

Хромозомните замествания в тритикале (\times *Triticosecale* Wittmack) – фактор за генетично разнообразие в селекцията (обзор)

Надя Даскалова

Технически университет – Варна, Катедра Растениевъдство, 9010

E-mail: nadia.daskalova@abv.bg

Резюме

Обзорът включва информация за хромозомните замествания в хексаплоидно тритикале, разграничавайки пълни ($2n=42$) от заместени сортове тритикале ($2n=42$). Разгледани са следните основни въпроси: 1) Обща информация за заместени тритикале; 2) Сравнение на пълни със заместени сортове; 3) Селекционирани линии тритикале (със заместване на ръжени от пшеничени D-хромозоми); 4) Селекционирани линии пълни тритикале (14 ръжени хромозоми) със заместване на хромозоми от D-генома на пшеницата. Присъствието на пшеничени D-хромозоми в пшенично-ръжени амфиплоиди обуславя положително влияние върху някои основни количествени и качествени параметри. Замествания в първа и трета хромозомна група са свързани с устойчивостта на тритикале към преджътвено покълване, докато други замествания подобряват толерантността към алуминий, устойчивостта към редица гъбни патогени (жълта ръжда, кафява ръжда и др.), твърдозърността на семената и редица качествени показатели. Интрогресията на хромозоми 1D и 6D води до подобряване на структурни и функционални свойства на брашното и хляба от тритикале.

Ключови думи: хексаплоидно тритикале; видове заместени тритикале; селекционни приложения

Chromosome substitutions in triticale (\times *Triticosecale* Wittmack) – factor for genetic diversity in breeding (a review)

Nadia Daskalova

Technical University of Varna, Department of Plant Production, 9010

E-mail: nadia.daskalova@abv.bg

Citation

Daskalova, N. (2021). Chromosome substitutions in triticale (\times *Triticosecale* Wittmack) – factor for genetic diversity in breeding (a review). *Rastenievadni nauki*, 58(2) 13-27 (Bg).

Abstract

The review involved information for the chromosome substitutions in hexaploid triticale, differentiated between complete ($2n=42$) from the substituted triticale varieties ($2n=42$). The following main issues were considered: 1) General knowledge for the substituted triticale; 2) Comparison of complete with substituted varieties; 3) Breeding of triticale lines (rye chromosomes replaced by wheat D-chromosomes); 4) Breeding complete triticale (14 rye chromosomes present) with substituted A- and B-chromosomes by the wheat D-genome. The presence of wheat D-chromosomes in triticale was connected with proven influence on some quantitative and qualitative parameters. Substitutions in the 1st and 3rd chromosome group were associated with resistance to preharvest sprouting, while other substitutions improved the aluminum tolerance, resistance to fungal pathogens (yellow rust, leaf rust, etc.), kernel hardness, and a set of qualitative traits. Introgression of 1D and 6D chromosomes led to improvement of structural and functional properties of flour and bread in triticale.

Key words: hexaploid triticale; types of substituted triticale; breeding applications

ВЪВЕДЕНИЕ

Тритикале (\times *Triticosecale* Wittmack) е амфиплоид, получен от човека чрез полова хибридизация (кръстосване) между пшеница (*Triticum* ssp.) и ръж (*Secale cereale* L.). Значително разнообразие от форми на полиплоидно ниво като октаплоидни (AABBDDRR), хексаплоидни (AABBRR) и тетраплоидни (DDRR) е получено през последните 30 години (Bernard & Bernard, 1987; Mergoum et al., 2009; Hammer et al., 2011; Kang et al., 2016; Feng et al., 2019). В сравнение с полиплоидните и тетраплоидни амфиплоиди, хексаплоидните тритикале ($2n=42$) са най-успешни за практиката, съчетавайки генетична стабилност, растежна сила, толерантност към абиотичните фактори (температури, валежи, вятър, бедни и замърсени почви с метали, и др.), както и устойчивост към биотичните фактори на средата (различни гъбни болести включително и причинители на фузариум) и високо съдържание на лизин в семената (Villegas et al., 1970; Fox et al., 1990; Niedziela et al., 2014, 2016; Stoyanov & Baychev, 2018; Daskalova & Spetsov, 2020).

Тритикале придобива важно значение като зърнена култура в Европа, осигурявайки около 90% от световното производство на зърно от тритикале (ФАО, 2018). Ниските качествени показатели на зърното, в частност слабият глутен и протеин, и лошото качество на глутена, са пречка за по-широко и интензивно разпространение на хексаплоидното тритикале (Zhu, 2018; Mergoum et al., 2019; Diordiieva et al., 2019) в света. Понастоящем, тритикале показва нарастващо значение като алтернативна зърнена, енергетична и фуражна култура (ценен източник на животинска храна). Като изкуствено получен хибрид обаче, амфиплоидът се характеризира с ниско генетично вариране (Skowrońska et al., 2020). Клейстогамията и стесненото генетично разнообразие са основни заплахи за биоразнообразието на културата. При липсата на естествена еволюция в тритикале и участието на малък брой родителски форми за създаване на амфиплоидни генотипове, селекционерите търсят допълнителни пътища за разнообразяване на изходния материал в селекцията на тритикале (Chen et al., 2019). Усилията им са насочени към подобряване на качествените показатели на зърното чрез използване метода на отдалечена-

та хибридизация. В систематично отношение, най-близки до тритикале са видовете от *Triticum* и *Aegilops*. В Украйна е налице успешен резултат за подобряване на протеина и глутена чрез използване на спелтоидната пшеница (*Triticum spelta* L.) в кръстоски с тритикале (Dioriieva et al., 2019). Kwiatek & Nawracała (2018) описват кръстоски и получени линии тритикале с участието на видове от род *Aegilops*, и най-вече с участието на амфиплоида '*Aegilops tauschii* \times *Secale cereale*' ($2n=28$, DRRR). Diordiieva et al. (2019) извършват над 500 кръстоски на сортове зимно тритикале, част от които са стандарти в страната за средна височина (Rarytet) и ниско стъбло (Alkid), но нямат високото качество на зърното, характерно за пшеницата спелта. Анализирани са всички комбинации по отношение качество на зърното от F_5 до F_{10} . В резултат на петгодишно отглеждане и систематизиране, средностатистически определени линии показват протеин в границите от 12.8% до 13.9%, а глутенът се движи от 27.1% до 30.2%. Друго предимство на новополучените форми е увеличената маса на 1000 семена.

В селекцията се разграничават няколко типа тритикале: първични (от кръстоска пшеница \times ръж), и вторични (от кръстосване на различни сортове тритикале; от кръстосване на първични тритикале; кръстоски на първични тритикале и пшеница). Вторичните тритикале може допълнително да бъдат класифицирани като пълни или заместени (Fox et al., 1990): пълни (съдържащи всички 14 ръжени хромозоми) и заместени (една или повече ръжени хромозоми са заменени /изместени/ от пшенични хромозоми) (Knüpfper, 2009). Заместените форми тритикале (с участието на пшеничния D геном) се получават чрез отбор в следните кръстоски: 1. Хибридизация между хексаплоидно тритикале и хексаплоидна пшеница, която е рутинна процедура в селекцията, водеща до замествания на ръжени хромозоми с хромозоми от генома D на обикновената пшеница (Lukaszewski & Gustafson, 1983); 2. Кръстосване на октаплоидно тритикале ($2n=56$) с тетраплоидно тритикале от типа AARR или BBRR (Krolow, 1973); 3. Използване на самоопрашени генерации от кръстоски 'октаплоидни \times хексаплоидни тритикале' (Lukaszewski, 1988) или самоопрашени потомства на октаплоидно тритикале (Zhou et al., 2012); 4. Прехвърляне на

D-хромозоми от дизомно D-заместени линии на твърдата пшеница сорт Langdon в F_1 хибридите им с ръж (Xu & Jorpa, 2000); 5. Отбор в хибриди между амфиплоида 'пшеница-*Psathyrostachys huashanica*' (AABBDDNsNs, $2n=8x=56$) и тритикале ($2n=42$) (Kang et al., 2016).

Пълните тритикале са доказано по-стабилни и са в основата на съвременните сортове (Lukaszewski & Gustafson, 1987). Много от съвременните сортове пълни тритикале са склонни да бъдат по-продуктивни в условията на стрес. Те запазват голяма част от присъщата стабилност на ръжта и способност към адаптация в различни трудни условия, включително и на песъчливи почви, висока надморска височина, както и при голямо количество валежи.

