. (2013) «Catalogue of gene symbols for wheat», Proc. 12th Int. Wheat Genet. Symp., Yokohama, Japan, 8–13 September 2013, Yokohama. <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/2013/GeneSymbol.pdf>.
38. Motsnyi I. I. (2004) «Inheritance of alien characters in hybrids between *T. aestivum* and wheat introgression lines», *Ann. Wheat Newsl.*, 50, pp. 178–180. doi: 10.13140/RG.2.1.1223.1206.
39. Motsnyi I. I., Blagodarova E. M., Rybalka A. I. (2017) «Cytogenetic characteristics of wheat lines with modified rye-wheat translocation 1RS.1BL», *Cytol. Genet.*, 51(5), pp. 331–338. doi: 10.3103/S0095452717050073.
40. Motsnyi I. I., Molodchenkova O. O., Smertenko A. P., Mishchenko L. T., Kryvenko A. I., Solomonov R. V. (2021) «Selection evaluation of introgressive lines of soft winter wheat with signs of resistance to phytopathogens», *Plant Archives*, 21(1), pp. 486–498. doi: 10.51470/PLANTARCHIVES.2021.v21.S1.076.
41. Motsnyi I. I., Rybalka A. I. (2009) «A genetic diversity of the synthetics *T. durum* x *Ae. tauschii* and their involvement in wheat crosses», *Genetic resources of cultivated plants. Problems of crop evolution and systematics*, Mat. Int. Sc. Conf. in commemoration of the 120th birthday of E.N. Sinskaya, 8–11 December 2009, St. Petersburg, pp. 97–101.
42. Mujeeb-Kazi A., Gul A., Farooq M., Rizwan S., Ahmad I. (2008) «Rebirth of synthetic hexaploids with global implications for wheat improvement», *Aust. J. Agric. Res.*, 59(10), pp. 391–398. doi: 10.1071/AR07226.
43. Mujeeb-Kazi A., Hettel G.P. (1995) «Utilizing wild grass biodiversity in wheat improvement: 15 years of wide cross research at CIMMYT», *Research Report*, 2, Mexico, D. F.: CIMMYT.
44. Saari E. E., Prescott J.M. (1975) «A scale for appraising the foliar intensity of wheat diseases», *Plant Dis. Rep.*, 59(5), pp. 377–380.
45. Sarto M. V. M., Sarto J.R. W., Rampim L., Rosset J.S., Bassegio D., da Costa P.F., Inagaki A.M. (2017) «Wheat phenology and yield under drought: a review», *Austral. J. Crop Sci.*, 11(8), pp. 941–946. doi: 10.21475/ajcs.17.11.08.pne351.
46. Sidorenko M. V., Chebotar S.V. (2020) «The effect of drought on wheat plants at different growth stages», *Visnyk ONU. Ser. Biologiya*, 25(1), pp. 67–87. doi: 10.18524/2077-1746.2020.1(46).205848.
47. Soko T., Bender C.M., Prins R., Pretorius Z.A. (2018) «Yield loss associated with different levels of stem rust resistance in bread wheat», *Plant Disease*, 102(12), pp. 2531–2538. doi: 10.1094/PDIS-02-18-0307-RE.
48. Spetsov P., Savov M. (1992) «A review on amphiploids in the *Triticeae*, obtained in Bulgaria during 1950–1990», *Wheat Inf. Serv.*, 75, pp. 1–6.
49. Wellings C. R. (2011) «Global status of stripe rust: a review of historical and current threats», *Euphytica*, 179(1), pp. 129–141. doi: 10.1007/s10681-011-0360-y.