

ІНТРОГРЕСІЯ В МЕЖАХ TRITICEAE ЯК ДЖЕРЕЛО ТА ІНДУКТОР МІНЛИВОСТІ

Т.К. ТЕРНОВСЬКА¹, М.З. АНТОНЮК¹

Національний університет «Києво-Могилянська академія», вул. Сковороди 2, Київ, 04070, Україна

E-mail: ternovska@ukma.edu.ua, antonyuk.m@ukma.edu.ua

Автор для кореспонденції – Терновська Т.К., e-mail: ternovska@ukma.edu.ua

Штучну інтрогресивну гібридизацію в межах Triticeae використовують для розширення генофондів видів, що культивуються. Суттєві успіхи досягнуті перш за все для ознак стійкості до біотичних стресорів і якості продукції. Удосконалення методичної бази молекулярної генетики дозволяє тепер оперувати з сиквенсами послідовностей геномів/транскриптомів і порівнювати гібридні геноми в межах їхньої експресії з компонентами вихідних схрещувань. І це змінило підхід до оцінювання результату інтрогресії. Традиційно інтрогресія розглядалась на фенотипному рівні як прояв ознаки інтересу та на рівні нуклеотидної послідовності чужинної ДНК, наявної у інтрогресивній лінії. В сучасних роботах відбувається поступове зміщення уваги з констатації появи серед нащадків цільової ознаки до вивчення участі епігенетичних механізмів в її реалізації: метилування ДНК, участь транспозонів і некодувальних РНК. Ці процеси активуються самим фактом об'єднання двох різних геномів в одному гібридному і створюють додатковий рівень мінливості, що відбивається на формуванні цільового фенотипу. Наразі стає очевидним, що зміни на рівні нуклеотидних послідовностей і організації їхньої експресії можуть стосуватися як чужинних, так і власних генів реципієнтного геному.

Ключові слова: гібридний геном, аллополіплоїди, інтрогресія, родичі пшениці, цитологічна стабільність, генетична стабільність, епігенетичні механізми

Вступ. Пшеницю м'яку (BBAADD, $2n = 42$) широко вирощують у всьому світі. Щорічне отримання стабільних урожаїв необхідно, щоб людство відчувалося впевнено щодо достатньої кількості одного з головних продуктів харчу-

вання. Врожайність пшениці, як і інших сільськогосподарських культур залежить від умов вирощування і значно реагує на неоптимальні умови щодо наявності біотичних та абіотичних стресорів. Пластичність будь якого біологічного виду щодо можливості адаптації до неоптимальних умов існування ґрунтується на генетичному різноманітті виду. А про пшеницю з самого початку її генетичного вивчення пишуть, що її генетичне підґрунтя значно обмежено (Feldman et al., 2012; Wicker et al., 2021, Levy et al., 2022) через специфічні умови формування цього виду як аллогексаплоїда трьох диплоїдних видів Aegilops (Feldman et al., 2012; Pont et al., 2019; Cavalet-Giorsa et al., 2024; Zhang et al., 2016). Тому покращення пшениці через розширення її генофонду шляхом інтрогресивної гібридизації з другої половини 20-го сторіччя стало головною метою та інструментом її селекції (Kou et al., Mirzaghaderi et al., 2019; Geethanjali, 2024; Sharma et al., 2021).

Від самих своїх витоків інтрогресивна гібридизація мала одну і ту саму мету: об'єднати в одному організмі властивості двох різних організмів, тобто створити третій організм, кращий за обох вихідних. Практично одразу, від першого амфідиплоїда рафінобрасіка стало зрозумілим, що так не вийде. Результатом об'єднання двох геномів стає організм, властивості якого ми передбачити не можемо. Результатом робіт, які тривали не один десяток років, перш за все на злаках, стало два висновки: 1) Не можна додати до геному виду, який культивується, чужинний геном без того,

щоб він в цілому не здійснював негативний вплив на комерційну культуру. Навіть якщо одна ознака покращиться, багато інших погіршаться і комерційний сорт з амфідиплоїда не виходить. 2) Амфідиплоїди характеризуються високою нестабільністю. Їх не можна створити і підтримувати в незмінному вигляді. Ось з такими висновками фахівці підійшли до періоду, який можна назвати активна і цілеспрямована інтрогресивна гібридизація.

Методичну основу цього напрямку було створено на пшениці завдяки встановлення того факту, що пшениця, як гексаплоїд, володіє величезною толерантністю щодо відсутності в своєму геномі практично будь-яких хромосом, якщо ці відсутні хромосоми будуть заміщені на гомеологічні тобто подібні хромосоми з близькоспоріднених видів. З'явилися хромосомно-додані лінії, і їх у сполученні з моносомними лініями сорту Чайніз Сприн використали для створення хромосомно-заміщених ліній, на які покладали великі надії. Була спроба створити компендіум з таких ліній, де кожна хромосома будь-якого родича пшениці або додана до пшеничного геному (хромосомно-додані лінії), або заміщує пшеничну хромосому (хромосомно-заміщені лінії). Серії таких ліній намагались створити з хромосомами всіх принаймні диплоїдних родичів пшениці. Для кожної такої лінії треба було вказати, чи характеризується вона такою ознакою (ознаками), які відрізняють її від пшениці, що культивується в кращій бік. І з такого компендіума ліній планували черпати лінії з потрібними ознаками і переносити відповідні гени на генетичне тло комерційних сортів. Пік цієї роботи прийшовся на 1968–1973 роки, це два пшеничних конгреси, і незабаром ця робота зійшла нанівець. Чому? Тому що всі спеціалісти, хто створював такі лінії і, головне, намагався зберегти їх для подальшої роботи, переконались, що мати ці лінії в незмінному вигляді не вдається. Цей факт в ті часи не знайшов відображення в літературі, тому що ці спостереження – відсутність фенотипної стабільності серед рослин будь-якої інтрогресивної лінії – явно йшов всупереч нашим уявленням про лінію, про спадковість і мінливість. Тим більш, що в ті часи контролю піддавались лише дві характеристики: морфологічний або біохіміч-

ний фенотип і кількість хромосом. Кількість хромосом зберігалась, це контролювати легко. А фенотип змінювався. Стало зрозумілим, що розкласти всі хромосоми всіх родичів на окремі пшенично-чужинні лінії не вдається. І третій висновок, який не обговорювався тоді, був такий: 3) стабільність кількості хромосом у лініях з чужинними хромосомами не супроводжується стабільністю ліній за фенотипом. В той же час за результатами роботи з такими лініями було сформульовано четвертий висновок: 4) створення корисних інтрогресивних ліній ускладнюється головним чином через наявність в кожній лінії linkage drag, небажаних генів, зчеплених з корисними, і неповною генетичною компенсацією тих генів реципієнтного геному, які були заміщені на чужинні гени.

Небажані зчеплення намагались побороти. 70–80-ті роки стали роками інтенсивного створення ліній, які містили не цілі чужинні хромосоми, а лише їхні невеликі фрагменти. Причому добирали такі лінії, які характеризувались саме тими ознаками, що є бажаними (цільовими). Такі лінії створювали не лише для пшениці, а і для інших злаків, що культивуються: овес, рис, ячмінь тощо. Методи створення таких ліній були різними, однак у всіх випадках створювався вихідний гібрид між двома видами, один з яких ініціально визначався як реципієнтний, і це завжди був вид, що культивується. А другий вид планувався як донор корисної ознаки. Щодо компенсації, її адекватність перевірялась лише на фенотипному рівні. І без обговорення, за фактами, було прийнято наступний постулат для інтрогресивної гібридизації: 5) поява цільової ознаки у фенотипі реципієнтного організму є доказом перенесення чужинного генетичного матеріалу від донора. Писали по-різному. Спочатку це був генетичний матеріал. Потім в літературу широко увійшов термін «хроматин», який у статтях з інтрогресивної гібридизації застосовується досі. Те, що цей термін не є правильним, чітко довести стало можна лише під кінець XX – початку XXI сторіччя, коли було вивчено гістоновий компонент хроматину і його роль в реалізації генетичного коду (експресії генів) (Turner, 2000; Shahid, 2023; Simpson et al., 2023). Кінець XX сторіччя був відмічений широким залученням молекулярно-

генетичних маркерів і сучасних методів цитологічної візуалізації нуклеотидних послідовностей для доказу наявності у реципієнтному геномі нуклеотидних послідовностей чужинного походження (Kwiatek et al., 2019; Kwiatek et al., 2020; Bansal et al., 2020; Geethanjali et al., 2024). Тепер до цих методів долучився частковий або повногеномний сиквенс геному зразків або сиквенс екзонів (Bansal et al., 2020).

Доказом інтрогресії вважається експресія нащадками цільового фенотипу

Для переважної більшості статей характерним був і залишається такий логічний ланцюжок: якщо інтрогресивна лінія має цільову ознаку фенотипу і одночасно встановлено, що вона характеризується молекулярно-генетичним маркером, який є спільним для лінії і донора генетичного матеріалу (Lu et al., 2016; Zhang et al., Li et al., 2017; Li et al., 2025; He et al., 2025; Crespo-Heppera et al., 2017), або має чужинну хромосому або транслокацію, для якої вже показано, що її наявність в геномі родича пшениці забезпечує формування цільової ознаки (Li et al., 2020; Zheng, et al., 2016; Ren et al., 2022), це автоматично означає, що саме цей генетичний матеріал і контролює цільову ознаку. Це розгортання п'ятого постулату інтрогресивної гібридизації, наведеного у вступі, з залученням молекулярного рівня оцінок. Не піддавалось сумніву, що поява бажаної ознаки пов'язана з перенесенням саме чужинної ДНК, а механізмом такого перенесення може бути генетична рекомбінація між гом(е)ологічними послідовностями ДНК або транслокація, яка може бути і негемеологічною (Wang et al., 2022; Liu et al., 2012; Li et al., 2020; Hao et al., 2018, Yan, et al., 2025; Wu et al., 2025). А рекомбінація, за сучасними даними, може бути навіть внутрішньогенною (Coombes et al., 2023). Для індукування рекомбінацій традиційно використовують мутанти за геном *Ph*, інтерес до яких не втрачений досі (Li, et al., 2020; Danilova et al., 2017; Tian, et al., 2022; Gyawali et al., 2025; Türkösi et al., 2022). До того ж час від часу надходить інформація про здатність певних хромосом споріднених пшениці видів (крім відомого з самого початку роботи з віддаленими гібридами *Aegilops speltoides*) сприяти рекомбінації між гемеологічними хромосома-

ми і отримувати таким чином рекомбінантних нащадків з інтрогресіями (Wang et al., 2018). Наприклад, для диплоїдного виду *Psathyrostachys huashanica* Keng f. ex P.C. Kuo ($2n = 2x = 14$, NsNs), популярного в Китаї джерела корисних генів, створено нову транслокаційну лінію пшениці *P. huashanica* TR77 з подвійною складно організованою транслокацією (Li et al., 2020). Зроблено висновок, що вид здатний пригнічувати кон'югацію строго гомологічних хромосом. Судячи з результатів *in situ*-гібридизації, а також результатів вивчення нащадків з застосуванням спеціальних чипів з SNP-маркерами, рекомбінація дійсно відбулась між негомологічними хромосомами (Li et al., 2020).

