

Національна академія аграрних наук України
Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва

ВИКОРИСТАННЯ СИНТЕТИЧНИХ ФОРМ У СЕЛЕКЦІЇ ПШЕНИЦІ

Методичний посібник



Харків 2026

УДК 633.11: 575:631.527

В 43

Використання синтетичних форм у селекції пшениці: методичний посібник / Богуславський Р.Л., Кузьмишина Н.В., Чернобай Ю.О., Шиянова Т.П., Докукіна К.І., Поздняков В.В. / За редакцією В.К. Рябчуна / НААН, Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва. Харків, 2026. 44 с.

У методичному посібнику узагальнено відомості з різноманіття синтетичних форм пшениці – амфідиплоїдів; напрямів, перспектив і результатів їх використання як генетичного ресурсу селекції. Описано колекцію синтетичних форм Національного центру генетичних ресурсів рослин України.

Методичний посібник рекомендовано для співробітників селекційних і наукових установ, аспірантів, викладачів і студентів навчальних закладів

Науково-дослідна робота виконувалась за рахунок бюджетних коштів, спрямованих на забезпечення проведення державними науковими установами наукових досліджень і науково-технічних (експериментальних) розробок за результатами державної атестації.

Рецензенти:

Леонов О.Ю., завідувач лабораторії селекції пшениці, доктор сільськогосподарських наук, старший науковий співробітник;

Білинська О.В., провідний науковий співробітник лабораторії імунітету, біотехнології та якості, кандидат біологічних наук, старший науковий співробітник.

Рекомендовано до друку вченою радою
Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН
від 24.04.2026 року, протокол № 4

©Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва
© Р.Л. Богуславський, Н.В. Кузьмишина,
Ю.О. Чернобай, Т.П. Шиянова, К.І. Докукіна,
В.В. Поздняков

The use of synthetic forms in wheat breeding. Methodological manual / [Bohuslavskiy R.L., Kuzmyshina N.V., Chernobai Yu.O., Shiyanova T.P., Dokukina K.I., Pozdnyakov V.V.]. Edited by V.K. Ryabchun. Kharkiv. Yuriev Plant Production Institute of NAAS. 2026. 44 p.

The methodical manual summarizes information on the diversity of wheat synthetic forms - amphidiploids; directions, prospects and results of their use as a genetic resource for breeding. The collection of synthetic forms of the National Center for Plant Genetic Resources of Ukraine is described.

The methodical manual is recommended for employees of breeding and research institutions, postgraduate students, teachers and students of educational institutions

Рецензенти:

Леонов О.Ю., завідувач лабораторії селекції пшениці, доктор сільськогосподарських наук, старший науковий співробітник;

Білинська О.В., провідний науковий співробітник лабораторії імунітету, біотехнології та якості, кандидат біологічних наук, старший науковий співробітник.

©Yuriev Plant Production Institute of NAAS

©R.L. Bohuslavskiy., N.V. Kuzmyshina,
Yu.O. Chernobai, T.P. Shiyanova, K.I. Dokukina,
V.V. Pozdnyakov

ЗМІСТ

Вступ	5
1. Батьківські форми синтетиків та їх цінні селекційні ознаки	7
2. Колекція амфідиплоїдів пшениці Національного центру генетичних ресурсів рослин України	10
3. Ознаки, за якими нове генетичне різноманіття, інтрогресоване від синтетиків, є перспективним	13
4. Проблеми та перспективи використання синтетичних гексаплоїдів з геномом <i>D</i>	19
5. Досягнення у селекційному та науковому використанні синтетиків гексаплоїдної пшениці	23
6. Літературні посилання	32

ВСТУП

Пшениця, поряд з рисом і кукурудзою, є однією з головних зернових культур людства. Її виробництво у світі сягає 800 млн. т., посівна площа – понад 200 млн. га, урожайність 3,64 т/га [33]. Зростання чисельності споживачів та їх вимог до кількості та якості продукції пшениці обумовлюють необхідність постійного генетичного покращення сучасних сортів цієї культури. На даний час можливості селекційного покращення пшениці за рахунок внутрішньовидового різноманіття вичерпані, тому актуальним є використання генофонду споріднених видів і родів. Завдання розширення генофонду, пошуку нових джерел господарських корисних ознак стає дедалі актуальнішим. Але пряме перенесення цінного генетичного матеріалу у геноми сортів м'якої пшениці від споріднених форм важко здійснити внаслідок причин, що характерні для інконгруентних схрещувань: низький рівень зав'язуваності гібридних зернівок, фертильності рослин F_1 , ефективності беккросів. Необхідні біотехнологічні процедури, які ускладнюють процес і обмежують обсяг гібридного потомства. Вирішенню цієї проблеми сприяє створення та використання амфідиплоїдів, що поєднують геноми різних культурних і диких споріднених видів і у світовій літературі позначаються як «синтетики» [113, 133].

Сама по собі пшениця, яку вирощує і споживає основна частина людства, у генетичному відношенні є синтетиком.

Пшениця м'яка, яка становить 95 % вирощуваної та споживаної, виникла у результаті спонтанної події гібридизації [35, 75]. За загальноприйнятим на даний час уявленням, тетраплоїдна пшениця, припускається, що *T. dicocum* (Schrank) Schuebl. ($2n=4x=28$, геномна формула A^uA^uBB), схрестилася з диплоїдним диким видом *Aegilops tauschii* Coss. ($2n=2x=14$, DD), після чого відбулося спонтанне подвоєння набору хромосом [35].

Тверда пшениця (5 % виробництва та споживання) походить від дикої полби *T. dicoccoides* (Koern. ex Aschers. et Graebn.) Schweinf., яка, у свою чергу, виникла від схрещування дикої однозернянки Урарту (*T. urartu* Thum. ex Gandil., $2n=2x=14$, A^uA^u) з диким видом *Ae. speltoides* Tausch ($2n=2x=14$, SS).

Еволюція поліплоїдної пшениці характеризується тим, що одомашнення, природна гібридизація, аллополіплоїдне видоутворення обумовили формування її різноманіття [136]. До цих чинників слід додати спонтанний мутаційний процес при поширенні на великій території. Після поліплоїдизації як генетичні, так і епігенетичні механізми могли відігравати важливу роль у зміні експресії генів [113]. Проте загально визнано, що лише обмежена кількість особин родоначальника взяли участь у походженні та еволюції пшениці м'якої.

Отже, генетичне різноманіття пшениці м'якої вужче порівняно з її двома видами – донорами. Через це більшість генетичних варіацій, що мають місце у генофондах диплоїдної та тетраплоїдної пшениць і родоначальних видів егілопсу, не представлені у загальнодоступній зародковій плазмі гексаплоїдної пшениці. Проте їх генетичні ресурси широко використані як джерела генів для розширення генетичного різноманіття і генетичного покращення пшениці м'якої.

Колекція синтетиків Національного генбанку рослин включає 100 зразків різної геномної структури [1].

Ці методичні вказівки мають на меті звернути увагу селекціонерів, рослинників та фахівців із суміжних галузей, а також викладачів, аспірантів, студентів на таке джерело цінних господарських і біологічних ознак як синтетики, узагальнити та надати відомості знапрямів, перспектив і результатів їх використання.

Предмет, якому присвячена ця праця, дуже ємний, і автори розкрили лише деякі його сторони. У ній не розглядаються методи створення амфідиплоїдів; такі категорії синтетиків, які зараз розвинені до рангу самостійних сільськогосподарських культур: пшенично–житні (тритикале), та пшенично–пирійні амфідиплоїди. Цим питанням присвячена спеціальна література, до якої і відсилаємо читачів.

1. Батьківські форми синтетиків та їх цінні селекційні ознаки

У таблицях 1 і 2 показано господарські та біологічні ознаки, джерелами яких є батьківські форми синтетиків пшениці.

Таблиця 1

Види пшениці, генофонд яких містить джерела селекційно-цінних ознак

Ознака	Види пшениці
Ранньостиглість	<i>T. dicoccum</i> (ефіопський підвид); <i>T. aethiopicum</i> , <i>T. sphaerococcum</i>
Скорочений період наливу зерна	<i>T. ispananicum</i> , <i>T. sphaerococcum</i>
Імунітет до борошнистої роси, бурої, жовтої, стеблевої іржі, септоріозу, піренофори, порошистої та твердої сажок. Наявність у зерні антимікробних речовин-дефензинів	<i>T. monococcum</i> , <i>T. boeoticum</i> , <i>T. timopheevii</i> , <i>T. militinae</i> , <i>T. zhukovskyi</i> , <i>T. kiharae</i> , <i>T. miguschovae</i> , <i>T. dicoccum</i> (волзька й закавказька групи різновидів)
Витривалість до знижених температур з початку та у кінці вегетації (для ярих форм)	<i>T. persicum</i> , <i>T. spelta</i>
Жаростійкість	<i>T. turanicum</i> , <i>T. petropavlovskyi</i> , <i>T. dicoccum</i> (Ємен, Марокко), <i>T. vavilovii</i>
Посухостійкість	<i>T. vavilovii</i> , <i>T. dicoccum</i>
Крупнозерність	<i>T. polonicum</i> , <i>T. turanicum</i> , <i>T. petropavlovskyi</i>
Багатоколосковість колосу	<i>T. turgidum</i> (галузистоколосі форми), <i>T. dicoccum</i> (європейський підвид)
Високий вміст білка та клейковини у зерні	<i>T. boeoticum</i> , <i>T. urartu</i> , <i>T. araraticum</i> , <i>T. dicoccoides</i> , <i>T. timopheevii</i> , <i>T. dicoccum</i> , <i>T. persicum</i> , <i>T. spelta</i> , <i>T. sphaerococcum</i> , <i>T. kiharae</i> , <i>T. miguschovae</i>
Високі круп'яні властивості	<i>T. dicoccum</i> , <i>T. monococcum</i> , <i>T. sinskajae</i> , <i>T. spelta</i> , <i>T. sphaerococcum</i> , <i>T. polonicum</i> , <i>T. turanicum</i> , <i>T. persicum</i> ,
Високі макаронні властивості	<i>T. polonicum</i> , <i>T. turanicum</i>
Здатність використовувати важкодоступні форми фосфору з ґрунту за допомогою везикулярно-арбускулярної мікоризи	<i>T. boeoticum</i> , <i>T. araraticum</i>
Витривалість до кислотності ґрунту	<i>T. timopheevii</i> , <i>T. zhukovskyi</i>
Оптимальний тип ЦЧС і наявність генів відновлення фертильності	<i>T. timopheevii</i> , <i>T. zhukovskyi</i> , <i>T. timonovum</i>

Види егілопсу, генофонд яких містить носії цінних селекційних ознак

Ознака	Вид
1	2
Імунітет до борошнистої роси	<i>Ae. speltoides</i> , <i>Ae. neglecta</i> , <i>Ae. peregrina</i> , <i>Ae. kotschyi</i> , <i>Ae. ventricosa</i> , <i>Ae. sharonensis</i> , <i>Ae. markgrafii</i> , <i>Ae. geniculata</i>
Імунітет до стеблевої іржі	<i>Ae. cylindrica</i> , <i>Ae. tauschii</i> subsp. <i>strangulata</i> , <i>Ae. speltoides</i> , <i>Ae. longissima</i> , <i>Ae. markgrafii</i> , <i>Ae. neglecta</i> , <i>Ae. geniculata</i> , <i>Ae. uniaristata</i> , <i>Ae. comosa</i>
Імунітет до бурої листової іржі	<i>Ae. speltoides</i> , <i>Ae. umbellulata</i> , <i>Ae. triuncialis</i> , <i>Ae. columnaris</i> , <i>Ae. geniculata</i>
Імунітет до жовтої іржі	<i>Ae. uniaristata</i> , <i>Ae. comosa</i> , <i>Ae. speltoides</i> , <i>Ae. neglecta</i> , <i>Ae. geniculata</i> , <i>Ae. markgrafii</i>
Імунітет до септоріозу	<i>Ae. uniaristata</i> , <i>Ae. comosa</i> , <i>Ae. speltoides</i> , <i>Ae. longissima</i> , <i>Ae. markgrafii</i> , <i>Ae. umbellulata</i> , <i>Ae. triuncialis</i> , <i>Ae. columnaris</i>
Імунітет до піренофори (жовтої плямистості)	<i>Ae. tauschii</i> subsp. <i>strangulata</i> , <i>Ae. speltoides</i>
Імунітет до фузаріозних кореневих гнилей	<i>Ae. juvenalis</i> , <i>Ae. trivialis</i> , <i>Ae. ventricosa</i> , <i>Ae. cylindrica</i>
Імунітет до фузаріозу колосу та зерна	<i>Ae. tauschii</i> , <i>Ae. ventricosa</i> , <i>Ae. peregrina</i> , <i>Ae. cylindrical</i>
Стійкість до снігової плісняви	<i>Ae. cylindrica</i>
Стійкість до твердої сажки	<i>Ae. uniaristata</i> , <i>Ae. comosa</i> , <i>Ae. speltoides</i> , <i>Ae. peregrina</i> , <i>Ae. neglecta</i> , <i>Ae. cylindrica</i> , <i>Ae. ventricosa</i>
Стійкість до летючої сажки	<i>Ae. peregrina</i> , <i>Ae. neglecta</i> , <i>Ae. cylindrica</i> , <i>Ae. ventricosa</i>
Стійкість до церкоспорельозу	<i>Ae. ventricosa</i>
Стійкість до злакової цистової нематоди	<i>Ae. tauschii</i> (окремі зразки), <i>Ae. ventricosa</i> , <i>Ae. triuncialis</i>
Стійкість до кореневої злакової нематоди	<i>Ae. peregrina</i>
Стійкість до гессенської мухи	<i>Ae. tauschii</i> (окремі зразки), <i>Ae. ventricosa</i> , <i>Ae. geniculata</i> , <i>Ae. triuncialis</i>
Стійкість до видів попелиці	<i>Ae. searsii</i> , <i>Ae. umbellulata</i> , <i>Ae. speltoides</i> , <i>Ae. kotschyi</i> , <i>Ae. geniculata</i> , <i>Ae. lorentii</i> , <i>Ae. tauschii</i> , <i>Ae. ventricosa</i> (окремі зразки), <i>Ae. columnaris</i> , <i>Ae. neglecta</i>
Лютеовірус жовтої карликовості ячменю	<i>Ae. markgrafii</i> , <i>Ae. lorentii</i> , <i>Ae. neglecta</i> , <i>Ae. triuncialis</i>
Зимостійкість	<i>Ae. cylindrica</i>
Солестійкість	<i>Ae. tauschii</i> , <i>Ae. comosa</i> , <i>Ae. umbellulata</i> , <i>Ae. sharonensis</i> , <i>Ae. kotschyi</i> , <i>Ae. triuncialis</i> , <i>Ae. cylindrica</i> , <i>Ae. ventricosa</i> , <i>Ae. crassa</i> , <i>Ae. juvenalis</i> , <i>Ae. vavilovii</i> ,

