



<https://doi.org/10.70728/a.series.tab.v08.i09.215>

СОСТОЯНИЕ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ГЕНОФОНДА ДИКИХ СОРОДИЧЕЙ В СЕЛЕКЦИИ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ (*TRITICUM AESTIVUM* L.).

М.Р. Кушбакова¹, Д.Ш. Эржигитов¹, Д.К. Эрназарова^{1,2}, Ф.Н. Кушанов^{1,2}

¹*Институт генетики и экспериментальной биологии растений Академии наук
Республики Узбекистан.*

²*Самаркандский государственный университет имени Шарофа Рашидова
e-mail: malikaqushbaqova@gmail.com.*

Аннотация. В данной статье рассматривается актуальность использования генофонда диких сородичей в повышении устойчивости мягкой пшеницы к биотическим и абиотическим стрессовым факторам. Особое внимание уделено вопросам интеграции диких сородичей в селекционные программы. Проанализированы методы преодоления репродуктивных барьеров, роль синтетических форм, а также значение видов рода *Aegilops* L. в современной селекции. Показано, что использование интрогрессивных линий позволяет сочетать высокую продуктивность с устойчивостью к неблагоприятным факторам окружающей среды.

Ключевые слова: мягкая пшеница, интрогрессивные линии, геном, конъюгация, амфидиплоиды, *Aegilops*.

Abstract. This article addresses the relevance of utilizing the gene pool of wild relatives to improve the resistance of bread wheat to biotic and abiotic stress factors. Particular attention is paid to the integration of wild relatives into breeding programs. Methods for overcoming reproductive barriers, the role of synthetic forms, and the importance of species from the genus *Aegilops* L. in modern breeding are analyzed. It is demonstrated that the use of introgressed lines makes it possible to combine high productivity with tolerance to adverse environmental conditions.

Keywords: bread wheat, introgressed lines, genome, conjugation, amphidiploids, *Aegilops*.

Ведение. Мягкая пшеница *Triticum aestivum* L. – одна из важнейших сельскохозяйственных культур, по объему производства зерна занимающая третье место в мире после риса и кукурузы [1]. Однако её потенциальная урожайность во многом зависит от устойчивости к неблагоприятным абиотическим и биотическим факторам внешней среды. [2]. Процессы доместикации и длительной селекции

привели к значительному обеднению генетической разнообразии пшеницы. В связи с этим расширение генетического разнообразия на основе использования генофонда дикорастущих сородичей остаётся актуальной задачей. Виды — сородичи культурных растений — это виды эволюционно-генетически близкие к культурным растениям, входящие в один род, пригодные для скрещивания с введением качественных признаков. Необходима последующая интрогрессия их в геномы лучших коммерческих сортов, потерявших широкий полиморфизм в процессе селекции и многовекового возделывания. Ряд исследователей полагает, что изучение видов-сородичей и идентификация видов доноров позволит совершить ресинтез культур и улучшить их генетическое содержание [3]. Существует лишь небольшое число сородичей, хромосомы которых способны конъюгировать с хромосомами пшеницы, что позволяет переносить полезные гены данных видов в пшеницу путём прямого скрещивания. Виды рода эгилопсов внесли значительный вклад в селекцию пшеницы, несмотря на трудности, связанные с работой с дикими видами. *Ae. tauschii* чаще всего используется в программах селекции пшеницы, который имеет гомологичный геном D и легко скрещивается с тетраплоидной и гексаплоидной пшеницей [4]. Другие виды эгилопсов сложнее использовать в селекции из-за более низкой частоты мейотической рекомбинации. Их можно использовать только после обширных и трудоёмких процедур в виде транслокационных и интрогрессионных линий [5]. Для большинства видов необходимо создать синтетические формы для передачи генетического материала от диких сородичей. Дикие и дикорастущие сородичи культурных растений как уникальный генетический ресурс способны решать проблемы устойчивости к болезням, вредителям, холоду, засухе, расширить неизбежно ограниченную генетическую базу современных сортов, переживших модернизацию сельского хозяйства [6,7].

