

ВЛИЯНИЕ ЭКЗОГЕННОГО ВНЕСЕНИЯ ФИТОГОРМОНОВ НА ПРОЯВЛЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОГО МАТЕРИАЛА DASYPYRUM VILLOSUM И THINOPYRUM ELONGATUM В ГЕНОМНОМ ОКРУЖЕНИИ ПШЕНИЦЫ¹

THE INFLUENCE OF EXOGENOUS APPLICATION OF PHYTOHORMONES ON THE MANIFESTATION OF THE GENETIC MATERIAL OF DASYPYRUM VILLOSUM AND THINOPYRUM ELONGATUM IN THE GENOMIC ENVIRONMENT OF WHEAT

**L. Nazarova
E. Nikitina
Ya. Min'kova
O. Razumova
P. Kharchenko**

Summary. Bread wheat (*Triticum aestivum* L.) is an important crop worldwide characterized by a naturally occurring allohexaploid genome consisting of three subgenomes. Despite the great diversity of bread wheat, its gene pool is relatively limited due to historical bottlenecks in artificial selection. This leads to decreased resistance to environmental stressors and decreased productivity. Overcoming this problem involves incorporating resistance genes from wild relatives through distant hybridization. Donor species such as *Dasypyrum villosum* and *Thinopyrum elongatum* are particularly popular for transferring desired genes to bread wheat. These species have important genes for disease resistance, grain quality and drought tolerance. The aim of this study was to investigate the effect of exogenously applied phytohormones, such as gibberellic acid and 24-epibrassinolide, on the expression of genetic material of *Dasypyrum villosum* and *Thinopyrum elongatum* in the wheat genome.

Keywords: common wheat, phytohormones, wild relatives of wheat, *Dasypyrum villosum*, *Thinopyrum elongatum*, chromosome addition lines.

Назарова Любовь Андреевна

Младший научный сотрудник лаборатории прикладной геномики и частной селекции сельскохозяйственных растений, Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии (г. Москва)
lrukhnova@yandex.ru

Никитина Екатерина Александровна

Младший научный сотрудник лаборатории прикладной геномики и частной селекции сельскохозяйственных растений, Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии (г. Москва)
shhket@gmail.com;

Минькова Яна Вадимовна

Младший научный сотрудник, Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии (г. Москва)

Разумова Ольга Владимировна

Кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории прикладной геномики и частной селекции сельскохозяйственных растений, Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии (г. Москва)
razumovao@gmail.com

Харченко Петр Николаевич

Доктор биологических наук, профессор, Академик РАН, научный руководитель, Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии, Российская Федерация, г. Москва
iab@iab.ru

Аннотация. Мягкая пшеница (*Triticum aestivum* L.) представляет собой значимую культуру во всем мире, характеризующуюся природным аллогексаплоидным геномом, состоящим из трех субгеномов. Несмотря на большое разнообразие мягкой пшеницы, ее генофонд относительно ограничен из-за узких мест, которые возникали в ходе искусственного отбора. Это приводит к снижению устойчивости к стрессовым факторам окружающей среды и снижению производительности. Преодоление этой проблемы предполагает включение генов устойчивости от диких родственников посредством отдаленной гибридизации. Виды-доноры, такие как *Dasypyrum villosum* (L.) Borbás и *Thinopyrum elongatum* (Host) D.R. Dewey, особенно популярны для передачи желаемых генов мягкой пшенице. Эти виды обладают важными генами, обеспечивающими устойчивость к болезням, качество зерна и устойчивость к засухе. Целью данного исследования было изучить влияние экзогенно применяемых фитогормонов, таких как гиббереллиновая кислота и 24-эпибрасинолид, на экспрессию генетического материала *Dasypyrum villosum* и *Thinopyrum elongatum* в геноме пшеницы.

¹ Работа выполнена при финансовой поддержке ГЗ № FGUM-2022-0004.