Ознака	Вид
1	2
Витривалість до алюмінієвої токсичності ґрунту	<i>Ae. uniaristata, Ae. ventricosa, Ae. neglecta</i>
Жаростійкість, посухостійкість	<i>Ae. tauschii, Ae. umbellulata, Ae. columnaris, Ae. peregrina, Ae. triuncialis, Ae. geniculata, Ae. speltoides</i>
Високий вміст клейковини у зерні	<i>Ae. ventricosa, Ae. triuncialis, Ae. lorentii, Ae. geniculata</i>
Високі хлібопекарські властивості	<i>Ae. tauschii, Ae. umbellulata, Ae. comosa, Ae. ventricosa, Ae. geniculata, Ae. crassa, Ae. juvenalis</i>
Здатність використовувати важкодоступні форми фосфору з ґрунту за допомогою везикулярно-арбускулярної мікоризи	<i>Ae. tauschii</i>
Здатність підвищувати вміст у зерні окремих мінеральних елементів (вплив плазмагенів)	<i>N – Ae. kotschyi, Ae. peregrina;</i> <i>P - Ae. tauschii, Ae. speltoides, Ae. sharonensis;</i> <i>K - Ae. tauschii, Ae. speltoides, Ae. sharonensis, Ae. peregrina, Ae. comosa</i>
Здатність підвищувати вміст окремих елементів у вегетативній масі (вплив генів цитоплазми)	<i>Ae. cylindrica, Ae. ventricosa, Ae. kotschyi</i>

Одними з найперспективніших донорів нових генів для поліпшення пшениці вважаються її дикі родичі [44, 53, 55, 92, 101, 109, 110]. Види роду *Aegilops* L. – найближчі родичі пшениць – мають безліч цінних ознак, передусім стійкістю до хвороб і шкідників, посухостійкістю, високим вмістом мікроелементів у зерні та інших, які можуть бути використані в селекції пшениці [27, 28, 42, 61, 78, 89,].

Успішному перенесенню генетичного матеріалу між представниками родів *Triticum* і *Aegilops* сприяє їх близька філогенетична спорідненість, оскільки два з трьох геномів м'якої пшениці – В і D, а також її плазмон були успадковані від видів егілопсу [44, 55, 56, 122]. Пряма передача генів від егілопсу до пшениці представляє, тим не менше, непросте завдання. Для підвищення ефективності перенесення (інтрогресії) чужорідного генетичного матеріалу було розроблено кілька стратегій, одна з яких передбачає схрещування пшениці з цільовим видом, подвоєння числа хромосом у гібриду F1 і отримання на його основі доповнених і заміщених ліній у м'якій і твердій пшениць, які надалі можна використовувати для індукції пшенично-

чужорідних транслокацій [58, 90, 138,].

Цей підхід застосовувався, наприклад, для отримання доповнених та заміщених ліній пшениці з житом [40], ячменем [17, 51, 77], *Aegilops* [37, 38, 67, 79], *Haynaldia villosa* (L.) Schur (syn. *Dasyphyrum villosum* (L.) P. Candargy) (M. Candargy). Á. Löve (syn. *Elytrigia* Desv.) [66, 107] та іншими злаками. У CIMMYT (Мехіко, Мексика) було створено безліч алополіплоїдних гібридів між різними видами тетраплоїдної пшениці та *Ae. tauschii* [9, 58]. Відповідно до результатів аналізу родоводів, генетичний матеріал егілопсів, переважно *Ae. tauschii*, а також *Ae. umbellulata* Zhuk. та *Ae. ventricosa* Tausch, присутній у більшій частині 1350 сортів та 9000 селекційних ліній м'якої пшениці, при цьому їх частка з часом тільки зростає.

2 Колекція амфідиплоїдів пшениці Національного центру генетичних ресурсів рослин України

Колекція амфідиплоїдів пшениці включає 100 зразків, які представляють 20 різних сполучень геномів видів пшениці, егілопсу та ін. З них найбільша кількість зразків – 22 містить геномне сполучення $ВА^uD$, гомологічне до м'якої пшениці. Вони одержані з CIMMYT (Мексика) і його філії у Туреччині, а також з Франції, і створені шляхом гібридизації різних за походженням зразків *T. dicoccon* з *Ae. tauschii* (Mujeeb-Kazi) та *T. durum* з *Ae. tauschii* (О. І. Моргунов). Вони є «містком», що, завдяки високій гомології їх геномів геномам пшениці м'якої полегшує передачу цінних генів, які контролюють стійкість до хвороб, якість зерна, елементи продуктивності, від тетраплоїдних пшениць та егілопсу у пшеницю м'яку. З використанням цих амфідиплоїдів у НЦГРУ створено селекційно цінні лінії ДК39, ДК3, ДК23, ДК21 та ін. За кордоном ці амфідиплоїди («synthetics» – «синтетика») з успіхом використані при створенні сортів Chuanmai42 та на його основі Chuanmai64, Mianmai 1618, Shumai 580, Shumai 830 у Китаї; Carmona в Іспанії; Vorobey у CIMMYT тощо [27, 52, 87].

Тетраплоїдні ($2n=28$) амфідиплоїди *T. palmovae* G. Ivanov (*Ae. tauschii*–*T. boeoticum*, DA^b) та *T. Erebuni* Gandil. (*Ae. tauschii*–*T. urartu*, DA^u) мають оригінальні геноми, у яких, на відміну від природних тетраплоїдних пшениць, субгеном А поєднаний не з субгеномом В, а з субгеномом D. Вони є зручним об'єктом для генетичних і селекційних досліджень. У СГІ шляхом перенесення сегменту короткого плеча хромосоми 5D *Ae. tauschii* з домінантним алелем *Ha*, що кодує фріабілін, через амфідиплоїд *T. palmovae*, створений з його участю, О.І. Рибалка створив перший вітчизняний сорт пшениці м'якої типу екстра-soft Оксана, а на його основі – низку інших сортів і ліній цього типу [4].

Цікавим є амфідиплоїд *T. dicoccum-Ae. speltoides* (автор Г.Р. Піралов, НДІГіС АН Азербайджану), що несе гаметоцідний ген «зозуля», зчеплений з ефективними генами стійкості до бурої іржі та борошнистої роси. Його використання значно прискорює отримання стійких форм пшениці при гібридизації [12].

Амфідиплоїд *Tritordeum* (*T. durum-Hordeum chilense* Roem. et Schult.), наданий Університетом Кордови, Іспанія. Він має високий вміст у зерні каротиноїдів – 6,7 мг/кг, а також лютеїнів, мікроелементів, білка; збалансований крохмальний склад обумовлює його високі дієтичні властивості, знижує загрозу онкозахворювань шлунково-кишкового тракту, покращує роботу серцево-судинної системи, позитивно впливає на функції очей. Продукція з зерна *Tritordeum* завойовує популярність у Європі під торговою маркою Vivagran і вважається перспективною, комерційно привабливою інновацією. Негативною ознакою *Tritordeum* є висока активність фермента тирозинази, що призводить до погіршення кольору борошна і продуктів з нього. Як джерело високого вмісту каротиноїдів *Tritordeum* використаний при створенні низки ліній пшениці твердої, що несуть цю ознаку – 09-1180, 10-85 та ін. [3].

Амфідиплоїди *T. kiharae* (Японія) і *T. miguschovae* є ефективним «містком» для передачі м'якій і твердій пшеницям генів імунітету до хвороб, високого вмісту білка і клейковини та інших властивостей, локалізованих в геномі *T. timopheevii* і похідної від нього *T. militinae*. З використанням *T. miguschovae* створено сорти пшениці озимої Жировка, Фішт, Восторг, Ростислав, Євгенія, що характеризуються високим рівнем урожайності, стійкості до хвороб, технологічних властивостей зерна. Цінними в ролі генетичного містка є геномно-заміщені форми пшениці Авролата (A^uA^uBBUU) та Авротіка (A^uA^uBBTT), у яких геном *D* м'якої пшениці Аврора заміщений відповідно на геноми *Ae. umbellulata* та *Amblyopyrum muticum* (Boiss.) Eig. Ці форми пшениці, також створені Є.Г. Жировим, є стійкими до різних видів іржі, борошнистої роси, а також мають підвищений вміст білка, виповнену паренхімою по всій довжині соломини – чинник стійкості до хлібного пильщика.

За участі *T. kiharae* та *T. miguschovae* в НЦГРРУ створено лінії ярої м'якої та твердої пшениць, що є цінними для селекції: TV46/10, TV128/10, TV46, TV70, TV84, TV88, TV128, TV114 [6]; лінію типу спельти SpSe 1, у якої канадським генетиком Дж. Федаком виявлено високоефективний ген стійкості до фузаріозу колоса [8]. На основі цієї категорії зразків значно легше і швидше можливо одержати лінії м'якої пшениці – відновники фертильності для ЦЧС на цитоплазмі *T. timopheevii*, ніж шляхом прямої гібридизації останніх двох видів.

Це має значення у зв'язку з поверненням в останній час інтересу селекціонерів до використання гетерозису у пшениці на основі ЦЧС. З цієї точки зору цікавим є *T. timonovum* Heslot – автополіплоїд *T. timopheevii*, який завдяки подвоєному набору хромосом ($2n=8x=56$ – октоплоїд) легше схрещується з пшеницею і несе подвійний комплект генів відновлення фертильності, що полегшує їх передачу пшениці.

Заслужують на увагу амфідиплоїди тетраплоїдних пшениць з егілопсами: АД 217 (*T. timopheevii* – *Ae. umbellulata*) з університету м. Кіото, Японія; *Ae. ventricosa* – *T. dicoccum*; АД 7 (*T. ispahanicum* – *Ae. cylindrica*), АД 8 (*T. dicoccum* – *Ae. triuncialis*), створені Г.Р. Піраловим в НДІ генетики та селекції АН Азербайджану. Вони є потенційними джерелами стійкості до хвороб, якісних показників зерна.

Амфідиплоїди ПАГ («пшеничні амфідиплоїди гексаплоїдні»), створені Е.В. Тавріним і М.С. Летифовой шляхом гібридизації тетраплоїдних пшениць – *T. durum*, *T. turgidum*, *T. persicum*, *T. dicoccum*, *T. dicoccoides* з дикою та культурною однозернянками, також є перспективними для перенесення цінних генів від зазначених видів у геноми м'якої та твердої пшениць. Джерелом підвищеного вмісту і якості білка і клейковини для пшениці м'якої озимої є гексаплоїдний амфідиплоїд *Aegilotricum cylindroaestivum* Gandil. (*T. aestivum* – *Ae. cylindrica*), переданий автором П.А. Ганділяном (Вірменський СГІ). Цінним є октоплоїдний ($2n=56$) амфідиплоїд *T. flaksbergeri* Navr. (*T. militinae* – *T. persicum*) з полегшеним вимолотом зернівок, що несе гени імунітету і високої білковості зерна від обох батьківських форм (автор Н.А. Наврузбеков).

Вірменський генетик С.Х. Галстян-Аванесян шляхом складних схрещувань за участі *T. polonicum*, *T. persicum* і різних ліній *T. aestivum* одержав низку гексаплоїдних ($2n=42$) форм, які фактично є неповними амфідиплоїдами. Вони мають чітко виражені морфологічні ознаки *T. polonicum* (довгі луски, видовжене склоподібне зерно) і віднесені автором до *T. aestivum* L. subsp. *hexapolonicum* Avan. Ці форми, представлені в колекції, автор пропонує як гексаплоїдну макаронну пшеницю [2]. Якісні характеристики їх зерна заслуговують на поглиблене вивчення. Шляхом гібридизації цих форм з сортами пшениці м'якої ярої в НЦГРРУ одержано лінії типу *hexapolonicum* і пшениці м'якої з високою врожайністю (578–622 г/м² при рівні стандарта Елегія мирнівська 550 г/м²), крупнозерністю (49 г при 45,6 г у стандарта), стійкістю або толерантністю до хвороб – БВ645/14, БВ610/14, БВ611/14 та ін.

3. Ознаки, за якими нове генетичне різноманіття, інтрогресоване від синтетиків, є перспективним

Висловлюється думка, що за продуктивністю в умовах абіотичних стресів сорти пшениці, адаптовані до конкретних умов, часто мають кращі показники, ніж кращі синтетичні лінії пшениці як такі [29]. Проте інтрогресія відповідних генів та QTL із дикої чи похідної від дикої зародкової плазми може покращити продуктивність [33, 98, 126, 134]. Використання генетичних ресурсів диких співродичів у селекційних програмах в основному було спрямовано на введення у генотипи сортів стійкості до біотичних стресів [125], тоді як порівняно небагато співродичів сільськогосподарських культур використовувалось для адаптації до абіотичних стресів, таких як посуха [46, 88, 105]. Є свідчення про те, що алелі, пов'язані з посухостійкістю, локалізовані у диких співродичах і старомісцевих формах (ландрасах) культивованої пшениці, можуть покращити толерантність до посухи [44, 88, 101, 103]. Зокрема, види *Aegilops* визнані потенційними джерелами алелів посухостійкості [36]. Недостатньо використаним резервом генетичного різноманіття є *Ae. tauschii*, що представляє третину синтетичного генома гексаплоїдної пшениці [38]. Гібридизація між сортами пшениці та синтетичними лініями гексаплоїдної пшениці сприяла покращенню адаптації сортів до посухи [123].