РОЛЬ РОДА *AEGILOPS* В СЕЛЕКЦИОННЫХ ПРОГРАММАХ

Дикорастущие сородичи пшеницы предоставляют селекционерам широкие возможности для выведения новых сортов, обладающих оптимальной генетической основой для адаптации к различным системам земледелия. Среди всего многообразия сородичей культурных злаков представители рода *Aegilops* L. занимают обособленное, ключевое место. Эти виды сохранили в своей ДНК уникальные комплексы устойчивости, которые веками ковались в суровых природных условиях. Использование потенциала эгилопсов в селекционных программах — это не просто попытка найти отдельные полезные признаки, а стратегический способ расширить сузившийся генетический базис культуры, вернув ей природную выносливость к стрессам на новом, технологическом уровне.

Ключевые направления использования в селекции.

- Устойчивость к биотическим стрессам

Внезапные биотические стрессовые факторы, подобно другим экологическим стрессам, непрерывно представляют угрозу для производства пшеницы. Массовые вспышки болезней стали следствием монокультурного возделывания современных сортов пшеницы с ограниченным генетическим разнообразием, что ставит под угрозу

стабильность поставок зерна [8]. Преодоление этой уязвимости достигается за счет привлечения генетического потенциала дикорастущих сородичей, среди которых виды рода *Aegilops* выступают донорами эффективных генов устойчивости к широкому спектру грибных, вирусно-бактериальных патогенов и вредителей [9,10]. Ржавчинные грибы (*Puccinia* spp.): Представители *Aegilops* стали источником многих широко известных генов ювенильной и возрастной устойчивости. В частности, от диплоидного вида *Aegilops tauschii* Coss. в геном мягкой пшеницы перенесены гены листовой ржавчины (Lr21, Lr39, Lr41), стеблевой ржавчины (Sr33, Sr45, Sr46) и полосатой ржавчины (Yr28) [11,12]. От видов *Ae. speltoides* и *Ae. umbellulata* были интрогрессированы ключевые гены Sr36 / Sr39 и Lr9 соответственно, обеспечивающие защиту от опасных расовых популяций патогенов, включая расу Ug99 [13]. Эгилопсы обладают богатым набором генов резистентности к мучнистой росе. Так, гены Pm2 (от *Ae. tauschii*), Pm12 (от *Ae. speltoides*), Pm13 (от *Ae. longissima*) и Pm29 (от *Ae. ovata*) успешно используются в селекции для создания устойчивых селекционных линий [14,15]. Виды *Ae. tauschii*, *Ae. ventricosa* и *Ae. biuncialis* показывают высокий уровень резистентности к желтой пятнистости (*Pyrenophora tritici-repentis* — гены Ptr), септориозу (*Zymoseptoria tritici*) и глазковой пятнистости (*Oculimacula yallundae* — ген Pvd1 / Pft1) [16;17]. Помимо грибных фитопатогенов, отдельные виды (в частности, *Ae. tauschii* и *Ae. ventricosa*) переносят гены устойчивости к злаковой гетеродере (*Heterodera avenae* — гены Cre2, Cre3) и гессенской мухе (*Mayetiola destructor* — гены H13, H26) [18,19]. Таким образом, интрогрессия уникальных аллелей из диких видов *Aegilops* позволяет не только купировать риски эпифитотий при монокультуре, но и формировать долговременную комплексную устойчивость пшеницы к постоянно эволюционирующим биотическим угрозам.

- Устойчивость к абиотическим стрессам

Широкое использование селекционных линий привело к сужению генетического базиса выведенных сортов пшеницы, что в ряде случаев вызвало повышенную восприимчивость к различным абиотическим стрессам [20]. Толерантность к засухе представляет собой многомерный количественный признак, оказывающий критическое влияние на все этапы развития растений [21]. Среди диких сородичей виды рода *Aegilops* рассматриваются в качестве идеального источника для улучшения генетического фона мягкой пшеницы с целью повышения ее устойчивости к засухе.