Введение

Мягкая пшеница (*Triticum aestivum* L.) — одна из важнейших мировых сельскохозяйственных культур. Это природный аллогексаплоид, геном которого состоит из трех субгеномов, обозначаемых буквами А, В и D ($2n = 6x = 42$; геном AABBDD) [1]. Несмотря на видимое обилие сортов, генофонд пшеницы сравнительно беден, что традиционно связывают с прохождением в процессе искусственного отбора через так называемое «бутылочное горлышко» [2]. Это приводит к тому, что, столкнувшись с новыми неблагоприятными факторами окружающей среды, старые сорта теряют устойчивость, и, как следствие, понижают урожайность. Одним из способов преодоления данной проблемы служит передача новых генов устойчивости от дикорастущих сородичей пшеницы с использованием отдаленной гибридизации [3–6]. В настоящее время это широко распространенная практика, подобным образом уже передан ряд генов хозяйственно-ценных признаков [7–11]. Подобный перенос генов в культурные сорта часто выполняется с использованием дополненных или транслоцированных линий образцов пшеницы, содержащих в своем кариотипе целые хромосомы или их часть от дикорастущих сородичей [12–14].

Одними из популярных видов, выступающих донорами хозяйственно-ценных генов для мягкой пшеницы, являются дазипирум мохнатый *Dasypyrum villosum* (L.) Borbás и пырей удлиненный *Thinopyrum elongatum* (Host) D.R.Dewey. Род *Dasypyrum* состоит всего из двух видов: однолетнего диплоидного *Dasypyrum villosum* ($2n=2x=14$) и многолетних диплоидных и тетраплоидных *D. breviaristatum* ($2n=2x=14$ и $2n=4x=28$ соответственно) [15]. Геномы *D. villosum* и *D. breviaristatum* были обозначены как V и Vb соответственно [16]. Виды *Dasypyrum* несут агрономически важные гены устойчивости к множествам болезней, а также гены качества зерна и засухоустойчивости [17]. В отличие от диплоидного дазипирума, еще один часто используемый для улучшения пшеницы дикорастущий злак, пырей удлиненный (*Thinopyrum elongatum* синонимы — *Agropyron elongatum*, *Lophopyrum elongatum*), включает в себя комплекс полиплоидных рядов на основе E-генома: диплоидный ($2n = 2x = 14$, EE), тетраплоидный ($2n = 4x = 28$, EEEE) и декаплоидный ($2n = 10x = 70$, EEEEEStStStStSt). Тетраплоид *Th. elongatum* содержит гены, которые защищают от многих патогенов и неблагоприятных условий, включая полосатую ржавчину, мучнистую росу, головню, холод, засуху и высокую засоленность [18, 19]. На сегодняшний день большинство интрогрессий от *Th. elongatum* в пшеницу были по-

Ключевые слова: мягкая пшеница, фитогормоны, дикорастущие родственники пшеницы, *Dasypyrum villosum*, *Thinopyrum elongatum*, дополненные линии.

лучены с использованием диплоидных и декаплоидных растений [20–22]. Было также предпринято несколько попыток переноса наследственного материала тетраплоидного *Th. elongatum* в пшеницу [23–25].

Произошедшая в селекции в середине прошлого века «зеленая революция» во многом была обусловлена генами короткостебельности, механизм работы которых стал понятен сравнительно недавно [26]. Ключевое влияние на формирование признаков урожайности оказывают белки короткостебельности, гены которых являются гормонозависимыми и могут изменить свое проявление при воздействии фитогормонов. Одни из ключевых генов короткостебельности — серия генов *Rht*. Данные гены кодируют белки DELLA, играющие роль негативных регуляторов сигнальных путей гиббереллинов — одной из основных групп растительных гормонов. Мутации гена *Rht-1* пшеницы, приводящие к короткостебельному фенотипу, как правило связаны с повреждением формирования домена белка DELLA, в следствие чего белок в клетке остается стабильным и снижает рост растения, вызванный влиянием гиббереллинов [27].

Кроме гибберелина, на рост растения могут влиять другие фитогормоны, в частности brassinosterоиды, одним из которых является 24-эпибрасинолид. Данные гормоны оказывают значимое влияние на устойчивость растения к абиотическим и биотическим стрессам [28–30]. Особую роль данные гормоны, судя по имеющимся данным, играют в обеспечении устойчивости к засухе [31]. Экзогенное применение этих соединений улучшило питательную ценность семян наряду с ростом и производством зерновых культур [32, 33].

Целью нашей работы было изучить влияние экзогенного внесения фитогормонов (гиббереллиновая кислота и 24-эпибрасинолид) на проявление генетического материала *D. villosum* и *Th. elongatum* в геномном окружении пшеницы на высоту растений.