Проте існують недоліки, пов'язані з інтрогресією екзотичної зародкової плазми у культурного сорту. По-перше, екзотична зародкова плазма часто відрізняється від культурної за вимогами до умов дозрівання або яровизації. По-друге, екзотики часто містять велику кількість несприятливих алелей щодо урожайності та якості зерна [102]. З цих причин селекціонери уникають використання диких видів у своїх селекційних програмах. Проте інтрогресія алелей з диких видів дає потенціал для поліпшення врожаю, оскільки вони є новими джерелами генетичної різноманітності [33]. При цьому завдання полягають у визначенні джерел сприятливих алелей серед диких зразків і успішному введенні їх у генетичний фон, адаптований до даних умов [100].

Два види нематод, що уражають корені (*Pratylenchus thornei* та *Pratylenchus neglectus*), знижують продуктивність виробництва австралійської пшениці на 123 млн австралійських доларів на рік. Виявлено п'ять синтетичних гексаплоїдних пшениць з резистентністю до *P. thornei* та *P. neglectus*. Мінімальна кількість генів стійкості, за якими мало місце розщеплення у популяціях, становила 4, 6, 3, 4 та 4 для *P. thornei* та 3, 4, 6, 4 і 4 для *P. neglectus* для відповідних п'яти батьківських синтетиків (Yallaro / AUS24152), (TAMD870167 / AUS18913), CPI13842, CPI133859 та CPI133872. Невелика кількість окремих ДН з помірною стійкістю як до *P. thornei*, так і до *P.*

neglectus, може бути виявлена в усіх популяціях, що є важливим для перед селекційної роботи на подвійну стійкість. Ці результати вказують на те, що гени стійкості в основному діють аддитивно і незалежно на кожен вид нематоди [118, 119, 121].

Впродовж останнього десятиліття СІММУТ створив синтетики та їх похідні з винятковим проявом таких ознак:

Агрономічні ознаки:

врожайність та її компоненти в умовах зрошення [128],
врожайність у посушливих умовах [104],
висока маса 1000 зерен – до 65 грамів [21],
висока надземна біомаса [128],
висока інтенсивність фотосинтезу [15],
інші морфологічні ознаки [130].

Витривалість до абіотичних стресів

посуха [88, 101, 107],
заморозки під час цвітіння [1, 71],
засоленість ґрунту [34, 106, 108],
затоплення водою [129].

Стійкість до біотичних чинників:

захворювання:

бура листкова іржа [12, 41, 72],
жовта іржа [14],
стеблова іржа [73],
септоріозна плямистість листя *Septoria tritici* [11, 13, 68],
септоріозна плямистість колоскових лусок *Septoria nodorum* [70],
фузаріоз колоса [83],
Pyrenophoratrutici-repentis, жовта листовая плямистість [25],
гельмінтоспоріозна листкова плямистість [83],
борошниста роса [41, 59, 61],
індійська сажка [127],
злакові цистові нематоди [32],
кореневі нематоди [118, 119, 120],
зелена попелиця [41, 48],
гессенська муха [41, 48];

Показники якості зерна:

вміст білка [132],
склад глютенінів [93, 95],
ефективність засвоєння цинку [18].

При оцінюванні цих синтетиків також в Австралії було виявлено стійкість до деяких з цих абіотичних і біотичних стресів, які детально обговорюються нижче.

Урожайність та її компоненти. Випробування похідних синтетиків, проведені в другій половині 1990-х рр. селекціонерами м'якої пшениці СІММУТ в умовах зрошення, показали, що їх потенціал урожайності досягав рівня м'якої пшениці, незважаючи на початковий рівень. Оскільки це було досягнуто лише за 5–7 років, є оптимістичний прогноз, що можливо досягти і більшого урожаю, ніж у м'якої пшениці. У 2001–2003 рр. були виявлені синтетичні пшениці, що дорівнювали найбільш урожайним м'яким пшеницям, деякі перевищували їх. Протягом цього періоду перші похідні синтетиків були включені до міжнародних випробувань на урожайність СІММУТ та надані сотням учасників цих випробувань у всьому світі. У цих випробуваннях почали виявляти деякі похідні синтетиків як глобально конкурентоспроможні і такі, що мають як специфічну, так і широку адаптацію.

Посушійкість. Хоча потенціал урожайності за повністю зрошуваних умов, імовірно, посилюється генами з синтетичних пшениць, адаптація до посушливих умов лише частково пояснюється "потенціалом врожайності". Протягом другої половини 90-х років похідні синтетиків були піддані експериментальним умовам посухи в СІММУТ, причому велику частину цієї роботи очолював Річард Третьован (Richard Trethowan). До 2002 р. перші такі похідні, в тому числі ті, що містять у своїх родовах австралійські сорти, були ввезені в Австралію Франсізою Огбонною (Francis Ogbonaya) [29].

Селекція на збільшення врожаю пшениці в різноманітних австралійських середовищах з недостатком опадів залишається проблемою для селекціонерів. Похідні синтетиків, випробувані у різних регіонах Австралії у посушливих умовах протягом останніх чотирьох років, були в основному одержані шляхом беккросу первинних синтетиків на австралійському генетичному фоні (тобто з комерційними сортами). Вони показали перевищення врожайності на 8–30 % як над австралійськими батьківськими сортами, так і над місцевими сучасними стандартними сортами [27, 29]. Деякі з ліній більш урожайних за оптимальних умов вологості також були найкращими за низької вологості. Ці результати вказують на те, що похідні синтетиків є перспективним інструментом значного покращення врожаю пшениці в більш різноманітних та стресових середовищах, ніж це вважалось можливим до цього часу. В цілому похідні синтетиків були вражаючими, перевищуючи за урожайністю місцеві сорти на 40 % у посушливих умовах в Індії, Пакистані, Еквадорі, Австралії та Аргентині [20, 23]. СІММУТ та австралійські вчені вивчають успіх цих синтетичних пшениць

і вважають, що цемо же бути пов'язано з надзвичайно глибоким та / або більш товстим корінням, що забезпечує кращий доступ до ґрунтових вод.

Стійкість до посухи у фазі сходів. Проводили дослід з експрес-оцінки посухостійкості у фазі проростків зразків пшениці та синтетичних форм з колекції НЦГРРУ шляхом пророщування на розчині осмотика ПЕГ 6000 у концентрації 15 %. Із ознак, що характеризують посухостійкість проростків, найбільш інформативними є схожість та кількість корінців на сьомий день пророщування. Менш інформативними є довжина корінця на третій день і на сьомий день пророщування, кількість корінців на третій день пророщування, маса корінців сира, довжина паростка на 3-й день, маса паростків сира. Із випробуваних селекційних сортів пшениці найбільш витривалим до посухи у фазі сходів є сорт твердої озимої пшениці Континент; суттєво менш витривалими є сорти твердої ярої пшениці Спадщина; м'якої озимої пшениці Бунчук; м'якої ярої пшениці Елегія миронівська; м'якої ярої пшениці Харківська 30. Із синтетиків найбільш посухостійкими у фазі проростків є ПАГ 7 (*T. durum*–*T. monococcum*), UA0500064 (*T. aestivum*–*Thynopyrum intermedium*), IU070452 (*T. durum* Айсберг одеський – *Ae. tauschii*), які перевершували або дорівнювали контрольному сорту Континент. Ці зразки є найбільш перспективними джерелами даної ознаки для селекції. Заслужують на увагу також синтетики UA0500004 (*T. persicum*–*T. monococcum*), UA0500055 (Авротика, Тетра-Аврора–*Ae. mutica*), UA0500106 (*T. dicoccum*–*Ae. tauschii*), UA0500025 (*T. timopheevii*–*T. monococcum*), які перевищували сорт пшениці Спадщина, та синтетики IU070471 (*T. durum* Л 1530.94–*Ae. tauschii*), UA0500008 (*T. dicoccum*–*T. monococcum*), UA0500026 (*T. sinskajae* – *T. urartu*), UA0500029 (*T. persicum*–*Ae. tauschii*), UA0500061 (*T. dicoccoides*–*T. boeoticum*), які перевищували сорт Бунчук [7].

Витривалість до спеки. Деякі з похідних синтетиків показали толерантність до умов високої температури (до 35–40 °С у Мексиці) під час наливу зерна. Очікується, що в Австралії витривалість до спеки та посухи стане дедалі важливішою, оскільки температура зростає і змінюється [27, 47, 94]. Синтетики пропонуються як шлях вивчення і розширення генетичної мінливості адаптивних ознак, які можуть бути використані для пом'якшення впливу коливання температур на критичних етапах росту і розвитку зерна.

Солевитривалість. За оцінками, 20 % зрошуваних земель у світі на даний час піддається засоленню, окрім регіонів, що класифікуються як посушливі та пустельні [135]. В Австралії солонців процес і пов'язане з цим підґрунтове засолення можуть впливати на 30–60 % площі з річною кількістю опадів у межах 250–450 мм у районах, де рівень ґрунтових вод може

підійматись [97]. Урожайність може бути значно нижчою за теоретичну для даного рівня опадів, коли має місце засоленість надр, і одним із симптомів є вода, не використана врожаєм [104]. Вартість нестационарної солоності та пов'язаних з цим обмежень на содистих ґрунтах оцінювалася для сільськогосподарської економіки Австралії приблизно в 1,5 млрд. австралійських доларів на рік [97]. Поряд з застосуванням агроприйомів, таких як гіпсування, необхідно використовувати генетичні методи. Наприклад, додавання гіпсу обмежувало успіх внаслідок того, що до солоності надр додається ще соль – гіпс. Було аргументовано, що вирощування сільськогосподарських культур у районах із засоленням підґрунту є стабільним, оскільки немає контакту з ґрунтовими водами. Тому солестійка зародкова плазма має виявлятися як економічно доцільна альтернатива методам поліпшення ґрунту. Проте існує обмежена генетична мінливість в елітній зародковій плазмі, що використовується в програмах селекції серед існуючих сортів м'якої пшениці. Значне генетичне різноманіття за солестійкістю виявлено в синтетичних гексаплоїдах [39, 106]. В умовах засолення синтетичні гексаплоїди виявляли значно кращу ексклюзивність Na^+ і утримували більше K^+ у листках у порівнянні з культивованими сортами пшениці. У синтетиків головний ген *Kna1*, що контролює цей процес, був виявлений на хромосомі 4D, що пов'язано з цим механізмом у м'якій пшениці [29]. Більшість досліджень з скринінгу за солестійкістю на даний час базуються на механізмі ексклюзивності натрію. Але лише одним цим механізмом не можна пояснити повний спектр генетичної різноманітності, що має місце у синтетиків; можливо, у цьому беруть участь інші корисні локуси, що можуть обумовлювати інші механізми солевитривалості і діяти аддитивно. Перспективним є пір амідуювання цих генів.

Стійкість до передзбирального проростання зерна. Передзбиральне проростання зерна (PHS) знижує якість зерна, особливо у регіонах з частими опадами та високою вологістю під час збору врожаю. У дослідженні більш ніж 60 австралійських сортів пшениці виявлено лише один толерантний генотип PHS [8]. Таким чином, PHS залишається основною причиною зниження урожаю та якості пшениці в Австралії, особливо на півночі та деяких частинах Західної та Південної її частин [8]. Стійкість до PHS успадковується як кількісна ознака, контрольована великою кількістю генів, на які значно впливає генетичний фон, умови навколишнього середовища та їх взаємодія. Синтетичні гексаплоїди представляють значне генетичне різноманіття за проявом спокою насіння, виміряного як індекс проростання (GI; відсоток насіння, що проростають на певний день після поглинання води) – основна ознака, пов'язана з стійкістю до PHS. Наприклад, середній показник схожості на сьомий день (GI-7) синтетичного гексаплоїду становив 0,29 (від 0,01 до 0,71) у

порівнянні з нестійким сортом м'якої пшениці Annuello, що має GI-7 0,86. M. Imtiaz et al. [50] повідомили про створення похідних від синтетиків ліній пшениці, високостійких до передзбирального проростання зерна, які є як білозерними, так і зчервоним зерном. F.C. Ogbonnaya et al. [87] також повідомили про виявлення нових локусів кількісних ознак, пов'язаних із спокоєм насіння, у лініях пшениці, отриманих шляхом беккросування синтетиків.

Стійкість до хвороб. Синтетичні пшениці також, як видається, стійкі до значної кількості основних захворювань пшениці. Для деяких захворювань (наприклад, злакові цистові нематоди, листові септоріозна плямистість *Septoria tritici*, плямистість колоскових лусок *Septoria nodorum*, піренофора та гельмінтоспоріозна плямистість листя) в обмежених експериментах у Мексиці та Австралії були виявлені рівні стійкості, які відповідають імунітету, що раніше не вважалося можливим. Інтрогресія таких генів стійкості у нові сорти призвела до збільшення виробництва, оскільки негативні наслідки впливу цих хвороб на урожай можуть бути майже усунені [27, 104].

У виробничих посівах пшениці широко трапляються декілька захворювань, стосовно яких в літературі взагалі засвідчено мало селекційних досягнень, оскільки мало відомо, чи існує певна генетична резистентність у звичайному пшеничному генофонді. Серед них гнилі нижніх міжвузлів і коренів, таких як *Rythium* і *Rhizoctonia*. Поряд з ідентифікацією та впровадженням молекулярних маркерів, перенос нових генів стійкості від синтетиків у нові сорти дозволить забезпечити вигідне виробництво в деяких районах Австралії, які на даний час вважаються такими, що мають дуже несприятливі ґрунти. Деякі синтетики є стійкими до багатьох захворювань, надаючи селекціонерам та дослідникам можливість використовувати їх для формування зародкової плазми зі стійкістю до низки захворювань [41, 81, 65].

Стеблова іржа булаоднією з головних хвороб пшениці протягом багатьох століть у всьому світі, включаючи Австралію, до 40–50 років, коли хвороба була підкорена завдяки використанню генного комплексу (тобто кількох генів, які взаємодіють), отриманого з сорту *T. dicoccum* під назвою Ярославська полба. З кінця 1990-х років в Уганді виник новий штам стеблової іржі (названий Ug99), який долає генний комплекс Ярославської полби. Виявлена у сортів пшениці стійкість не повністю забезпечується цим комплексом, тому рівні захворювання занадто високі для того щоб бути прийнятними для фермерів. На щастя, деякі синтетичні пшениці довели свою стійкість до цього нового штаму. Хоча штам Ug99 ще не досяг Австралії, ми тепер відомо, що, коли це буде потрібно, стійкість буде забезпечена [65, 104].