Засухоустойчивость. Проблема получения засухоустойчивых сортов актуальна во многих странах мира для большинства культурных видов растений [21]. В комплексном исследовании, проведенном Пур-Абугадарехом и соавторами [22], показало что, значительное число диких сородичей пшеницы с чужеродными геномами, таких как *Ae. crassa*, *T. urartu*, *Ae. cylindrica*, *Ae. caudata*, показали более высокую толерантность к засухе по сравнению с культурными генотипами и устойчивым контролем, что свидетельствует о более высоком уровне адаптации этих видов к условиям дефицита влаги. Ахмади и соавторы [23] исследовали антиоксидантную активность у нескольких диких сородичей пшеницы в ответ на стресс, вызванный засухой, четыре из них — *T. boeoticum*, *Ae. crassa*, *Ae. cylindrica* и

Ae. umbellulata — эффективно реагировали на жесткую засуху. Также, Ахмади и соавторы [24] сосредоточили внимание на архитектонике корневой системы проростков во всей коллекции гермоплазмы пшеницы. Они сообщили что четыре вида дикой пшеницы — *Ae. speltoides*, *Ae. cylindrica*, *Ae. neglecta* и *Ae. tauschii* — обладали высокой способностью к разрастанию (удлинению) своей корневой системы.

Солеустойчивость. Исследования различных диких сородичей пшеницы в условиях стресса, вызванного засолением, показали, что некоторые виды рода *Aegilops* способны выдерживать сильное засоление и обладают более высокой толерантностью по сравнению с другими видами пшеницы [25]. В исследовании, проведенном Ахмади и соавторами [26], виды *Ae. tauschii* и *Ae. neglecta* эффективно реагировали на жесткое засоление на стадии проростков. Киани и соавторы [27] установили, что образцы *Ae. cylindrica* существенно различались по физиологическим характеристикам, включая их восприимчивость к солевому стрессу на протяжении всей вегетативной стадии.

Высокая температура. Динамика развития сельскохозяйственных культур тесно связана с температурным фактором. Высокие температуры представляют собой один из ключевых экологических стрессоров, существенно снижающих урожайность пшеницы в мировом масштабе. В условиях глобальных изменений климата процессы роста и онтогенеза культурных растений подвергаются масштабным трансформациям. Это обуславливает необходимость поиска ценных источников генетической изменчивости для создания форм пшеницы и других агрокультур, устойчивых к воздействию высоких температур. Колебания высоких температур оказывают существенное и разностороннее влияние на развитие растений. Под воздействием данного стресса снижаются концентрация хлорофилла и фотосинтетическая способность листьев [28]. Прадхан и соавторы [29] указали, что среди видов рода *Aegilops* наиболее высокую термотолерантность по признаку урожайности зерна продемонстрировали *Ae. geniculata* и *Ae. speltoides*.

- **Хозяйственно-ценные признаки представителей рода *Aegilops***

Виды рода *Aegilops* обладают различными хозяйственно-ценными признаками помимо устойчивости к болезням. Высокое содержание белка (18-34% на сухое вещество) характерно для зерна эгилопсов, что превышает стандартные значения мягкой пшеницы в 1,5-2,5 раза. Показатель микроседиментации (SDS) варьирует от 1,8 до 9,5 мл при 4,1 мл у мягкой пшеницы [30, 31]. Комплекс генов, локализованных в геноме D, вероятным источником которого является *Ae. tauschii*, оказывает наибольшее влияние на хлебопекарные качества зерна мягкой пшеницы [32]. Этим объясняются хорошие хлебопекарные качества видов рода *Aegilops*, имеющих в своем составе геном D [33]. Гены, локализованные в этом геноме, детерминируют синтез определенного состава проламинов и глютелинов, который оказывает наиболее благоприятное влияние на хлебопекарные качества зерна. Прочность и эластичность теста, газодерживающая способность и высокий объем хлеба в основном обеспечивается за счёт липопропротеида, содержащего дигалактозилдиглицерид. Гены, отвечающие за синтез этого вещества, локализованы в хромосоме 5D. Важную роль в формировании эластичной клейковины играют компоненты глиадины омега-89,

