

УДК 633.112.1:631.523:576.3

Л.П. Хлебова<sup>1</sup>, Н.В. Барышева<sup>2</sup>**ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ  
ИНТРОГРЕССИВНЫХ ЛИНИЙ ТВЕРДОЙ ПШЕНИЦЫ**<sup>1</sup>Алтайский государственный университет, Барнаул, Россия<sup>2</sup>Алтайский научно-исследовательский институт сельского хозяйства,  
Барнаул, РоссияEmail: [hlebova61@mail.ru](mailto:hlebova61@mail.ru)

Представлен цитологический анализ интрогрессивных линий твердой пшеницы, устойчивых к стеблевой ржавчине. Показано, что формы, созданные с участием *Triticum timopheevii* Zhuk., обнаруживают бивалентную конъюгацию хромосом и высокую мейотическую стабильность. Отсутствие структурных нарушений при скрещивании иммунных линий с образцами твердой пшеницы свидетельствует об интрогрессии хозяйственно ценных признаков от *T. timopheevii* в *T. durum* путем генетических рекомбинаций, а не за счет замещения хромосом или транслокации крупных хромосомных участков. Сделан вывод о возможности проведения генетического анализа признака устойчивости и дальнейшем использовании полученных линий в селекции на иммунитет.

Ключевые слова: интрогрессивные линии, твердая пшеница, *Triticum timopheevii*, мейоз, конъюгация хромосом, бивалент, унивалент, хиазма.

L.P. Khlebova<sup>1</sup>, N.V. Barysheva<sup>2</sup>,**CYTOGENETIC FEATURES OF DURUM WHEAT INTROGRESSIVE LINES**<sup>1</sup>Altai State University, Barnaul, Russia<sup>2</sup>Altai Research Institute of Agriculture, Barnaul, RussiaEmail: [hlebova61@mail.ru](mailto:hlebova61@mail.ru)

The cytological analysis of two durum wheat introgressive lines resistant to stem rust is presented. It is shown that the forms derived of *Triticum timopheevii* Zhuk. discovered bivalent chromosome pairing and high meiotic stability. The absence of structural abnormalities in the immune lines crossed with various durum wheat varieties testified that introgression of agronomic traits from *T. timopheevii* in *T. durum* took place by genetic recombination, but not due to replacement of chromosomes or a translocation of large chromosomal regions. The conclusion about a possibility of carrying out the genetic analysis of stem rust resistant lines and further using them in breeding immune durum wheat varieties is made.

Keywords: introgressive lines, durum wheat, *Triticum timopheevii*, meiosis, chromosome pairing, bivalent, univalent, chiasma.

**ВВЕДЕНИЕ**

Потенциальная урожайность пшеницы во многом зависит от устойчивости выращиваемых сортов к неблагоприятным абиотическим и биотическим факторам внешней среды. Генетического материала возделываемых видов недостаточно для решения этой проблемы. Гибридизация в течение длительного времени довольно ограниченного числа исходных форм привела к эрозии их

генофонда (Porceddu *et al.*, 1988). 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 и твердой пшенице видов и родов, сохранивших большой полиморфизм. Для пшениц такими источниками могут служить представители родов *Agilops* L., *Agropyron* Gaertn., *Secale* L. и др. (Гончаров, 2012; McIntosh *et al.*, 2010; Hadzhiivanova *et al.*, 2012). Однако наличие барьера нескрещиваемости, стерильность гибридов в результате отсутствия конъюгации между пшеничными и чужеродными хромосомами затрудняют интрогрессию. Стратегия, которую необходимо применять в каждом конкретном случае скрещивания, зависит от наличия или отсутствия гомологичных геномов скрещиваемых видов и числа хромосом у них. Существует лишь небольшое число сородичей, хромосомы которых способны конъюгировать с хромосомами пшеницы, что позволяет переносить полезные гены данных видов 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 (Моцный и др., 2012; Силкова и др., 2014; Ren *et al.*, 2009). Наиболее распространенными из таких приемов являются интеграция в культивируемые виды пшеницы чужеродных геномов, отдельных хромосом или хромосомных сегментов (Трубачеева и др., 2008; Lili *et al.*, 2007).