1. Обща информация за заместени тритикале

Първите данни за заместване на хромозоми в тритикале датират от 50-те години на миналия век (Katayama, 1949; Nakajima, 1951). Sasaki (1955) описва преимуществата на заместеното тритикале в селекцията на зърнено-житните култури. Заместени тритикале в терминологията на CIMMYT са тези, в които ръжената хромозома 2R е заменена с хромозома 2D от хлебната пшеница. Откриването на тази заместена хромозома е важно събитие в историята на тритикале. За родоначалник на сполучливото заместване се счита линия Armadillo (1968 г. в CIMMYT – Мексико). Линията е отбрана в пшенична популация с участието на Norin 10, отличаваща се с характерна морфология на растенията. Изследванията установяват, че Armadillo притежава хромозома 2D вместо ръжената 2R (Gustafson & Zillinsky, 1973; Merker, 1975). Това събитие дава тласък в селекцията за получаване на многобройни форми и сортове с участието на хромозома 2D (Abdalla et al., 1986). За период от около 15 години заместените форми тритикале добиват широка известност сред фермерите на Южна и Северна Америка под името 'културата-чудо' (Mergoum et al., 2009).

Четири години след Armadillo, отново в резултат на съвместната работа на селекционери от Мексико и Канада, е създадено тритикале сорт Welsh (Larter et al., 1978). Сортът ($2n=42$) притежава 16 двойки хромозоми от пшеницата и 5 двойки ръжени хромозоми. Две ръжени

хромозоми, 2R и 4R липсват в кариотипа, което характеризира сорта като генотип с двойно заместени хромозоми, 2D,4D (2R,4R) (Табл. 1). Цитоплазмата е от обикновената пшеница сорт Inia. Съдържанието на протеин е 13.6%, еднакво с това на пшеница сорт Glenlea и тритикале Rosner. Welsh притежава качества по-добри от стандарта тритикале, като продуктивност, ранозрялост и тип на зърното. Подобен генотип, със същите заместени хромозоми, е сорт Camel (Hsan & Shigenaga, 1989). Авторите използват една октаплоидна форма, 2 сорта пълни и 5 сорта заместени тритикале (Camel/Pato, Camel, Welsh, Bronco и Beaver) в реципрочни комбинации за проучване на влиянието им в F_1 . Установява се негативния ефект на заместеното тритикале като майка в кръстоските - редуцира теглото на хибридно зърно. За отбелязване е, че Camel/Pato притежава три заместени ръжени хромозоми (2R, 4R и 5R) от съответните им пшенични хомеоложни хромозоми.

В редица публикации присъстват заместени сортове/форми тритикале, без уточняване на заместените ръжени хромозоми. Следва да се разбира, че става въпрос за 2D(2R) заместване (Abdalla et al., 1986; Cornejo-Ramirez et al., 2016). Saranya & Reddy (2017) изследват 82 образеца тритикале ($2n=42$) чрез C-banding (оцветяване с гимза) в митозата. От тях, 24 притежават пълния ръжен геном (AABBRR), 34 са заместени с една двойка хромозоми (30 пшеничени+12 ръжени), и 24 имат 2 двойки заместени ръжени хромозоми (32 пшеничени+10 ръжени). Заместените форми от типа 2D(2R) и 4D(4R) показват много висок и добър завръз, съответно. Когато заместванията са в един генотип, [2D,4D(2R,4R)], т.е. двойно заместено тритикале, фертилноста е също висока.

У нас, първото заместено (2D/2R) тритикале е идентифицирано през 2003 г. (Vassileva et al., 2003) (Табл. 1). Посочва се, че продуктивността на сорт Заряд може да се обясни с присъствието на гена *Ppd* в хромозома 2D. Гените във втора група хромозоми (2A, 2B и 2D) контролират фотопериодичната реакция, която пък е свързана с цъфтежа и адаптацията на растенията към условията на средата. Tsvetkov et al. (2006) дава генотипа на заместено тритикале с формулата AABBDR (сорт Вихрен), а също и на пълната форма-AABBRR (сорт Ракита), сравнявайки

Таблица 1. Характеризирани сортове хексаплоидно тритикале като заместени генотипове и приложението им в научни експерименти

Table 1. Hexaploid triticale varieties characterized as substituted genotypes and employed in research experiments

Сорт/брой Variety/number	Цитоплазма/ Cytoplasm	Заместване/ Substitution	Източник/ Reference
Армадило/ Armadillo	<i>T. turgidum</i>	2D(2R)	Gustafsson & Zillinsky, 1973; Merker, 1975
Бивер/ Beaver	<i>T. aestivum</i>	2D(2R)	Hsan & Shigenaga, 1989
Бронко 90, Бронко, Рознер (моно-1В)/ Bronco 90, Bronco, Rosner (mono-1B)	<i>T. turgidum</i>	2D(2R)	Merker, 1975; Hsan & Shigenaga, 1989
Коала/ Koala	<i>T. aestivum</i>	2D(2R)	Karim et al., 1992,1994
Ларго, Largo/ Пловидин, Plovidin	*	2D(2R)	Reddy et al., 1998
Рознер/ Rosner	<i>T. turgidum</i>	2D(2R)	Appels et al., 1982
Йорем/ Yoreme	<i>T. aestivum</i>	2D(2R)	Hsan & Shigenaga, 1990
Заряд/ Zaryad	*	2D(2R)	Vassileva et al., 2003
Камел/ Camel	<i>T. aestivum</i>	2D,4D (2R,4R)	Hsan & Shigenaga, 1989
Уелш/ Welsh	<i>T. aestivum</i>	2D,4D (2R,4R)	Darvey & Gustafson, 1975; Larter et al.,1978
Камел/Пато, Camel/Pato	<i>T. aestivum</i>	2D,4D,5D(2R,4R,5R)	Hsan & Shigenaga, 1989,1990
Панда/ Panda	<i>T. aestivum</i>	Заместени, Substituted	Cornejo-Ramirez et al., 2015
Вихрен/ Vihren	*	Заместени, Substituted	Tsvetkov et al., 2006
106 броя/ 106 numbers	-	Заместени, Substituted	Abdalla et al., 1986
Аламос 83, Кананеа 79, ПониС, Дюрон С/ Alamos 83, Cananea 79, PonyS, DuronS	<i>T. aestivum</i>	Заместени, Substituted	Burgos-Hernández et al., 1999; Navarro-Contreras et al., 2014
3 броя/ 3 numbers	*	Заместени, Substituted	Cornejo-Ramirez et al., 2016
58 броя/ 58 numbers	-	Заместени, Substituted	Saranya & Reddy, 2017

*Не установени

*Not available

Таблица 2. Сравнение на пълни тритикале (с 14 ръжени хромозоми) със заместени генотипове тритикале (с хромозоми от геномите R, A и B)

Table 2. Comparison of complete triticales (with 14 rye chromosomes) with substituted genotypes (including substitutions for R, A and B-genome chromosomes)

Сортове тритикале с цял ръжен геном/ Complete triticale varieties	Заместени сортове/линии, Substituted varieties/lines	Източник, Reference
Често присъствие на гените Sr_{sat1} и Lr_{sat1} . Sr_{sat1} and Lr_{sat1} occurred more frequently.	Sr_{sat1} и Lr_{sat1} се установяват рядко. occurred rarely.	Singh & McIntosh, 1990
Пригодност към кисели почви, повишен добив от зърно/ Adapted to the acid soils, increased grain yield.	Подходящи за почви с основна реакция. Suited to alkaline soils.	Royo et al., 1993