Материалы и методы исследования

Растительный материал

Для исследования брались моносомно- и дисомно дополненные линии мягкой пшеницы с генетическим материалом *D. villosum* полученный от профессора Adam J. Lukaszewski из University of California (штат Калифорния, США) и *T. elongatum*, полученный от доктора W. Jon Raupp из Wheat Genetics Resource Center (Wheat Innovation Center, штат Канзас, США). Подробная характеристика полученных образцов описана в Таблице 1.

Таблица 1.

Характеристика исследуемых образцов по качеству хромосомных перестроек и источнику хромосом

Шифр	Перестройка	Хромосома	Автор	Название
Источник хромосомы: <i>Dasyphyrum villosum</i>				
W1	дополнение	1V#3	AJL	7677
W3	дополнение	3V#3	AJL	7679
W4	дополнение	4V#3	AJL	7680
W5	дополнение	5V#3	AJL	7681
Источник хромосомы: <i>Thinopyrum elongatum</i>				
3664	Дисомное дополнение	1E	W. Jon Raupp	CSPTHEL DA 1E
3665	Дисомное дополнение	2E	Нет информации	CSPTHEL DA 2E
3666	Дисомное дополнение	3E	Нет информации	CSPTHEL DA 3E
3667	Дисомное дополнение	4E	Нет информации	CSPTHEL DA 1E
3668	Дисомное дополнение	6E	Нет информации	CSPTHEL DA 2E
3704	Дисомное дополнение	5E	Нет информации	CSPTHEL DA 3E
3706	Дисомное дополнение	7E	Нет информации	CSPTHEL DA 7E

Условия выращивания растений

Образцы линий W1-W5 выращивались из семян в вегетационных сосудах 9x9x9.5 (объем 0.35л) по одному растению в сосуде, образцы линий 3664-3706 в вегетационных сосудах 14x14x14 (объем 2л) по 4 растения в сосуде. В качестве субстрата использовался грунт торф верховой нейтрализованный Агробалт, рН 5,6–6,6. Выращивали в световых комнатах при постоянной температуре воздуха 22 С°, относительной влажностью 65 % и с длиной светового дня 16 часов и 8 часов ночь (шестнадцать часовой фотопериод). Навеска грунта в сосудах меньшего объема (0,35 л) была 100 г, большего (2 л) — 400 г. Первичный полив производили для достижения полной влагоемкости грунта: 100 мл на малые сосуды, 400 мл на большие. Далее полив по необходимости. Подкормки удобрениями проводили три раза, монофосфатом калия внекорневая подкормка — 10 г на 1 л. однократно, внекорневая подкормка микроэлементами — 5 мл на 1 л двукратно.

В качестве контроля выращивали материнский сорт яровой мягкой пшеницы Chinese Spring (CS) без дополнений. Chinese Spring высевали как в сосуды маленького объема (0,35 л), так и большого (2 л), по одному и 4 растения соответственно, в двукратной повторности. Об-

работки и условия выращивания аналогично опытным образцам.

Обработка растений регуляторами роста

Обработку растений регуляторами роста проводили через 24 дня после всходов, когда растения были на стадии кущения. Одну группу растений обрабатывали раствором 24-эпибрассинолида (0,005 мг/л), вторую группу растений обрабатывали раствором гиббереллиновой кислоты (100 мг/л). В качестве контроля использовали группу растений, обработанных дистиллированной водой. Растворы регуляторов роста, а также дистиллированную воду наносили однократно на поверхность листьев путём опрыскивания из расхода рабочей жидкости 1 л/м². Обработку проводили при выключенном искусственном освещении в 6 вечера (при шестнадцати часовом фотопериоде).

Статистическая обработка

Статистическая обработка проводилась в программе Rstudio 2021.09.1 Build 372 R 4.1.2. Данные структурного анализа фильтровались от статистических выбросов по всем анализируемым показателям и группировались по линиям. Для каждого признака проводился двухфакторный дисперсионный анализ, включающий в себя показатели мягкой пшеницы Chinese Spring и исследуемой линии без обработки и с обработками 24-брассинолидом и гиббереллиновой кислотой для выявления значимых различий и понимания природы этих различий: вносит ли большой вклад в различия присутствие чужеродного хроматина или же различия обусловлены обработками фитогормонами. Во избежание искажений контрольные растения Chinese spring была разделены на две группы в зависимости от объемов вегетационных сосудов, в которых они выращивались. Таким образом, растения линий с дополнительными хромосомами D.Villosum, которые выращивались в сосудах малого объема, сравнивались с растениями пшеницы, которые выращивались в таких же сосудах.