В тоже время недостаточно исследованы в этом плане многие виды рода *Triticum* L., а поэтому не оценены потенциальные возможности их использования для расширения биоразнообразия культивируемых генотипов. Одним из таких видов является *Triticum timopheevii* Zhuk. – уникальная тетраплоидная пшеница, обладающая комплексным иммунитетом к ряду вредоносных грибных болезней. Ранее нами показано, что совместимость данного вида с твердой пшеницей достаточно высока и определяется, в первую очередь, модификационной изменчивостью (Григорьева, 1988; Хлебова, 2009). Возвратное скрещивание F<sub>1</sub> с культивируемыми сортами как один из этапов интрогрессивной гибридизации обеспечивает получение потомства автостерильных гибридов (Козловская, Григорьева, 1986; Хлебова, 2010а). Использование условий, благоприятствующих успеху на первых этапах межвидовой гибридизации, позволило предложить оптимальную схему создания гибридов в количестве, достаточном для отбора редких рекомбинантов, сочетающих фенотип культурного вида и иммунитет донора (Григорьева, 1988; Козловская и др., 1988; 1990). Генеалогия производных отдаленных скрещиваний не исключает наличия в их кариотипах целохромосомного замещения, дополнения или цитологически обнаруживаемых перестроек. Успешное использование новых источников устойчивости к фитопатогенам в программах по созданию иммунного селекционного материала твердой пшеницы предполагает знание их цитологических особенностей.

Целью настоящего исследования явилась оценка стабильности мейоза в материнских клетках пыльцы (МКП) интрогрессивных линий твердой пшеницы, полученных при скрещивании *T. durum* с *T. timopheevii*.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для исследования служили две интрогрессивные иммунные линии НТ-7 и НТ-10, выделенные в F<sub>3</sub>BC<sub>1</sub> комбинации [(Шортандинская 71 x Оренбургская 2) x *T. timopheevii* k. 38555)] x Шортандинская 71 (Козловская и др., 1988; 1990), родительские сорта твердой пшеницы, а также гибриды F<sub>1</sub>, полученные от скрещивания этих линий между собой и с исходными сортами. Интрогрессивные линии прошли многократное испытание и подтвердили свою однородность в полевых условиях на фоне искусственной эпифитотии стеблевой ржавчины. Кроме того, исследован перспективный селекционный образец (СЛ) из конкурсного испытания лаборатории селекции твердой пшеницы АНИИСХ.

Отбор материала осуществляли в утренние часы (9–10 часов по летнему времени). Молодые колосья фиксировали по Карнуа. Цитологический анализ проводили на материнских клетках пыльцы при помощи микроскопа МИКМЕД на временных давленных препаратах, окрашенных ацетокармином. Изучали стадии поздней профазы – ранней метафазы мейоза: устанавливали тип и число различных ассоциаций хромосом: бивалентов (открытых и закрытых) и унивалентов – хромосом, не вступивших в конъюгацию. Проанализировано около 350-600 клеток на генотип. Статистическую обработку данных проводили с использованием программы Microsoft Excel 2010.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

*T. durum* и *T. timopheevii* относятся к 28-хромосомным пшеницам, но имеют разный геномный состав: *T. durum* – A<sup>u</sup>A<sup>u</sup>BB, а *T. timopheevii* – A<sup>b</sup>A<sup>b</sup>GG, обусловленный их происхождением. Согласно современным представлениям, виды пшеницы секций *Dicoccoides* (*T. durum*) и *Timopheevii* (*T. timopheevii*) возникли в исторически различное время в географически разобщенных регионах от разных материнских и отцовских форм. Донором первого генома твердой пшеницы считают предка современного *T. urartu* Thum. Ex Gandil. (A<sup>u</sup>), а донором генома В – предка современного эгилопса *Ae. longissima*. У пшеницы Тимофеева донором первого генома (A<sup>b</sup>) была дикорастущая однозернянка *T. boeoticum* Boiss., а донором генома G – *Ae. speltoides* (Гончаров, 2012).