В сучасних дослідженнях із залученням інтрогресивного матеріалу намагаються залучити до застосування всі доступні молекулярні засоби доказу наявності чужинних нуклеотидних послідовностей в геномах інтрогресивних похідних. Наприклад, спонтанну робертсонівську транслокацію T4S'S-4BL, від *Aegilops longissima*, що несе *Pm66* (ген стійкості до борошнистої роси), було виявлено та підтверджено за допомогою РНК-секвенування, молекулярного маркерного аналізу та гібридизації *in situ* (Li et al., 2020). Транслокаційна лінія пшениці 6PS WAT655, що несе фрагмент *Agropyrum cristatum* 6PS (0,81-1,00), демонструє високу стійкість до поширених фізіологічних рас смугастої іржі (CYR32 та CYR33). На хромосомі 6PS за допомогою аналізу специфічних молекулярних маркерів було картовано три транскрипти, пов'язані зі стійкістю до смугастої іржі. При схрещуванні пшениці м'якої з лінією 6P WAT655 і вивченні популяцій, що розщеплюються, доведено факт інтрогресії між геномом *A. cristatum* P та геномом пшениці. Цікаво, що згідно з результатами FISH фізичні позиції трьох генів були значно більш суміжними на хромосомі *A. cristatum* 6PS (0,81–1,00), ніж на однойменному фрагменті транслокаційної лінії (Zhang et al., 2021).

У порівнянні з 80–90 роками і самим початком ХХІ сторіччя тепер відчувається поступова втрата інтересу до інтрогресивної гібридизації як способу покращення видів, що культивуються, за рахунок чужинного генетичного матеріалу. І хоча кількість наукових груп, які працюють в даному напрямку скорочує-

тсь, не можна не бачити, що створені до сьогодні амфідиплоїди пшениці та дикорослих носіїв корисних ознак дали рослинний матеріал для подальшої селекційної проробки на сполучення цільової ознаки і продуктивності рослини. Подібні роботи тривають досі перш за все для стійкості до захворювань (Ali et al., 2016; Crespo-Herrera et al., 2017; Cui et al., 2021; Tong et al., 2024; Wang et al., 2022) та ознак якості та кількості продукції зерна (Johansson et al., 2024; Yang et al., 2019; Kumar et al., 2019; Hu et al., 2024; Li et al., 2023; Wang et al., 2017; Dai et al., 2023; Djanaguiraman et al., 2019; Zhang et al., 2024). До них поступово додаються ознака стійкості до абіотичних стресів (Djanaguiraman et al., 2019; Placido et al., 2013; Gudi et al., 2024; Wu et al., 2023). Продовжується створення серій ліній з доданими або заміщеними хромосомами, і в якості донорів залучаються все нові і нові представники *Triticeae* (Liu et al., 2019; Tian et al., 2022; Li et al., 2025; Liu et al., 2022), в тому числі алополіплоїдні, *Thinopyrum elongatum*, *Thinopyrum ponticum*, *Thinopyrum intermedium* (Wang, et al., 2022; Tounsi et al., 2024; Wu et al., 2024; Liu et al., 2017; Guo et al., 2023; Wang et al., 2019; Li et al., 2025; Jia et al., 2022; Li et al., 2016).

Так, можна навести чимало прикладів перенесення чужинних генів стійкості до захворювань до геному, наприклад, пшениці м'якої, для інших видів є приклади. Логіка перенесення фенотипу на генотип реалізується завжди. Хоча з часів Менделя знаємо, що не можна робити однозначний висновок про генотип на основі фенотипу. Але це мейнстрим. Наприклад, хромосомно-заміщену лінію пшенично-житню лінію 2R (2D) з житнім геном *PmYT9*, охарактеризовано як стійку до борошнистої роси. Ген *PmYT9* було картовано на інтервалі 14,55 Мб на 2RL, тобто на референтному геномі. Якщо на пшениці створена гомозиготна транслокаційна лінія з геном *PmYT9* (Yan et al., 2025), чи означає це, що її стійкість до борошнистої роси контролюється саме цим геном? Це не доведено. За участю інтрогресивних ліній генетичний аналіз не виконувався. Але так прийнято, коли працюють з матеріалом інтрогресивного походження. Ми не знайшли поки жодної роботи, де було б наведено з застосуванням сучасних методів

роботи з послідовностями нуклеотидів та їхньої експресії. Доказова база того, що саме нуклеотидна послідовність чужинного походження без залучення епігенетичних механізмів реципієнтного геному відповідає за експресію бажаної ознаки. Подібних робіт немає хоча б тому, що для забезпечення таких доказів потрібно створювати популяції, що розщеплюються, від схрещування зразка-реципієнта чужинного генетичного матеріалу зі зразком-донором чужинної ознаки. А потім оцінювати ці популяції в трьох аспектах: вираз цільової ознаки на рівні фенотипу, перевірка послідовності нуклеотидів, яку вважаємо відповідальною за вираз ознаки у виду-донора і стан епігенетичної складової цього контролю. Як би багато не писали, що сучасні методи секвенування ДНК для геному чи екзому є достатньо недорогими, проте секвенувати ДНК всіх членів картувальної популяції виявляється все ж процесом коштовним. Тому принаймні для пшениці, яка у якості суб'єкта інтрогресивної гібридизації досі посідає перше місце, подібного роду експерименти поки ще не виконувались. Якщо так, то питання про те, наскільки передача послідовностей нуклеотидів від донору до реципієнта без участі епігенетичних процесів, які, за здоровим глуздом, будуть забезпечуватися реципієнтним геномом, залишається відкритим. І ми підходимо до висновку, що бажаний результат інтрогресії реалізується не просто передачею критичної нуклеотидної послідовності від донора до реципієнта, а саме це дослідники намагаються довести за допомогою численних інструментів виявлення таких послідовностей, а взаємодією цієї послідовності і з ДНК, і з продуктами експресії реципієнтного геному.

Які зміни є головними — за гібридизації чи за поліплоїдизації?

Саме через відкриття значення епігенетичних механізмів в доведенні генотипу до фенотипу відновився інтерес до наслідків об'єднання різних геномів в гібридний та в амфідиплоїдний геном (de Tomás et al., 2023). Відновлення інтересу почалось трошки раніше, в кінці минулого сторіччя. Без сумнівів, ініціювала інтерес відома стаття Барбари Мак-Клінток (McClintock, 1984) про геномний шок,

який переживають геноми, які були самостійними, а потім об'єдналися у складі гібридного геному. Однак стаття 1984 року, а інтенсивно цитувати її стали в кінці 90-х. Гадаємо, головним чинником відновлення інтересу стала поява молекулярно-генетичних інструментів, які дали можливість порівняти вихідні геноми з гібридним і за розмірами геномів, і за окремими нуклеотидними послідовностями, і за транскриптомами. Одночасно на кількох експериментальних моделях було показано колосальне значення в біологічній еволюції саме гібридизації, тобто об'єднання різних геномів через гібриди в амфідиплоїди, тобто алополіплоїди. Лише поліплоїдизація як повногеномна дуплікація (автополіплоїдизація) такого значення не має (Deb et al., 2023; Tikhenko et al., 2024; Xu et al., 2014). І в останні роки термін Барбари МакКлінток «геномний шок» став замінятися терміном «взаємодія геномів». На межі двох сторіч знову стали вивчати віддалені гібриди і амфідиплоїди вже на рівні скринування геномів батьків і продуктів гібридизації. Залучили нові рослинних об'єкти, які виявились більш зручними моделями у порівнянні з пшеницею з її численними родичами: *Trogopogon* (Tate et al., 2006), *Spartina* (Salmon et al., 2005), *Brassica* (Song et al., 1995), *Gossypium* (Wendel et al., 2002). І саме амфідиплоїди, які є алополіплоїдами, стали головною моделлю, на якій вивчали наслідки взаємодії геномів.

Звісно, прямий внесок гібридизації і алополіплоїдизації у структуру і функцію геномів, фенотип, пристосованість залишаються не повністю зрозумілими. Однак роботи з вивчення віддалених гібридів і знову створених алополіплоїдів, їхнє порівняння з давно існуючими алополіплоїдами того самого геномного складу дали можливість окреслити тенденції варіювання геномів у негайно сформованих алополіплоїдах, виявили переваги алополіплоїдів перед диплоїдними гібридами F_1 за різними ознаками, включаючи пристосованість, і поставили питання про механізми, які лежать в основі цієї еволюційної перспективності гібридних геномів перед вихідними геномами (Tikhenko et al., 2024; Soltis et al., 2009; Adams et al., 2007; Alix et al., 2017).

Тобто після доведення факту першочерговості гібридного геному перед автополіпоїди-

зацією для еволюційної перспективи видоутворення тема взаємодії геномів стала дуже актуальною і непростю, а інтрогресивна гібридизація з галузі практичного значення перейшла певною мірою в галузь фундаментальних досліджень. Тому що стало зрозумілим, що експериментальне відстеження наслідків взаємодії різних геномів, які увійшли до складу єдиного геному і проходять етап адаптації, дасть змогу зрозуміти механізми, які лежать в основі потенціалу гібридних геномів як ще одного першоджерела генетичної мінливості разом з мутаціями. Звісно, якщо не брати до уваги того, що поліплоїдизація, принаймні автополіплоїдизація, також є мутацією, геномною. Центральним молекулярним процесом після об'єднання геномів стає переналаштування регуляторних мереж генів, що може бути відстежено за транскриптомом (Behling et al., 2022).