Результаты

Первым признаком, который исследовали в данной работе, стала высота растений. Независимо оценивалось влияние как обработок гормонами, так и вклада чужеродного генетического материала в формирование данного признака. На контрольном сорте обработка гиббереллиновой кислотой снижала высоту растений сильнее, чем 2,4-эпибрассинолид, который тоже снижал высоту по сравнению с контрольным вариантом без обработок фитогормонами. Однако данные различия не имели статистической достоверности.

В случае с экспериментальными линиями с чужеродным генетическим материалом ситуация отличалась. Са-

мой высокорослой оказалась линия W3, несущая в своем геноме хромосому V3 от *D. villosum*. Растения данной линии значимо отличались от контрольного сорта, однако обработка 2,4-эпибрассинолидом и ГК значительно снижала высоту растений, и приближала высоту растений к контролю. Линии W1, W4, W5, с генетическим материалом от *D. villosum* (первая, четвертая и пятая хромосомы соответственно) не имели статистически значимых различий по высоте от контрольного сорта, как в контрольном варианте без обработки, так и при обработке гормональными препаратами.

Все линии с генетическим материалом *Th. elongatum* были ниже исходного сорта Chinese spring (3664, 3665, 3666, 3668, 3706) или статистически не отличались от него по высоте (3667, 3704). При этом обработка гормонами влияла на них по-разному в зависимости от генетического материала, который несет данная линия. Так, у линий 3664, 3665 и 3666, несущих пару хромосом 1E, 2E и 3E соответственно, оба гормональных препарата повышали высоту, однако статистически не значимо. А вот у линии 3667, с парой хромосом 4E, обработки гормонами оказывали обратный эффект, и значимо снизили высоту растений, при этом различий между двумя вариантами обработок не было. У линии 3668, дополненной парой хромосом 6E, обработка 24-эпибрассинолидом уменьшила высоту растения, а ГК увеличила, однако данные различия по высоте статистически оказались не отличимы от контрольного варианта без обработки, при этом различие между двумя вариантами с обработкой гормонами было значимо. Линия 3704 оказалась наиболее чувствительна к 24-эпибрассинолиду, после обработки данным регулятором роста, растения значимо снижали свою высоту по сравнению с дополненной линией без обработки, однако оказывались на уровне растений Chinese Spring после обработки, которые также снизили свою высоту. А вот обработка этой линии ГК не оказала подобного эффекта, напротив, растения визуально оказались выше контрольного варианта, однако после проведения статистического анализа различий выявлено не было. Линия 3706, с хромосомной парой 7E, напротив, значимо снизила высоту при обработке ГК, а в случае обработки 24-эпибрассинолидом различий с контрольным вариантом дополненной линии не было.

Еще одним параметром, на который обращали внимание при анализе, стало значение длины колоса. У контрольного сорта этот показатель снизился при обработке ГК, и не изменился при воздействии 24-эпибрассинолида. У всех опытных образцов, кроме 3667 значимых изменений не было. Линия 3667 значимо уменьшила длину колоса при воздействии обоих фитогормонов.

Количество зерна у линий с генетическим материалом *D. villosum* сопоставимо с данным показателем у контрольных растений или незначительно отличается

в большую сторону. Статистически значимые отличия обнаружены у линий W3 и W5, которые показали наибольший результат у необработанных растений по сравнению с контролем, а у линии W5 также и растения, обработанные гиббереллиновой кислотой имели наибольшее количество зерна. Наименьший показатель был обнаружен у линии W4: вне зависимости от обработки в среднем насчитывалось на 5,95 зерен меньше, чем у контрольных растений.

Обратная картина наблюдалась у растений с дополнительными хромосомами *Th. elongatum*, которые показали значительно меньшее количество зерна в колосе по сравнению с контрольными растениями. Наименее озерненной оказалась линия 3666. Наилучшие показатели озерненности наблюдались у линий 3667 и 3704. Линия 3704 значимо снизила число зерен в колосе после обработки 24-эпибрассинолидом, однако полученная величина статистически отличалась только от исходной, не обработанной линии, но не отличалась от пшеницы. У образца под номером 3667 и после обработки ГК и после 24-эпибрассинолида значимо снизилось число зерен в колосе, их стало меньше, по сравнению как с исходной линией без обработки, так и со всеми вариантами опыта пшеницы CS. Вероятно это связано с уменьшением длины колоса, которую также продемонстрировал данный образец (Таблица 2).