Одна из причин низкой самофертильности гибридов при скрещивании твердой пшеницы с пшеницей Тимофеева – одиночное состояние определенной части хромосом в метафазе мейоза. Максимально возможное число пар конъюгирующих хромосом у гибридов *T. durum* x *T. timopheevii* – 14. Однако в силу лишь частичной гомологии хромосомных наборов наблюдаются асинаптические и десинаптические явления: в среднем обнаружено 9-10 парных ассоциаций и 8-10 унивалентов, а также от одного до трех мультивалентов (Козловская, Григорьева, 1987; Хлебова, 2011). Одиночные

хромосомы и поливаленты делают возможным внутри- и межгеномные замещения и включение в кариотип твердой пшеницы групп сцепления, имеющих структурные отличия. Поэтому цитологический анализ исходного материала, созданного на основе этих видов, необходим для его последующего генетического изучения и определения донорских способностей. Он позволяет судить о бивалентном синапсисе хромосом и базирующемся на нем дисомном наследовании признаков.

В табл. 1 представлены результаты анализа мейоза у исходных родительских форм (Оренбургская 2, Шортандинская 71), интрогрессивных линий (НТ-7, НТ-10) и перспективного образца твердой пшеницы (СЛ), представляющего интерес для последующего генетического анализа этих линий.

**Таблица 1. Конъюгация хромосом в мейозе у образцов твердой пшеницы и гибридов, полученных с участием интрогрессивных линий, производных *T. timopheevii***

Сорт, линия, гибрид	Проанализировано		Хиазм на клетку		Бивалентов на клетку	
	растений	клеток	среднее	lim	среднее	открытых
Оренбургская 2	8	440	27,7 ± 0,15	25 – 28	14,0 ± 0,00	2,2 ± 0,05
Шортандинская 71	8	624	27,3 ± 0,27	24 – 28	14,0 ± 0,00	2,6 ± 0,04
СЛ	6	352	26,9 ± 0,11	24 – 28	13,6 ± 0,12	3,2 ± 0,08
НТ-10	10	513	27,2 ± 0,29	24 – 28	14,0 ± 0,00	2,8 ± 0,07
НТ-7	8	428	27,0 ± 0,13	24 – 28	14,0 ± 0,00	3,1 ± 0,07
НТ-10 x Оренбургская 2	5	412	27,5 ± 0,12	24 – 28	14,0 ± 0,00	2,3 ± 0,05
НТ-10 x СЛ	6	390	26,6 ± 0,46	23 – 28	13,6 ± 0,22	3,4 ± 0,05
НТ-10 x НТ-7	6	335	26,6 ± 0,47	23 – 28	13,8 ± 0,18	3,4 ± 0,08

Парные ассоциации хромосом в поздней профазе и метафазе редукционного мейотического деления обеспечивают равномерное расхождение хромосом на последующих стадиях и формирование сбалансированных по числу хромосом гамет. Кроме того, в пахитене в результате кроссинговера происходит обмен генетическим материалом между гомологичными хромосомами. Об интенсивности рекомбинации можно судить по количеству видимых в первой профазе мейоза перекрестов – хиазм, свидетельствующих о месте прохождения кроссинговера (Бородин и др., 2008). Естественно ожидать, что рекомбинационная изменчивость тем выше, чем больше количество хиазм и чем случайнее место их локализации в бивалентах того или иного вида.

Сравнительный анализ исходных родительских форм (Оренбургская 2, Шортандинская 71) и их производных (НТ-7, НТ-10) показал, что они достаточно стабильно формировали в М<sub>1</sub> парные ассоциации хромосом. Во всех клетках наблюдали формирование 14 бивалентов (рис. 1а). Число хиазм незначительно отличалось от максимально возможного – 28 и варьировало от

27,0 до 27,7 в среднем на клетку. Снижение числа хиазм происходило за счет появления открытых бивалентов (рис. 1б), которые имели лишь одну точку контакта гомологичных хромосом. Их число изменялось от 2,2 до 3,1 в среднем на клетку.