формирование которых происходит под действием генов, локализованных в 1D хромосоме. Стоит отметить факт наличия таких компонентов у видов *Ae. umbellulata* (геном U, $2n=14$), *Ae. comosa* (геном M, $2n=14$) и их полиплоидных производных. Низкое соотношение глиадины к глютенину, обусловленное высоким содержанием нерастворимой клейковинной фракции, характерно для мягкой пшеницы. Таким соотношением обладают виды *Ae. tauschii*, *Ae. sharonensis* и *Ae. longissima*, а также производные от них полиплоидные виды. Низкое содержание нерастворимой клейковинной фракции обусловлено отсутствием альфа-глиадинов, что соответствует слабой клейковине и является характерным для вида *Ae. speltoides* [34]. При переносе генов, детерминирующих синтез высокомолекулярных субъединиц, от некоторых представителей рода *Aegilops* в мягкую пшеницу возможно добиться улучшения её хлебопекарных качеств [35].

МЕТОДОЛОГИЯ СОЗДАНИЯ АМФИДИПЛОИДОВ И СИНТЕТИЧЕСКИХ ФОРМ

В современной генетике и селекции растений дикие сородичи культурных видов (*wild crop relatives*, WCR) рассматриваются как один из наиболее перспективных доноров новых ценных генов [36]. Особое место среди них занимают виды рода *Aegilops* L. — ближайшие филогенетические родственники пшениц. Эгилопсы обладают широким спектром адаптивно значимых признаков: высокой устойчивостью к биотическим (болезни, вредители) и абиотическим (засуха) стрессам, а также повышенным содержанием микроэлементов в зерне [37]. Однако прямая передача генетического материала от видов *Aegilops* в геном пшеницы сопряжена с серьезными биологическими барьерами, такими как межвидовая несовместимость и стерильность гибридов. Для преодоления этих ограничений и оптимизации процессов интрогрессии было разработано несколько эффективных стратегий.

Метод амфидиплоидизации. Классический подход заключается в скрещивании пшеницы с целевым диким видом с последующим удвоением числа хромосом у стерильных гибридов F₁. Получение таких амфидиплоидов стало традиционным после внедрения в 1937 году метода химической полиплоидизации с использованием колхицина [38]. Амфидиплоиды (аллополиплоиды) — это организмы, полученные в результате скрещивания двух разных видов, у которых произошло удвоение числа хромосом. Это позволяет гибриду иметь два полных диплоидных набора хромосом от обоих родителей, благодаря чему он преодолевает бесплодие и может нормально размножаться. С точки зрения селекционной практики наибольшую ценность представляют амфидиплоиды, несущие один или несколько субгеномов, гомологичных или гомеологичных субгеномам мягкой пшеницы. Использование таких сбалансированных форм решает сразу две важные задачи: **Упрощение инженерии генома:** существенно облегчается получение стабильных замещенных и транслокационных линий. **Активация рекомбинации:** возрастает вероятность гомо- и гомеологичной конъюгации хромосом в мейозе, особенно если исходный амфидиплоид содержит специфические гены-индукторы чужеродного обмена. Таким образом, создание

амфидиплоидных форм не только упрощает направленный перенос чужеродной генетической информации, но и служит удобным «биологическим депо» для сохранения и поддержания генофонда диких сородичей в доступном для селекции виде. На основе этой стратегии получают дополненные и замещенные линии мягкой и твердой пшениц, которые в дальнейшем используют для индукции направленных пшенично-чужеродных транслокаций [39,40,41]. Масштабная работа в этом направлении ведется в Международном центре улучшения кукурузы и пшеницы (CIMMYT, Мехико), где создана обширная коллекция аллополиплоидных гибридов между тетраплоидными пшеницами и *Ae. tauschii* [4]. По данным генеалогического анализа, элементы генома эгилопсов (преимущественно *Ae. tauschii*, а также *Ae. umbellulata* Zhuk. и *Ae. ventricosa* Tausch) уже интегрированы в геномы более чем 1350 сортов и 9000 перспективных селекционных линий мягкой пшеницы, и доля присутствия этих интрогрессий в мировом селекционном процессе неуклонно возрастает [42].