По-високи стъбла, по-дълги класове, повече класчета, повишена M_{1000} / Taller, with longer spikes, more spikelets, increased TKW.	ЗЛ и сортове проявяват признаци с редуцирани стойности. SL and cultivars showed decreased traits.	Royo et al., 1995
По-дълга коренова система в разтвори на алуминий / Longer roots in Al solutions.	Сравнение на заместените тритикале от преди 1980 с ново селектираните в периода 1980-1990 г. 2D(2R) developed prior to 1980 was compared to the newer complete triticales created between 1980 and 1990.	Baier et al., 1996
Rhino	В кръстоски с царевица, всички заместени линии дават ембриони за разлика от изходния сорт Рино. In crosses with maize, all SL produced embryos in contrast to Rhino.	Inagaki et al., 1997
Rhino	1D(1B) скъсява ВР и заедно с 1D(1R) увеличават СС, 4D(4B) усилюва ВР и M_{1000} , 5D(5A) е къснозряла, 6D(6A) скъсява ВР и повишава добива на зърно, 6D(6B) увеличава ХМ. 1D(1B) shortened the plant height, 1D(1B) and 1D(1R) enlarged the sedimentation value, 4D(4B) increased PH and TKW, 5D(5A) was late in maturity, 6D(6A) shortened the plant height and increased grain yield, 6D(6B) increased test weight.	Pheiffer et al., 1998
Brumby II, Tesmo, Eronga 83	Pony S, Cananea 79 и Alamos 83 повишават активността на α -амилазата и съдържанието на протеина. Pony S, Cananea 79 and Alamos 83 increased α -amylase inhibitory activity and water-soluble protein content.	Burgos-Hernández et al., 1999
По-висока степен на толерантност към токсичност от алуминий / Higher degree of Al tolerance.	ЗЛ 2D(2R), селектирани около 1970 г. показват забавен растеж на кореновата система. 2D(2R) developed in the mid-1970s had the poorest root regrowth.	Kim et al., 2001
Престо/ Presto	Всички ЗЛ на Престо представят висока устойчивост към преджътвено покълване, с изключение на 6D(6R). От всички, 2D(2R) е най-устойчива. All the substitutions of Presto, excepted 6D(6R), showed high preharvest sprouting resistance; 2D(2R) was the most resistant.	Rybka, 2003
Престо/ Presto / Рино/ Rhino	1D(1B), 3D(3A), 3D(3B), 4D(4A), 4D(4B) и 6D(6B) регистрират подобрена толерантност към алуминий. The six SL improved Al tolerance in both sets of lines.	Budzianowski & Woś, 2004
Престо, Рино / Presto, Rhino	5D(5R) и 6D(6R) на двата сорта намаляват приема на ХВ, както и 2D(2R) и 4D(4R) на Престо и 3D(3R) на Рино; всички ЗЛ усвояват засилено азот, с изкл. на 1D(1R); 2D(2R) и 6D(6R) поглъщат енергично фосфор. 5D(5R) and 6D(6R) of both cultivars decreased the amount of AN including 2D(2R) and 4D(4R) of Presto and 3D(3R) of Rhino; all SL increased the nitrogen utilization, excepted 1D(1R); 2D(2R) and 6D(6R) enhanced the phosphorus utilization.	Oracka & Łapiński, 2006
Брумби II, Тараска 87 / Brumby II, Taraska 87	Дурон S и Аламос 83 показват по-добри хлебопекарни качества. Duron S and Alamos 83 showed better breadmaking properties.	Navarro-Contreras et al., 2014
Бигъл, Еронга и Фахад съдържат повече въглеhidрати и скорбяла / Beagle, Eronga and Fahad contained more total carbohydrate content and starch content	Армадило, Панда и Йорем имат по-малки скорбелни зърна от А- и В-тип и ниско съдържание на амилаза. Armadillo, Panda and Yoreme expressed smaller sizes of the A- and B-type starch granules and low amount of amylase.	Cornejo-Ramirez et al., 2015, 2016

ЗЛ-заместени по генотип линии, SL-substitution lines; ВР-височина на растенията, PH-plant height; СС-седиментационна стойност, SV- sedimentation value; M_{1000} -маса на 1000 семена, TKW-thousand kernel weight; ХМ-хектолитрова маса, TW-test weight; ХВ-хранителни вещества, AN-absorbed nutrients.

продуктивните и хлебопекарните им качества. По качество на зърното и хляба, заместеното тритикале се доближава до пшеница сорт Садово 1, за разлика от сорт Ракита, заемащ средно положение между ръжта и тритикале Вихрен. Освен това, двата типа тритикале се различават визуално по морфологията на класа и броя на получените зърна. Авторът е на мнение, че селекцията следва да развива и двата типа тритикале у нас, като описва и подходящите райони за отглеждането им.

2. Сравнение на пълни със заместени сортове тритикале (ЗТ)

В периода 1990-2000 се извършват интензивни проучвания на пълни и заместени тритикале (ЗТ) в мащабни международни опити, а също и в отделни страни на Европа и Америка (Royo et al., 1993; Baier et al., 1996). Освен продуктивност и височина на растенията, внимание се отделя и на признаците, свързани с брашноелните и хлебопекарни качества на тритикале. Тук понятието заместени сортове е по-широко, като включва заместване на хромозоми от геномите R, A и B на тритикале с хромозоми от D-генома на пшеницата. Установено е, че доста от ЗТ съдържат по-малко гени за устойчивост към определени гъбни болести (кафява и черна ръжда) (Singh & McIntosh, 1990). При полски условия, тритикале се класифицират на зимни и пролетни, пълни и заместени типове съгласно определението на CIMMYT (Royo et al., 1995). Пълните тритикале са по-високи, с по-дълги класове и голям брой класчета, формиращи добре изхранени зърна, с по-високо тегло от това на ЗТ (Табл. 2). Освен това има и разлика на кореновата им система в разтвори с концентрация на алуминий, като ЗТ показват забавен растеж и по-ниска степен на толерантност (Baier et al., 1996; Kim et al., 2001). Изключения правят някои заместени линии тритикале (ЗЛ), проявяващи подобрена толерантност към съдържание на алуминий (Budzianowski & Woś, 2004).

Широка известност придобиват ЗЛ тритикале на Rhino и Presto, създадени в Калифорния от Адам Лукашевски (Lukaszewski & Apolinarska, 1981; Lukaszewski et al., 1987). Осем ЗЛ тритикале участват в кръстоски с царевица и дават ембриони за разлика от реципиента Rhino, който е без реакция (0 ембриони) (Inagaki et al., 1997,

Табл. 2). ЗЛ с участието на хромозоми 2D и 4D демонстрират най-висока честота на получени хибридни F₁ зародиши. Налице е положително влияние на пшеничените D-хромозоми, вмести в генотипа на тритикале Rhino, върху завръза в отдалечените кръстоски с царевица (Inagaki et al., 1997). Опити в Мексико показват адаптивни способности на пълни тритикале със заместване 6D(6A). Сравняване на този тип ЗТ с контролната линия 6A(6A) по добив е в полза на ЗТ с участие на хромозома 6D (Pfeiffer et al., 1998). Установено е и положителното влияние на транслокацията 1DL.1RS, открита в ЗЛ [1D(1B), 1D(1A) и 1D(1R)] на Rhino по отношение на седиментацията, твърдозърността и хлебопекарните качества.

Rybka (2003) изследва всички ЗЛ на Presto [без 6D(6R)] за устойчивост към преджътвено покълване. Основният извод е, че хромозомните замествания подобряват този тип устойчивост. От всички линии, 2D(2R) е най-устойчива. 5D(5R) и 6D(6R) на Presto и Rhino намаляват приемането на хранителни вещества. В тази посока се представят 2D(2R) и 4D(4R) на Presto и 3D(3R) на Rhino. Обратно на това, всички ЗЛ усвояват ефективно азота (Oracka & Lapiński, 2006). Други седем заместени сорта тритикале (Pony S, Cananea 79, Alamos 83, Armadillo, Duron S, Panda и Yogeme) са включени в детайлни проучвания за химичен състав на зърното във връзка с хлебопекарните им качества в сравнение с пълни тритикале (Табл. 2). Като обобщение, ЗТ проявяват по-добри показатели, с някои изключения по отношение съдържанието на въглехидрати и скорбяла. Надделява мнението, че изпитваните линии са различни генотипове и балансът на хромозомният им състав със сигурност оказва влияние върху проявата на хромозомното заместване (Burgos-Hernández et al., 1999; Navarro-Contreras et al., 2014; Cornejo-Ramirez et al., 2015, 2016).

3. Селекционирани линии тритикале (със заместване на ръжени от пшеничени D-хромозоми)

3.1. ЗЛ с участието на хромозома 1D /mun 1D(1R)/

Антерната култура се използва в кръстоски между тритикале и хибриди (*Triticum* sp. ×

Triticum sp.) за прегрупиране на хромозомите от различни геноми и получаване на хомозиготни линии. Така са излъчени две хомозиготни линии тритикале и детерминирани като заместени чрез приложение на цитогенетични и биохимични методи (Tao et al., 1991) (Табл. 3). По същият начин авторите получават и тритикале 6D(6R). Чрез кръстосване на различни форми тритикале, Hohmann et al. (1999) изследват 81 потомства в BC₁F₄ генерация и установяват, че 6 от тях (7.4%) са 1D(1R) тип. Laferty & Lelley (2001) започват работа със ЗЛ от Германия (Kazman & Lelley, 1994), които съдържат хромозома 1D от Chinese Spring с алела *a*, кодиращ двойката 2+12. Кръстосват ЗЛ с 8х-тритикале, в което хромозома 1D съдържа алела *Glu-D1* 5+10. След това на определен етап включват три сорта тритикале за беккросиране, Alamo, Meridal и Plai. Така създават ЗЛ тритикале на 3-те сорта, където в една част от тях хромозома 1D съдържа алела *a* (2+12), а друга част от линиите – алела *d* (5+10). Новосъздадените линии се изпитват при полски условия за оценка на хромозомните замествания. Присъствието на хромозома 1D обуславя положително влияние върху седиментационната стойност и протеина в семената, но разликата между двата глутенинови алела не е така добре изразена, както при пшеницата.