Вивчали синтетичні лінії гексаплоїдної пшениці (SHW), амфідиплоїди між тетраплоїдною пшеницею та видом *Ae. tauschii*, донором субгеному D пшениці м'якої. Пізні геноми SHW дають різний внесок до фенотипу синтетичних амфідиплоїдів між *T. turgidum* та *Ae. tauschii* (Jighly et al., 2018). Однак фенотипи, що спостерігаються у *Ae. tauschii*, не завжди відновлюються в лініях SHW, можливо, через міжсубгеномні взаємодії. РНК-секвенування чотирьох ліній SHW та їхніх відповідних тетраплоїдних та диплоїдних батьків у десяти тканинах та трьох біологічних повторностях з використанням понад 18 000 триад свідчить про масове пригнічення гомеологів D-субгеному у SHW (Vasudevan et al., 2023). Тобто, фенотипний результат буде залежати саме від комбінації компонентів схрещування і може зовсім не змішуватися в бік кращого з батьків (Dreisigacker et al., 2024; Heet et al., 2022). Різниця у відносному рівні експресії гомеологів, відомі як зміщення експресії гомеологів, широко спостерігаються в алополіплоїдах (Glombik et al., 2025). Вивчали гомоплоїдні гібриди і алотетраплоїди між *T. urartu* (AA) та *Ae. tauschii* (DD). Виявлено чіткі переваги алотетраплоїдів над диплоїдними гібридами F_1 за кількома морфологічними ознаками, включаючи пристосованість. Виявляється не лише субгеномно- а і хромосомно-упереджена експресія генів (Sha et al., 2023).

Звідки взагалі взялось це переконання у виникненні нової мінливості у гібридних геномах стосовно батьківських компонентів схрещування? Із спостережень за фенотипами гібридів та їхніх нащадків. Серед них реєструвались такі градації прояву ознак, які не були властиві жодному з компонентів схрещування. Для позначення цього явища використовували термін «трансгресивна сегрегація». Це давнє поняття, яке саме й демонструє вихід мінливості у гібрида за межі мінливості батьківських видів. Згодом почали вживати «novelty» (новітня ознака) — це більш сучасний термін.

Генетичній мінливості, яка супроводжує віддалену гібридизацію, може піддаватися реципієнтний геном

Інтрогресія завжди розглядалась як джерело генетичної мінливості. А генетична мінливість це зміна у послідовності нуклеотидів у тому фрагменті ДНК, від якого залежить експресія генів. Тому коли перестали приховувати факт появи новітніх ознак у інтрогресивних ліній, стали шукати, що саме відбувається в геномах з інтрогресіями, коли серед нащадків виникали новітні градації ознак.

Тим часом накопичувались факти, які не можна було пояснити доведеною наявністю чужинних послідовностей нуклеотидів, переданих від донора до реципієнта або супутньою мутацією чужинного фрагмента або реципієнтної ДНК. Зробимо огляд таких фактів.

1) Неоднорідність гібридів F_1 від схрещування негетерогенних батьків. Для кращого розуміння формування алополіплоїдів було проаналізовано 4 різні комбінації пшениці (*T. aestivum*) та жита (*Secale cereale*), всього 12 гібридів F_1 та 12 створених з них амфіплоїдів. Гібриди і амфідиплоїди порівнювали з батьківськими рослинами за допомогою ПЛР-аналізу з використанням 150 маркерів SSR (single sequence repeat) пшениці та FISH-аналізу (fluorescent *in situ* hybridization) з використанням специфічної для жита повторюваної послідовності (pSc200) як зонда. Дев'ять SSR-маркерів ампліфікували специфічні для жита фрагменти різного розміру, які містили регуляторні елементи в тому числі промотори. Деякі з цих фрагментів були ампліфіковані з усіх 24 зразках, тоді як інші були ампліфіковані тільки у деяких зразках.

Це треба пояснювати елімінацією житньої послідовності або модифікацією ДНК. Кожен зі 150 SSR-маркерів показав мікросателітну варіацію у потомстві, специфічну для конкретної комбінації схрещування. FISH-сигнали pSc200 були еліміновані з теломер(и) конкретних хромосом для одних комбінацій схрещування та розширені в інших. Висновок авторів: різний генетичний фон батьків, здається, впливає на зміни геному під час алополіплоїдизації (Tang et al., 2008). Отже взаємодія між геномами у наявності.

Додамо приклад з іншої родини, хрестоцвітних. Отримано гібрид між природною *Brassica napus* та синтетичною рослиною того самого геномного складу. Секвенування дванадцяти сестринських рослин F_1 , які за першим законом Менделя мають бути генетично однорідними, виявило п'ять випадків, коли обидва батьки несли різні гомозиготні алелі, але гетерозиготні геноми F_1 не були ідентичними гетерозиготами, як очікувалося. Виявлені спонтанні перебудови геномів, ідентифіковані на різних, окремих рослинах F_1 , були наслідком гомеологічних обмінів або інших перебудов геному. Варіанти включали делеції, варіації числа копій генів, розбіжні картини метилювання та інші структурні зміни у великій кількості генів і, можливо, були причинно-наслідковими подіями для несподіваних фенотипних варіацій між окремими рослинами-сестрами F_1 . Наприклад, демонстрували сильну розбіжність висоти рослин і площі листя (Orantes-Bonilla et al., 2022).

2) Різні чужинно-додані лінії з однією і тією самою чужинною хромосомою відрізняються одна від одної. Було проаналізовано шість дисомно доданих ліній *T. aestivum*/Ag. *cristatum* за морфологічним фенотипом, геномної гібридизації *in situ* (GISH), SSR-маркерів з ABD-геномів пшениці та STS-маркерів (sequence tagged site) з P-геному пирію. Показано, що хромосома 6P зазнала очевидних перебудов у різних доданих лініях. Ці додані лінії були класифіковані на чотири типи на основі порівняльного картування: 6PI, 6PII, 6PIII та 6PIV. Різні типи хромосоми 6P мали різні бажані гени. Наприклад, тип 6PI, що включав три додані лінії, містив гени, що надають велику кількість зерен на колос та стійкість до борошнистої

роси, важливі ознаки для покращення пшениці (Han et al., 2014). Дві чужинно-додані лінії wheat-*Ag. cristatum* 6P розрізняються за кількома ознаками. Дані сиквенсу і транскриптомний аналіз показали, що різниця стосується хромосоми 6P, а не пшеничного фону. Це одонуклеотидний поліморфізм, інделі та диференційна експресія генів. Генетична варіабільність сконцентрована усередині плечей і проксимальному регіоні (Yang et al., 2023).

3) Нашадки ліній з чужинними хромосомами, які їх втратили, характеризуються генетичною мінливістю. Перша для рослин робота цього напрямку: серед нащадків 43-хромосомних пшенично-житніх доданих ліній 2R та 5R були 42-хромосомні рослини без специфічних для цих хромосом ALFP- (amplified fragment length polymorphism) та MSAP (methylation-sensitive amplification polymorphism) маркерів (Fu et al., 2013), отже чужинної хромосоми в складі геному не було. Проте частина гексаплоїдів демонструвала значні генетичні (прямий сиквенс варіабільних компонентів AFLP спектрів) та епігенетичні зміни (сиквенс варіабільних компонентів MSAP-спектрів). Для пояснення феномену спочатку залучили більш ранній термін криптична інтрогресія. Тобто інтрогресивний фрагмент є, проте маленький-маленький і не визначається доступними методами. Однак на фенотип впливає. З часом довелося визнати, що наслідком інтрогресивної гібридизації може бути не просто перенесення чужинного фрагмента ДНК від донора до реципієнта. Ці наслідки можуть бути результатом якихось молекулярних процесів, які індукувались наявністю чужинного хроматину і не згасли після його зникнення. Тобто інтрогресія визнається промотором генетичної мінливості.

Дуже вдалою і продуктивною моделлю для таких пошуків стали глютенінові гени злаків. Поява нових глютенінових алелів була зареєстрована серед нащадків від статевої гібридизації пшениці і жита. За результатами сиквенсу ДНК було показано, що нові алелі характеризуються делецією внутрішньої частини гена (один повтор з двох і послідовність між ними). У якості механізму запропанували нелігітимну рекомбінацію (Yuan et al., 2014).

4) Лінії з чужинним хроматином можуть бути джерелом розширення мінливості реципієнтного геному. В чужинно-доданих ліній пшениці сигнал від центромерного ретротранспозона CRW сильно редукується і навіть втрачається. Тотальна втрата послідовностей CRW і одночасна наявність центромерного гістона CENH3 (маркер центромери) в таких лініях дає можливість припустити, що центромери формуються *de novo*. Тобто йде перебудова структури хроматину реципієнтного генома через появу нових центромер, що є сильним промотором хромосомних структурних перебудов. Драйвер перебудов – наявність чужинного генетичного матеріалу (Guo et al., 2016).

Каріотипування двох ліній трітикале (*T. aestivum* × *S. cereale*) АД за допомогою послідовних FISH та GISH показало, що хромосоми D-геному були повністю еліміновані, а всі хромосоми субгеномів А, В та R збережені в обох лініях, але значно перебудовані, зокрема хромосоми 5-ї та 7-ї гомеологічних груп пшениці (Li et al., 2015).

Досліджували житньо-додані лінії 1R–7R пшениці і відповідних гексаплоїдних трітикале, в яких R-хромосоми заміщують хромосоми D-геному, на наявність генетичних та епігенетичних змін. Використали експресовані послідовності з простим повтором, а також AFLP, MSAP. Виявили різноманітні зміни в первинній структурі геному, зміни в ступені та характері метилювання геномної ДНК реципієнта. Введення різних хромосом жита до геному реципієнта може викликати різні генетичні та епігенетичні зміни. Генетичний фон батьків є важливим фактором генетичної та епігенетичної мінливості, викликаній додаванням чужинних хромосом (Zheng et al., 2016).