4 Проблеми та перспективи використання синтетичних гексаплоїдів з геномом *D*

Перспективним є включення до генотипу пшениці генів від егілопса Тауша (*Ae. tauschii* Coss., синонім *Ae. squarrosa* L., геном *D*), який є найбільш поширеним серед диплоїдних видів егілопса, займаючи природний ареал від Передньої Азії до Гімалаїв [74] і є генетичним джерелом адаптивності до широкого спектру агрокліматичних чинників, поряд з генами, що визначають стійкість до низки хвороб, високий вміст білка та клейковини у зерні, та ін. [35]. Низку цінних генів несуть генотипи пшениці твердої (*T. durum* Desf.) – міцність клейковини, толерантність та стійкість до хвороб, у частини форм короткостеблїсть, та пшениці перської (*T. persicum* Vav.) – високий вміст білка в зерні, холодостійкість на ранніх і пізніх фазах розвитку рослин та інші [60, 138].

Але пряме перенесення цінного генетичного матеріалу у геноми сортів м'якої пшениці від споріднених форм важко здійснити внаслідок причин, що характерні для інконгруентних схрещувань: низький рівень зав'язуваності гібридних зернівок, фертильності рослин F₁, ефективності беккросів. Необхідні біотехнологічні процедури, які ускладнюють процес і обмежують обсяг гібридного потомства. Ця проблема з успіхом вирішується створенням та використанням амфідиплоїдів геномної структури *ABD*, що поєднують геноми тетраплоїдних пшениць з геномом *AuB* та егілопса Тауша (*Ae. tauschii* Coss., синонім *Ae. squarrosa* L., геном *D*) і у світовій літературі позначаються як «синтетика» [113]. Цей термін використаний і у даній роботі. Гомологія генома *AuBD* синтетиків геномів і м'якої пшениці обумовлює порівняльну легкість інтрогресії генів цінних господарських і біологічних ознак: стійкості до хвороб, високого вмісту білка та клейковини у зерні, адаптивності до абіотичних чинників середовища тощо, які у різному ступені успадковані від обох батьківських форм, що розширює можливості генетичного покращення сортів пшениці [113]. Крім того, вивчення формотворчого процесу у таких схрещуваннях певною мірою сприятиме з'ясуванню питань філогенії пшениці.

Залучення синтетиків дозволило створити понад 70 високоврожайних з високою адаптивністю сортів м'якої пшениці у 15 країнах чотирьох континентів [82, 110, 135]. Отже використання синтетиків є перспективним у широкому діапазоні природно-кліматичних умов. Найбільш активно і результативно працює у напрямі створення та використання синтетиків Міжнародний центр з покращення кукурудзи та пшениці (CIMMYT, Мексика) [27, 82, 128]. Але мексиканські синтетики пристосовані до умов тропічного та субтропічного поясів, але не до умов середніх широт, у яких знаходиться

Україна. Ефективність використання цих форм в Україні досліджена і підтверджена для озимої пшениці стосовно південного регіону (Одеса) [4, 5]. Проблему залучення синтетиків у селекцію ярої пшениці у регіоні з помірним кліматом, де ця культура вирощується, зокрема, у Лісостепу України, вивчено недостатньо.

Для підвищення ефективності передачі цінних генів від предків до звичайної пшениці вчені повторюють шлях природного походження гексаплоїдної пшениці через створення синтетичної гексаплоїдної пшениці (СГП) від схрещування між різними формами тетраплоїдної пшениці та *Ae. tauschii* [82, 135].

Уперше цілеспрямовано амфідиплоїд з гібриду між тетраплоїдною пшеницею *T. dicoccoides* (Koern. ex Aschers. et Graebn.) Schweinf. var. *spontaneovillosum* та *Ae. squarrosa* L. (syn. *Ae. tauschii* Coss.) створив E.R. Sears [108]. У 1940-х рр. Н. Kihara в Японії [56] і E.S. McFadden, E.R. Sears у США [76] незалежно один від одного схрестили між собою різні носії *A*-, *B*- і *D* – геномів для того, щоб виявити і охарактеризувати первинних родоначальників твердої та м'якої пшениць. Дослідженнями впродовж наступних 60 років було встановлено роль різних батьківських компонентів у походженні пшениці. Після цього не було досягнуто суттєвого успіху у розширенні генетичного різноманіття пшениці з використанням цих знань про походження – до 1980-х років, коли з'явилися перші статті, у яких було вказано на перспективність «синтетичних пшениць». Коли було проведено нові схрещування з використанням тетраплоїдів та *Ae. tauschii*, генетична різноманітність хлібної пшениці збільшилась приблизно на 50 %, якщо припустити, що не було більше двох первинних подій "гексаплоїдизації". Нинішнє завдання – максимально використовувати це нове різноманіття у створенні сортів для фермерів і споживачів.

Приблизно у 1985–1990 рр. T.S. Cox і A. Mujeeb-Kazi вдалися до виявлення та використання генетичної мінливості дикорослих пшениць таким шляхом, який виявився актуальним для сучасних селекційних програм. T.S. Cox працював з озимою пшеницею в Державному університеті штату Канзас, США, а A. Mujeeb-Kazi базувався в Міжнародному центрі покращення кукурудзи та пшениці (СІММУТ) в Мексиці, зосередивши увагу на пшениці з ярим типом розвитку. Обидві програми скоро виявили потенціал цих нових схрещувань [23, 24, 25]. У програмі широкомасштабних віддалених схрещувань СІММУТ більшість синтетичних пшениць було створено з використанням сучасної твердої пшениці (*T. durum*) як донора геномів *A* та *B*, але кілька десятків комбінацій включали також *T. dicoccoides* та *T. dicoccum*. Ефективність використання для інтрогресії у геном пшениці м'якої генів від *Ae. tauschii* саме

схрещувань з СГП порівняно з прямим схрещуванням обох видів переконливо доведено [25].

Поад 1000 ліній СГП було створено від схрещування за участі більше ніж 600 зразків *Ae. tauschii*, щоз берігаються у генбанку CIMMYT [80, 124]. Серед перших селекціонерів і генетиків, які почали використовувати це нове різноманіття у Канзаському державному університеті, були Ролі Сірс, Джина Браун Гуедйра та Аллан Фріц. У CIMMYT з 1990 року Санджа Раджарам та Маартенван Гінкель були серед перших, хто ввели первинні синтетики в активну програму селекції м'якої пшениці. Це було мотивовано високими рівнями стійкості до індійської сажки (*Neovossia indica* або *Tilletia indica*) синтетичних гексаплоїдів [124]. У той же час роботи зістворення та використання синтетиків ініціювали в Австралії E.S. Lagudah et al. [64], а потім R.F. Eastwood et al. [30] під керівництвом д-ра Джеральда Холлорана з Мельбурнського університету.

J.A. Able, P. Langridge [10] зазначають, що багато сучасних культур, включаючи пшеницю, було піддано окультуренню та тиску добору, тому вони мають вузьку генетичну різноманітність у порівнянні з їх дикими родичами. Це обумовило зниження толерантності сільськогосподарських культур до 18 екологічних стресів [85].

Одним із шляхів підвищення продуктивності та стабільності врожаю є покращення генетичного фону культур для підвищення толерантності до абіотичних стресів [16, 85].

Міжнародна програма з селекції пшениці в CIMMYT все більше включає в себе зародкову плазму дикої пшениці та її аллельне розмаїття у формі синтетичних гексаплоїдів [82]. CIMMYT оцінює неадаптовані генетичні ресурси, такі як ландраси або дикі види, для пошуку ознак адаптованості до стресів. CIMMYT також використовує інструменти скринінгу з високою пропускнуою спроможністю, такі як інфрачервона термометрія, для виявлення нових генів, характеристики батьківських компонентів для використання в схрещуваннях і добору у ранніх поколіннях.

Використання генетичної основи синтетичних пшениць пов'язано з подоланням низки проблем. У досить великої частки синтетиків спостерігається надзвичайна жорсткість колоскових лусок, що дуже утруднює вимолот зернівок, і послаблене з'єднання члеників колосового стрижня, яке веде до розламування колосся у полі та втрати врожаю при досяганні. Успадкування цих ознак не до кінця зрозуміло. Проте на практиці стало можливим відновити здатність до обмолоту синтетичних похідних шляхом їх схрещування з м'якими пшеницями, вирощуючи відносно великі популяції F₂ і добираючи "нормальне" колосся у F₃. Тому це питання легко вирішити.

Гібридне потомство від схрещувань синтетиків та м'якої пшениці може загинути через гібридний некроз на ранній стадії. В.А. Пухальський та ін. [94] підсумовує розповсюдження аллелей гібридного некрозу *Ne1 / ne1* та *Ne2 / ne2*. Коли аллелі в обох окремих локусах присутні в гетерозиготному стані (як у F_1 від схрещувань, що включають комплементарних батьків), пагони загинуть ще на стадії одного або двох листків [131]. Частоти цих аллелей відрізняються у м'яких та твердих пшениць, і в результаті їх схрещування (поряд з проблемами, пов'язаними з розбіжностями розмірів геномів) потомство F_1 часто проявляє гібридний некроз. Оскільки синтетики походять від схрещувань з твердими пшеницями (або їхніми предками), схрещування між синтетиками та сучасними м'якими пшеницями (обидва гексаплоїди) призводять до гібридного некрозу в середньому в 1–50 % випадків. Їх наслідки можуть істотно відрізнятися. Наприклад, J. Wilson, R.F. Eastwood та F. Ogonnaya [30, 86] схрестили 163 синтетики CIMMYT як чоловічих партнерів з сортом пшениці Goldmark. З них понад 90 % мали сильний некроз, що свідчить про те, що понад 140 синтетичних гексаплоїдів та / або їх тетраплоїдних батьків несуть ген некрозу, комплементарний до гену сорту Goldmark. Якщо не відома точна конституція аллелів обох передбачуваних батьків, лише дослід покаже, які комбінації не призведуть до гібридного некрозу. Рішенням є випробування різних гібридних комбінацій сортів та синтетиків.

Самі синтетики з агрономічної точки зору часто поступались за продуктивністю сортам м'якої пшениці. Невелика частка має високу біомасу, і це збільшення, як видається, може передаватися в схрещуваннях зі звичайною пшеницею. Але в інших випадках краще потомство може бути отримане із схрещувань, здавалося б, з посередніми синтетиками. S.D. Tanksley et al. [116] довели, що дикі форми, які проявляють складні ознаки на рівнях, які в цілому не відповідають сучасним селекційним стандартам, можуть містити гени, які після інтрогресії в поєднанні з іншими можуть покращувати сучасну зародкову плазму. Дуже ймовірно, що таке явище працює в схрещуваннях за участі синтетичних пшениць з сучасними сортами м'якої пшениці. Це обумовлює доцільність посилення роботи з синтетиками, можливо, спочатку з тими, які вже призвели до одержання видатних потомств в інших програмах.

Проблеми, пов'язані з якістю кінцевого продукту, також дали деяким селекціонерам можливість вивчити потенціал синтетичних пшениць. Коли *Ae. tauschii* вивчався вперше, його генетичний потенціал для поліпшення якості чи навіть негативний вплив його через інтрогресію небажаних генів був неясним [65]. Однак, крім питання про те, чи може нове генетичне різноманіття за хлібопекарськими якостями бути інтрогресовано з *Ae. tauschii* через синтетики, основною проблемою для селекціонерів залишається те, чи можна

видобути будь-які похідні синтетиків, які мають хоча б прийнятну якість хліба. Протягом останніх років у CIMMYT стало цілком зрозуміло, що дійсно такі похідні синтетиків з високими хлібопекарськими якостями можуть бути виведені шляхом схрещування з сортами або лініями м'якої пшениці, що мають хорошу якість. Профілі високомолекулярних (HMW) та низькомолекулярних (LMW) глютенінів батьківських компонентів використовуються для визначення перспективних гібридних комбінацій, а також для виявлення найкращих за якістю ліній в їх потомстві. J.C. Nelson et al. [84] повідомили, що деякі лінії з гібридної опуляції синтетика (W7985) x Opata ITM1 мали якісні показники, які перевершили відповідні показники батьківських ліній. Незважаючи на ці спостереження селекціонерів в CIMMYT та в інших установах, деякі селекціонери залишаються скептичними щодо використання синтетиків для подолання обмежень, пов'язаних з низькою якістю, оскільки вони бояться поставити під загрозу якість кінцевої продукції пшениці.

5 Досягнення у селекційному та науковому використанні синтетиків гексаплоїдної пшениці

За останні 20 років вчені CIMMYT створили 1014 синтетичних пшениць ярого типу розвитку та близько 200 озимих синтетиків. Між цими синтетиками та сучасними лініями проведено тисячі схрещувань, у результаті чого з'явилися чисельні похідні синтетиків. За оцінками, понад третини всіх нових покращених ліній м'якої пшениці, створених за програмою селекції CIMMYT для умов зрошення та низького рівня опадів у всьому світі, є похідними синтетиків пшениці [103].

Включення синтетиків до селекційних програм дозволило створити понад 60 високоврожайних і високоадаптованих до різних умов сортів пшениці у різних країнах чотирьох континентів: Китаї, Індії, Пакистані, Афганістані, Таджикистані, Туркменістані, Сирії, Ефіопії, Кенії, Мексиці, Уругваї, Аргентині [65].

Китайські вчені проявили великий інтерес до ліній синтетиків, створених у CIMMYT з початку 1990-х років, і до Китаю було інтродуковано понад 200 таких ліній [134]. В останні роки у Січуанському сільськогосподарському університеті та Січуанській академії сільськогосподарських наук було створено біля 300 нових ліній синтетиків, що включають генотипи місцевих форм (ландрас) тетраплоїдних пшениць і різних зразків *Ae. tauschii* [45, 69, 137]; що забезпечило важливий набір генетичних ресурсів для селекції пшениці. Синтетичні гексаплоїдні пшеничні лінії, створені у CIMMYT та розроблені

вченими провінції Січуань, були використані для покращення різноманітних сортів пшениці за стійкістю до хвороб і потенціалом урожайності [134].