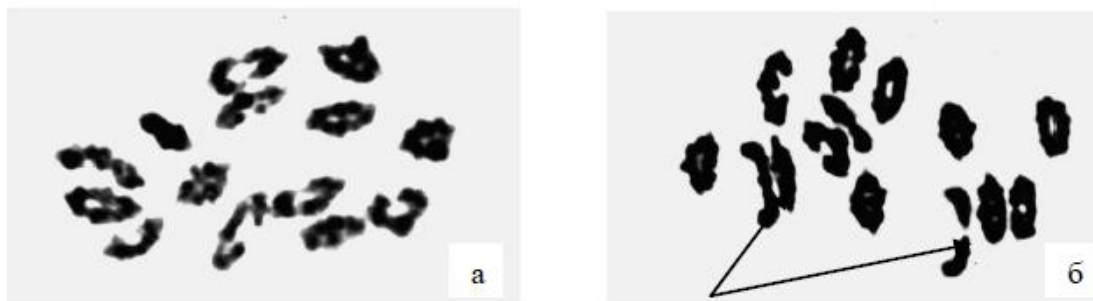


Рис. 1. Картины конъюгации хромосом в метафазе I мейоза интрогрессивных линий твердой пшеницы, производных *T. timopheevii*: а – 14n; б – 14n (2 открытых).

Селекционная линия – С1 обнаружила несколько менее плотный синапсис, что выразилось в снижении частоты хиазм до 26,9. Уменьшение данного показателя происходило, как и у выше описанных форм, вследствие десинаптических событий, наблюдаемых в некоторых клетках, что выразилось в появлении открытых бивалентов. Кроме того, наблюдали и асинаптические явления, результатом которых явилось обнаружение унивалентных хромосом. Их количество, как правило, не превышало 2 шт./клетку, что привело к снижению среднего числа бивалентов до 13,6.

Особенностью самоопылителей является относительно быстрая гомозиготизация генной и структурной гетерозиготности. Заключение об изменении в структуре их кариотипов возможно лишь при изучении гибридов первого поколения. Изучение характера конъюгации хромосом в МКП F<sub>1</sub> гибридов, полученных при скрещивании интрогрессивных линий с исходными родительскими сортами *T. durum*, а также между собой, позволяет определить степень генетического родства скрещиваемых форм. Анализ частоты хиазм у генотипов, полученных при гибридизации тестируемых линий с селекционными образцами твердой пшеницы, может быть использован для оценки потенциальной возможности интрогрессивных иммунных линий передавать признаки, полученные от *T. timopheevii* к культурному сорту.

В материнских клетках пыльцы комбинации (НТ-10 х Оренбургская 2) не обнаружено унивалентов. Все хромосомы вступали в регулярный синапсис, демонстрируя парную конъюгацию, что обеспечивало в дальнейшем правильное расхождение хромосом в анафазе I мейоза, а, следовательно, формирование сбалансированных по числу хромосом 14-хромосомных гамет (табл. 2). Среднее число хиазм на клетку установилось на уровне родителей – 27,5.

При скрещивании интрогрессивных линий между собой (НТ-10 x НТ-7) наблюдали некоторое ослабление плотности синапсиса. Уменьшение числа хиазм явилось следствием более частого, чем у исходных форм, присутствия открытых бивалентов. Кроме того, в некоторых клетках наблюдали пару уже разошедшихся хромосом, в то время как остальные партнеры еще оставались в состоянии конъюгирующих (рис. 2а). Отличить подобные картины от истинных унивалентов можно по симметрично близкому расположению преждевременно разошедшихся хромосом. Хотя изначально такие хромосомы входили в состав бивалентов и были учтены нами как биваленты, их более раннее расхождение по сравнению с другими парными ассоциациями свидетельствует о менее плотном физическом контакте. Поэтому такие конфигурации рассматривались как открытые биваленты, что также вносило свой вклад в снижение числа физических контактов хромосом. Размах варьирования данного показателя у гибридных форм был шире по сравнению с родительскими сортами, нижний предел достиг 23. Тем не менее, модальным в распределении клеток был класс с 28-ю хиазмами.