Секвенували 17 гексаплоїдних інтрогресивних ліній *T. aestivum*/*Amblyopyrum muticum* та батьківських ліній. В термінах нуклеотидних послідовностей доведено абсолютно, що зміни відбуваються в генах реципієнта – пшениці. Адже саме пшеничні гени приймають до свого складу інтрогресовані сегменти. Як це вплине на фенотип, ще будуть вивчати, однак за суттю зареєстровано факт інсерційного мутагенезу пшеничних генів інтрогресованими фрагментами (Coombes et al., 2023). І тут

виникає питання: якщо такий мутантний ген забезпечить стійкість реципієнта до, наприклад, якоїсь хвороби, ми будемо вважати, що розширили генофонд пшениці м'якої за рахунок чужинних генів чи як?

Було використано 6000 геномних локусів для вивчення трьох стабільних рекомбінантно-інбредних ліній, що пішли від схрещування *Oryza sativa* x *Zizania latifolia*. За даними аналізу з використанням AFLP показано, що вміст інтрогресивної ДНК становить менше 0,1 % геному рису, а *de novo* варіації у його геномі спостерігали для 30 % вивчених локусів на всіх трьох лініях. Результати було підтверджено за допомогою гел-блот гібридизації і секвенуванням варіативних фрагментів AFLP. BLAST аналіз показав, що зміни торкнулись білоккодувальних послідовностей, транспозонів і послідовностей з невідомою функцією. Варіації виникали як зміни основ та інделі і були виявлені у всіх 12 хромосомах рису (Wang et al., 2005).

Багато інформації для роздумів дають результати вивчення соматичних гібридів за участю споріднених родів. Власне кажучи, перші сигнали про індукцію мінливості реципієнтного геному за рахунок інтрогресій надійшли саме з результатів соматичної гібридизації. В інтрогресивних лініях *T. aestivum*/*Ag. elongatum*, які пішли від соматичного симетричного гібриду, спостерігали появу нових алелів високомолекулярних глютенінів (HMW-GS), які являли собою усічені варіанти батьківських алелів (Liu et al., 2007). Лише два алелі відповідали алелям пирію. Решта були новими. Один алель був результатом точкової мутації пшеничного гена, ще два — результат нерівного кросинговеру з утворенням усіченого пшеничного гена, шість алелів — результат рекомбінації між пшеничним і пирійним геном.

Порівнювали експресовані послідовності сорту м'якої пшениці та його асиметричної соматичної гібридної лінії. Реєстрували численні зміни у лінії стосовно вихідного генотипу: нуклеотидні заміни, інделі зареєстровано як в кодувальних послідовностях, так і в нетрансльованих областях, хоча в першому випадку змін менше. Вони відбувались не лише в хромосомах з чужинним фрагментом, а і в хромосомах, які здавались інтактними щодо інтрогресій.

Частоти змін для двох випадків були порівняними. Нуклеотидні заміни та інделі були гетерогенними для хромосом як різних геномів, так і різних гомеологічних груп (Wang et al., 2018).

Широкі фенотипні варіації виникли у похідних асиметричної соматичної гібридизації м'якої пшениці та пирію (*Th. ponticum*). Результати каріотипування показують, що шість ліній подібні до їхнього батьківського сорту пшениці, але GISH-аналіз виявив наявність низки коротких інтрогресивних сегментів хроматину пирію. Профілювання ДНК показало багато генетичних та епігенетичних відмінностей, включаючи делеції послідовностей, змінену експресію генів, змінені картини метилювання цитозину та реактивацію ретротранспозонів. Одночасно було оцінено ступінь генетичної та епігенетичної варіації, зумовленої підтримкою батьківських клітин пшениці (без інтрогресій) в культурі тканин. І було показано, що вона значно нижча, ніж була зареєстрована в інтрогресивних лініях. Отже 10 років тому було показано роль інтрогресій як індукторів генетичної мінливості у реципієнтному геномі (Liu et al., 2015).

В одній із статей з циклу робіт, присвячених схрещуванню рису посівного з дикорослими видами рису стверджується, що справжньої зиготи від злиття двох гамет віддалених видів не утворювалось (Wang et al., 2013). Просто з боку чоловічої гамет відбувалась активація розвитку зиготи з генотипом жіночого компонента. Нашадків такого схрещування автори називають інтрогресивними і констатують величезні зміни в геномі рису посівного, порівнюючи результати секвенсу жіночого компонента схрещування і генома отриманих після «схрещування» ліній (Wang et al., 2013). Висловлено припущення, що запилення чужинним пилом активує в організмі, що утворився, рух транспозонів, які і запускають генетичну і епігенетичну мінливість (Wu et al., 2015; Wang et al., 2009).

5) У віддалених гібридах F_1 та амфідиплоїдах генетичні зміни відбуваються в будь-якому з батьківських геномів. Ретельне вивчення поліплоїдів на кількох моделях показало, що процеси у гібридному геномі йдуть цілком певним шляхом і цей шлях диктується саме

об'єднанням геномів, кожен з яких був самостійним і самодостатнім до об'єднання. Поліплоїдизація створює значну надмірність у геномі, тим самим відкриваючи можливість для змін, які сприяють розвитку нових фенотипів в тому числі важливих для адаптації. Вивчали поліморфізм за розташуванням диспергованих повторів у тритикале і пшенично-житніх доданих лініях. Зникають повтори як пшеничного, так житнього походження. Проте у доданих ліній порівняння з гексаплоїдними тритикале, які за суттю є хромосомно-заміщеними організмами, переважає зникнення саме житніх повторів. І те саме відбувається з кодувальними послідовностями геному (Tomás et al., 2012). Численні перебудови геному показує вивчення октоплоїдних тритикале, що походять від схрещування і наступної амфідиплоїдизації пшениці м'якої та жита. В ранніх поколіннях (F_5 та F_8) втрачаються хромосоми, перш за все 4R та 5R, змінюється картина розташування гетерохроматинових ділянок, релокація транспозонів. У хромосомах жита падає вміст теломерного гетерохроматину порівняно з батьківським житом. Для транспозонів *Ty1-copia* та *Ty3-gypsy* за допомогою FISH виявлено додаткові розташування цих ретро-транспозонів, яких не було в хромосомах батьківських видів. Аналізи ISSR (Inter Simple Sequence Repeat), IRAP (Inter-Retrotransposon Amplified Polymorphism) та REMAP (Retrotransposon-Microsatellite Amplified Polymorphism) показали значний поліморфізм у електрофоретичних спектрах компонентів ампліфікації. Все це демонструє масштаби перебудови геному і вони стосуються геномів обох учасників схрещування (Kalinka et al., 2018).

Три октоплоїдні зразки *Trititrigia* з високою стійкістю до смугастої іржі, борошнистої роси та попелиці були відібрані з гібридного потомства між *Th. intermedium* та пшеницею м'якою. Методи GISH, FISH та McGISH показали, що всі вони мають 42 хромосоми пшениці та 14 хромосом *Th. intermedium*, які в різних сполученнях отримали хромосоми всіх трьох субгеномів пирію, J, JS та St. На хромосомах пшениці 1A, 6A, 6B, 2D та 7D були виявлені різні типи хромосомних структурних варіацій (Cui et al., 2021).

За допомогою GISH та молекулярних маркерів хромосомну та молекулярно-генетичну/епігенетичну нестабільність трьох триплоїдних гібридів F_1 від міжвидового схрещування видів з дивергентними геномами було доведено *Oryza*. Було оцінено транскрипційну та транспозиційну активність кількох транспозонів та стабільність метилювання їх фланкуючих ділянок. Всі триплоїдні гібриди стабільні за кількістю хромосом. Стохастичні зміни як у послідовності ДНК, так і в метилюванні відбувалися у всіх рослинах. Зміни метилювання відбувалися з нижчими частотами, ніж генетичні зміни. Зміни метилювання ДНК відбувалися більшою мірою в геномних локусах, що фланкують транспозони, ніж у випадково відібраних локусах. Транспозиційна активність виявлялася залежною від генетичного контексту. Висновок авторів — створені гібриди є джерелом численних різноманітностей для потенційного використання в генетичному вдосконаленні рису (Wu et al., 2015). І нова мінливість у гібридному геномі може виникати не лише за рахунок зміни послідовності нуклеотидів, тобто виникнення нових алелів. Іншим джерелом мінливості є взаємодія генів, які зустрічаються разом в гібридному геномі, в той час коли у вихідних геномах вони були поодинокі.

Результати великої роботи було оприлюднено в 2023 році. Вивчали експресію 18 тисяч генів у різних нащадків синтетичних пшеничних гексаплоїдів від схрещування виду з геномом AABB з різними зразками егілопса Тауша, це геном D. І було з'ясовано, що фенотипні переваги егілопса Тауша, задля яких це схрещування і виконувалось, частіше за все не відновлюється в амфідиплоїді. РНК-seq чотирьох ліній SHW та відповідних їм тетраплоїдних та диплоїдних батьків у десяти тканинах та трьох повторностях використання понад 18 000 триад свідчить про масове замовчування гомеоалелей D-субгеному в SHW (Vasudevan et al., 2023). А отримували амфідиплоїди саме для того, щоб експресувались рівноправно гени обох батьків.

Гібридизація, поліплоїдизація та інтрогресія є індукторами епігенетичної мінливості.

Основним проявом геномного шоку є перепрограмування експресії генів у всьому геномі

(McClintock, 1984; Zhang et al., 2023; Zhang et al., 2016). Відновлення інтересу до молекулярно-генетичних процесів, які відбуваються при гібридизації і поліплоїдизації, не в останню чергу пов'язані з тим, що дослідники отримали інструмент виміру результатів – стало можливим вивчати транскриптоми. Багато матеріалу давало вивчення саме пшениці, адже вона є природним алогексаплоїдом і може бути ресинтезована для потреб експерименту, а також деполіплоїдизована, тобто один з субгенів видаляється з гексаплоїда (Kerber, 1964). Результати профілювання транскриптомів у серії природних і штучно створених пшеничних амфідиплоїдів різного субгенного складу та їхніх батьків показали тканино-специфічні відмінності в експресії ортологів у всьому геномі. Це і забезпечує асиметрію транскриптомів в синтетичних тетраплоїдах. Надзвичайно упереджена експресія гомеологів може швидко відбуватися після алотетраплоїдизації, і ця тенденція ще більше посилюється в процесі доместикації та еволюції поліплоїдних пшениць (Wanget al., 2016; Zhang et al., 2023).