Budak et al. (2004) изследват 18 ЗЛ на тритикале сорт Presto. Заместването на 1R от хромозома 1D води до редуциране на хектолитъра и масата на 1000 семена, но повишава седиментационната стойност и някои реологични свойства на брашното. Резултатите на авторите кореспондират с изводите на Hohmann et al. (1999) за ефекта от този тип заместване. Последни данни за отбор на заместена линия публикуват Kang et al. (2016), използвайки метода на тривидовия хибрид. Отбраната линия тритикале K14-489-2 проявява устойчивост към расите на жълтата ръжда по пшеницата, разпространени в Китай, и може да послужи като донор на устойчивост в селекцията на хлебната пшеница.

3.2. ЗЛ с участието на хромозома 2D /тип 2D(2R)/

Първи опити за проучване на хромозома 2D в кръстоски демонстрират Sasaki et al. (1978) и Yasumuro et al. (1983). Lukaszewski (1988) изяснява произхода на заместване 2D(2R) в зимни

Таблица 3. Селекционирани заместени линии тритикале (2n=42) с ценни признаци за селекцията
Table 3. Created hexaploid substituted triticales lines expressing some valuable breeding traits

Заместване/ Substitution	Линия №/ Line No.	Произход на D-генома/ Origin of D-genome	Основен признак и/или селекционна цел/ Main trait and/or breeding purpose	Източник/ Reference
1D(1R)	M25, M27	<i>T. aestivum</i>	Дихапloidни линии. / Double haploid lines.	Tao et al., 1991
1D(1R)	6 линии 6 lines	<i>T. aestivum</i>	Висока седиментационна стойност./ High sedimentation value.	Hohmann et al., 1999
1D(1R) ₂₊₁₂	A, M, P	Китайска пролетна/ cv. Chinese Spring	Нисък добив на зърно, високо С. на протеин./ Low grain yield, high protein content.	Lafferty & Lelley, 2001
1D(1R) ₅₊₁₀	A, M, P	Ректор /cv. Rektor	Високо С. на протеин./ High protein content.	Lafferty & Lelley, 2001
1D(1R)	Presto	<i>T. aestivum</i>	Редуцирани ХМ и М1000, повишени ВЗ и СС./ Reduced grain volume weight, reduced TKW, increased mixing time and SV.	Budak et al., 2004

1D(1R)	K14-489-2	<i>T. aestivum</i>	Resistance to wheat stripe rust./ Устойчивост към жълта ръжда по пшеницата.	Kang et al., 2016
2D(2R)	S 78	сорт Суйген 88/ cv. Suigen 88	Селекционно предимство на 2D за завръз./ Selection advantage of the 2D for seed fertility.	Sasaki et al., 1978; Yasumuro et al., 1983
2D(2R)	W & S	Различни източници/ Different sources	Произходът на линия 2D(2R)./ The origin of 2D(2R) line.	Lukaszewski, 1988
2D(2R)	Presto	<i>T. aestivum</i>	Редуцирана ВР/ Reduced plant height.	Budak et al., 2004
2D(2R)	21759/97	сорт Иния 66 cv. Inia 66	Редуцирани ВР, брой класчета и добив зърно. Повишени М1000 и УПП./ Reduced plant height, spikelet number per spike and grain yield; increased TKW and preharvest sprouting resistance.	Bazhenov et al., 2015
2D(2R)	K16-4173-3	<i>T. aestivum</i>	Устойчивост към жълта ръжда по пшеницата./ Resistance to wheat stripe rust.	Chen et al., 2019
3D(3R)	696-3-4	<i>T. aestivum</i>	Дихапloidна линия./ Double haploid line.	Zhang et al., 1998
3D,5D(3B,5R)	K16-1565-7	<i>T. aestivum</i>	Устойчивост към жълта ръжда по пшеницата./ Resistance to wheat stripe rust.	Chen et al., 2019
3D,6D(3R,6R)	M16(2n=44)	<i>T. aestivum</i>	4R като добавена хромозома и две 3Л./ 4R as addition chromosome and two SL.	Zhang et al., 1998
5D(5R)	Престо/ Presto	<i>T. aestivum</i>	Повишена твърдозърнот на семената./ Increased kernel hardness.	Budak et al., 2004
6D(6R)	Престо/ Presto	<i>T. aestivum</i>	Редуцирани ВР и добив зърно, увеличени твърдозърнот, добив брашно и ВЗ./ Reduced plant height and grain yield; increased kernel hardness, flour yield and mixing time.	Budak et al., 2004
6D(6R)	M24	<i>T. aestivum</i>	Дихапloidна линия./ Double haploid line.	Tao et al., 1991
6D(R?)	ZH-1	сорт МИ15/ cv. MY15	Ниска ВР и висока братимост, устойчивост към брашнеста мана и жълта ръжда./ Short plant height and high tillering, resistance to powdery mildew and stripe rust.	Zhang et al., 2001; Zhou et al., 2012
1D-6D(1R-6R)	7 lines/ 7 линии	cv. Chinese Spring/ Китайска пролетна	Толерантност към С. на алуминий./ Al tolerance.	Ma et al., 2000

A, M, P – сортове тритикале Аламо, Меридал, Плаи, А, М, P-triticale cvs Alamo, Meridal and Plai, respectively; 3Л-заместени линии, SL-substitution lines; XM-хектолитрова маса, TW-test weight; M1000-маса на 1000 семена, TKW-thousand kernel weight; 3 & П-зимни и пролетни тритикале, W & S –winter & spring type of triticale, respectively; С-съдържание, С-content; ВЗ-време за замесване, Mixing time; СС-седиментационна стойност, SV-sedimentation value; ВР-височина на растения, RH-plant height; УПП-устойчивост към преджъвяно покълване, Preharvest sprouting resistance;

линии тритикале. Това заместване в тритикале води до редуциране височината на растенията, брой класчета в клас и добив зърно. Повишава масата на 1000 и устойчивостта към преджътвено покълване (Budak et al., 2004; Bazhenov et al., 2015). Следва да посочим, че заместване 2D(2R) е най-разпространеният тип в селекцията на тритикале, особено в CIMMYT-Мексико (Abdalla et al., 1986; Qualset et al., 1996). Chen et al. (2019) изолират линия K16-4173-3 с устойчивост към жълта ръжда, което е продължение на работата от китайските селекционери с тривидовия хибрид (Kang et al. 2016) (Табл. 3).

3.3. ЗЛ с участието на хромозома 3D /тип 3D(3R)/

Една дихаплоидна линия с участието на хромозома 3D е получена от кръстосване на октаплоидно тритикале с хексаплоидна пшеница (Zhang et al., 1998). В друга линия, M16 ($2n=44$) хромозомната двойка 4R е добавена, а 3R и 6R са изместени от хромозоми 3D и 6D, съответно. Отново китайците изолират и доказват двойно хромозомно заместване във форма K16-1565-7 /3D,5D(3B,5R)/ (Chen et al., 2019). За отбелязване е, че изместените хромозоми са 3B и 5R. И в този случай, експерименталната линия притежава устойчивост към жълта ръжда.

3.4. Замествания с участието на хромозоми 5D и 6D

В сорта Presto, заместването на 5R и 6R с хромозоми 5D и 6D повишава твърдозърността на семената (Budak et al., 2004). Генотипът 6D(6R) се представя по-добре: дава по-ниски растения, по-голям добив на зърно, брашно и подобрени показатели на тестото. Резултатите кореспондират с тези за линия ZH-1 (неуточнен генотип) с присъствие на хромозома 6D (Zhang et al., 2001; Zhou et al., 2012). Линията формира много братя и проявява комплексна устойчивост към брашнеста мана и жълта ръжда.