Метод геномного замещения по Е.Г. Жирову Альтернативным и оригинальным подходом к интрогрессивной селекции является концепция, предложенная д.б.н. Е.Г. Жировым. Она базируется на получении геномно-замещенных форм мягкой пшеницы (AABBDD). В результате данного метода естественный D-геном мягкой пшеницы полностью замещается в рамках целостной зиготы на гомологичный или гомеологичный геном одного из диплоидных видов *Aegilops* или других родственных злаков. Такой подход позволяет одновременно обогатить культурную пшеницу целым комплексом коадаптированных генов дикого сородича, минуя этап длительных и трудно контролируемых мейотических транслокаций.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ИНТРОГРЕССИВНЫХ ЛИНИЙ И ГЕНЫ УСТОЙЧИВОСТИ

Создание и практическое использование интрогрессивных линий мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.), содержащих чужеродные хромосомные сегменты от дикорастущих сородичей, является одним из наиболее эффективных направлений на этапе создания исходного селекционного материала. Главная ценность таких линий заключается в переносе не просто изолированных признаков, а сбалансированных генетических блоков, обеспечивающих долговечный иммунитет к стрессорам и улучшающих технологические качества зерна [43]. В результате многолетней селекционной работы на основе отдаленной гибридизации мягкой пшеницы с эгилопсами был сформирован уникальный генофонд интрогрессивных линий, обладающих комплексной резистентностью и высокими агрономическими характеристиками.

В селекционные программы рекомендуется включать линии 4839, 4841, 4843, 4844, 4859, 4861, 4863, 4887, 4889, 4897, 4906 и 4908 в качестве эффективных доноров устойчивости к комплексу опасных грибных заболеваний — бурой ржавчине (*Puccinia triticina*), желтой ржавчине (*Puccinia striiformis*) и мучнистой росе (*Blumeria graminis*). Высокий иммунитет данных образцов обусловлен интрогрессией стабильно

выраженных генов ювенильной и возрастной устойчивости (таких как Lr28, Lr35, Sr36, Pm12), перенесенных от *Ae. speltoides* и унаследованных в гексаплоидном геноме пшеницы [44]. Для существенно расширения генетического разнообразия мягкой пшеницы рекомендуется привлекать линии 4909, 4915, 5041, 5047 и 5053. Эти образцы несут новые межвидовые хромосомные транслокации от *Ae. speltoides*. Их ключевое преимущество состоит в сочетании пролонгированной групповой устойчивости к болезням с важными технологическими признаками — повышенным содержанием белка в зерне (до 18–20%) и высоким качеством клейковины [45]. Систематическое включение указанных линий с чужеродными интрогрессиями в гибридизационные программы позволяет эффективнее преодолевать ограниченность генетического разнообразия и ускоряет создание стрессоустойчивых сортов мягкой пшеницы с повышенным потенциалом урожайности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Генофонд диких сородичей, в частности представителей рода *Aegilops* L., служит критически важным ресурсом для расширения сузившейся генетической базы мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.). Использование методов хромосомной инженерии, полиплоидизации и геномного замещения позволяет успешно преодолевать межвидовые барьеры и вовлекать в селекционный процесс ценные комплексы адаптивных признаков.

Практическая ценность интрогрессивных и транслокационных линий заключается в сочетании широкого спектра долговечной устойчивости к болезням, вредителям и абиотическим стрессам (засухе, засолению, высоким температурам) с повышенным качеством зерна и белка. Систематическое привлечение образцов *Aegilops* в гибридизационные программы — стратегическая основа для создания высокоадаптивных и стрессоустойчивых сортов пшеницы нового поколения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Biodiversity. Facts and figures on food and biodiversity. 2024 [cited 2024, 11 July]. Available from: <https://idrc-crdd.ca/en/research-inaction/facts-figures-food-andbiodiversity>.
2. Давоян Р.О., Бебякина И.В., Давоян О.Р. и др. Синтетические формы как основа для сохранения и использования генофонда диких сородичей мягкой пшеницы // Вавиловский журнал генетики и селекции, 2012, Том 16, № 1 с.44-51.
3. Давоян Э.Р. Создание нового, генетически разнообразного исходного материала для селекции мягкой пшеницы на основе методов хромосомной инженерии и ДНК-маркирования : автореф. дис. ... докт. биол. наук. Краснодар, 2022. 48 с.
4. Kishii, M. An update of wheat analysis and breeding using *Aegilops* species / M. Kishii. — Text : direct // Frontiers in Plant Science. — 2019. — Vol. 10. — Art. 585. — DOI: 10.3389/fpls.2019.00585.
5. Миков Д.С. Идентификация и исследование мейотической рекомбинации чужеродного генетического материала видов рода *Aegilops* L. в геноме мягкой пшеницы : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва, 2020. 24 с.
6. Храмцова Е.В., Киселева И.С. Дикорастущие сородичи культурных растений как источник устойчивости к абиотическим и биотическим стрессам // Изв. Урал. гос. ун-та. 2005.