Характер поведения хромосом в мейозе у гибрида от скрещивания одной из иммунных линий, производной *T. timopheevii*, с перспективным селекционным образцом (НТ-10 x СЛ) был сходен с описанным выше. Варьирование числа хиазм на клетку находилось в пределах 23-28, достигнув в среднем 26,6. Частота открытых бивалентов составила 3,4 на клетку. Однако общее количество парных ассоциаций, присутствующих в клетке, было несколько ниже за счет появления унивалентов (рис. 2б).

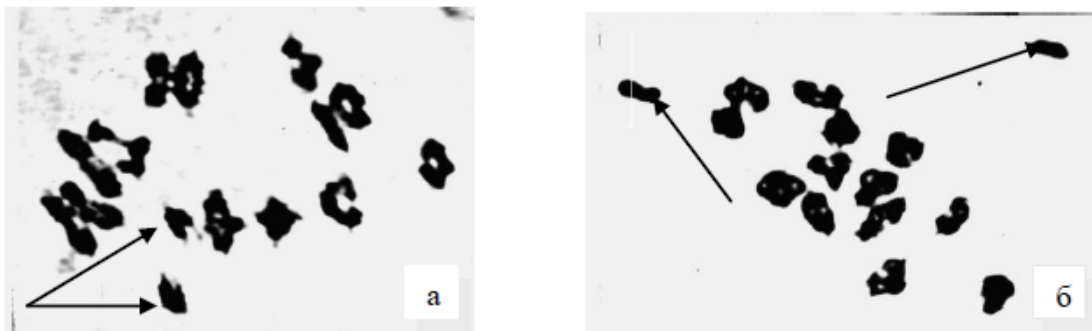


Рис. 2. Картины конъюгации хромосом в метафазе I мейоза у гибридов F<sub>1</sub> интрогрессивных линий с сортообразцами твердой пшеницы:  
а – 14<sub>II</sub> (1 разошедшийся); б – 13<sub>II</sub> + 2<sub>I</sub>

Таким образом, цитологический анализ конъюгации хромосом в мейозе у интрогрессивных линий твердой пшеницы, родительских форм и гибридов F<sub>1</sub> обнаружил некоторые различия в количестве присутствующих в клетках парных ассоциаций и одиночных хромосом. Тем не менее, в большинстве клеток формировалось 14 бивалентов, что указывает на отсутствие транслокаций и гомологию хромосом партнеров гибридных комбинаций. Подтверждением этого является отсутствие у гибридов F<sub>1</sub> мультивалентных

ассоциаций (три-, тетравалентов), наличие которых могло бы свидетельствовать о структурных нарушениях генома у производных *T. timopheevii*. Указанные особенности характера конъюгации вполне укладываются в общую картину возможной вариации поведения хромосом в мейозе, присущей для твердой пшеницы, о чем свидетельствует сходная цитологическая картина у С1 и ее гибрида с НТ-10. Кроме того, нами ранее показана возможность модификации процесса рекомбинации у различных сортов *T. durum* под воздействием абиотических факторов, в частности, температуры (Хлебова, 2010б), что могло быть причиной изменчивости плотности синапсиса во время мейоза и в нашем эксперименте.

Отсутствие структурных нарушений при скрещивании иммунных линий с образцами твердой пшеницы косвенно свидетельствует о том, что интрогрессия хозяйственно ценных признаков от *T. timopheevii* в *T. durum* произошла путем генетической рекомбинации, а не за счет замещения хромосом или транслокации крупных хромосомных участков. Поэтому генетический анализ признака устойчивости и дальнейшее использование полученных линий в селекции не должно быть сопряжено с дополнительными трудностями, связанными с их мейотической нестабильностью.