Один із сортів, одержаних за допомогою синтетиків – Chuanmai-42, зареєстрований у 2003 році, показав урожайність зерна на 35 % більше порівняно зі стандартами. Chuanmai-42 є провідним сортом пшениці та ставосновною батьківською формою для покращення пшениці у південно-західному Китаї. Середня врожайність зерна сортів пшениці, зареєстрованих з 2011 по 2013 роки, була на 8,5 % вищою, ніж сортів, зареєстрованих з 2006 по 2010 роки. Цей сорт пшениці, одержаний на базі синтетиків, відіграє важливу роль у покращенні сучасної пшениці на південному заході Китаю.

Синтетичні гексаплоїдні лінії пшениці показали виняткову стійкість до хвороб і шкідників, толерантність до екологічних стресів, добрий прояв кількісних ознак. Проте лінії синтетиків також мають негативні властивості, такі як пізньостиглість, порівняна високорослість і важкий вимолот зерна, успадкований від *Ae. tauschii*. Тому створення нових комерційних генотипів з використанням ліній синтетиків пов'язано з певними складнощами. Для подолання несприятливих ознак синтетиків у провінції Січуань, Китай, розроблено спеціальну процедуру, яка включає п'ять аспектів. Це: (1) скринінг та ідентифікація синтетиків за цільовими (селекційноцінними) ознаками, такими як висока стійкість до жовтої іржі, високоякісні компоненти високомолекулярних глютенінів (HMW-GS) та стійкість до проростання зерна на корені; (2) відбір Січуаньських сортів з раннім досяганням і карликових або напівкарликових для використання як батьківські форми; (3) використання ліній синтетиків з цільовими ознаками для прямого та зворотного схрещувань з відібраними батьками; (4) посів популяцій BC₁F₂ на інфекційному фоні іржі для виділення високо резистентних рослин після інокуляції відповідними расами; (5) використання відібраних стійких особин як компонентів базової популяції для створення покращених ліній [65].

В Іспанії перша синтетична похідна від зародкової плазми СІММУТ була попередньо зареєстрована в 2003 році під назвою Carmona і швидко поширилась, забезпечуючи одержання насіння в більш короткий термін, ніж більшість комерційних сортів. Це допомагає виробникам пшениці на півдні Іспанії, які часто запізнюються з посівом. Цей сорт пристосований до нульових систем обробітку ґрунту, що сприяє зменшенню кількості листяних захворювань, забезпечує кращу врожайність та високу якість кінцевого промислового продукту [65].

В Австралії, починаючи з 2000 р., дослідницька група, яка розміщувалася на платформі генетики та геноміки рослин в рамках Департаменту первинної індустрії (ДПІ) у штаті Вікторія, взяла на себе ініціативу, сприяючи

впровадженню нового різноманіття синтетичних пшениць у поточні селекційні програми. З цього року програма перейменувала себе в SynERGE (SyntheticEnrichedResourcesforGeneticEnhancement) і створила власний веб-сайт <http://bioinformatics.pcbasc.latrobe.edu.au/synerge/index.html>. Усі дослідження цієї групи, пов'язані з синтетичною пшеницею, координуються через дослідницький кооперативний центр молекулярної селекції рослин (MPBCRC). Фінансування здійснюється за допомогою DPI, MPBCRC, Кооперації досліджень і селекції зернових (GRDC) та декількох інших. Використання диких родичів в програмі SynERGE відбулося шляхом "відтворення" синтетичної гексаплоїдної пшениці шляхом штучної гібридизації між її предковими видами *T. durum* та *Ae. tauschii*, на додаток до придбання основних синтетиків з CIMMYT. Пріоритетні ключові ознаки, на які спрямовано використання похідних синтетиків, визначаються шляхом прямих і постійних консультацій з австралійськими селекціонерами пшениці. Існують тісні зв'язки між програмою SynERGE на основі Horsham та усіма основними дослідженнями в галузі селекції пшениці, а також з селекціонерами і виробничниками в Австралії та значною мірою за кордоном. За межами Австралії група розвинула особливо міцні зв'язки з CIMMYT у Мексиці та з Міжнародним центром сільськогосподарських досліджень у сухому районі (ICARDA) в Сирії. На даний час пріоритетні ознаки, визначені SynERGE як цільові, включають поліпшення опору до передзбирального проростання зерна, посухи, засолення, злакової цистої нематоди та жовтої плямистості листя [96].

У деяких інших країнах сорти пшениці – похідні синтетиків знаходяться на заключних етапах тестування та незабаром будуть офіційно зареєстровані.

Ефективність використання синтетиків для передачі генів від споріднених видів пшениці доведена **виявленням інтрогресій генів диких співродичів у геномі пшениці**.

Сучасні методи аналізу ДНК дозволили китайським вченим встановити масштаб інтрогресії генів у результаті гібридизації синтетичних ліній з пшеницею м'якою при створенні вище описаного сорту Chuanmai 42. Було використано 1830 маркерів, з яких у сорті Chuanmai 42 виявлено лише 277 алелей, що походять від СГП. Частота інтрогресії становила 15,14 %, що значно менше, ніж 25 %, які очікувались за розрахунками на основі припущення про випадковий обмін генами. Розподіл інтрогресованих генів за геномами *A*, *B* і *D* був не рівним: найчастіше інтрогресія відбулась у хромосоми *1A*, *1B*, *2B*, *3A*, *4D*, *6A* та *6B*, у той час як не виявлено інтрогресії у хромосоми *1D* та *7A* [78, 138]. Повтори простих мікросателітних послідовностей (SSRs), відомі також як мікросателіти, є дуже зручними як молекулярні маркери для загального

використання [95]. Використання SSR є загальним способом виявлення поліморфізму у пшениці. Повторення простих послідовностей є дуже інформативними завдяки їх ко-домінантному характеру. Крім того, вони містять більше різноманітності алелей на один маркер, і вони мають вищу частоту мутацій, ніж інші типи маркерів [31, 120]. SSR продовжують бути основним маркерним типом для досліджень QTL у пшениці як окремо, так і в комбінації з іншими типами маркерів.

Локуси кількісних ознак (QTL). QTL – це ділянка геному, який відповідає за мінливість цільової кількісної ознаки [26]. Кількісні ознаки контролюються комбінованою дією багатьох генів, тоді як ознаки якості контролюються одним чи двома основними генами [54]. Останніми роками QTL у пшениці досліджували за багатьма різними фенотиповими ознаками, такими як висота рослини, кількість днів до колосіння, натура зерна, врожайність зерна, довжина колоса та хлібопекарські якості [19, 20, 32, 43, 84, 115, 129]. У сільськогосподарських культур, таких як пшениця та ячмінь, розщеплення за генами з великим ефектом (наприклад, висота та строк дозрівання рослин) в експериментальних популяціях ускладнює можливість виявлення QTL другорядного ефекту, пов'язаного з більш прямими механізмами адаптації [99]. Використання картованих популяцій з однорідним періодом цвітіння [87] дозволяє легше виявити QTL, пов'язані з складними агрономічними ознаками [91] та полегшує розірвання цих ознак на компонентні локуси [73].

Кількісний аналіз локус-ознаки дозволяє зрозуміти генетичну основу складних ознак, таких як толерантність до посухи [22]. Основна мета аналізу QTL полягає в тому, щоб виявити кількість, хромосомну локалізацію та силу ефекту локусів, що контролюють ознаку. Цей аналіз ґрунтується на виявленні асоціацій між змінами фенотипу та зміною генотипу маркерів, розташованих у всьому геному. Фенотипові вимірювання часто проводяться у польових умовах або в умовах вегетаційних камер, а дані про генотипові маркери одержуються в лабораторії. Маркерна інформація використовується для побудови карти зв'язків, яка в ідеалі охоплює всі хромосоми. Маркери та фенотипові дані потім порівнюють, щоб виявити хромосомну область, яка контролює характерну ознаку на карті зв'язків. Розроблено численні методи визначення та характеристики QTL, одним з яких є одно факторний аналіз. Цей тип аналізу розглядає кожен маркер кожної ознаки, не враховуючи відстані від інших маркерів на карті чи ефекти локусів в інших місцях в геномі.

Розширений аналіз беккроссів (AB)-QTL. Селекціонери рослин часто добирають рослини або лінії шляхом візуального вивчення фенотипових ознак. Проте фенотипова оцінка синтетичних чи диких форм у конкретних середовищах не завжди є найкращим показником цінності зразка для

селекційної програми, оскільки ці матеріали часто не адаптовані до данного регіону [117]. Існує генетичний компонент для селекції, не менш важливий, ніж фенотиповий компонент. Стратегія «Розширений аналіз беккроссів» (Advanced Backcross-QTL, АВ-QTL) [116] – це спосіб об'єднати генетичний аналіз і селекцію. Ця стратегія передбачає виявлення вигідних алелів диких видів, які входять в пристосований генетичний фон. Багато досліджень АВ-QTL було проведено на пшениці [48, 49, 57, 63]. Інтрогресія від дикої пшениці та похідних синтетичних гексаплоїдів у звичайні сорти та подальший аналіз АВQTL відіграватимуть велику роль у розумінні молекулярної основи посухостійкості, на думку E. Nevo та G.X. Chen [85]. Включення сприятливих алелів QTL толерантності до посухи в програму селекції пшениці може призвести до кращого зростання рослин сортів, що буде корисним у багатьох частинах світу, які страждають від посухи.

Порівняння між результатами досліджень АВ-QTL у пшениці.

Численні дослідження QTL було проведено у пшениці за низкою ознак. Наприклад, QTL у пшениці було виявлено за розміром та формами насіння [15], термін у дозрівання рослин та урожаю зерна [73, 112]. QTL для урожайності на хромосомах *1A*, *3B* та *4A* раніше були запропоновані як потенційні гени, задіяні в умовах посухи [61]. R.S. Pinto et al. [91] виявили QTL для толерантності до спеки та посухи на цих самих хромосомах.

Також у пшениці було проведено декілька інших досліджень АВ-QTL, і було виявлено численні QTL для широкого спектру ознак. Наприклад, X.Q. Huang et al. [48] використовували розширені беккросні популяції, що включали німецький сорт озимої пшениці 'Prinz' та синтетичну лінію пшениці W-7984 з СІММУТ. Виявлено одинадцять QTL для врожаю зерна, що охоплюють вісім хромосом (*1A*, *1B*, *2A*, *2B*, *2D*, *3B*, *4D* та *5B*) [48]. Синтетична лінія W-7984 привнесла сприятливий алель для чотирьох з цих QTL. Один з цих QTL був знайдений на *D*-геномі (*2D*), вказуючи, що він походить від *Ae. tauschii*. X.Q. Huang et al. [48] також повідомили про інше дослідження АВ-QTLу популяції BC₂F₃ за участі німецької озимої пшениці Flair та синтетичної лінії XX86 з Японії. Вони повідомили про дев'ять QTL для врожайності зерна (на хромосомах *1A*, *3D*, *4D*, *5A*, *5B*, *6B* і *6D*), але XX86 не привнесла сприятливих алелів для урожайності.

У розширеному беккросі, проведеному Kunert et al. [62], було використано дві популяції BC₂F₂₋₃ озимої пшениці, отримані за участі двох німецьких сортів озимої пшениці Batis і Zentos та двох синтетичних гексаплоїдних зразків пшениці – Syn022 та Syn086. Основний акцент дослідження – вивчити внесок синтетичної гексаплоїдної пшениці до борошномельних і хлібопекарських властивостей; однак розраховують також

натуру зерна. Шість QTL було знайдено на хромосомах 3B, 4A, 6B, 7A і 7B, але екзотичний алель негативно вплинув на вагу гектолітра зерна.

Narasimhamoorthy B. et al. [83] також оцінювали натуру зерна, але знайшли, що адаптований сорт Karl 92 став донором сприятливого алелю для єдиного виявленого QTL на хромосомі 2D. X.Q. Huang et al. [48] виявили вісім QTL для впливу на період до колосіння на хромосомах 2A, 2D, 3B, 5A, 5B, 6A та 7B. Синтетична лінія сприяла більш ранньому колосінню за всіма виявленими QTL, і один QTL було знайдено на D-геномі (2D). Ген *Vrn-A1*, виявлений на хромосомі 5A, брав участь у контролі строків колосіння [111].