Більш детальну інформацію дають дослідження інтрогресивних ліній (Li et al., 2020; Coombes et al., 2023; Dong et al., 2020). Знижений рівень експресії в них демонструють саме чужинні ортологи, які замінили пшеничні у реципієнтному геномі. А знову виниклі гени взагалі експресуються рідко (Coombes et al., 2023; Dong et al., 2020). Аналогічні результати дають роботи з соматичними гібридами (Liu et al., 2015).

Одною з перших та сильних щодо логіки експерименту і пояснень до результатів була стаття про вплив телосоми ячменю на експресію генів пшениці і ячменю (Rey et al., 2018). Тут порівнювали тріади, тобто транскриптоми ячменю, пшениці та лінії, де до геному пшениці додана телосома ячменю 7HL. Було можливим оцінити транскриптоми як для генів 7HL, коли вони перебувають на неприродному генетичному фоні, так і для генів пшениці у присутності 7HL. Близько 42 % (389/923) генів 7HL транскрибувались по-іншому, ніж у нативному геномі ячменя. А для пшеничного геному це було лише 3 % (960/35301) генів. Диференційно транскрибовані гени пшениці були розподілені по всьому геному. Гени яч-

меню з підсиленою (up) регуляцією були розташовані, як правило, в проксимальній частині плеча 7HL. Гени зі зніженою (down) регуляцією експресії були зосереджені в дистальній частині. Виходить, що up-регуляція властива генам з основними клітинними функціями, саме вони знаходяться в проксимальній частині хромосоми. В результаті гени, що кодують основні клітинні функції, мали тенденцію до транскрибування, в той час як гени, що кодують специфічні функції, замовчувались (Rey et al., 2018).

Зміна в транскрипції генів може стосуватися не лише реципієнтного геному, а і доданих до нього (або заміщених) чужинних хромосом. І це не може не відбиватися на цільовому фенотипному результаті. У двох хромосомно-доданих вівсяно-кукурудзяних лініях більшість генів кукурудзи демонстрували кукурудзяно-специфічну транскрипцію. Однак чверть з них були диференційно експресованими генами (DEG, differentially expressed genes) у порівнянні з їхньою експресією у нативному геномі кукурудзи. Інформацію для роздумів надає той факт, що більш диференційно експресованими виявляються висококонсервативні ортологи і синтенічні гени у порівнянні з менш консервативними. DEG для доданих хромосом частіше характеризувалась супресією, ніж активацією крім генів періцентромерної області (Dong et al., 2018).

Експресія генів регулюється. Наші сучасні уявлення про регуляцію експресії генів виходять на чотири епігенетичні механізми: метилювання ДНК, модифікація гістонів плюс участь у формуванні хроматину різних гістонових варіантів, участь некодувальних РНК в регуляції експресії і участь транспозонів як у формуванні структури хроматину, так і в контролі експресії генів через некодувальні РНК. Ці молекулярні механізми настільки взаємопов'язані та взаємопрониклі, що утворюють регуляторну мережу, в якій складно вказати той механізм, що саме він є пусковим. Умовно, з певними застереженнями, у якості такого механізму запропонуємо метилювання ДНК.

Робота починалась на штучно створених алополіплоїдах з залученням соматичних гібридів і велась досить інтенсивно, адже методично вона складною не є. Варіації у мети-

лювання ДНК виявляли завжди. Обговорюється нерівноправність батьківського і материнського компонентів ядра щодо залученості у метилюванні, активне метилювання транспозонів, зв'язок генетичної нестабільності з гіпометилюванням. Принаймні появу епіалелей пов'язують саме з метилюванням ДНК через вплив наслідків цього процесу на експресію генів (Qiu et al., 2017; Liu et al., 2015; Bhat et al., 2020). Дві статті відокремлюються від інших. Перша 2006 року. Вивчали три інтрогресивні лінії *Oryza sativa* L./*Zizania latifolia* (Donget et al., 2006). У всіх них на якихось цільових фрагментах по всіх 12 хромосомам рису методом MSAP виявили зміни картини метилювання. Друга 2009 року (Wang et al., 2009). Посівний рис запилювали пилом *Oenothera biennis* і стверджується, що в геномах нащадків чужинних фрагментів не було. Все одно отримали лінію рису Мутатор, яка давала нащадків з різними мутаціями. І було показано, що в лініях геть змінена картина метилювання цитозинів у порівнянні з вихідним геномом рису і у наявності активність деяких транспозонів. Тобто відбулись епігенетичні зміни внаслідок просто запилення без структурних перебудов і порушення генетичних меж геному риса.

Ми зараз настільки захопились епігенетиною, що про ДНК з її нуклеотидними послідовностями стали якось забувати. І на виразному прикладі хочеться показати зв'язок між генетичною і епігенетичною мінливістю, який показує, що головною все одне є ДНК. В статті 21-го року (Xu et al., 2021) стверджується, що геномний шок, який виникає внаслідок соматичної асиметричної гібридизації сортів пшениці, спричиняє генетичні зміни у геномі гібрида в термінах інделі і заміщення нуклеотидів. Останні призводять до наявності певних переваг у використанні синонімічних кодонів (synonymous codon usage bias, SCUB). Частоту змін кодонів на хромосомах з інтрогресованим фрагментом порівняли з гомологічною хромосом без такого фрагмента і виявили, що вплив фрагмента не локальний, вплив розповсюджується на всі хромосоми геному. Однак SCUB відбувається у послідовностях, що фланкують інделі, більш інтенсивно, ніж

у послідовностях, які інделі не фланкують і це стосується як хромосоми з фрагментом, так і хромосом без фрагмента. Найцікавіше те, що найбільш частими були такі синонімічні заміни, які підготовляють метилювання ДНК. Тобто нуклеотидні заміщення створюють такі нуклеотидні контексти, які метилюються. Бачимо чіткий і зрозумілий зв'язок між змінами у послідовності нуклеотидів та епігенетичними змінами (метилювання ДНК). Інделі є — фланкуюча ДНК метилюється, а це завжди пов'язано з ремоделюванням хроматину для його замовчування (Xu et al., 2021).

Щодо участі такого епігенетичного механізму як модифікація гістонів найбільш рання інформація надійшла про феномен фенотипного домінування генів ядерцевого організатора (Silva et al., 2008; Pikaard, 2000). У еукаріотичних клітинах конденсована хромосомна ДНК (гетерохроматин) є одним з ключових регулюючих мотивів, що беруть участь у замовчуванні генів (Handa et al., 2018). Тандемні повтори активних генів рРНК в ядерці демонструють типові характеристики еухроматину, включаючи метилювання гістонів H3K4 і гіперацетилювання гістонів H3 і H4. На відміну від цього, замовчувані гени рРНК виглядають як гетерохроматин, який формується через метилювання ДНК, метилювання H3K9 та гіпоацетилювання гістонів (Guo et al., 2014). Докази на сьогоднішній день свідчать про те, що ці функції, що змінюють хроматин, важливі і створюють епігенетичний регуляторний ланцюг. Цей ланцюг активно вивчається на модельних організмів, проте злаки до них не належать.

Вивчення епігенетичних змін у продуктах інтрогресивної гібридизації на сьогодні привело до деяких узагальнень: 1) Вплив на експресію реципієнтного геному пшениці розрізняється для чужинних хромосом з різних гомеологічних груп. 2) Змінюється експресія не тільки реципієнтного, а і чужинного хроматину. 3) Вплив одних і тих самих чужинних хромосом на експресію реципієнтного геному залежить від генотипу останнього. Думаємо, і для різних видів — донорів чужинних хромосом розрізняється також, порівняння ми ще не бачили. Як бачимо, висновки цілком пе-

рекликаються з такими, зробленими для особливостей генетичної мінливості для інтрогресивних нащадків.

Ще два механізми епігенетичних змін, участь транспозонів і некодувальних ДНК, — злаки це не той об'єкт, який дає матеріали для обговорення. Якщо статті і з'являються, тиражуються все одні і ті самі феномени і випадки. Так, для пшениці обговорюється роль транспозонів при формуванні природних алогексаплоїдів взагалі (Yaakov et al., 2012; Zhao et al., 2011), а також їхня участь у формуванні 3D структури ядра і хромосомних територій, це з застосуванням транслокаційної хромосоми 1RS/1BL (Jia et al., 2021).

На інтрогресивних лініях Чайніз Сприн/*Leymus racemosus* отримано раноквітучі рослини і доведено, що це є наслідком інсерції 131-bp miniature inverted-repeat transposable element (MITE) у промотор гена *vrn-A1*, від якого у пшениці залежить цвітіння. Це не епігенетичний вплив, це інсерція в промотор з утворенням нефункціонального алеля. Але на виході — новітня ознака. І чужинний ген ні до чого, хоча лінія має інтрогресивне походження (Gorafi et al., 2016).

Навіть при інконгруентних, або несумісних, схрещуваннях транспозони можуть реактивуватися. Маються на увазі схрещування, коли пилко не бере участь в утворенні зиготи, а лише активує яйцеклітину до розвитку. І все ж факт запилення впливає на епігенетичні процеси, які будь-який розвиток забезпечують. Запилювали *O. sativa* пилком *Z. latifolia* і отримали фертильних нащадків зі зміною у фенотипі щодо висоти рослин та розміру зерен. Секвенування геному таких нащадків не виявило наявності генетичного матеріалу від пилкового батька. Зафіксовано реактивацію внутрішньогеномних транспозонів рису посівного: 13 транспозонів MITE та 11 LTR-ретротранспозонів. Рух транспозонів зачіпає сайти, сусідні до QTL, які мають відношення до характеристик зернівок. В лініях того самого походження, в яких інтрогресивних фрагментів виявлено не було, такої активності не реєстрували. Однак як можна визнати цей вплив — як епігенетичний чи генетичний — в статті матеріалу немає, можливо тоді ще його і не могло бути (Wang, et al., 2013).