Обсуждение

Передача ценных сельскохозяйственных признаков от дикорастущих сородичей к пшенице в настоящее время широко распространенная практика улучшения сортов этой ценной зерновой культуры [7, 9, 13]. Однако как правило не только в селекционных линиях, но и в уже районированных сортах, передается не единственный ген, а целые участки чужеродной хромосомы [34]. Таким образом, помимо целевых генов, неизбежно передается целый пул наследственной информации, которая суммарно может оказывать не меньшее влияние на фенотип и проявляться по-разному, в разном геномном окружении.

Высота растений — сложный признак, на проявление которого влияет множество факторов как внутри генома, так и из окружающей среды. Гены, так или иначе связанные с высотой, расположены на 1, 3, 4, 5 и 6 гомеологических группах [35–40]. При этом среди них можно отметить как гены чувствительности к гормонам, так и аллельные варианты обуславливающие нечувствительность к воздействию тех или иных регуляторов роста. В свою очередь фитогормоны действуют на целый ряд признаков, при этом могут воздействовать по-разному, в том числе на один и тот же признак в том числе у филогенетически близких растений. ГК традиционно считается гормоном, стимулирующим рост и развитие растений [41]. Однако,

в некоторых семействах, воздействие ГК напротив, приводит к переходу в фазу покоя [41–42]. Диаметрально противоположное действие гиббереллиновая кислота может оказывать и на близкие виды. Так, она стимулирует выход из покоя у одних видов арабидопсиса и усиливает покой у других [43].

В нашем исследовании фитогормоны не оказали положительного влияния на высоту дополненных линий, а в ряде случаев высота оказывалась ниже контрольных, не обработанных гормонами растений. Это может объясняться именно комплексным воздействием фитогормонов на растения.

Виды, выступавшие донорами хромосом — *D. villosum* и *Th. elongatum* отдельно никогда не изучались на чув-

ствительность к гиббереллинам и эпибрассинолиду. Нам представляется маловероятным, что они отзываются на данные регуляторы роста иначе, чем их близкие сородичи, однако такие случаи тоже известны [41–43]. Поэтому безусловно, эта версия также нуждается в проверке.

Таким образом, в своей работе мы показали разный вклад добавленных хромосом V и E геномов злаковых в геномном окружении пшеницы при воздействии на них фитогормонами. В зависимости от хромосомы, фитогормоны не оказывали существенного воздействия на растения, по сравнению с растениями пшеницы, или способствовали более быстрому переходу к цветению и, как следствие, более низкому фенотипу, более короткому стеблю и длине колоса.