Як повідомлялося, гени *Vrn* впливають на адаптацію до посухи а подальше дослідження X.Q. Huang et al. [48] виявило п'ять QTL для строків колосіння на хромосомах 2D, 3A, 4A, 7A та 7D. Чотири алелі синтетика XX86 скоротили тривалість періоду від сходів до колосіння (один QTL було знайдено на хромосомі 2D), а один алель – XX86 збільшував кількість діб до колосіння. B. Narasimhamoorthy et al. [83] створили популяцію BC₂F₂₋₄ 190 ліній від схрещування між твердозерною червонозерною пшеницею Karl 92 та синтетичною формою (СГП) TA 4152-4. Це дослідження виявило два QTL для строку колосіння на хромосомах 2D та 3D. Кожен QTL збільшував кількість діб до колосіння, і QTL на 2D виявився пов'язаним з тим самим мікросателітним локусом, *Xgwm261*, який, як повідомляють Sourdille P. et al. [114], пов'язаний з локусом *Ppd-D1*, і який, згідно V. Korzun et al. [60], пов'язаний з *Rht8*. B. Narasimhamoorthy et al. [83] та X.Q. Huang et al. [48, 49] виявили QTL для кількості пагонів на 1 м². Narasimhamoorthy B. et al. [83] виявили один QTL на хромосомі 3B, і алель, привнесений синтетиком, який сприяв прояву цієї ознаки. X.Q. Huang et al. [48] виявили вісім QTL на хромосомах 1B, 2A, 2D, 3B, 4D, 5D, 6D та 7A, і кожен з цих QTL обумовлював принаймні 9 % загальної фенотипової варіації. Дикий алель з W-7984 привніс сприятливий алель чотирьох QTL. Huang X.Q. et al. [49] виявили два QTL, пов'язаних з кількістю пагонів на хромосомах 1B та 7A, які обумовлюють 7,0 % і 13,9 % загальної фенотипової варіанси, відповідно. Дикий алель, локалізований на хромосомі 1B, зменшив кількість пагонів, а локалізований на хромосомі 7A – збільшив. X.Q. Huang et al. [48] виявили вісім QTL з позитивним ефектом на семи різних хромосомах для маси 1000 зерен та маси зерна з колоса. Три з цих QTL було виявлено на гомологічних позиціях у семи групах хромосом. Ці QTL були виявлені в геномі на хромосомах 2A, 2D, 4D, 5B, 7A, 7B та 7D. У своєму подальшому дослідженні X.Q. Huang et al. [48] виявили 14 QTL для маси 1000 зерен (на 1B, 1D, 2A, 2D, 3A, 3B, 3D, 4B, 6A, 7A, 7D). Дикий алель сприятливо впливав на всі QTL, і D-геном було представлено хромосомами 1D, 2D, 3D та 7D. Крім того, R.S. Pinto et al. виявили QTL для маси 1000 зерен на хромосомах

3A, 4A та 4B [91]. QTL для маси зерна та висоти рослин спільно локалізовано на хромосомі 4B у дослідженні, проведеному R.S. Pinto et al. [91], і відповідали попереднім даним [15, 49, 74]. Крім того, ця ділянка була асоційована з геном *Rht-B1*, що підтвердили F. Marza et al. [73]. X.Q Huang et al. [48] виявили п'ять QTL для висоти рослин на хромосомах 2B, 4B, 4D, 6A та 7B, а алелі, привнесені синтетиком, контролювали чотири QTL, один з яких був розташований на 4D. Маркери *Xgwm149* та *Xgdm61* були двома найближчими, які було виявлено для QTL на хромосомах 4B та 4D, відповідно. Ці маркери були поруч з локусами, що контролюють короткостеблість – *Rht-B1* та *Rht-D1*, відповідно. Крім того, X.Q Huang et al. [49] виявили 14 QTL для висоти рослин на хромосомах 1A, 1D, 3A, 3B, 4A, 4B, 5A, 5B, 6A, 6D, 7A та 7D, а синтетичний алель збільшив висоту рослини для всіх QTL.

У цілому, багато QTL було виявлено для різних ознак, причому гени дикої або синтетичної лінії впливали на прояв цих ознак як позитивно, так і негативно. Свідченням інтрогресії деяких алелів від дикого виду *Ae. Tauschii* є те, що QTL для низки ознак було пов'язано з D-геномом із синтетичної лінії.

Перспективність використання синтетиків у селекції пшениці в Україні. В Україні вивчення селекційної цінності синтетиків (тетраплоїдна пшениця / *Ae. tauschii*) проведено О.І. Рибалкою з співробітниками у Селекційно-генетичному інституті – Національному центрі насіннезнавства та сортовивчення [4, 5]. На першому етапі 107 синтетиків з геномною формулою *AABBDD* походженням від CIMMYT досліджено за алельним складом *Gli/Glu* локусів і використано в схрещуваннях з базовим сортом пшениці Альбатрос одеський. Досліджено біля 100 гібридних популяцій. У результаті масштабної роботи, яка тривала понад 10 років, відібрано серію генетичних ліній пшениці, які несуть екзотичні алелі локусів *Gli-D1* та *Glu-D1* егілопсу *Ae. tauschii*, інтрогресовані в коротке (*Gli-D1*) та довге (*Glu-D1*) плечі хромосоми 1D культурної пшениці [6].

Синтетики з геномною формулою *AABBDD* ($2n=6x=42$), створені у CIMMYT і передані для досліджень СГІ–НЦНС, також використані у схрещуваннях з сортом озимої пшениці Куяльник [7]. Контрольованою інтрогресією в геном культурної пшениці домінантного алеля *Ha* (hardness) із хромосоми 5D синтетика створено генотипи з різною консистенцією ендосперму зерна (в тому числі екстрам'якозерні).

За результатами випробування стабільного перспективного селекційного матеріалу озимої пшениці, отриманого від цих схрещувань, найвищу врожайність зерна (8,32 і 8,48 т/га) у досліді посушливого 2017 року мали дві інтрогресивні лінії озимої пшениці, що походять від схрещування з лінією S13 (стійкої проти *Septoria*), отриманої від віддаленої гібридизації з амфіплоїдом-

синтетиком і які несуть пшенично-житню хромосомну транслокацію *IRS.1BL*. Досить високу врожайність у 2017 р. на рівні від 8,40 т/га (hard текстура ендосперму) до 7,33 і 7,53 т/га (extra-soft консистенція ендосперму) показали також білозерні лінії озимої пшениці, які несуть домінуючий *Ha* алель від егілопсу *Ae. tauschii* через синтетик. У досліджах 2018 р. ціла низка ліній білозерної озимої пшениці як твердозерної, так і м'якозерної й екстра-м'якозерної, мали максимальну врожайність зерна на рівні 7,5–8,3 т/га. При цьому за критичних умов вирощування 2017 р. сорт Куяльник у ділянкових посівах 6 м² мав середню врожайність зерна 5,81 т/га, а в 2018 р. – 7,04 т/га. Автори наголошують, що ці результати цілком узгоджуються з результатами чисельних досліджень інших авторів і свідчать про перспективність використання генетичної плазми синтетиків у поліпшенні пшениці за ознакою зернової продуктивності. Причому інтрогресії генетичного матеріалу від амфіплоїдів-синтетиків у культурну пшеницю є особливо ефективними саме в посушливих умовах вирощування, а самі синтетики розглядають як чи не єдине джерело селекційного поліпшення пшениці за стійкістю до посухи.

Матеріал білозерної пшениці, отриманий з використанням синтетиків, незалежно від консистенції ендосперму зернівки (hard чи extra-soft) за обидва роки випробувань був переконливо оцінений за переважною більшістю тестів у 5 балів і не нижче як 4,5 бала. У гостропосушливому при екстремально пізньому посіві 2017 р. білозерний матеріал пшениці було оцінено за натурою зерна не нижче як 770–800 г/л, у 2018 р. білозерні селекційні лінії мали найвищу натуру зерна 810–848 г/л. На підставі отриманих даних за два роки досліджень можна зробити цілком обґрунтований висновок, що білозерний селекційний матеріал озимої пшениці характеризується високим потенціалом посухостійкості, навіть в умовах комбінування екстремально пізнього посіву і гострого дефіциту вологи, що припадає на критичні фази формування й наливу зерна.

Серед дослідженого матеріалу, що походить від схрещування з синтетиками, виділено кілька десятків червонозерних і білозерних інтрогресивних ліній пшениці з оптимальною комбінацією ознак урожайність зерна, вміст білка, виповненість і натура зерна. У селекційному матеріалі, що походить від схрещувань з амфіплоїдами-синтетиками, виявлено зразки з високою (до 98 мл) і низькою (35–40 мл) SDS-30К седиментацією. Важливо наголосити, що максимальну в досліді «силу» борошна ($W = 421$ і 303) мали лінії пшениці, одна з яких містила екзотичний алель *GliD1*, перенесений у культурну пшеницю від егілопсу *Ae. tauschii* через синтетики.

Перспективні селекційні лінії походженням від схрещування сорту Куяльник з синтетиками, в яких індекс еластичності тіста I_e знаходився на рівні

60 % і вище, відрізнялися також великим об'ємом хліба. Найбільший у досліді об'єм мав хліб ($V = 1720 \text{ см}^3$, $I_e = 63 \%$, вміст протеїну 12,5 %, $P/L = 0,99$), випечений зі 100 г борошна перспективної селекційної лінії пшениці СЛ7322, отриманої від схрещувань за участі синтетиків. Тісто з борошна цієї лінії мало також найвищу в досліді розтяжність (87 мм) – характеристика, яка відіграє критично важливу роль у формуванні великого об'єму хліба. Хліб з борошна багатьох інших селекційних ліній пшениці, отриманих від віддалених схрещувань, також мав великий об'єм (1500–1600 см^3). Одна червонозерна екстра-м'якозерна лінія (40 одиниць твердості), отримана від схрещування з синтетиком, за седиментації всього 55 мл, мала великий об'єм хліба – 1600 см^3 . Практично всі інтрогресивні селекційні лінії з великим об'ємом хліба також отримали високі оцінки пористості м'якуша хліба.

Таким чином, ефективність використання синтетиків у селекції в Україні досліджено і підтверджено для озимої пшениці стосовно південного регіону (Одеса). Проблема залучення синтетиків у селекцію ярої пшениці у регіоні з помірним кліматом, де ця культура вирощується, зокрема, у Лісостепу України, вивчена недостатньо і потребує подальших досліджень.

Літературні посилання

1 Богуславський Р.Л., Рябчун В.К., Голік О.В., Діденко С.Ю., Кір'ян В.М., Вискуб Р.С., Задорожна О.А., Доукіна К.І., Бондаренко В.М., Кузьмишина Н.В., Сергєєва І.Л., Скороходов М.Ю., Шиянова Т.П., Криштопа Н.І., Вечерська Л.А. Генетичне різноманіття малопоширених видів, диких родичів та амфідиплоїдів пшениці Національного генбанку рослин України. Харків, Ін-т рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН. 2018. 45 с.

2 Галстян-Аванесян С.Х. Синтез гексаплоидной полоникумовидной пшеницы озимого образа жизни *Triticum aestivum* L. subsp. *hexapolicum* Avap. *Биологический журнал Армении*. 1986. Вып. 39 (11). С. 952–955

3 Голік О.В., Кабацюра А.А., Голік В.С., Рогуліна Л.В. Оцінка вихідного матеріалу ярої твердої пшениці за показниками якості зерна та роль добору батьківських форм в селекції на підвищений вміст каротиноїдів. *Селекція і насінництво*. Вип. 97. 2009. С. 145–153

4 Рибалка О.І. Чужорідна генетична варіабельність у поліпшенні якості зерна пшениці. *Цитология и генетика*. 2008. № 4. С. 18–26

5 Рибалка О.І., Моргун В.В., Моргун Б.В., Поліщук С.С. Генетичні основи нового напрямку селекції оригінальних за якістю зерна класів пшениці (*Triticum aestivum* L.) і тритикале (х *Triticosecale* Wittmack). *Физиология растений и генетика*. 2019. т. 51. № 3. С. 207–240. <https://doi.org/10.15407/frg2019.03.207>

6 Твердохліб О.В. Трансгресивні форми м'якої пшениці від схрещувань з *T. kiharae* Dorof. et Migusch. та *T. miguschovae* Zhiron. *Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Серія :Біологія*. 2011. № 947, Вип. 13. С. 111–117

7 Чернобай Ю.О., Шиянова Т.П., Кузьмишина Н.В., Доукіна К.І., Богуславський Р.Л., Поздняков В.В. Синтетичні форми — джерела посухостійкості пшениці у фазі сходів. *Генетичні ресурси рослин*. 2025. № 37. С. 27–38

8 Abawi Y., White G. Early harvest for yield, quality and profit. In: Wright, E.J., Banks, H.J., Highley, E. (Eds.). *Proceedings of the 2nd Australian Postharvest Technical Conference*. 2000. P. 190–194

9 Aberkane H., Payne T., Kishi M., Smale M., Amri A., Jamora N. Transferring diversity of goat grass to farmers' fields through the development of synthetic hexaploid wheat. *Food Secur.* 2020. Vol. 12(5). P. 1017–1033. <https://doi.org/10.1007/s1257102001051w>

10 Able J.A., Langridge P. Wild sex in the grasses. *Trends in Plant Science*. 2006. Vol. 11. P. 261–263.

- 11 Arraiano L.S., Worland A.J., Ellerbrook C., Brown J.K.M. Chromosomal location of a gene for resistance to *Septoria tritici* blotch (*Mycosphaerella graminicola*) in the hexaploid wheat 'Synthetic 6x'. *Theoretical & Applied Genetics*. 2001. Vol. 103. P. 758–764
- 12 Assefa S., Fehrman H. Resistance to wheat leaf rust in *Aegilops tauschii* Coss. and inheritance of resistance in hexaploid wheat. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2000. Vol. 47. P. 135–140
- 13 Blanco I.A., Rajaram S., Kronstad W.E., Reynolds M.P. Physiological performance of synthetic hexaploid wheat-derived populations. *Crop Science*. 2000. Vol. 40. P. 1257–1263
- 14 Blum A. Improving wheat grain filling under stress by stem reserve mobilisation (Reprinted from *Wheat: Prospects for global improvement*, 1998). *Euphytica*. 1998. Vol. 100. P. 77–83.
- 15 Breseghello F., Sorrells M. E. QTL analysis of kernel size and shape in two hexaploid wheat mapping populations. *Field Crops Research*. 2007. Vol. 101. P. 172–179
- 16 Butler J.M., et al. Agronomic performance of *Rht* alleles in a spring wheat population across a range of moisture levels. *Crop Sci*. 2005. Vol. 45. P. 939–947
- 17 Cabrera A., Friebe B., Jiang J., Gill B.S. Characterization of *Hordeum chilense* chromosomes by Cbanding and in situ hybridization using highly repeated DNA probes. *Genome*. 1995. Vol. 38(3). P. 435–442. <https://doi.org/10.1139/g95057>
- 18 Cakmak I., Cakmak O., Eker S., Ozdemir A., Watanabe N., Braun H-J. 1999. Expression of high zinc efficiency of *Aegilops tauschii* and *Triticum monococcum* in synthetic hexaploid wheats. *Recent Progress in Plant Nutrition*. 2015. P. 203–209
- 19 Calderini D.F., Reynolds M.P. Changes in grain weight as a consequence of de-graining treatments at pre- and post-anthesis in synthetic hexaploid lines of wheat (*Triticum durum* x *T. tauschii*). *Australian Journal of Plant Physiology*. 2000. Vol. 27. P. 183–191
- 20 Chu C.G., Xu S.S., Friesen T.L., Faris J.D. Whole genome mapping in a wheat doubled haploid population using SSRs and TRAPs and the identification of QTL for agronomic traits. *Molecular Breeding*. 2008. Vol. 22. P. 251–266.
- 21 Coghlan A. Synthetic wheat offers hope to the world. *New Scientist* Print Edition; February 11th, 2006. <https://www.newscientist.com/article/mg18925383-700-synthetic-wheat-offers-hopeto-the-world/>.
- 22 Collins N.C., Tardieu F., Tuberosa R. Quantitative trait loci and crop performance under abiotic stress: Where do we stand ? *Plant Physiology*. 2008. Vol. 147. P. 469–486