7. Чикида Н.Н. и др. Дикорастущие сородичи культурных растений — ценный исходный материал для селекции // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции / ВИР. 2005. Т. 161.
8. Figueroa, M.; Hammond-Kosack, K.E.; Solomon, P.S. A review of plant diseases—A field perspective. *Mol. Plant Path.* 2017, 19, 1523–1536.
9. Schneider A., Molnár I., Molnár-Láng M. Aegilops species as sources of resistance genes for wheat improvement. *Cereal Research Communications*, 2008, vol. 36, no. 3, pp. 361–372. DOI: 10.1556/CRC.36.2008.3.1.
10. McIntosh, R. A. Catalogue of gene symbols for wheat: 2017 supplement / R. A. McIntosh, J. Dubcovsky, W. J. Raupp, W. J. Rogers. — Text : direct // Komugi Wheat Genetic Resources Database. — 2017. — Pp. 1–29.
11. Raupp, W. J. Cytogenetic mapping of leaf rust resistance genes transferred from Aegilops tauschii to common wheat / W. J. Raupp, B. Friebe, D. L. Wilson [et al.] — Text : direct // Genome. — 2001. — Vol. 44, no. 6. — Pp. 1011–1019. — DOI: 10.1139/g01-098.
12. Steiner, B. Molecular mapping of resistance to biosecurity hazards from Aegilops accessions / B. Steiner, M. Buerstmayr, S. Michel [et al.] — Text : direct // Theoretical and Applied Genetics. — 2017. — Vol. 130, no. 5. — Pp. 901–915. — DOI: 10.1007/s00122-017-2858-3
13. Watson, A. Alien introgressions for resistance to rust diseases in wheat / A. Watson, I. A. Watson, R. A. McIntosh [et al.] — Text : direct // Phytopathology / Plant Disease Review. — 2011. — Vol. 101, no. 8. — Pp. 1012–1025.
14. Lutz, J. Identification of powdery mildew resistance genes in common wheat (*Triticum aestivum* L.). II. Genes transferred from Aegilops species / J. Lutz, E. Hsam, E. Limpert, F. Zeller. — Text : direct // Plant Breeding. — 1995. — Vol. 114, no. 1. — Pp. 29–33. — DOI: 10.1111/j.1439-0523.1995.tb00754.x.
15. Miranda, L. M. Chromosomal location of powdery mildew resistance in Aegilops species and its introgression into wheat / L. M. Miranda, Z. Murphy, M. P. Leath [et al.] — Text : direct // Crop Science. — 2006. — Vol. 46, no. 4. — Pp. 1484–1489. — DOI: 10.2135/cropsci2005.09-0318.
16. Uphaus, J. J., Walker, D. R., Cox, T. S., & Bowden, R. L. (2007). Identification of resistance to eyespot (*Oculimacula yallundae* and *Oculimacula acuformis*) in Aegilops tauschii accessions. *Plant Disease*, 91(4), 443–448.
17. Olivera, P. D., Rouse, M. N., & Jin, Y. (2018). Identification of resistance to tan spot (*Pyrenophora tritici-repentis*) in wild cereal relatives (Aegilops species). *Phytopathology*, 108(10), 1205–1214.
18. Ogonnaya, F. C., Subrahmanyam, H. M., Moullet, O., de Majnik, J., Eastwood, R. F., Kollmorgen, J. F., Appels, R., & Lagudah, E. S. (2001). The Aegilops ventricosa segment on chromosome 2AS of wheat carries Cre5 and Pdv1 for resistance to cereal cyst nematode and eyespot, respectively. *Theoretical and Applied Genetics*, 103(6), 1093–1099.
19. Delibes, A., Romero, M. D., Aguaded, S., Duce, A., Mena, M., López-Braña, I., Andrés, M. F., Martín-Sánchez, J. A., & García-Olmedo, F. (1993). Resistance to the cereal cyst nematode (*Heterodera avenae* Woll.) transferred from the wild grass Aegilops ventricosa to hexaploid wheat by a "stepping-stone" procedure. *Theoretical and Applied Genetics*, 87(3), 402–408.
20. Govindaraj, M.; Vetriventhan, M.; Srinivasan, M. Importance of genetic diversity assessment in crop plants and its recent advances: An overview of its analytical perspectives. *Genet. Res. Int.* **2015**, 2015, 431487.