Ma et al. (2000) получават ЗЛ чрез кръстосване на тритикале сорт Currencey ($2n=42$) с пшеница сорт Chinese Spring и получените хибриди беккросират с тритикале. От BC_1F_4 авторите отбират растения с 21 двойки хромозоми в мейозата и идентифицират хромозомите чрез метода на диференциалното оцветяване и частично приложение на геномна *in situ* хибридизация

(Taketa et al., 1997). Създадени са 11 заместени линии и сравнявани с контролна линия (от същата кръстоска), която не е заместена. Изследваните ЗЛ за толерантност към съдържание на алуминий, са: 1D(1R), 2D(2R), 3D(3R), 5D(5R), 6D(6R), [2D,5D(2R,5R)], [3D,6D(3R,6R)] и една транслокационна T3DS.3RL линия. Авторите формулират три основни извода: 1) Заместване на ръжените 1R, 2R, 5R и 6R от съответните им пшеничени хомеолози води до промени в толерантността към алуминий, 2) Заместването на 3R от пшеничената 3D хромозома намалява реакцията (от оценка 3 за толерантност до оценка 5 за средна степен на реакция); 3) Късото рамо на 3R е носител на гените за толерантност към разтвори със съдържание на алуминий.

4. Селекционирани линии пълни тритикале (присъствие на 14 ръжени хромозоми) със заместване на хромозоми от D-генома на пшеницата

4.1. Замествания в Iва група хромозоми

Първа информация за заместена линия тритикале /1D(1B)/ е публикувана през 1981 (Larter & Noda, 1981). Линията се характеризира с намалена фертилитност. Обратно, Xu & Jorppa (2000) оценяват това заместване за положително по отношение на завръза. Причината е вероятно в произхода на хромозома 1D, прехвърлена от дигомно заместените линии на твърдата пшеница сорт Langdon (Табл. 4). Заместването на 1B от хромозома 1D с различни произходи (от пшеници Chinese Spring и Rektor) се отразява различно при тритикале: генотипът 1D(1B)₂₊₁₂ е нискодобивен, а 1D(1B)₅₊₁₀ дава висока седиментационна стойност (Lafferty & Lelley, 2001). В сорта Presto, заместването редуцира височината на растенията, повишава седиментацията и твърдозърността на семената (Hohmann et al., 1999; Budak et al., 2004).

Заместването на 1A от хромозома 1D е по-благоприятно за фенотипа (по-ниски растения, повишена устойчивост към кафява ръжда) и продуктивността на тритикале, от заместването на хромозома 1B. Ефектът от това заместване варира от нулева реакция (Kazman & Lelley, 1996) до експресия на ниско стъбло, висок добив зърно, повишена седиментационна стойност и параметри на тестото (Lafferty & Lelley, 2001; Salmanowicz et

al., 2013) (Табл. 4). Sodkiewicz et al. (2011) създават 6 линии на сорта Panda, от които заместването на 1А и 3А от пшеничените им D-хомеолози подобрява падащото число и устойчивостта на тритикале към кафява ръжда и преджътвено покълване. Двойното заместване от типа 1D,5D(1A,5A)₅₊₁₀ подобрява също седиментацията на тритикале (Kazman & Lelley, 1996).

4.2. Замествания във 2ра и 3та група хромозоми

Заместванията като цяло намаляват селекционната стойност на тритикале. Budak et al. (2004) установяват намален хектолитър, Xu & Jorra (2000) регистрират нарушения в мейозата при 3Т от типа 2D(2А) и 3D(3В), и намален завръз. Заместванията на хромозома 3В водят както до намален хектолитър, така и до подобрена толерантност към повишено съдържание на алуминий. Линия K16-1565-6 с генотип 3D(3В) проявява устойчивост към жълта ръжда (Budak et al., 2004; Chen et al., 2019).

Таблица 4. Създадени пълни (14 ръжени хромозоми) хексаплоидни линии тритикале със заместени хромозоми от D-генома на обикновената пшеница

Table 4. Developed complete (full rye genome) hexaploid triticale lines with chromosomes replaced by wheat D-chromosomes

Заместване/ Substitution	Линия №/ сорт, Line No./cv	Произход на D генома/сорт, Origin of D-genome/cv.	Създаване и/или основен признак/ Development and/or main trait	Източник/ Reference
1D(1B)	R-4	<i>T. aestivum</i>	Намалена фертилност./ Reduced fertility.	Larter & Noda, 1981
1D-7D(1A-7A, 1B-7B)	12 SL	<i>T. aestivum</i>	Създаване./ Development.	Lukaszewski et al., 1987; Lukaszewski, 1988
1D(1A) ₂₊₁₂	3 lines	<i>T. aestivum</i>	Без ефект върху СС./ No effect on SV.	Kazman & Lelley, 1996
1D(1A), 1D(1B)	29 lines	<i>T. aestivum</i>	Висока СС./ High sedimentation value.	Hohmann et al., 1999
1D(1A) ₂₊₁₂	A, M, P	Китайска пролетна/ Chinese Spring	Ниски ВР и СС./ Short plant stem, low sedimentation value.	Lafferty & Lelley, 2001
1D(1A) ₅₊₁₀	A, M, P	Ректор/ Rektor	Ниска ВР, висок добив зърно./ Short plant stem, high grain yield.	Lafferty & Lelley, 2001
1D(1B) ₂₊₁₂	A, M, P	Китайска пролетна/ Chinese Spring	Нисък добив зърно/ Low grain yield	Lafferty & Lelley, 2001
1D(1B) ₅₊₁₀	A, M, P	Ректор/ Rektor	Висока седиментационна стойност./ High sedimentation value.	Lafferty & Lelley, 2001
1D(1B)	Престо./ Presto	1D-6D ¹	Намалена ВР, увеличена твърдозърност./ Reduced plant height, increased kernel hardness.	Budak et al., 2004
1D(1A) [Glu- sec+1D]	3 lines	cv. Panda	Висока СС. /High sedimentation value.	Salmanowicz et al., 2013
1D(1A)+Am [Glu- sec+Tm+1D]	3 lines	cv. Panda./ сорт Панда	Висока СС и параметри на тестото. /High sedimentation value, high geomixer parameters.	Salmanowicz et al., 2013
1D(1A), 3D(3A)	6 lines/ 6 линии	cv. Panda./ сорт Панда	Устойчивост към кафява ръжда, преджътвено П., високо падащо число./ Leaf rust resistance, preharvest resistance, high falling number.	Sodkiewicz et al., 2011

1D(1A), 1D(1B), 7D(7B)	3 lines	Langdon DS	Висок завръз./ High seed fertility	Xu & Joppa, 2000
1D,5D (1A, 5A) ₅₊₁₀	2 lines	<i>T. aestivum</i>	Висока СС./ High sedimentation value	Kazman & Lelley, 1996
2D(2B)	Престо/ Presto	<i>T. aestivum</i>	Намалена ХМ./ Reduced grain volume weight.	Budak et al., 2004
2D(2A), 3D(3B)	2 lines	Langdon DS	Нарушения в мейозата. /Meiosis disturbances.	Xu & Joppa, 2000
3D(3B)	Престо/ Presto	<i>T. aestivum</i>	Намалена ХМ, подобрена толерантност към алуминий. /Reduced grain volume weight, increased АIT.	Budak et al., 2004
3D(3B)	K16-1565-6	<i>T. aestivum</i>	Устойчивост към жълта ръжда./ Resistance to wheat stripe rust.	Chen et al., 2019
4D(4A)	R-1	<i>T. aestivum</i>	Нормална фертилност, намалено С. на метионин./ Normal fertility, reduced methionine content	Larter & Noda, 1981
4D(4A)	Престо Presto	<i>T. aestivum</i>	Намален добив зърно, увеличени ТЗ и толерантност към алуминий. / Reduced grain yield, increased КН and АIT.	Budak et al., 2004
4D(4A)	1 line	сорт Панда/ cv. Panda	Намалена фертилност на класа. /Reduced spike fertility.	Sodkiewicz et al., 2011
4D(4B)	Престо/ Presto	<i>T. aestivum</i>	Повишени ВР и толерантност към алуминий, редуцирани параметри на тестото. / Increased PH and АIT, reduced dough parameters.	Budak et al., 2004
4D(4B)	K14-827-1	<i>T. aestivum</i>	Устойчивост към жълта ръжда./ Resistance to wheat stripe rust	Kang et al., 2017
5D(5A)	Престо/ Presto	<i>T. aestivum</i>	Повишена ХМ, намалена ТЗ. / Increased grain volume weight, reduced КН.	Budak et al., 2004
5D(5A)	1 line/ 1 линия	сорт Панда/ cv. Panda	Намален добив зърно, устойчивост към кафява ръжда./ Reduced grain yield, resistance to leaf rust.	Sodkiewicz et al., 2011
5D(5B)	K16-601-1	<i>T. aestivum</i>	Създаване. Development.	Chen et al., 2019
6D(6A)	Престо/ Presto	<i>T. aestivum</i>	Намалени добив зърно и време за смесване./ Reduced grain yield and mixing time.	Budak et al., 2004
6D(6A)	Lin 456	*	Увеличена М1000, намален брой класчета./ Increased TKW and decreased spikelet number.	Feng et al., 2019
6D(6A), 7D(7A)	3 линии/ 3 lines	сорт Панда/ cv. Panda	Редуцирана фертилност на класа, чувствителност към кафява ръжда./ Reduced spike fertility, susceptibility to leaf rust.	Sodkiewicz et al., 2011
6D(6B)	R-5	<i>T. aestivum</i>	Крайно ниска фертилност, високо С. на метионин./ Extremely low fertility, high methionine content.	Larter & Noda, 1981
6D(6B)	Престо/ Presto	<i>T. aestivum</i>	Увеличени ВР и ХМ. /Increased plant height and grain volume weight.	Budak et al., 2004
1D,2D,6D (1A,2B,6A) ₂₊₁₂	1 line, / 1 линия	<i>T. aestivum</i>	Висока СС./ High sedimentation value.	Kazman & Lelley, 1996