- 23 Cox T.S. et al. Resistance to foliar diseases in a collection of *Triticum tauschii* germplasm. *Plant Disease*. 1992. Vol. 76. P. 1061–1064
- 24 Cox T.S., Sears R.G., Bequette R.K., Martin T.J. Germplasm enhancement in winter wheat x *Triticum tauschii* backcross populations. *Crop Science*. 1995. Vol. 35. P. 913–919.
- 25 Cox T.S., et al. Comparing two approaches for introgression of germplasm from *Aegilops tauschii* into common wheat. *The Crop Journal*. 2017. Vol. 5. № 5. P. 355–362. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2017.05.006>
- 26 Doerge R.W. Mapping and analysis of quantitative trait loci in experimental populations. *Nature Reviews Genetics*. 2002. Vol. 3. P. 43–52.
- 27 Dreccer A.F., Borgognone A.G., Ogonnaya F.C., Trethowan R.M., Winter B. CIMMYT-selected derived synthetic bread wheats for rainfed environments: Yield evaluation in Mexico and Australia. *Field Crops Research*. 2007. Vol. 100. P. 218–228
- 28 Dyck J.A., et al. Agronomic performance of hard red spring wheat isolines sensitive and insensitive to photoperiod. *Crop Science*. 2004. Vol. 44. P. 1976–1981
- 29 Dubcovsky J., et al. Mapping of the K⁺/Na⁺ discrimination locus *Kna1* in wheat. *Theoret. Appl. Genetics*. 1996. Vol. 92. P. 448–454. <https://doi.org/10.1007/BF00223692>
- 30 Eastwood R.F., et al. *Triticum tauschii*: a novel source of resistance to cereal cyst nematode (*Heterodera avenae*). *Australian Journal of Agricultural Research*. 1991. Vol. 42. P. 69–77
- 31 Edwards K.J., et al. Multiplex single nucleotide polymorphism (SNP)-based genotyping in allohexaploid wheat using padlock probes. *Plant Biotechnology Journal*. 2009. Vol. 7. P. 375–390
- 32 El-Feki W. Mapping Quantitative trait loci for bread ing quality and agronomic traits in winter wheat under different soil moisture levels. *Agronomy*. 2018. Vol. 8. 133. P. 1–20
- 33 FAOSTAT. The State of Food Security and Nutrition in the World 2025. <https://www.fao.org/faostat/en/#home>
- 34 Farooq S., Niazi M.L.K., Iqbal N., Shah T.M. Salt tolerance potential of wild resources of the tribe Triticeae. 2. Screening of species of the genus *Aegilops*. *Plant and Soil*. 1989. Vol. 119. P. 255–260
- 35 Feldman M. Origin of cultivated wheat. Bonjean A.P., Angus W.J., eds. The world wheat book: A history of wheat breeding. Paris: Lavoisier Tech & Doc. 2001. P. 3–56
- 36 Feuillet C., Langridge P., Waugh R. Cereal breeding takes a walk on the wild side. *Trends Genet*. 2008. Vol. 24. P. 24–32

- 37 Friebe B., Schubert V., Blüthner W.D., Hammer K. Cbanding pattern and polymorphism of *Aegilops caudata* and chromosomal constitutions of the amphiploid *T. aestivum* *Ae. caudata* and six derived chromosome addition lines. *Theor. Appl. Genet.* 1992. Vol. 83(5). P. 589–596. <https://doi.org/10.1007/BF00226902>
- 38 Friebe B., Qi L.L., Nasuda S., Zhang P., Tuleen N.A., Gill B.S. Development of a complete set of Triticum aestivumAegilopsspeltoides chromosome addition lines. *Theor. Appl. Genet.* 2000. Vol. 101(1). P. 5158. <https://doi.org/10.1007/s001220051448>
- 39 Gadimaliyeva G., Akparov Z., Aminov N., Aliyeva A., Ojaghi J., SalayevaS., Serpoush M., Mammadov A., Morgounov A. Assessment of synthetic wheat lines for soil salinity tolerance. *Zemdirbyste-Agriculture.* 2020. Vol. 107(1). P. 55–62. <https://doi.org/10.13080/z-a.2020.107.008>
- 40 Gill B.S., Kimber G. The Giemsa Cbanded karyotype of rye. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1974. Vol. 71(4). P. 1247–1249. <https://doi.org/10.1073/pnas.71.4.1247>
- 41 Gill B.S., Sharma, H.C., Raupp W.J., Browder L.E., Hatchett J.H., Harvey T.L., Moseman J.G., Waines J.G. Evaluation of Aegilops species for resistance to wheat powdery mildew, wheat leaf rust, Hessian fly, and greenbug. *Plant Disease.* 1985. Vol. 69. P. 314–316.
- 42 Gill B.S., Raupp W.J., Sharma H.C., Browder L.E., Hatchett J.H., Harvey T.L., Moseman J.G., Waines J.G. Resistance in *Aegilops squarrosa* to wheat leaf rust, wheat powdery mildew, greenbug, and Hessian fly. *Plant Dis.* 1986. Vol. 70. P. 553–556. <https://doi.org/10.1094/PD 70553>
- 43 Hai L., et al. Genomic regions for yield and yield parameters in Chinese winter wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes tested under varying environments correspond to QTL in widely different wheat materials. *Plant Science.* 2008. Vol. 175. P. 226–232.
- 44 Hajjar R., Hodgkin T. The use of wild relatives in crop improvement: A survey of developments over the last 20 years. *Euphytica.* 2007. <https://doi.org/ol.156>. P. 1–13
- 45 Hao M., et al. The genetic study utility of a hexaploid wheat DH population with nonrecombinant A- and B-genomes. *Springer Plus.* 2013. Vol. 2. P. 131
- 46 Hollenhorst M.M., Joppa L.R. Chromosomal location of genes for resistance to greenbug in 'Largo' and 'Amigo' wheats. *Crop Science.* 1983. Vol. 23. P. 91–93
- 47 Hughes L. Climate change and Australia: Trends, projections and impacts. *Austral Ecology.* 2003. Vol. 28. P. 423–443
- 48 Huang X.Q., Coster H., Ganai M.W., Roder M.S. Advanced backcross QTL analysis for the identification of quantitative trait loci alleles from wild relatives of

wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*. 2003. Vol. 106. P. 1379–1389

49 Huang X.O., Kempf H., Ganai M. W., Roder M.S. Advanced backcross QTL analysis in progenies derived from a cross between a German elite winter wheat variety and a synthetic wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*. 2004. Vol. 109. P. 933–943

50 Imtiaz M, Ogonnaya F, Oman J, van Ginkel M. Characterization of quantitative trait loci controlling genetic variation for preharvest sprouting in synthetic backcross-derived wheat lines. *Genetics*. 2008. Vol. 178(3)/ P. 1725–1736. <https://doi.org/10.1534/genetics.107.084939>

51 Islam A.K.M.R., Shepherd K.W. Incorporation of barley chromosomes into wheat. In: Bajaj Y.P.S. (Ed.) *Wheat. Biotechnology in Agriculture and Forestry*. Berlin: Springer, 1990;128151. https://doi.org/10.1007/9783662109335_8

52 Jun Li, Hong-Shen Wan, Wu-Yun Yang. Synthetic hexaploid wheat enhances variation and adaptive evolution of bread wheat in breeding processes. *Journal of Systematics and Evolution*. 214. Vol. 52 (6). P. 735–742

53 Kato T., et al. Complete structure of the chloroplast genome of a legume, *Lotus japonicas*. *DNA Research*. 2000. Vol. 7. P. 323–330

54 Kearsey M.J., Pooni H.S. *The genetical analysis of quantitative traits*. Chapman & Hall, New York, 1996. 381 p.

55 Kihara H. Discovery of the DD analyser, one of the ancestors of *Triticum vulgare*. *Agricultural Horticulture*. 1944. Vol. 19. P. 889–890.

56 Kihara H. Origin of cultivated plants with special reference to wheat. *Seiken Ziho*. 1975. Vol. 25/26. P. 124

57 Kirigwi F.M., et al. Markers associated with a QTL for grain yield in wheat under drought. *Molecular Breeding*. 2007. Vol. 20. P. 401–413

58 Kishii M. An update of recent use of *Aegilops* species in wheat breeding. *Front. Plant Sci*. 2019. Vol. 10. P. 585. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00585>

59 Kong L., et al. Location of a powdery mildew resistance gene in Am6, an amphidiploids between *Triticum durum* and *Aegilops tauschii*, and its utilization. *Acta Phytologica Sinica*. 1999. Vol. 26. P. 116–120

60 Korzun V., et al. Genetic analysis of the dwarfing gene (*Rht8*) in wheat. Part I. Molecular mapping of *Rht8* on the short arm of chromosome 2D of bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*. 1998. Vol. 96. P. 1104–1109

61 Kumar A., Kapoor P., Chunduri V., Sharma S., Garg M. Potential of *Aegilops* sp. for improvement of grain processing and nutritional quality in wheat (*Triticum aestivum*). *Front. Plant Sci*. 2019. Vol. 10. P. 308. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00308>

- 62 Kunert A., et al. AB-QTL analysis in winter wheat: I. Synthetic hexaploid wheat (*Tturgidum* ssp. *Dicoccoides* x *T. tauschii*) as a source of favourable alleles for milling and baking quality traits. *Theoretical and Applied Genetics*. 2007. Vol. 115. P. 683–695
- 63 Kuchel H., et al. Genetic dissection of grain yield in bread wheat. I. QTL analysis. *Theoretical and Applied Genetics*. 2007. Vol. 115. P. 1029–1041
- 64 Lagudah E.S., MacRitchie F., Halloran G.M., The influence of highmolecular-weight subunits of glutenin from *Triticum tauschii* on flour quality of synthetic hexaploid wheat. *Journal of Cereal Science*. 1987. Vol. 5. P. 129–138.
- 65 Li J, Wan H-S, Yang W-Y. Synthetic hexaploid wheat: yesterday, today and tomorrow engineering. 2018. Vol. 4. P. 552–558. <https://doi.org/10.1016/j.eng.2018.07.001>
- 66 Linc G., Sepsi A., Molnar Lang M. A FISH karyotype to study chromo some polymorphisms for the *Elytrigiae longata E* genome. *Cytogenet. Genome Res.* 2012. Vol. 136(2). P. 138–144. <https://doi.org/10.1159/000334835>
- 67 Logojan A.A., Molnár Láng M. Production of *Triticum aestivum Aegilops biuncialis* chromosome additions. *Cereal Res. Commun.* 2000. Vol. 28(3). P. 221–222. <https://doi.org/10.1007/BF03543597>
- 68 Loughman R., et al. *Septoria nodorum blotch* resistance in *Aegilops tauschii* and its expression in synthetic amphiploids. *Australian Journal of Agricultural Research*. 2001. Vol. 52. P. 1393–1402
- 69 Luo J.T., et al. Microsatellite mutation rate during allohexaploidization of newly resynthesized wheat. *International Journal of Molecular Sciences*. 2012. Vol. 13. P. 12533–12543
- 70 Ma H., Singh R. P., Mujeeb Kazi A. Resistance to stripe rust in *Triticum turgidum*, *T. tauschii* and their synthetic hexaploids. *Euphytica*. 1995. Vol. 82. P. 117–124
- 71 Maes B., et al. The influence of glume pubescence on spikelet temperature of wheat under freezing conditions. *Australian Journal of Plant Physiology*. 2001. Vol. 28. P. 141148
- 72 Marais G.F., Potgieter G.F., Roux H.S. An assessment of the variation for stem rust resistance in the progeny of a cross involving the *Triticum* species *aestivum*, *turgidum* and *tauschii*. *South African Journal of Plant and Soil*. 1994. Vol. 11. P. 15–19
- 73 Marza F., Bai G. H., Carver B. F., Zhou W. C. Quantitative trait loci for yield and related traits in the wheat population Ning7840 x Clark. *Theoretical and Applied Genetics*. 2006. Vol. 112. P. 688–698

- 74 McCartney C.A., et al. Mapping quantitative trait loci controlling agronomic traits in the spring wheat cross RL4452 x 'AC Domain'. *Genome*. 2005. Vol. 48. P. 870–883
- 75 McFadden E.S., Sears E.R. The artificial synthesis of *Triticum spelta*. *Rec. Genet. Soc. Am.* 1944. Vol. 13. P. 26–27.
- 76 McFadden E.S., Sears E.R. The origin of *Triticum spelta* and its free threshing hexaploid relatives. *Journal of Heredity*. 1946. Vol. 37. P. 81–89.
- 77 Molnár-Láng M., Linc G., Logojan A., Sutka J. Production and meiotic pairing behaviour of new hybrids of winter wheat (*Triticum aestivum*) × winter barley (*Hordeum vulgare*). *Genome*. 2000. Vol. 43(6). P. 1045–1054. <https://doi.org/10.1139/gen4361045>
- 78 Molnár-Láng M., Ceoloni C., Doležel J. (Eds) Alien introgression in wheat. cytogenetics, molecular biology, and genomics. Switzer land: Springer, 2015. <https://doi.org/10.1007/9783319234946>
- 79 Molnár-Láng M., Molnár I., Szakács É., Linc G., Bedő Z. Production and molecular cytogenetic identification of wheatalien hybrids and introgression lines. In: Tuberosa R., Graner A., Frison E. (Eds) Ge nomics of Plant Genetic Resources. Vol. 1. Managing, Sequencing and Mining Genetic Resources. New York: Springer, 2014. P. 255–284
- 80 Mujeeb-Kazi A., Rosas V., Roldan S. Conservation of the genetic variation of *Triticum tauschii* (Coss.) Schmalh. (*Aegilops squarrosa* auct. non L.) in synthetic hexaploid wheats (*T. turgidum* L.S. lat._*T. tauschii*; 2n=42, AABBDD) and its potential utilization for wheat improvement. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 1996. Vol. 43. P. 129–134
- 81 Mujeeb-Kazi A., Delgado R., Juárez L., Cano S. Scab resistance (Type II: spread) in synthetic hexaploid germplasm. *Annual Wheat Newsletter*. 2001. Vol. 47. P. 118–120
- 82 Mujeeb-Kazi A., Gul A., Farooq M., Rizwan S., Ahmad I. Rebirth of synthetic hexaploids with global implications for wheat improvement. *Aust J Agric Res*. 2008. Vol. 59. P. 391–398
- 83 Narasimhamoorthy B., et al. Advanced backcross QTL analysis of a hard winter wheat x synthetic wheat population. *Theoretical and Applied Genetics*. 2006. Vol. 112. P. 787–796
- 84 Nelson J.C., et al. Quantitative trait locus analysis of wheat quality traits. *Euphytica*. 2006. Vol. 149(1). P. 145–159. <https://doi.org/10.1007/s10681-005-9062-7>
- 85 Nevo E., Chen G.X. Drought and salt tolerances in wild relatives for wheat and barley improvement. *Plant Cell and Environment*. 2010. Vol. 33. P. 670–685.