ЛИТЕРАТУРА

- Marcussen T., Sandve S.R., Heier L., Spannagl M., Pfeifer M. Ancient hybridizations among the ancestral genomes of bread wheat // *Science*. 2014. Vol. 345, № 6194. doi: 10.1126/science.1250092.
- Qin L., Zhao J., Li T., Hou J., Zhang X., Hao C. TaGW2, a Good Reflection of Wheat Polyploidization and Evolution // *Front Plant Sci*. 2017. Vol. 8. doi: 10.3389/fpls.2017.00318.
- Ma X., Chang Y., Chen J., Yu M., Wang B., Ye X., et al. Development of wheat-Dasypyrum villosum T6V#45-6AL translocation lines with enhanced inheritance for powdery mildew resistance // *Theoretical and Applied Genetics*. 2022. Vol. 135, № 7. P. 2423–2435. doi: 10.1007/s00122-022-04124-w.
- Diordiieva I., Kochmarskiy V., Riabovol I., Riabovol L., Serzhuk O. Enrichment of the winter triticale gene pool under intergeneric hybridization // *Agronomy Research*. 2021. Vol. 19, № 3. P. 1406–1422.
- Hossain A., Skalicky M., Brestic M., Maitra S., Ashraful Alam M., Syed M. A., et al. Consequences and Mitigation Strategies of Abiotic Stresses in Wheat (*Triticum aestivum* L.) under the Changing Climate // *Agronomy*. 2021. Vol. 11, № 2. P. 241. doi: 10.3390/agronomy11020241.
- Adonina I.G., Timonova E.M., Salina E.A. Introgressive Hybridization of Common Wheat: Results and Prospects // *Russ J Genet*. 2021. Vol. 57, № 4. P. 390–407. doi: 10.1134/S1022795421030029.
- Zhang R., Xiong C., Mu H., Yao R., Meng X., Kong L., et al. Pm67, a new powdery mildew resistance gene transferred from *Dasypyrum villosum* chromosome 1V to common wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Crop J*. 2021. Vol. 9, № 4. P. 882–888. doi: 10.1016/j.cj.2020.09.012.
- Zhang R., Fan Y., Kong L., Wang Z., Wu J., Xing L., et al. Pm62, an adult-plant powdery mildew resistance gene introgressed from *Dasypyrum villosum* chromosome arm 2VL into wheat // *Theoretical and Applied Genetics*. 2018. Vol. 131, № 12. P. 2613–2620. doi: 10.1007/s00122-018-3176-5.
- King J., Grewal S., Yang C. Y., Hubbart Edwards S., Scholefield D., Ashling S., et al. Introgression of *Aegilops speltoides* segments in *Triticum aestivum* and the effect of the gametocidal genes // *Ann Bot*. 2018. Vol. 121, № 2. P. 229–240. doi: 10.1093/aob/mcx149.
- Steed A., King J., Grewal S., Yang C. Y., Clarke M., Devi U., et al. Identification of *Fusarium* Head Blight Resistance in *Triticum timopheevii* Accessions and Characterization of Wheat-T. timopheevii Introgression Lines for Enhanced Resistance // *Front Plant Sci*. 2022. Vol. 13. doi: 10.3389/fpls.2022.943211.
- Haque M.A. Selective recombination close to the semi-dwarfing locus through bulk-population in the hybrid between *Triticum aestivum* and *Triticum polonicum* // *Journal of the Bangladesh Agricultural University*. 2019. Vol. 17, № 2. P. 148–152. doi: 10.3329/jbau.v17i2.41937.
- Han H., Ma X., Wang Z., Qi K., Yang W., Liu W., et al. Chromosome 5P of *Agropyron cristatum* induces chromosomal translocation by disturbing homologous chromosome pairing in a common wheat background // *Crop J*. 2023. Vol. 11, № 1. P. 228–237. doi: 10.1016/j.cj.2022.06.002.
- Jia H., Feng H., Yang G., Li H., Fu S., Li B., et al. Establishment and identification of six wheat-*Thinopyrum ponticum* disomic addition lines derived from partial amphiploid Xiaoyan 7430 // *Theoretical and Applied Genetics*. 2022. doi: 10.1007/s00122-022-04185-x.
- Kishii M., Yamada T., Sasakuma T., Tsujimoto H. Production of wheat-*Leymus racemosus* chromosome addition lines // *Theoretical and Applied Genetics*. 2004. Vol. 109, № 2. P. 255–260. doi: 10.1007/s00122-004-1631-y.
- Frederiksen S. Taxonomic studies in *Dasypyrum* (Poaceae) // *Nord J Bot*. 1991. Vol. 11, № 2. P. 135–142. doi: 10.1111/j.1756-1051.1991.tb01813.x.
- Galasso I., Blanco A., Katsiotis A., Pignone D., Heslop-Harrison J. S. Genomic organization and phylogenetic relationships in the genus *Dasypyrum* analysed by Southern and in situ hybridization of total genomic and cloned DNA probes // *Chromosoma*. 1997. Vol. 106, № 1. P. 53–61. doi: 10.1007/s004120050224.
- De Pace C., Vaccino P., Cionini P.G., Pasquini M., Bizzarri M., Qualset C.O. *Dasypyrum* // *Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2011. P. 185–292. doi: 10.1007/978-3-642-14228-4_4.
- Dvořák J., Edge M., Ross K. On the evolution of the adaptation of *Lophopyrum elongatum* to growth in saline environments // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 1988. Vol. 85, № 11. P. 3805–3809. doi: 10.1073/pnas.85.11.3805.
- Fedak G. Molecular aids for integration of alien chromatin through wide crosses // *Genome*. 1999. Vol. 42, № 4. P. 584–591. doi: 10.1139/g99-046.