### ВЫВОДЫ

Интрогрессивные линии твердой пшеницы, созданные с участием *T. timopheevii*, обнаруживают бивалентную конъюгацию хромосом и высокую регулярность мейоза.

Изучение наследования генетического контроля устойчивости к фитопатогенам производных пшеницы Тимофеева методом гибридологического анализа возможно, а их использование в селекционных целях для улучшения сортов твердой пшеницы не должно быть связано с дополнительными сложностями.

### СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Бородин П.М., Башева Е.А., Белоногова Н.М., Торгашева А.А. Рекомбинация и эволюция // Вестник ВОГиС. – 2008. – Т. 12. – №1/2. – С. 197-205.
- Гончаров Н.П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей. Изд. 2-е, испр. и доп. – Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2012. – 523 с.
- Григорьева Л.П. Роль генотипической и модификационной изменчивости в интрогрессивной гибридизации *Triticum durum* Desf. x *Triticum timopheevii* Zhuk: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Новосибирск, 1988. – 16 с.
- Козловская В.Ф., Григорьева Л.П. Генетическая и модификационная изменчивость результата возвратного скрещивания гибридов *Triticum durum* Desf. x *Triticum timopheevii* Zhuk. // Генетика. – 1986. – Т. 22. – № 10. – С. 2469–2476.
- Козловская В.Ф., Григорьева Л.П. Особенности реализации женских гамет F<sub>1</sub> межвидовых гибридов *Triticum durum* Desf. x *Triticum timopheevii* Zhuk // Гаметная и зиготная селекция растений: материалы респ. конф. 23 июня 1986 г. – Кишинев: Штиинца, 1987. – С. 63–66.
- Козловская В.Ф., Григорьева Л.П., Шатилова Н.В. Возможность отбора устойчивых к стеблевой ржавчине форм в первых поколениях межвидовых гибридов // Селекция сельскохозяйственных культур в Алтайском крае. – Новосибирск, 1988. – С. 49–59.

- Козловская В.Ф., Григорьева Л.П., Шатилова Н.В. Использование межвидовой гибридизации для создания новых источников устойчивости пшеницы к стеблевой ржавчине // Сельскохозяйственная биология. – 1990. – № 1. – С. 65–71.
- Силкова О.Г., Логинова Д.Б., Иванова (Кабаненко) Ю.Н., Бондаревич Е.Б., Соловей Л.А., Штык Т.И., Дубовец Н.И. Интрогрессия хроматина ржи в геном мягкой пшеницы: цитогенетические аспекты // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2014. – Т. 18, № 4/1 – С. 630–642.
- Моцный И.И., Чеботарь С.В., Сударчук Л.В., Галаев А.В., Сиволап Ю.М. Идентификация замещения (1B)1R и транслокации 1BL.1RS у интронгрессивных линий озимой пшеницы цитологическими и молекулярно-генетическими методами // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2012. – Т. 16, № 1. – С. 217–223.
- Трубачеева Н.В., Бадаева Е.Д., Адонина И.Г. и др. Получение и изучение с применением комплекса молекулярного и цитогенетического анализа аллоплазматических эуплоидных ( $2n = 42$ ) и телоцентрически дополненных линий ( $2n = 42+2t$ ) (*Hordeum marinum* subsp. *gussoneanum*) – *Triticum aestivum* // Генетика. – 2008. – Т. 44. – № 1. – С. 81–89.
- Хлебова Л.П. Межвидовая совместимость тетраплоидных пшениц *Triticum durum* Desf. и *Triticum timopheevii* Zhuk. // Известия Алтайского государственного университета. – 2009. – №3. – С. 33–37.
- Хлебова Л.П. Результативность возвратного скрещивания межвидовых гибридов пшеницы *Triticum durum* Desf. x *Triticum timopheevii* Zhuk. // Известия Алтайского государственного университета. – 2010а. – №3–1. – С. 60–63.
- Хлебова Л.П. Влияние температуры на частоту рекомбинаций у тетраплоидных пшениц // Известия Алтайского государственного университета. – 2010б. – № 3–2. – С. 74–77.
- Хлебова Л.П. Влияние температуры на рекомбинагенез у межвидовых гибридов пшеницы // Известия Алтайского государственного университета. – 2011. – № 3–2. – С. 56–59.
- Hadzhiivanova B., Bozhanova V., Dechev D. Interspecific hybridization between durum wheat and *Aegilops umbellulata* (Zhuk.) // Bulgarian Journal of Agricultural Science. – 2012. – V. 18. – No 5. – P. 713–721.
- Lili Q., Friebe B., Zhang P., Gill B. Homoeologous recombination, chromosome engineering and crop improvement // Chromosome Res. – 2007. – V. 15. – P. 3–9.
- McIntosh R.A., Dubkovsky J., Rogers J., Morris C., Appels R., Xia X.C. Catalogue of gene symbols for wheat: 2010 Supplement // Ann. Wheat Newsl. – 2010. – V. 56. – P. 273–282.
- Porceddu E., Ceoloni C., Lafiandra D., Tanzarella O.A., Mugnozza G.S. Genetic resources and plant breeding: Problems and prospectives // Proc. 7th. Intern. Wheat Genet. Symposium, Cambridge, 1988. – P. 7–22.
- Ren T.H., Yang Z.J., Yan B.J. et al. Development and characterization of a new 1BL.1RS translocation line with resistance to stripe rust and powdery mildew of wheat // Euphytica. – 2009. – V. 169. – P. 207–213.