21. Budak, H.; Kantar, M.; Yucebilgili Kurtoglu, K. Drought tolerance in modern and wild wheat. *Sci. World J.* **2013**, 2013, 548246.
22. Pour-Aboughadareh, A.; Ahmadi, J.; Mehrabi, A.A.; Etminan, A.; Moghaddam, M.; Siddique, K.H.M. Physiological responses to drought stress in wild relatives of wheat: Implications for wheat improvement. *Acta Physiol. Plant.* 2017, 39, 106.
23. Ahmadi, J.; Pour-Aboughadareh, A.; Ourang, S.F.; Mehrabi, A.A.; Siddique, K.H.M. Wild relatives of wheat: *Aegilops*–*Triticum* accessions disclose differential antioxidative and physiological responses to water stress. *Acta Physiol. Plant.* 2018, 40, 90.
24. Ahmadi, J.; Pour-Aboughadareh, A.; Fabriki Ourang, S.; Mehrabi, A.A.; Siddique, K.H.M. Screening wheat germplasm for seedling root architectural traits under contrasting water regimes: Potential sources of variability for drought adaptation. *Arch. Agron. Soil Sci.* 2018, 64, 1351–1365.
25. Farooq, S.; Niazi, M.L.K.; Iqbal, N.; Shah, T.M. Salt tolerance potential of wild resources of the tribe Triticeae. II. Screening of species of genus *Aegilops*. *Plant Soil.* 1989, 119, 255–260.
26. Ahmadi, J.; Pour-Aboughadareh, A.; Fabriki Ourang, S.; Khalili, P.; Poczai, P. Unraveling salinity stress responses in ancestral and neglected wheat species at early growth stage: A baseline for utilization in future wheat improvement programs. *Physiol. Mol. Biol. Plants* 2020, 26, 537–549.
27. Kiani, R.; Arzani, A.; Habibi, F. Physiology of salinity tolerance in *Aegilops ylandrica*. *Acta Physiol. Plant.* 2015, 37, 135–145.
28. Prasad, P.; Staggenborg, S.; Ristic, Z. Impacts of drought and/or heat stress on physiological, developmental, growth, and yield processes of crop plants. In *Modeling Water Stress Effects on Plant Growth Processes*; Ahuja, L., Saseendran, S., Eds.; CROP Science Society of America: Madison, WI, USA, 2008.
29. Pradhan, G.P.; Prasad, P.V.V.; Fritz, A.K.; Kirkhan, M.B.; Gill, B.S. Response of *Aegilops* species to drought stress during reproductive stage of development. *Funct. Plant Biol.* 2012, 39, 51–59.
30. Мамадюсуфова М. Г. Технологическая оценка зерна мягкой пшеницы Таджикистана / М. Г. Мамадюсуфова, С. М. Гулов, Ф. Ю. Насырова // Доклады Академии наук Республики Таджикистан. — 2013. — Т. 56, № 4. — С. 312–317.
31. Dai S. Genetic variation of SDS-sedimentation volume and glutenin subunits in landraces and historical cultivars of wheat / S. Dai, D. Liu, Z. Yan, L. Zhang, Y. Zheng, Y. Liu // *Plant Genetic Resources: Characterization and Utilization*. — 2015. — Vol. 13, no. 3. — Pp. 218–225.
32. Конарев, В. Г. Белки пшеницы / В. Г. Конарев. — Москва : Колос, 1980. — 351 с.
33. Конарев В. Г., Гаврилюк И. П., Конарев А. В. и др. Молекулярно-генетические аспекты прикладной ботаники, генетики и селекции / под ред. В. Г. Конарева. — М. : Колос, 1993. — Т. 1. — 447 с.
34. Богуславский Р. Л., Голик О. В. Род *Aegilops* L. как генетический ресурс селекции. Харьков, 2004. С. 112–118.
35. Давоян Р. О. Использование генофонда дикорастущих сородичей в улучшении пшеницы (*Triticum aestivum* L.) : автореф. дис. ... д-ра биол. наук : 06.01.05 / Давоян Румик Оганесович. — Краснодар, 2006. — 49 с.