20. Sepsi A., Molnár I., Szalay D., Molnár-Láng M. Characterization of a leaf rust-resistant wheat–*Thinopyrum ponticum* partial amphiploid BE-1, using sequential multicolor GISH and FISH // *Theoretical and Applied Genetics*. 2008. Vol. 116, № 6. P. 825–834. doi: 10.1007/s00122-008-0716-4.
21. Ceoloni C., Forte P., Kuzmanović L., Tundo S., Moscetti I., De Vita P., et al. Cytogenetic mapping of a major locus for resistance to *Fusarium* head blight and crown rot of wheat on *Thinopyrum elongatum* 7EL and its pyramiding with valuable genes from a *Th. ponticum* homoeologous arm onto bread wheat 7DL // *Theoretical and Applied Genetics*. 2017. Vol. 130, № 10. P. 2005–2024. doi: 10.1007/s00122-017-2939-8.
22. Lou H., Dong L., Zhang K., Wang D. W., Zhao M., Li Y., et al. High-throughput mining of E-genome-specific SNPs for characterizing *Thinopyrum elongatum* introgressions in common wheat // *Mol Ecol Resour*. 2017. Vol. 17, № 6. P. 1318–1329. doi: 10.1111/1755-0998.12659.
23. Chen S., Huang Z., Dai Y., Qin S., Gao Y., Zhang L., et al. The Development of 7E Chromosome-Specific Molecular Markers for *Thinopyrum elongatum* Based on SLAF-seq Technology // *PLoS One*. 2013. Vol. 8, № 6. P. e65122. doi: 10.1371/journal.pone.0065122.
24. Dai Y., Duan Y., Chi D., Liu H., Huang S., Cao W., et al. Chromosome identification by new molecular markers and genomic in situ hybridization in the *Triticum – Secale – Thinopyrum* trigenic hybrids // *Genome*. 2017. Vol. 60, № 8. P. 687–694. doi: 10.1139/gen-2017-0025. doi: 10.1139/gen-2017-0025.
25. Dai Y., Duan Y., Liu H., Chi D., Cao W., Xue A., et al. Molecular Cytogenetic Characterization of two *Triticum–Secale–Thinopyrum* Trigenic Hybrids Exhibiting Superior Resistance to *Fusarium* Head Blight, Leaf Rust, and Stem Rust Race Ug99 // *Front Plant Sci*. 2017. Vol. 8. doi: 10.3389/fpls.2017.00797.
26. Zanke C.D., Ling J., Plieske J., Kollers S., Ebmeyer E., Korzun V., et al. Whole Genome Association Mapping of Plant Height in Winter Wheat (*Triticum aestivum* L.) // *PLoS One*. 2014. Vol. 9, № 11. P. e113287. doi: 10.1371/journal.pone.0113287.
27. Wu J., Kong X., Wan J., Liu X., Zhang X., Guo X., et al. Dominant and Pleiotropic Effects of a *GAI* Gene in Wheat Results from a Lack of Interaction between *DELLA* and *GID1* // *Plant Physiol*. 2011. Vol. 157, № 4. P. 2120–2130. doi: 10.1104/pp.111.185272.
28. Tanveer M. Role of 24-Epibrassinolide in Inducing Thermo-Tolerance in Plants // *J Plant Growth Regul*. 2019. Vol. 38, № 3. P. 945–955. doi: 10.1007/s00344-018-9904-x.
29. Tanveer M., Shahzad B., Sharma A., Biju S., Bhardwaj R. 24-Epibrassinolide; an active brassinolide and its role in salt stress tolerance in plants: A review // *Plant Physiology and Biochemistry*. 2018. Vol. 130. P. 69–79. doi: 10.1016/j.plaphy.2018.06.035.
30. Tanveer M., Shahzad B., Sharma A., Khan E.A. 24-Epibrassinolide application in plants: An implication for improving drought stress tolerance in plants // *Plant Physiology and Biochemistry*. 2019. Vol. 135. P. 295–303. doi: 10.1016/j.plaphy.2018.12.013.
31. Khan I., Awan S.A., Ikram R., Rizwan M., Akhtar N., Yasmin H., et al. Effects of 24-epibrassinolide on plant growth, antioxidants defense system, and endogenous hormones in two wheat varieties under drought stress // *Physiol Plant*. 2021. Vol. 172, № 2. P. 696–706. doi: 10.1111/pp.13237.