## REFERENCES

Borodin, P.M., Basheva, E.A., Belonogova, N.M., Torgasheva, A.A. (2008).

Recombinacija i jevolucija. Vestnik VOGiS. 12, 1-2, 197–205.



- Goncharov, N.P. (2012). Sravnitel'naja genetika pshenic i ih sorodickej. Novosibirsk: Akademicheskoe izdatelstvo Geo.
- Grigor'eva, L.P. (1988). Rol' genotipicheskoj i modifikacionnoj izmenchivosti v introgressivnoj gibridizacii *Triticum durum* Desf. x *Triticum timopheevii* Zhuk. Avtoref. dis. cand. biol. nauk. Novosibirsk.
- Hadzhiivanova, B., Bozhanova, V., Dechev, D. (2012). Interspecific hybridization between durum wheat and *Aegilops umbellulata* (Zhuk.). *Bulgarian Journal of Agricultural Science*. 18 (5), 713–721.
- Hlebova, L.P. (2009). Mezhhidovaja sovmestimost' tetraploidnyh pshenic *Triticum durum* Desf. i *Triticum timopheevii* Zhuk. *Izvestija Altaiskogo universiteta*. 3, 33–37.
- Hlebova, L.P. (2010a). Rezultativnost' vozvratnogo skreshivanija mezhhidovyh gibridov pshenicy *Triticum durum* Desf. x *Triticum timopheevii* Zhuk. *Izvestija Altaiskogo universiteta*. 3 (1), 60–63.
- Hlebova, L.P. (2010b). Vlijanie temperatury na chastotu rekombinacij u tetraploidnyh pshenic. *Izvestija Altaiskogo universiteta*. 3 (2), 74–77.
- Hlebova, L.P. (2011). Vlijanie temperatury na rekombinogenez u mezhhidovyh gibridov pshenicy. *Izvestija Altaiskogo universiteta*. 3 (2), 56–59.
- Kozlovskaja, V.F., Grigor'eva, L.P. (1986). Geneticheskaja i modifikacionnaja izmenchivost' rezul'tata vozvratnogo skreshivanija gibridov *Triticum durum* Desf. x *Triticum timopheevii* Zhuk. *Genetika*. 22 (10), 2469–2476.