ДС-дизомно заместени линии на твърдата пшеница сорт Лангдон с хромозоми от D-генома, DS-disomic D-genome substitutions of durum wheat cv. Langdon; Толерантност към алуминий, АIT-aluminum tolerance; СС-седиментационна стойност, SV-sedimentation value; ВР-височина на растения, PH-plant height; П-Преджъвено покълване, Preharvest sprouting; ХМ-хектолитрова маса, TW-test weight; М₁₀₀₀-маса на 1000 семена,TKW-thousand kernel weight;Толерантност към смесване, МТI-mixing tolerance; ЗЛ-заместени линии, SL-substitution lines; 3 & П-зимни и пролетни тритикале, W & S-winter & spring type of triticale, respectively; 2+12-присъствие на алел за високомолекулни глутенини, 2+12-presence of HMW allele *Glu-D1*₂₊₁₂; 5+10-присъствие на алел за високомолекулни глутенини, 5+10 presence of HMW allele *Glu-D1*₅₊₁₀; ¹хромозоми от D генома на 6 и повече сорта на обикновената пшеница, chromosomes from the D-genome of at least 6 cultivars of common wheat; С-съдържание, C-content; ТЗ-твърдост, КН-kernel hardness.

4.3. Замествания в 4та и 5та група хромозоми

Заместванията в 4та група обуславят разнородни качества на тритикале. По отношение на фертилноста, реакцията варира от редуциране и нисък добив (Budak et al., 2004; Sodkiewicz et al., 2011) до нормална фертилност (Larter & Noda, 1981). Наблюдават се увеличени стойности на височината на стъблото, теглото на зърно и толерантността към съдържание на алуминий, но понижени параметри на тестото (Табл. 4). Линия K14-827-1 проявява устойчивост към жълта ръжда (Kang et al., 2017). Заместванията в 5та група наподобяват проявите в тритикале, причинени от заместванията в 4та група. Изключение прави линия 5D(5A) на Presto, която дава повишена хектолитрова маса. Въпреки това, Sodkiewicz et al. (2011) отчита намален добив от зърно в линия на сорта Panda. Авторът регистрира линията като устойчива на кафява ръжда.

4.4. Замествания в 6та група хромозоми

В различните сортове, заместването на 6А от хромозома 6D води до намалена фертилност на класа и добив от зърно, въпреки увеличената маса на семената (Budak et al., 2004; Feng et al., 2019). Sodkiewicz et al. (2011) селектира 3 линии на сорт Panda със заместване на 6А и 7А от хромозоми 6D и 7D, съответно, които проявяват редуцирана фертилност в съчетание с чувствителност към кафява ръжда (Табл. 4). Въмъкването на 6D в кариотипа на мястото на хромозома 6B също не обуславя положителен резултат, ако изключим повишената хектолитрова маса в тритикале Presto (Budak et al., 2004). Kazman & Lelley (1996) създават 2 тройно замествени линии, като едната с генотип 1D,2D,6D (1A,2B,6A)₂₊₁₂, проявява най-високата седиментационна стойност в опита. Авторите дават кариотипа на 2 четворно замествени линии, също с висока седиментация, едната от които има заместване на 7B от хромозома 7D, но не съобщават данни за генетичната им стабилност. Заместване в 7ма група е рядък случай в научните експерименти, в които 7А и/или 7B се изместват от хромозома 7D (Lukaszewski et al., 1987; Xu & Joppa, 2000; Sodkiewicz et al., 2011).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обзорът разграничава пълни тритикале (2n=42, съдържащи 14 ръжени хромозоми) и

замествени тритикале (2n=42, една или повече ръжени хромозоми са изместени от пшенични D-хромозоми). Понятието 'заместен сорт тритикале' се разширява, като включва заместване на хромозоми от геномите R, A и B на тритикале с хромозоми от D-генома на пшеницата. Присъствието на пшенични хромозоми в тритикале е свързано с доказано влияние върху основни количествени и качествени параметри. Хромозоми 2D, 4D и 6D на мястото на 2R, 4B и 6R, редуцират височината на растенията, докато хромозома 5D при заместване на 5R или 5A повишава или намалява твърдозърността на семената, съответно. Интрогресията на хромозоми 1D и 6D води до подобряване на качествените характеристики на сорт Presto. От всички линии, 2D(2R) е най-устойчива към преджътвено покълване.

Заместването на 1A от хромозома 1D е по-благоприятно за фенотипа (по-ниски растения, повишена устойчивост към кафява ръжда) и продуктивността на тритикале, от заместването на хромозома 1B. Заместванията като цяло в 3та група хромозоми намаляват селекционната стойност на тритикале, с изключение на повишената толерантност към съдържание на алуминий и устойчивостта към преджътвено покълване. Заместванията в 4та група обуславят разнородни качества на тритикале. По отношение на фертилноста, реакцията варира от редуциране и нисък добив до увеличена продуктивност. В различните сортове, заместването на 6А от хромозома 6D води до намалена фертилност на класа и добив от зърно, въпреки увеличената маса на семената. Експерименталните линии и замествените сортове тритикале са различни генотипове и балансът на хромозомният им състав оказва влияние върху проявата на хромозомните замествания, които разширяват генетичното разнообразие в тритикале.

ЛИТЕРАТУРА

- Abdalla, O. S., Varughese, G., Saari, E. E., & Braun, H. (1986). Spring triticale, names; parentage; pedigrees; origins. CIMMYT, D.F. México.
- Appels, R., Gustafsson, J. P., & May, C. E. (1982). Structural variation in the heterochromatin of rye chromosomes in triticales. *Theoretical and Applied Genetics*, 63, 235-244.
- Baier, A. C., Somers, D. J., & Gustafson, J. P. (1996). Aluminum tolerance in triticale, wheat and rye. In:

- Guedes-Pinto et al. eds, *Triticale: Today and Tomorrow*, 437-444. Kluwer Academic Publishers.
- Bazhenov, M. S., Divashuk, M. G., Kroupin, P. Yu., Pylnev, V. V., & Karlov, G. I.** (2015). The effect of 2D (2R) substitution on the agronomical traits of winter triticale in early generations. *Cereal Research Communications*, 43(3), 504-514. Doi: 10.1556/0806.43.2015.002
- Bernard, S., & Bernard, M.** (1987). Creating new forms of 4x, 6x and 8x primary triticale associating both complete R and D genomes. *Theoretical and Applied Genetics*, 74, 55-59.
- Budak, H., Baenziger, P. S., Beecher, B. S., Graybosch, R. A., Campbell, B. T., Shipman, M. J., Erayman, M., & Eskridge, K. M.** (2004). The effect of introgressions of wheat D-genome chromosomes into 'Presto' triticale. *Euphytica* 137, 261-270.
- Budzianowski, G., & Woś, H.** (2004). The effect of single D-genome chromosomes on aluminum tolerance of triticale. *Euphytica* 137, 165-172.
- Burgos-Hernández, A., Rosas-Burgos, C., Ramírez-Wong, B., Carbonell-Barrachina, A. A., & Cinco-Moroyoqui, F. J.** (1999). Identification of α -amylase inhibitors in triticale grain. *Journal of the Science, Food and Agriculture*, 79, 1671-1675.
- Chen, Y., Gong, B., Xi, L., Tang, L., Zhu, W., Xu, L., Zeng, J., Wang, Y., Fan, X., Sha, L. et al.** (2019). Effective introgression of wheat D-genome chromosomes into hexaploid triticale (\times *Triticosecale* Wittm.) using trigeneric hybrids. *Molecular Breeding*, 39, 83.
- Cornejo-Ramirez, Y. I., Cinco-Moroyoqui, F. J., Ramirez-Reyes, F., Rosas-Burgos, E. C., Osuna-Amarillas, P. S., Wong-Corral, F. J., Borboa-Flores, J., & Cota-Gastélum, (2015). Physicochemical characterization of starch from hexaploid triticale (\times *Triticosecale* Wittmack) genotypes. *CyTA-Journal of Food*, 13(3), 420-426.**
- Cornejo-Ramirez, Y. I., Ramirez-Reyes, F., Cinco-Moroyoqui, F. J., Rosas-Burgos, E. C., Martínez-Cruz, O., Carvajal-Millán, E., Cárdenas-López, J. L., Torres-Chavez, P. I., Osuna-Amarillas, P. S., Borboa-Flores, J., & Wong-Corral, F. J., (2016). Starch debranching enzyme activity and its effects on some starch physicochemical characteristics in developing substituted and complete triticales (\times *Triticosecale* Wittmack). *Cereal Chemistry*, 93(1), 64-70.**
- Daskalova, N. & Spetsov, P.** (2020). Production of synthetic amphiploids in the group *Aegilops-Triticum-Secale-Dasypyrum* and their application in the home wheat breeding. *Izdatelska kashta Steno, Varna*, 151 s (Bg).
- Darvey, N. L., & Gustafson, J. P.** (1975). Identification of rye chromosomes in wheat-rye addition lines and triticale by heterochromatin bands. *Crop Science*, 15, 239-243.
- Diordiieva, I. P., Riabovol, I. S., Riabovol, L. O., Rengach, P. N., Kotsiuba, S. P., & Makarchyk, M. A., (2019). Use of spelt wheat (*Triticum spelta* L.) in breeding triticale (*Triticosecale* Wittmack) for grain quality. *Agricultural Biology*, 54(1), 31-37, doi 10.15389/agrobiology.2019.1.31eng.**
- Feng, Z., Qi, Z., Du, D., Zhang, M., Zhao, A., Hu, Z., Xin, M., Yao, Y., Peng, H., Sun, Q., & Ni, Z.** (2019). Characterization of a new hexaploid triticale 6D (6A) substitution line with increased grain weight and decreased spikelet number. *The Crop Journal*, 7(5), 598-607. doi: 10.1016/j.cj.2019.03.007.
- Fox, P. N., Skovmand, B., Thompson, B. K., Braun, H. J., & Cormier, R.** (1990). Yield and adaptation of hexaploid spring triticale. *Euphytica*, 47, 57-64.
- Gustafson, J. P., & Zillinsky, F. J.** (1973). Identification of D genome chromosomes from hexaploid wheat in a 42-chromosome triticale. Proc. 4th Int. Wheat Genetics Symp., Columbia, pp. 225-231.
- Hammer, K., Filatenko, A. A., & Pistrick, K.** (2011). Taxonomic remarks on *Triticum* L., and \times *Triticosecale* Wittm. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 58, 3-10.
- Hohmann, U., Zoller, J., Herrmann, R. G., & Kazman, M. E.** (1999). Physical mapping and molecular-cytogenetic analysis of substitutions and translocations involving chromosome 1D in synthetic hexaploid triticale. *Theoretical and Applied Genetics*, 98, 647-656.
- Hsan, S. A., & Shigenaga, S.** (1989). Effect of ploidy level and chromosome constitution on crossability and growth of F₁ plants in intervarietal triticale crosses. *Japanese Journal of Breeding*, 39, 411-421.
- Hsan, S. A., & Shigenaga, S.** (1990). Frequency of occurrence and types of branching spikes in triticale cultivated in different time of sowing. *Japanese Journal of Breeding*, 40, 1-12.
- Inagaki, M. N., Pfeiffer, W. H., Mergoum, M., Mujeeb-Kazi, A., & Lukaszewski, A. J.** (1997). Effects of D-genome chromosomes on crossability of hexaploid triticale (\times *Triticosecale* Wittmack) with maize. *Plant Breeding*, 116(4), 387-389.
- Kang, H., Wang, H., Huang, J., Wang, Y., Li, D., Diao, C., Zhu, W., Tang, Y., Wang, Y., Fan, X. et al.** (2016). Divergent development of hexaploid triticale by a wheat-rye-*Psathyrostachys huashanica* trigeneric hybrid method. *PLoS ONE*, 11(5), e0155667. Doi: 10.1371/journal.pone.0155667
- Kang, H., Wang, Y., Diao, C., Li, D., Wang, Y., Zeng, J., ... & Zhou, Y.** (2017). A hexaploid triticale 4D (4B) substitution line confers superior stripe rust resistance. *Molecular breeding*, 37(3), 36.
- Karim, M. A., Utsunomiya, N., & Shigenaga, S.** (1992). Effect of sodium chloride on germination and growth of hexaploid triticale at early seedling stage. *Japanese Journal of Crop Science*, 61(2), 279-284.
- Karim, M. A., Nawata, E., & Shigenaga, S.** (1994). Responses of hexaploid triticale, wheat, rye and barley to salinity in relation to grain yield. *Japanese Journal of Tropical Agriculture*, 38(1), 16-25.
- Katayama, (1949). Genomic constitution of a rye-wheat. *Japanese Journal of Genetics*, 24, 14-15.**