32. Ali Q., Ashraf M. Induction of Drought Tolerance in Maize (*Zea mays* L.) due to Exogenous Application of Trehalose: Growth, Photosynthesis, Water Relations and Oxidative Defence Mechanism // *J Agron Crop Sci*. 2011. Vol. 197, № 4. P. 258–271. doi: 10.1111/j.1439-037X.2010.00463.x.
33. Jamil S., Ali Q., Iqbal M., Javed M.T., Iftikhar W., Shahzad F., et al. Modulations in plant water relations and tissue-specific osmoregulation by foliar-applied ascorbic acid and the induction of salt tolerance in maize plants // *Brazilian Journal of Botany*. 2015. Vol. 38, № 3. P. 527–538. doi: 10.1007/s40415-015-0174-6.
34. Razumova, O.V., Bazhenov, M.S., Nikitina, E.A., Nazarova, L.A., Romanov, D.V., Chernook, A.G., et al. Molecular analysis of gibberellin receptor gene *GID1* in *Dasyphyrum villosum* and development of DNA marker for its identification // *RUDN Journal of Agronomy and Animal Industries*. 2020. Vol. 15, № 1. P. 62–85. doi: 10.22363/2312-797X-2020-15-1-62-85.
35. KOMUGI—IntegratedWheatScienceDatabase. Режим доступа: <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/symbolClassListAction.do?geneClassificationId=182>
Дата обращения: 14.09.2023
36. KOMUGI—IntegratedWheatScienceDatabase. Режим доступа: <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/symbolClassListAction.do?geneClassificationId=183>
Дата обращения: 14.09.2023
37. Ford B.A., Foo E., Sharwood R., Karafiatova M., Vrāna J., MacMillan C., et al. *Rht18* Semidwarfism in Wheat Is Due to Increased GA 2-oxidaseA9 Expression and Reduced GA Content // *Plant Physiol*. 2018. Vol. 177, № 1. P. 168–180. doi: 10.1104/pp.18.00023.
38. Sun L., Yang W., Li Y., Shan Q., Ye X., Wang D., et al. A wheat dominant dwarfing line with *Rht12*, which reduces stem cell length and affects gibberellic acid synthesis, is a 5AL terminal deletion line // *The Plant Journal*. 2019. Vol. 97, № 5. P. 887–900. doi: 10.1111/tpj.14168.
39. Tian X., Xia X., Xu D., Liu Y., Xie L., Hassan M.A., et al. *Rht24b*, an ancient variation of *TaGA2ox-A9*, reduces plant height without yield penalty in wheat // *New Phytologist*. 2022. Vol. 233, № 2. P. 738–750. doi: 10.1111/nph.17808.
40. Zhou C., Xiong H., Fu M., Guo H., Zhao L., Xie Y., et al. Genetic mapping and identification of *Rht8-B1* that regulates plant height in wheat // *BMC Plant Biol*. 2023. Vol. 23, № 1. P. 333. doi: 10.1186/s12870-023-04343-3.
41. Gupta R., Chakrabarty S.K. Gibberellic acid in plant // *Plant Signal Behav*. 2013. Vol. 8, № 9. P. e25504. doi: 10.4161/psb.25504
42. Guardiola J.L., Monerri C., Agusti M. The inhibitory effect of gibberellic acid on flowering in *Citrus* // *Physiol Plant*. 1982. Vol. 55, № 2. P. 136–142. doi: 10.1111/j.1399-3054.1982.tb02276.x.
43. Debeaujon I., Koornneef M. Gibberellin Requirement for *Arabidopsis* Seed Germination Is Determined Both by Testa Characteristics and Embryonic Abscisic Acid // *Plant Physiol*. 2000. Vol. 122, № 2. P. 415–424. doi: 10.1104/pp.122.2.415.

© Назарова Любовь Андреевна (lrukhnova@yandex.ru); Никитина Екатерина Александровна (shhket@gmail.com);
 Минькова Яна Вадимовна; Разумова Ольга Владимировна (razumova.o@gmail.com); Харченко Петр Николаевич (iab@iab.ru)
 Журнал «Современная наука: актуальные проблемы теории и практики»