- Kozlovskaja, V.F., Grigor'eva, L.P. (1987). Osobennosti realizacii zhenskih gamet F<sub>1</sub> mezovidovyh gibridov *Triticum durum* Desf. x *Triticum timopheevii* Zhuk. In: Gametnaja i zigotnaja selekcija rastenij: materialy resp. konf. Kishinev: Shtiinca.
- Kozlovskaja, V.F., Grigor'eva, L.P., Shatilova, N.V. (1988). Vozmozhnost' otbora ustojchivyh k steblevoj rzhavchine form v pervyh pokolenijah mezovidovyh gibridov. In: Selekcija sel'skochozjajstvennyh kultur v Altajskom krae. Novosibirsk.
- Kozlovskaja, V.F., Grigor'eva, L.P., Shatilova, N.V. (1990). Ispol'zovanie mezovidovoj gibridizacii dlja sozdaniya novyh istochnikov ustojchivosti pshenicy k steblevoj rzhavchine. Sel'skochozjajstvennaja biologija. 1, 65–71.
- Lili, Q., Friebe, B., Zhang, P., Gill, B. (2007). Homoeologous recombination, chromosome engineering and crop improvement. *Chromosome Res.* 15, 3–9.
- McIntosh, R.A., Dubkovsky, J., Rogers, J., Morris, C., Appels, R., Xia, X.C. (2010). Catalogue of gene symbols for wheat: 2010 Supplement. *Ann. Wheat Newsl.* 56, 273–282.
- Mocnij, I.I., Chebotar', S.V., Sudarchuk, L.V., Galeev, A.V., Sivolap, Yu.M. (2012). Identifikacija zameshenija (1B)1R i translokacii 1BL.1RS u introgressivnyh linij ozimoj pshenicy cytologicheskimi i molekularno-geneticheskimi metodami. *Vavilovskij zhurnal genetiki i selekcii.* 16 (1), 217–223.

Porceddu, E., Ceoloni, C., Lafiandra, D., Tanzarella, O.A., Mugnozza, G.S. (1988).

Genetic resources and plant breeding: Problems and prospections. *Proc. 7th. Intern. Wheat Genet. Symposium*, Cambridge.

Ren, T.H., Yang, Z.J., Yan, B.J. *et al.* (2009). Development and characterization of a new 1BL.1RS translocation line with resistance to stripe rust and powdery mildew of wheat. *Euphytica*. 169, 207–213.

Silkova, O.G., Loginova, D.B., Ivanova (Kobanenko), Yu.N., Bondarevich, E.B., Solovej, L.A., Shtyk, T.I., Dubovec, N.I. (2014). Introgressija chromatina rzhy v genom mjangkoj pshenicy: cytogeneticheskie aspekty. *Vavilovskij zhurnal genetiki i selekcii*. 18, 4 (1), 630–642.

Trubacheeva, N.V., Badaeva, E.D., Adonina, I.G. i dr. (2008). Poluchenie i izuchenie s primeneniem kompleksa molekularnogo i cytogeneticheskogo analiza alloplazmaticheskikh jeuploidnyh ( $2n = 42$ ) i telocentricheski dopolnennyh linij ( $2n = 42+2t$ ) (*Hordeum marinum* subsp. *gussoneanum*) – *Triticum aestivum*. *Genetika*. 44 (1), 81–89.

**Поступила в редакцию 08.11.2015**

**Как цитировать:**

Хлебова, Л.П., Барышева, Н.В. (2015). Цитогенетические особенности Интрогрессивных линий твердой пшеницы. *Acta Biologica Sibirica*, 1 (3-4), 160-170. **crossref** <http://dx.doi.org/10.14258/abs.v1i3-4.919>

**© Хлебова, Барышева, 2015**

Users are permitted to copy, use, distribute, transmit, and display the work publicly and to make and distribute derivative works, in any digital medium for any responsible purpose, subject to proper attribution of authorship.



This work is licensed under a [Creative Commons Attribution 3.0 License](https://creativecommons.org/licenses/by/3.0/)