- 86 Ogonnaya F.C., et al. Genetic and QTL analyses of seed dormancy and preharvest sprouting resistance in the wheat germplasm CN10955. *Theor Appl Genet.* 2008. Vol. 116. P. 891–902. <https://doi.org/10.1007/s00122-008-0712-8>
- 87 Ogonnaya F.C., Abdalla O., Mujeeb Kazi A., Kazi A.G., Steven S., Xu, Gosman N., Lagudah E.S., Bonnett D., Sorrells M.E., Tsujimoto H. Synthetic hexaploids: harnessing species of the primary gene pool for wheat improvement. *Plant Breeding Reviews.* 2013. P. 35–122
- 88 Olivares-Villegas J.J., Reynolds M.P., McDonald G.K. Drought adaptive attributes in the Seri/Babax hexaploid wheat population. *Functional Plant Biology.* 2007. Vol. 34. P. 189–203
- 89 Olivera P.D., Rouse M.N., Jin Y. Identification of new sources of resistance to wheat stem rust in *Aegilops* spp. in the tertiary gene pool of wheat. *Front. Plant Sci.* 2018. Vol. 9. P. 1719. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01719>
- 90 Peng J.H., Sun D., Nevo E. Domestication evolution, genetics and genomics in wheat. *Mol. Breed.* 2011. Vol. 28(3). P. 281. <https://doi.org/10.1007/s1103201196084>
- 91 Pinto R.S., et al. Heat and drought adaptive QTL in a wheat population designed to minimize confounding agronomic effects. *Theoretical and Applied Genetics.* 2010. Vol. 121. P. 1001–1021
- 92 Prohens J., Gramazio P., Plazas M., Dempewolf H., Kilian B., Díez M.J., Fita A., Herraiz F.J., Rodríguez Burruezo A., Soler S., Knapp S., Vilanova S. Introgressomics: a new approach for using crop wild relatives in breeding for adaptation to climate change. *Euphytica.* 2017. Vol. 213(7). P. 158. <https://doi.org/10.1007/s1068101719389>
- 93 Pena R.J., Zarco Hernandez J., Mujeeb Kazi A. Glutenin subunit compositions and bread-making quality characteristics of synthetic hexaploid wheats derived from *Triticum turgidum* x *Triticum tauschii* (Coss.) Schmal crosses. *Journal of Cereal Science.* 1983. Vol. 21. P. 15–23
- 94 Pukhalskiy V. A., Martynov S. P., Dobrotvorskaya T. V. Analysis of geographical and breeding-related distribution of hybrid necrosis genes in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica.* 2000. Vol. 114. P. 233–240.
- 95 Quarrie S.A., et al. A high density genetic map of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) from the cross Chinese Spring 3SQ1 and its use to compare QTLs for grain yield across a range of environments. *Theoretical and Applied Genetics.* 2005. Vol. 110. P. 865–880
- 96 Rasheed A., et al. Wheat genetic resources in the post-genomics era: promise and challenges. *Ann Bot.* 2018. Vol. 121(4). P. 603–616. <https://doi.org/10.1093/aob/mcx>

- 97 Rengasamy P. Transient salinity and subsoil constraints to dryland farming in Australian sodic soils: an overview. *Australian Journal of Experimental Agriculture*. 2002. Vol. 42. P. 351–361
- 98 Reynolds M.P., et al. Raising yield potential in wheat. *Journal of Experimental Botany*. 2009. Vol. 60. P.1899–1918
- 99 Reynolds M., Manes Y., Izanloo A., Langridge P. Phenotyping approaches for physiological breeding and gene discovery in wheat. *Annals of Applied Biology*. 2009. Vol. 155. P. 309–320
- 100 Reynolds M.P., Borlaug N.E. Applying innovations and new technologies for international collaborative wheat improvement. *Journal of Agricultural Science*. 2006. Vol. 144. P. 95–110.
- 101 Reynolds M., Dreccer F., Trethowan R. Drought-adaptive traits derived from wheat wild relatives and landraces. *Journal of Experimental Botany*. 2007. Vol. 58. P. 177–186
- 102 Ribaut J.M., Poland D. Evaluating a conceptual model for drought tolerance. In: Molecular approaches for the genetic improvement of cereals for stable production in water limited environments. Mexico, DF (Mexico): CIMMYT, 2000. A Strategic Planning Workshop, A Strategic Planning Workshop, El Batan, Mexico (Mexico), 21–25 Jun 1999. ISBN 970-648-052-8. 172 p. P. 49–53.
- 103 Rosyara U., et al. Genetic contribution of synthetic hexaploid wheat to CIMMYT's spring bread wheat breeding germplasm. *Scientific Reports*. 2019. Vol. 9. P. 12355. <https://www.researchgate.net/publication/335401425>
- 104 Sadras V., Roget D., O'Leary G. On-farm assessment of environment and management constraints to wheat yield and efficiency in the use of rainfall in the Mallee. *Australian Journal of Agricultural Research*. 2002. Vol. 53. P. 587–598
- 105 Sammer F., Muhammad A., Sunbal K.Ch., Ahmad A., Muhammad S.A., Rehana K. Utilization of synthetics for drought tolerance in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *International Journal of Biosciences*. 2014. Vol. 5(1). P. 104–112. <http://dx.doi.org/10.12692/ijb/5.1.104-112>
- 106 Schachtman D.P., Lagudah E.S., Munns R. The expression of salt tolerance from *Triticum tauschii* in hexaploid wheat. *Theoretical and Applied Genetics*. 1992. Vol. 84. P. 714–719
- 107 Schulz-Schaeffer J., Friebe B. Karyological characterization of a partial amphiploid, *Triticum turgidum* L. var. *durum* × *Agropyron intermedium* (Host) P.B. *Euphytica*. 1992. Vol. 62(2). P. 83–88. <https://doi.org/10.1007/BF00037932>
- 108 Sears E.R. Amphidiploids in the seven-chromosome Triticinae. *Mo. Agr. Exp. Stat. Res. Bull.* 1941. № 336. P. 1–46
- 109 Sharma M., Punya, Gupta B.B. Role of wild relatives for development of climateresilient varieties. In: Salgotra R.K., Zargar S.M. (Eds) Rediscovery of

Genetic and Genomic Resources for Future Food Security. Singapore: Springer, 2020;303314. https://doi.org/10.1007/978-9811501562_11

110 Sharma S., Schulthess A.W., Bassi F.M., Badaeva E.D., Neumann K., Graner A., Özkan H., Werner P., Knüpffer P., Kilian B. Introducing beneficial alleles from plant genetic resources into the wheat germ plasm. *Biology*. 2021. Vol. 10(10). P. 982. <https://doi.org/10.3390/biology10100982>

111 Snape J.W., Law C.N., Worland A.J. Chromosome variation for loci controlling ear emergence time on chromosome 5A of wheat. *Heredity*. 1976. Vol. 37. P. 335–340

112 Snape J.W., et al. Dissecting gene x environmental effects on wheat yields via QTL and physiological analysis. *Euphytica*. 2007. Vol. 154. P. 401–408

113 Soltis D.E., Soltis P.S., Tate J.A. Advances in the study of polyploidy since plant speciation. *New Phytologist*. 2004. Vol. 161. P. 173–191

114 Sourdille P., et al. An update of the Courtot x Chinese Spring intervarietal molecular marker linkage map for the QTL detection of agronomic traits in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*. 2003. Vol. 106. P. 530–538

115 Sun X.Y., et al. QTL analysis of kernel shape and weight using recombinant inbred lines in wheat. *Euphytica*. 2009. Vol. 165. P. 615–624.

116 Tanksley S.D., Nelson J.C. Advanced backcross QTL analysis: A method for the simultaneous discovery and transfer of valuable QTLs from unadapted germplasm into elite breeding lines. *Theoretical and Applied Genetics*. 1996. Vol. 92. P. 191–203.

117 Tanksley S.D., McCouch S.R. Seed banks and molecular maps: Unlocking genetic potential from the wild. *Science*. 1997. Vol. 277. P. 1063–1066

118 Thompson J.P., et al. Progress in breeding wheat for tolerance and resistance to root-lesion nematode (*Pratylenchus thornei*). *Australasian Plant Pathology*. 1999. Vol. 28. P. 45–52

119 Thompson John P, Zwart Rebecca S., Butler David. Estimating number of resistance genes to root-legion nematodes from synthetic hexaploids wheat lines. Wheat Breeding Assembly (24–26 Aug 2011). Perth, Australia, 2011. P. 65–72

120 Thuillet A-C., et al. Direct estimation of mutation rate for 10 microsatellite loci in durum wheat, *Triticum turgidum* (L.) Thell. ssp *durum* Desf. *Molecular Biology and Evolution*. 2002. Vol. 19(1). P. 122–125

121 Trethowan R.M., Reynolds M., Sayre K., Ortiz-Monasterio I. Adapting wheat cultivars to resource conserving farming practices and human nutritional needs. *Annals of Applied Biology*. 2005. Vol. 146. P. 405–413

122 Tsunewaki K. Plasmon analysis as the counterpart of genome analysis. In: Jauhar P.P. (Ed.) *Methods of Genome Analysis in Plant: Their Merits and Piffals*. Boca Ration: CRC Press, 1996. P. 271–299

- 123 Upadhyaya H.D., et al. Genetic structure, diversity, and allelic richness in composite collection and reference set in chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Bmc Plant Biology*. 2008. Vol. 8. P. 38–45
- 124 Van Ginkel M, Ogbonnaya F. Novel genetic diversity from synthetic wheats in breeding cultivars for changing production conditions. *Field Crops Research*. 2007. Vol. 104. P. 86–94.
- 125 Villareal R.L., et al. Resistance to karnal bunt (*Tilletia indica* Mitra) in synthetic hexaploid wheats derived from *Triticum turgidum* x *T. tauschii*. *Plant Breeding*. 1994. Vol. 112. P. 63–69
- 126 Villareal R.L., et al. Agronomic variability in selected *Triticum turgidum* x *T. tauschii* isynthetic hexaploid wheats. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 1994. Vol. 173. P. 307–317
- 127 Villareal R.L., Sayre K., Banuelos O., Mujeeb-Kazi A. Registration of four synthetic hexaploid wheat (*Triticum turgidum* / *Aegilops tauschii*) germplasm lines tolerant to waterlogging. *Crop Science*. 2001. Vol. 41. P. 274
- 128 Villareal R.L., Mujeeb Kazi A., Rajaram S., Del Toro E. Morphological variability in some synthetic hexaploid wheats derived from *Triticum turgidum* x *T. tauschii*. *Journal of Genetics and Breeding*. 1994. Vol. 48. P. 7–15
- 129 Wang R.X., et al. QTL mapping for grain filling rate and yield-related traits in RILs of the Chinese winter wheat population Heshangmai X Yu8679. *Theoretical and Applied Genetics*. 2009. Vol. 118. P. 313–325.
- 130 William M., Pena R. J., Mujeeb Kazi A. Seed protein and isozyme variations in *Triticum tauschii* (*Aegilops squarrosa*). *Theoretical and Applied Genetics*. 1993. Vol. 87. P. 257–263
- 131 Worland A.J., Gale M.D., Law C.N. Wheat Genetics. In: Lupton, F.G.H. (Ed.), *Wheat Breeding; Its Scientific Basis*. Chapman and Hall. London / New York. 1987. P. 127–171.
- 132 Xie W.L., Nevo E. Wild emmer: genetic resources, gene mapping and potential for wheat improvement. *Euphytica*. 2008. Vol. 164. P. 603–614.
- 133 Xu S.J., Dong Y.S. Cytogenetic study on the formation of amphiploids in the F1 hybrids of *Triticum carthlicum* Nevski var. *darginicum* and *Aegilops tauschii* Cosson. *Acta Agronomica Sinica*. 1989. Vol. 15. P. 251–259.
- 134 Yang W.Y., et al. Synthetic hexaploid wheat and its utilization for wheat genetic improvement in China. *Journal of Genetics and Genomics*. 2009. Vol. 36. P. 539–546
- 135 Yamaguchi T., Blumwald E. Developing salt-tolerant crop plants: challenges and opportunities. *Trends in Plant Science*. 2005. Vol. 10. P. 1360–1385

136 Yoshihiro M. Evolution of polyploid Triticum wheats under cultivation: The role of domestication, natural hybridization and allopolyploid speciation in their diversification. *Plant and Cell Physiology*. 2011. Vol. 52. P. 750–764

137 Zhang L.Q., et al. Frequent occurrence of unreduced gametes in *Triticum turgidum*–*Aegilops tauschii* hybrids. *Euphytica*. 2010. Vol. 172. P. 285–294

138 Zhang P., Dundas I.S., McIntosh R.A., Xu S.S., Park R.F., Gill B.S., Friebe B. Wheat–*Aegilops* introgressions. In: Molnár Láng M., Ceoloni C., Doležel J. (Eds) *Alien Introgression in Wheat. Cytogenetics, Molecular Biology, and Genomics*. Switzerland: Springer, 2015. P. 221–244. <https://doi.org/10.1007/9783319234946>