Участь некодувальних РНК в експресії генів, один з визнаних механізмів епігенетичних змін. Їхня участь при формуванні геномів гібридів і амфідиплоїдів розглядається на моделях хрестоцвітих. Що стосується злаків, не заперечується участь некодувальних РНК при формуванні аллополіплоїдів, зокрема пшениці, у якості молекулярних елементів, які якось залучені до руху транспозонів (Cantu et al., 2010). Встановлена їхня роль у розвитку ендосперму пшениці (Wei et al., 2025), накопиченню запасних білків (Chenet al., 2024). Як і для інших рослин беззаперечно їхня роль в організації відповіді на стреси (Chen et al., 2025). Жодної статті, присвяченої участі ncRNA (non-coding RNA) у молекулярних подіях, які супроводжують налаштування експресії геному злаку, зокрема пшениці, гібридного походження, не з'явилося досі.

Отже, інтрогресивна гібридизація є промотором розширення мінливості не лише через набуття реципієнтним геномом нових для нього послідовностей нуклеотидів, а може в першу чергу через створення умов для реалізації геномної пластичності, яка є головним постачальником різних фенотипів для добору. В тому числі за ознаками, які нас цікавлять. А геномна пластичність визначається взаємодією геномів перш за все на епігенетичному рівні. Інтрогресивна гібридизація дає матеріальну основу (гібриди та амфідиплоїди) для взаємодії геномів і реалізації геномної пластичності у напрямку вектору добору, природного або штучного. Штучний вектор добору ми створюємо завжди, коли з нащадків гібридів та амфідиплоїдів добираємо такі з цільовою ознакою.

Дотримання етичних стандартів. Ця стаття не містить будь-яких досліджень за участю людей або тварин, як об'єктів дослідження.

Конфлікт інтересів. Автори заявляють про відсутність конфлікту інтересів.

INTROGRESSION WITHIN TRITICEAE AS A SOURCE AND INDUCTOR OF VARIABILITY

T.K. Ternovska, M.Z. Antonyuk

National University of Kyiv-Mohyla Academy,
2 Skovorody vul., Kyiv, 04070, Ukraine

E-mail: ternovska@ukma.edu.ua,
antonjuk.m@ukma.edu.ua

Artificial introgressive hybridization within Triticeae is used to expand gene pools of cultivated species. Significant progress has been achieved, first of all, for traits of resistance to biotic stressors and product quality. The improvement of the methodical basis of molecular genetics now allows us to operate with the sequences of genome/transcriptome sequences and to compare hybrid genomes within the limits of their expression with the components of the original crosses. And this changed the approach to evaluating the result of introgression. Traditionally, introgression was considered at the phenotypic level as a manifestation of the trait of interest and at the level of the nucleotide sequence of alien DNA present in the introgressive line. In modern works, there is a gradual shift of attention from ascertaining the appearance of the target trait among the offspring to the study of the participation of epigenetic mechanisms in its implementation: DNA methylation, the participation of transposons and non-coding RNAs. These processes are activated by the very fact of combining two different genomes in one hybrid and create an additional level of variability, which is reflected in the formation of the target phenotype. Currently, it is becoming obvious that changes at the level of nucleotide sequences and the organization of their expression can relate to both alien and own genes of the recipient genome.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Adams, K.L., Evolution of duplicate gene expression in polyploid and hybrid plants, *J. Hered.*, 2007, vol. 98, no. 2, pp. 136–141. <https://doi.org/10.1093/jhered/esl061>
- Ali, N., Heslop-Harrison, J.P., Ahmad, H., Graybosch, R.A., Hein, G.L., and Schwarzacher, T., Introgression of chromosome segments from multiple alien species in wheat breeding lines with wheat streak mosaic virus resistance, *Heredity* (Edinb), 2016, vol. 117, no. 2, pp. 114–123. <https://doi.org/10.1038/hdy.2016.36>
- Alix, K., Gérard, P.R., Schwarzacher, T., and Heslop-Harrison, J.S.P., Polyploidy and interspecific hybridization: partners for adaptation, speciation and evolution in plants, *Ann. Bot.*, 2017, vol. 120, no. 2, pp. 183–194. <https://doi.org/10.1093/aob/mcx079>
- Bansal, M., Adamski, N.M., Toor, P.I., Kaur, S., Molnár, I., Holušová, K., Vrána, J., Doležel, J., Valárik, M., Uauy, C., and Chhuneja, P., Aegilops umbellulata introgression carrying leaf rust and stripe rust resistance genes Lr76 and Yr70 located to 9.47-Mb region on 5DS telomeric end through a combination of chromosome sorting and sequencing, *Theor. Appl. Genet.*, 2020, vol. 133, no. 3, pp. 903–915. <https://doi.org/10.1007/s00122-019-03514-x>
- Behling, A.H., Winter, D.J., Ganley, A.R.D., and Cox, M.P., Cross-kingdom transcriptomic trends in the evolution of hybrid gene expression, *J. Evol. Biol.*, 2022, vol. 35, no. 8, pp. 1126–1137. <https://doi.org/10.1111/jeb.14059>
- Bhat, R.S., Rockey, J., Shirasawa, K., Tilak, I.S., Brijesh Patil, M.P., and Reddy Lachagari, V.B., DNA methylation and expression analyses reveal epialleles for the foliar disease resistance genes in peanut (*Arachis hypogaea* L.), *BMC Res. Notes*, 2020, vol. 13, no. 1:20. <https://doi.org/10.1186/s13104-020-4883-y>
- Cantu, D., Vanzetti, L.S., Sumner, A., Dubcovsky, M., Matvienko, M., Distelfeld, A., Michelmore, R.W., and Dubcovsky, J., Small RNAs, DNA methylation and transposable elements in wheat, *BMC Genomics*, 2010, vol. 11, 408. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-11-408>
- Cavalet-Giorsa, E., González-Mucoz, A., Athiyannan, N., Holden, S., Salhi, A., Gardener, C., Quiroz-Chávez, J., Rustamova, S.M., Elkot, A.F., Patpour, M., Rasheed, A., Mao, L., Lagudah, E.S., Periyannan, S.K., Sharon, A., Himmelbach, A., Reif, J.C., Knauff, M., Mascher, M., Stein, N., Chayut, N., Ghosh, S., Perovic, D., Putra, A., Perera, A.B., Hu, C.Y., Yu, G., Ahmed, H.I., Laquai, K.D., Rivera, L.F., Chen, R., Wang, Y., Gao, X., Liu, S., Raupp, W.J., Olson, E.L., Lee, J.Y., Chhuneja, P., Kaur, S., Zhang, P., Park, R.F., Ding, Y., Liu, D.C., Li, W., Nasyrova, F.Y., Dvorak, J., Abbasi, M., Li, M., Kumar, N., Meyer, W.B., Boshoff, W.H.P., Steffenson, B.J., Matny, O., Sharma, P.K., Tiwari, V.K., Grewal, S., Pozniak, C.J., Chawla, H.S., Ens, J., Dunning, L.T., Kolmer, J.A., Lazo, G.R., Xu, S.S., Gu, Y.Q., Xu, X., Uauy, C., Abrouk, M., Bougouffa, S., Brar, G.S., Wulff, B.B.H., and Krattinger, S.G., Origin and evolution of the bread wheat D genome, *Nature*, 2024, vol. 633, no. 8031, pp. 848–855. <https://doi.org/10.1038/s41586-024-07808-z>
- Chen, J., Zhao, L., Li, H., Yang, C., Lin, X., Lin, Y., Zhang, H., Zhang, M., Bie, X., Zhao, P., Xu, S., Seung, D., Zhang, X., Zhang, X., Yao, Y., Wang, D., and Xiao, J., Nuclear factor-Y-polycomb repressive complex2 dynamically orchestrates starch and seed storage protein biosynthesis in wheat, *Plant Cell*, 2024, vol. 36, no. 11, pp. 4786–4803. <https://doi.org/10.1093/plcell/koe256>. PMID: 39293039; PMCID: PMC11530772
- Chen, X., Chen, Z., Watts, R., and Luo, H., Non-coding RNAs in plant stress responses: molecular insights and agricultural applications, *Plant Biotechnol. J.*, 2025, vol. 23, no. 8, pp. 3195–3233. <https://doi.org/10.1111/pbi.70134>. Epub 2025 May 23. PMID: 40408566; PMCID: PMC12310845
- Coombes, B., Fellers, J.P., Grewal, S., Rusholme-Pil-