- Kazman, E. M., & Lelley, T.** (1994). Rapid incorporation of D genome chromosomes into A-and/or B genomes of hexaploid triticale. *Plant Breeding*, *113*(2), 89-98.
- Kazman, E. M., & Lelley, T.** (1996). Can bread-making quality be introduced into hexaploid triticale by whole chromosome manipulation? In: Guedes-Pinto et al. (eds) *Triticale: Today and tomorrow*. 1996 Kluwer Academic Publishers, pp 141-148.
- Kim, B. Y., Baier, A. C., Somers, D. J., Gustafson, J. P.** (2001). Aluminum tolerance in triticale, wheat and rye. *Euphytica* *120*, 329-337.
- Knüpfner, H.** (2009). Triticeae genetic resources in ex situ genebank collections. In: Feuillet, C., Muehlbauer, G. (eds) *Genetics and genomics of the Triticeae*. *Plant genetics and genomics: crops and models 7*. Springer, Berlin, 31-79.
- Krolow, K. D.** (1973). 4x Triticale production and use in triticale breeding. In: Proc 4th International Wheat Genetics Symposium, Columbia, MO, USA. 237-243.
- Kwiatk, M. T., & Nawracala, J.** (2018). Chromosome manipulations for progress of triticale (\times Triticosecale) breeding. *Plant Breeding*, *137*, 823-831. Doi: 10.1111/pbr.12652
- Lafferty, J., & Lelley, T.** (2001). Introduction of high molecular weight glutenin subunits 5+10 for the improvement of the bread-making quality of hexaploid triticale. *Plant Breeding*, *120*, 33-37.
- Larter, E. N., & Noda, K.** (1981). Some characteristics of hexaploid triticale substitution lines involving the A-, B-, and D-genome chromosomes of wheat. *Canadian Journal of Genetics and Cytology*, *23*(4), 679-689.
- Larter, E. N., Gustafson, J. P., & Zillinsky, F. J.** (1978). Welsh triticale. *Canadian Journal of Plant Science*, *58*, 879-880.
- Lukaszewski A. J., & Gustafson J. P.** 1987. Cytogenetics of triticale. In: Janick, J. (ed) *Plant breeding reviews*, vol 5. AVI Publishing, New York, pp 41-93.
- Lukaszewski, A. J.** (1988). Chromosome constitution of hexaploid triticale lines in the recent international yield trials. *Plant Breeding*, *100*, 268-272.
- Lukaszewski, A. J., & Apolinarska, B.** (1981). The chromosome constitution of hexaploid winter triticales. *Canadian Journal of Genetics and Cytology*, *23*, 281-285.
- Lukaszewski, A. J., & Gustafson, J. P.** (1983). Translocations and modifications of chromosomes in triticale x wheat hybrids. *Theoretical and Applied Genetics*, *64*, 239-248.
- Lukaszewski, A. J., Apolinarska, B., & Gustafson, J. P.** (1987). Introduction of the D-genome chromosomes from bread wheat into hexaploid triticale with a complete rye genome. *Genome*, *29*, 425-430.
- Ma, J. F., Taketa, S., & Yang, Z. M.** (2000). Aluminum tolerance genes on the short arm of chromosome 3R are linked to organic acid release in triticale. *Plant Physiology*, *122*, 687-694. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.122.3.687>
- Mergoum, M., Singh, P. K., Peña, R. J., del Río, A. J. L., Cooper, K. V., Salmon, D. F., & Macpherson, H. G.** (2009). Triticale: A "New" crop with old challenges. In: Carena MJ (ed) *Cereals*. Springer Science+Business Media, LLC 2009, pp 267-287.
- Mergoum, M., Sapkota, S., Eldoliefy, A. E. A., Naraghi, S. M., Pirseyedi, S., Alamri, M. S., & AbuHammad, W.** (2019). Chapter 11 Triticale (\times Triticosecale Wittmack) breeding. In: Al-Khayri, J.M., Jain, S.M., Johnson, D.V. (eds) *Advances in Plant Breeding Strategies: Cereals*. Springer Nature Switzerland AG 2019, pp 405-451
- Merker, A.** (1975). Chromosome composition of hexaploid triticale. *Hereditas*, *80*, 41-52.
- Nakajima, G.** (1951). Cytogenetical studies of triple hybrids, from F_1 *Triticum turgidum \times *Secale cereale* and *Triticum vulgare*. II. Maturation division of pollen mother cells in F_1 . *Breeding Science* *2*(2), 89-92.*
- Navarro-Contreras, A. L., Chaires-González, C. F., Rosas-Burgos, E. C., Borboa-Flores, J., Wong-Corral, F. J., Cortez-Rocha, M. O., & Cinco-Moroyoqui, F. J.** (2014). Comparison of protein and starch content of substituted and complete triticales (\times Triticosecale Wittmack): Contribution to functional properties. *International Journal of Food Properties*, *17*, 421-432. Doi: 10.1080/10942912.2011.642440
- Niedziela, A., Bednarek, P. T., Labudda, M., Mańkowski, D. R., & Anioł, A.** (2014). Genetic mapping of a 7R A1 tolerance QTL in triticale (\times Triticosecale Wittmack). *Journal of Applied Genetics*, *55*, 1-14.
- Niedziela, A., Orłowska, R., Machczyńska, J., & Bednarek, P. T.** (2016). The genetic diversity of triticale genotypes involved in Polish breeding programs. *SpringerPlus*, *5*, 355.
- Oracka, T., & Lapiński, B.** (2006). Nitrogen and phosphorus uptake and utilization efficiency in D(R) substitution lines of hexaploid triticale. *Plant Breeding*, *125*(3), p. 221.
- Pfeiffer, W., Mergoum, M., Pena, J., & Lukaszewski, A.** (1998). Performance of triticale substituted lines. *Annual Wheat Newsletter*, *44*.
- Qualset, C. O., Furman, B. J., Neaton, J. N., Skovmand, B., Wesenberg, D. M.** (1996). Assembly and analysis of a North American triticale genetic resource collection. In: Guedes-Pinto, H., Darvey, N., Carnide, V.P. (eds) *Triticale: Today and Tomorrow*. Kluwer Academic Publishers, pp 261-266
- Reddy, V. R. K., Arumugam, S., Subhashini, A., Gothandam, K. M., & Murugesan, G. S.** (1998). Cytogenetics studies in triticale I. Rye chromosome composition in hexaploid triticales. *Journal of Cytology and Genetics*, *33*, 159-169.
- Royo, C., Rodriguez, A., & Romagosa, I.** (1993). Differential adaptation of complete and substituted triticale. *Plant Breeding*, *111*, 113-119.
- Royo, C., Soler, C., & Romagosa, I.** (1995). Agronomical and morphological differentiation among winter and spring triticales. *Plant Breeding*, *114*, 413-416.
- Rybka, K.** (2003). An approach to identification of rye chromosomes affecting the preharvest sprouting in triticale. *Journal of Applied Genetics*, *44*, 491-496.

- Saranya, D., & Reddy, V. R. K.** (2017). Rye chromosome composition and seed characters in hexaploid triticale (\times *Triticosecale* Wittmack). *Indian Journal of Genetics*, 77(4), 579-582. Doi: 10.5958/0975-6906.2017.00077.3
- Sasaki, M.** (1955). Methods of producing chromosome substitution type of triticale. *Japanese Journal of Breeding*, 5, suppl. 6.
- Sasaki, M., Sasaki, K., Nakata, N., & Yasumuro, Y.** (1978). Composite genomes of a hexaploid wheat-rye line derived from octoploid triticale. 14th Int Cong Genet Abs (II), 189.
- Singh, S. J., & McIntosh, R. A.** (1990). Linkage and expression of genes for resistance to leaf rust and stem rust in triticale. *Genome*, 33, 115-118.
- Salmanowicz, B. P., Langner, M., Wiśniewska, H., Apolinarska, B., Kwiatek, M., & Błaszczuk, L.** (2013). Molecular, physicochemical and rheological characteristics of introgressive *Triticale/Triticum monococcum* ssp. *monococcum* lines with wheat 1D/1A chromosome substitution. *International Journal of Molecular Science*, 14, 15595-15614.
- Skowrońska, R., Mariańska, M., Ułaszewski, W., Tomkowiak, A., Nawracała, J., & Kwiatek, M. T.** (2020). Development of triticale \times wheat prebreeding germplasm with loci for slow-rusting resistance. *Frontiers in Plant Science*, 11, 447.
- Sodkiewicz, W., Apolinarska, B., Sodkiewicz, T., Wiśniewska, H.** (2011). Effects of chromosomes of the wheat D genome on traits of hexaploid substitution triticale. *Cereal Research Communications*, 39, 445-452.
- Stoyanov, H. & Baychev, V.** (2018). Tendencies in the yield and its components of the Bulgarian varieties of triticale, grown under contrasting conditions of the environment. *Rastenievadna nauka*, 55(3), 16-26 (Bg).
- Tao, Y. Z., Snape, J. W., & Hu, H.** (1991). The cytological and genetic characterization of doubled haploid lines derived from triticale \times wheat hybrids. *Theoretical and Applied Genetics*, 81, 369-375.
- Taketa, S., Nakazaki, T., Schwarzacher, T., & Heslop-Harrison, J. S.** (1997). Detection of a 4DL chromosome segment translocated to rye chromosome 5R in an advanced hexaploid triticale line Bronco 90. *Euphytica*, 97, 91-96.
- Tsvetkov, S., Tsvetkov, K., Stoeva, I., & Dimitrov, S.** (2006). Productivity and bread making quality of triticale with substituted chromosomes and with full rye genome ($2n=6x=42$). *Bulgarian Journal of Agricultural Science*, 12, 525-529.
- Vassileva, I., Balevska, P., & Tsvetkov, S.** (2003). Chromosome constitution of triticale cultivar Zaryad. *Comptes Rendus de L'Academie Bulgare des Sciences*, 56(1), 85-88.
- Villegas, E., McDonald, C. E., & Gilles, K. A.** (1970). Variability in the lysine content of wheat, rye and triticale proteins. *Cereal Chemistry*, 47, 746-757.
- Xu, S. J., & Joppa, L. R.** (2000). Hexaploid triticales from hybrids of 'Langdon' durum D-genome substitutions with 'Gazelle' rye. *Plant Breeding*, 119, 223-226.
- Yasumuro, Y., Sasaki, M., & Nakata, N.** (1983). Role of chromosome 2D in seed fertility of triticale. *Japanese Journal of Breeding*, 33, 191-194.
- Zhang, X. Q., Wang, X. P., Ross, K., Hu, H., Gustafson, J. P., Qualset, C. O.** (2001). Rapid introduction of disease resistance from rye into common wheat by another culture of a 6x triticale \times nulli-tetrasomic wheat. *Plant Breeding*, 120(1), 39-42.
- Zhang, X. Q., Wang, X. P., Jing, J. K., Ross, K., Hu, H., & Gustafson, J. P.** (1998). Characterization of wheat-triticale doubled haploid lines by cytological and biochemical markers. *Plant Breeding*, 117(1), 7-12. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.1998.tb01439.x>
- Zhou, J., Zhang, H., Yang, Z., Li, G., Hu, L., Lei, M., Liu, C., Zhang, Y., Ren, Z.** (2012). Characterization of a new T2DS.2DL-R translocation triticale ZH-1 with multiple resistance to diseases. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 59(6), 1161-1168.
- Zhu, F.** (2018). Triticale: Nutritional composition and food uses. *Food Chemistry*, 241, 468-479. doi: 10.1016/j.foodchem.2017.09.009