36. Sharma, S., Kaur, S., Kumar, R., & Sharma, A. (2021). Crop Wild Relatives (CWRs) a Genetic Pool for Crop Improvement: A Review. *Agricultural Reviews*, 42(4), 421–427. <https://doi.org/10.18805/ag.R-2613>.
37. Molnár-Láng, M. Alien Introgression in Wheat / M. Molnár-Láng, C. Ceoloni, P. Doležel. — Cham : Springer International Publishing, 2015. — 382 p. — DOI: 10.1007/978-3-319-23704-6.
38. Blakeslee, A. F. Methods of Inducing Doubling of Chromosomes in Plants: By Treatment with Colchicine / A. F. Blakeslee, A. G. Avery // *Journal of Heredity*. — 1937. — Vol. 28, no. 12. — Pp. 393–411. — DOI: 10.1093/oxfordjournals.jhered.a104294.
39. Krupin, M. V., Divashuk, M. G., & Karlov, G. I. (2019). Creation and morphocytogenetic characterization of wheat addition and substitution lines carrying chromosomes of wild relatives. *Russian Journal of Genetics*, 55(8), 915–927. (In Russ.)
40. Peng, J., Sun, D., & Nevo, E. (2011). Wheat genomics: present status and future prospects. *Journal of Integrative Plant Biology*, 53(4), 238–286.
41. Zhang, P., Dreisigacker, S., Baenziger, P. S., et al. (2015). Chromosome engineering techniques for utilization of wild relatives in wheat breeding. In *Advances in Wheat Genetics: From Genome to Field* (pp. 129–137). Springer, Tokyo.
42. Мартынов С. П., Добротворская М. В., Степочкин П. К. Анализ генеалогии сортов мягкой пшеницы с интрогрессиями от диких сородичей рода *Aegilops* L. // *Вавиловский журнал генетики и селекции*. — 2015. — Т. 19, № 3. — С. 310–319.
43. Лапочкина И. Ф., Власова Е. В., Ячевская Г. Л. Реконструкция генома мягкой пшеницы с использованием вида *Aegilops speltoides* Tausch // Тезисы 11-й Конференции Европейского общества по анеуплоидам пшеницы (EWAC), посвященной памяти О. И. Майстренко. — Новосибирск, 2000. — С. 43–45
44. Davoyan, R. O., Davoyan, E. R., Bepalova, I. V., et al. (2012). The use of *Aegilops speltoides* Tausch in bread wheat breeding for resistance to leaf rust and powdery mildew. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*, 16(1), 138–144. (In Russ.)
45. Гайнуллин Р. М., Лапочкина И. Ф., Гайнуллина К. П. Характеристика новых линий мягкой пшеницы с хромосомными транслокациями от *Aegilops speltoides* Tausch по показателям качества зерна и устойчивости к болезням // *Вавиловский журнал генетики и селекции*. — 2021. — Т. 25, № 4. — С. 412–420.