- cher, R., Hubbart-Edwards, S., Yang, C.Y., Joynson, R., King, I.P., King, J., and Hall, A., Whole-genome sequencing uncovers the structural and transcriptomic landscape of hexaploid wheat/*Ambylopyrum muticum* introgression lines, *Plant Biotechnol. J.*, 2023, vol. 21, no. 3, pp. 482–496. <https://doi.org/10.1111/pbi.13859>
- Crespo-Herrera, L.A., Garkava-Gustavsson, L., and Ehlman, I., A systematic review of rye (*Secale cereale* L.) as a source of resistance to pathogens and pests in wheat (*Triticum aestivum* L.), *Hereditas*, 2017, vol. 154, pp. 14. <https://doi.org/10.1186/s41065-017-0033-5>
- Cui, L., Ren, Y., Bao, Y., Nan, H., Tang, Z., Guo, Q., Niu, Y., Yan, W., Sun, Y., and Li, H., Assessment of Resistance to Cereal Cyst Nematode, Stripe Rust, and Powdery Mildew in Wheat-*Thinopyrum intermedium* Derivatives and Their Chromosome Composition, *Plant Dis.*, 2021, vol. 105, no. 10, pp. 898–2906. <https://doi.org/10.1094/PDIS-10-20-2141-RE>. Epub 2021 Nov 1. PMID: 33829861
- Cui, Y., Xing, P., Qi, X., Bao, Y., Wang, H., Wang, R.R., and Li, X., Characterization of chromosome constitution in three wheat – *Thinopyrum intermedium* amphiploids revealed frequent rearrangement of alien and wheat chromosomes, *BMC Plant. Biol.*, 2021, vol. 21, no. 1, pp. 129. <https://doi.org/10.1186/s12870-021-02896-9>
- Dai, Y., Li, J., Shi, J., Gao, Y., Ma, H., Wang, Y., and Ma, H., Molecular Characterization and Marker Development of the *HMW-GS* Gene from *Thinopyrum elongatum* for Improving Wheat Quality, *Int. J. Mol. Sci.*, 2023, vol. 24, no. 13, pp. 11072. <https://doi.org/10.3390/ijms241311072>
- Danilova, T.V., Zhang, G., Liu, W., Friebe, B., and Gill, B.S., Homoeologous recombination-based transfer and molecular cytogenetic mapping of a wheat streak mosaic virus and *Triticum mosaic virus* resistance gene *Wsm3* from *Thinopyrum intermedium* to wheat, *Theor. Appl. Genet.*, 2017, vol. 130, no. 3, pp. 549–556. <https://doi.org/10.1007/s00122-016-2834-8>
- de Tomás, C., and Vicient, C.M., The Genomic Shock Hypothesis: Genetic and Epigenetic Alterations of Transposable Elements after Interspecific Hybridization in Plants, *Epigenomes*, 2023, vol. 8, no. 1, pp. 2. <https://doi.org/10.3390/epigenomes8010002>
- Deb, S.K., Edger, P.P., Pires, J.C., and McKain, M.R., Patterns, mechanisms, and consequences of homoeologous exchange in allopolyploid angiosperms: a genomic and epigenomic perspective, *New Phytol.*, 2023, vol. 238, no. 6, pp. 2284–2304. <https://doi.org/10.1111/nph.18927>
- Djanaguiraman, M., Prasad, P.V.V., Kumari, J., Sehgal, S.K., Friebe, B., Djalovic, I., Chen, Y., Siddique, K.H.M., and Gill, B.S., Alien chromosome segment from *Aegilops speltoides* and *Dasypyrum villosum* increases drought tolerance in wheat via profuse and deep root system, *BMC Plant Biol.*, 2019, vol. 19, no. 1, pp. 242. <https://doi.org/10.1186/s12870-019-1833-8>
- Dong, Z., Ma, C., Tian, X., Zhu, C., Wang, G., Lv, Y., Friebe, B., Li, H., and Liu, W., Genome-wide impacts of alien chromatin introgression on wheat gene transcriptions, *Sci. Rep.*, 2020, vol. 10, no. 1, pp. 4801. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-61888-1>
- Dong, Z., Yu, J., Li, H., Huang, W., Xu, L., Zhao, Y., Zhang, T., Xu, W., Jiang, J., Su, Z., and Jin, W., Transcriptional and epigenetic adaptation of maize chromosomes in Oat-Maize addition lines, *Nucl. Acids Res.*, 2018, vol. 46, no. 10, pp. 5012–5028. <https://doi.org/10.1093/nar/gky209>
- Dong, Z.Y., Wang, Y.M., Zhang, Z.J., Shen, Y., Lin, X.Y., Ou, X.F., Han, F.P., and Liu, B., Extent and pattern of DNA methylation alteration in rice lines derived from introgressive hybridization of rice and *Zizania latifolia* Griseb, *Theor. Appl. Genet.*, 2006, vol. 113, no. 2, pp. 196–205. <https://doi.org/10.1007/s00122-006-0286-2>
- Dreisigacker, S., Martini, J.W.R., Cuevas, J., Pérez-Rodríguez, P., Lozano-Ramírez, N., Huerta, J., Singh, P., Crespo-Herrera, L., Bentley, A.R., and Crossa, J., Genomic prediction of synthetic hexaploid wheat upon tetraploid durum and diploid *Aegilops* parental pools, *Plant Genome*, 2024, vol. 17, no. 2, pp. e20464. <https://doi.org/10.1002/tpg2.20464>
- Feldman, M., and Levy, A.A., Genome evolution due to allopolyploidization in wheat, *Genetics*, 2012, vol. 192, no. 3, pp. 763–774. <https://doi.org/10.1534/genetics.112.146316>
- Fu, S., Sun, C., Yang, M., Fei, Y., Tan, F., Yan, B., Ren, Z., and Tang, Z., Genetic and epigenetic variations induced by wheat-rye 2R and 5R monosomic addition lines, *PLoS One*, 2013, vol. 8, no. 1, pp. e54057. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0054057>
- Geethanjali, S., Kadirvel, P., and Periyannan, S., Wheat improvement through advances in single nucleotide polymorphism (SNP) detection and genotyping with a special emphasis on rust resistance, *Theor. Appl. Genet.*, 2024, vol. 137, no. 10, pp. 224. <https://doi.org/10.1007/s00122-024-04730-w>
- Glombik, M., Arunkumar, R., Burrows, S., Mogg, S.L., Wang, X., and Borrill, P., Rapid reprogramming and stabilization of homoeolog expression bias in hexaploid wheat biparental populations, *Genome Biol.*, 2025, vol. 26, no. 1, pp. 147. <https://doi.org/10.1186/s13059-025-03598-3>

- Gorafi, Y.S., Eltayeb, A.E., and Tsujimoto, H., Alteration of wheat vernalization requirement by alien chromosome-mediated transposition of MITE, *Breed. Sci.*, 2016, vol. 66, no. 2, pp. 181–190. <https://doi.org/10.1270/jsbbs.66.181>
- Gudi, S., Jain, M., Singh, S., Kaur, S., Srivastava, P., Mavi, G.S., Chhuneja, P., Sohu, V.S., Saffi, F.A., El-Moneim, D.A., and Sharma, A., Stress adaptive plasticity from *Aegilops tauschii* introgression lines improves drought and heat stress tolerance in bread wheat (*Triticum aestivum* L.), *Peer J.*, 2024, vol. 11, no. 12, pp. e17528. <https://doi.org/10.7717/peerj.17528>
- Guo, X., and Han, F., Asymmetric epigenetic modification and elimination of rDNA sequences by polyploidization in wheat, *Plant Cell*, 2014. <https://doi.org/10.1105/tpc.114.129841>
- Guo, X., Shi, Q., Liu, Y., Su, H., Zhang, J., Wang, M., Wang, C., Wang, J., Zhang, K., Fu, S., Hu, X., Jing, D., Wang, Z., Li, J., Zhang, P., Liu, C., and Han, F., Systemic development of wheat-Thinopyrum elongatum translocation lines and their deployment in wheat breeding for Fusarium head blight resistance, *Plant J.*, 2023, vol. 114, no. 6, pp. 1475–1489. <https://doi.org/10.1111/tbj.16190>
- Guo, X., Su, H., Shi, Q., Fu, S., Wang, J., Zhang, X., Hu, Z., and Han, F., De Novo Centromere Formation and Centromeric Sequence Expansion in Wheat and its Wide Hybrids, *PLoS Genet.*, 2016, vol. 12, no. 4, pp. e1005997. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1005997>
- Gyawali, Y., Zhang, W., Danilova, T.V., Zhang, M., Xu, S., Van Sanford, D., Carter, A., Elias, E., and Cai, X., Marker-assisted introgression and characterization of the ph1b mutant in modern US and Australian wheats, *Plant Genome*, 2025, vol. 18, no. 3, pp. e70065. <https://doi.org/10.1002/tpg2.70065>
- Handa, H., Kanamori, H., Tanaka, T., Murata, K., Kobayashi, F., Robinson, S.J., Koh, C.S., Pozniak, C.J., Sharpe, A.G., and Paux, E., International Wheat Genome Sequencing Consortium; Wu J, Nasuda S. Structural features of two major nucleolar organizer regions (NORs), Nor-B1 and Nor-B2, and chromosome-specific rRNA gene expression in wheat, *Plant J.*, 2018, vol. 96, no. 6, pp. 1148–1159. <https://doi.org/10.1111/tbj.14094>
- Hao, M., Liu, M., Luo, J., Fan, C., Yi, Y., Zhang, L., Yuan, Z., Ning, S., Zheng, Y., and Liu, D., Introgression of Powdery Mildew Resistance Gene Pm56 on Rye Chromosome Arm 6RS Into Wheat, *Front Plant Sci.*, 2018, vol. 17, no. 9, pp. 1040. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01040>
- He, F., Wang, W., Rutter, W.B., Jordan, K.W., Ren, J., Taagen, E., DeWitt, N., Sehgal, D., Sukumaran, S., Dreisigacker, S., Reynolds, M., Halder, J., Sehgal, S.K., Liu, S., Chen, J., Fritz, A., Cook, J., Brown-Guedira, G., Pumphrey, M., Carter, A., Sorrells, M., Dubcovsky, J., Hayden, M.J., Akhunova, A., Morrell, P.L., Szabo, L., Rouse, M., and Akhunov, E., Genomic variants affecting homoeologous gene expression dosage contribute to agronomic trait variation in allopolyploid wheat, *Nat. Commun.*, 2022, vol. 13, pp. 826. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-28453-y>
- Hu, Q., Liu, J., Chen, X., Guzmán, C., Xu, Q., Zhang, Y., Chen, Q., Tang, H., Qi, P., Deng, M., Ma, J., Chen, G., Wei, Y., Wang, J., Zheng, Y., Tu, Y., and Jiang, Q., Multi-omic analysis reveals the effects of interspecific hybridization on the synthesis of seed reserve polymers in a *Triticum turgidum* ssp. *durum* × *Aegilops sharonensis* amphidiploid, *BMC Genomics*, 2024, vol. 25, no. 1, pp. 626. <https://doi.org/10.1186/s12864-024-10352-9>. PMID: 38902625
- Jia, H., Feng, H., Yang, G., Li, H., Fu, S., Li, B., Li, Z., and Zheng, Q., Establishment and identification of six wheat-Thinopyrum ponticum disomic addition lines derived from partial amphiploid Xiaoyan 7430, *Theor. Appl. Genet.*, 2022, vol. 135, no. 9, pp. 3277–3291. <https://doi.org/10.1007/s00122-022-04185-x>
- Jia, J., Xie, Y., Cheng, J., Kong, C., Wang, M., Gao, L., Zhao, F., Guo, J., Wang, K., Li, G., Cui, D., Hu, T., Zhao, G., Wang, D., Ru, Z., and Zhang, Y., Homology-mediated inter-chromosomal interactions in hexaploid wheat lead to specific subgenome territories following polyploidization and introgression, *Genome Biol.*, 2021, vol. 22, no. 1, pp. 26. <https://doi.org/10.1186/s13059-020-02225-7>
- Jighly, A., Joukhadar, R., Singh, S., and Ogbonnaya, F.C., Decomposing Additive Genetic Variance Revealed Novel Insights into Trait Evolution in Synthetic Hexaploid Wheat, *Front Genet.*, 2018, vol. 9, pp. 27. <https://doi.org/10.3389/fgene.2018.00027>
- Johansson, E., Lan, Y., Olalekan, O., Kuktaite, R., Chawade, A., and Rahmatov, M., Alien introgression to wheat for food security: functional and nutritional quality for novel products under climate change, *Front. Nutr.*, 2024, vol. 12, no. 11, pp. 1393357. <https://doi.org/10.3389/fnut.2024.1393357>
- Kalinka, A., and Achrem, M., Reorganization of wheat and rye genomes in octoploid triticale (× *Triticosecale*), *Planta*, 2018, vol. 247, no. 4, pp. 807–829. <https://doi.org/10.1007/s00425-017-2827-0>
- Kerber, E.R., Wheat: Reconstitution of the Tetraploid Component (AABB) of Hexaploids, *Science*, 1964, vol. 143, no. 3603, pp. 253–255. <https://doi.org/10.1126/science.143.3603.253>
- Kou, H., Zhang, Z., Yang, Y., Wei, C., Xu, L., and Zhang, G., Advances in the Mining of Disease Resistance Genes from *Aegilops tauschii* and the

- Utilization in Wheat, *Plants (Basel)*, 2023, vol. 12, no. 4, pp. 880. <https://doi.org/10.3390/plants12040880>
- Kumar, A., Kapoor, P., Chunduri, V., Sharma, S., and Garg, M., Potential of *Aegilops* sp. for Improvement of Grain Processing and Nutritional Quality in Wheat (*Triticum aestivum*), *Front Plant Sci*, 2019, vol. 18, no. 10, pp. 308. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00308>
- Kwiaterek, M.T., Kurasiak-Popowska, D., Mikołajczyk, S., Niemann, J., Tomkowiak, A., Weigt, D., and Nawracała, J., Cytological markers used for identification and transfer of *Aegilops* spp. chromatin carrying valuable genes into cultivated forms of *Triticum*, *Comp. Cytogenet.*, 2019, vol. 13, no. 1, pp. 41–59. <https://doi.org/10.3897/CompCytogen.v13i1.30673>
- Kwiaterek, M.T., Ulaszewski, W., Belter, J., Phillips, D., Skowrońska, R., Noweiska, A., and Wiśniewska, H., Development and Cytomolecular Identification of Monosomic Alien Addition and Substitution Lines of Triticale ($\times$ *Triticosecale* Wittmack) With 2S^k Chromosome Conferring Leaf Rust Resistance Derived From *Aegilops kotschy* Boiss, *Front. Plant Sci.*, 2020, vol. 14, no. 11, pp. 509481. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.509481>
- Levy, A.A., and Feldman, M., Evolution and origin of bread wheat, *Plant Cell*, 2022, vol. 34, no. 7, pp. 2549–2567. <https://doi.org/10.1093/plcell/koac130>
- Li, G., Wang, H., Lang, T., Li, J., La, S., Yang, E., and Yang, Z., New molecular markers and cytogenetic probes enable chromosome identification of wheat-Thinopyrum intermedium introgression lines for improving protein and gluten contents, *Planta*, 2016, vol. 244, no. 4, pp. 865–876. <https://doi.org/10.1007/s00425-016-2554-y>
- Li, H., Dong, Z., Ma, C., Xia, Q., Tian, X., Sehgal, S., Koo, D.H., Friebe, B., Ma, P., and Liu, W., A spontaneous wheat-Aegilops longissima translocation carrying Pm66 confers resistance to powdery mildew, *Theor. Appl. Genet.*, 2020, vol. 133, no. 4, pp. 1149–1159. <https://doi.org/10.1007/s00122-020-03538-8>
- Li, H., Guo, X., Wang, C., and Ji, W., Spontaneous and divergent hexaploid triticales derived from common wheat $\times$ rye by complete elimination of D-genome chromosomes, *PLoS One*, 2015, vol. 10, no. 3, pp. e0120421. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0120421>
- Li, J., Zhao, L., Cheng, X., Bai, G., Li, M., Wu, J., Yang, Q., Chen, X., Yang, Z., and Zhao, J., Molecular cytogenetic characterization of a novel wheat-Psathyrostachys huashanica Keng T3DS-5NsL $\cdot$ 5NsS and T5DL-3DS $\cdot$ 3DL dual translocation line with powdery mildew resistance, *BMC Plant Biol.*, 2020, vol. 20, no. 1, pp. 163. <https://doi.org/10.1186/s12870-020-02366-8>
- Li, Y., Li, Q., Hu, Q., Guzman, C., Lin, N., Xu, Q., Zhang, Y., Lan, J., Tang, H., Qi, P., Deng, M., Ma, J., Wang, J., Chen, G., Lan, X., Wei, Y., Zheng, Y., and Jiang, Q., Aegilops sharonensis HMW-GSs with unusually large molecular weight improves bread-making quality in wheat-Ae. sharonensis introgression lines, *J. Sci. Food Agric.* 2023, vol. 103, no. 4, pp. 1668–1675. <https://doi.org/10.1002/jsfa.12389>
- Li, Z., Yan, T., Fang, J., Jiang, Q., Huang, Q., Yang, T., and Ren, T., Evaluation of New Wheat-Rye T1RS. 1BL Translocation Lines Originating from Different Chinese Rye Landraces with Resistance to Fusarium Head Blight, *Phytopathology*, 2025, vol. 115, no. 7, pp. 831–840. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-01-25-0040-R>
- Li, Y., Peng, H., Zhang, H., Li, L., Saqlain, M., Wu, D., Zhu, W., Xu, L., Cheng, Y., Wang, Y., Zeng, J., Sha, L., Zhang, H., Fan, X., Zhou, Y., and Kang, H., Wheat-Psathyrostachys huashanica 4Ns Additional Line Confers Resistance to Fusarium Head Blight, *Plants*, 2025, vol. 14, no. 7, pp. 1104. <https://doi.org/10.3390/plants14071104>
- Liu, C., Gong, W., Han, R., Guo, J., Li, G., Li, H., Song, J., Liu, A., Cao, X., Zhai, S., Cheng, D., Li, G., Zhao, Z., Yang, Z., Liu, J., and Reader, S.M., Characterization, identification and evaluation of a set of wheat-Aegilops comosa chromosome lines, *Sci. Rep.*, 2019, vol. 9, no. 1, pp. 4773. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-41219-9>
- Liu, C., Li, S., Wang, M., Xia, G., A transcriptomic analysis reveals the nature of salinity tolerance of a wheat introgression line, *Plant Mol. Biol.*, 2012, vol. 78, no. 1–2, pp. 159–169. <https://doi.org/10.1007/s11103-011-9854-1>
- Liu, C., Wang, J., Fu, S., Wang, L., Li, H., Wang, M., Huang, Y., Shi, Q., Zhou, Y., Guo, X., Zhu, C., Zhang, J., and Han, F., Establishment of a set of wheat-rye addition lines with resistance to stem rust, *Theor. Appl. Genet.*, 2022, vol. 135, no. 7, pp. 2469–2480. <https://doi.org/10.1007/s00122-022-04127-7>
- Liu, H., Dai, Y., Chi, D., Huang, S., Li, H., Duan, Y., Cao, W., Gao, Y., Fedak, G., and Chen, J., Production and Molecular Cytogenetic Characterization of a Durum Wheat-Thinopyrum elongatum 7E Disomic Addition Line with Resistance to Fusarium Head Blight, *Cytogenet. Genome Res.*, 2017, vol. 153, no. 3, pp. 165–173. <https://doi.org/10.1159/000486382>
- Liu, S., Li, F., Kong, L., Sun, Y., Qin, L., Chen, S., Cui, H., Huang, Y., and Xia, G., Genetic and epigenetic changes in somatic hybrid introgression lines between wheat and tall wheatgrass, *Genetics*, 2015, vol. 199, no. 4, pp. 1035–1045. <https://doi.org/10.1534/genetics.114.174094>
- Liu, S., Zhao, S., Chen, F., and Xia, G., Generation

- of novel high quality HMW-GS genes in two introgression lines of *Triticum aestivum*/Agropyron elongatum, *BMC Evol. Biol.*, 2007, vol. 15, no. 7, pp. 76. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-7-76>
- Lu, M., Lu, Y., Li, H., Pan, C., Guo, Y., Zhang, J., Yang, X., Li, X., Liu, W., and Li, L., Transferring Desirable Genes from Agropyron cristatum 7P Chromosome into Common Wheat, *PLoS One*, 2016, vol. 11, no. 7, pp. e0159577. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0159577>
- McClintock, B., The significance of responses of the genome to challenge, *Science*, 1984, vol. 226, pp. 792–801. <https://doi.org/10.1126/science.15739260>
- Mirzaghaderi, G., and Mason, A.S., Broadening the bread wheat D genome, *Theor. Appl. Genet.*, 2019, vol. 132, no. 5, pp. 1295–1307. <https://doi.org/10.1007/s00122-019-03299-z>
- Orantes-Bonilla, M., Makhoul, M., Lee, H., Chawla, H.S., Vollrath, P., Langstroff, A., Sedlazeck, F.J., Zou, J., and Snowdon, R.J., Frequent spontaneous structural rearrangements promote rapid genome diversification in a *Brassica napus* F1 generation, *Front. Plant Sci.*, 2022, vol. 18, no. 13, pp. 1057953. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1057953>
- Pikaard, C.S., Nucleolar dominance: uniparental gene silencing on a multi-megabase scale in genetic hybrids, *Plant Mol. Biol.*, 2000, vol. 43, no. 2–3, pp. 163–77. <https://doi.org/10.1023/a:1006471009225>
- Placido, D.F., Campbell, M.T., Folsom, J.J., Cui, X., Kruger, G.R., Baenziger, P.S., and Walia, H., Introgression of novel traits from a wild wheat relative improves drought adaptation in wheat, *Plant Physiol.*, 2013, vol. 161, no. 4, pp. 1806–1819. <https://doi.org/10.1104/pp.113.214262>
- Pont, C., Leroy, T., Seidel, M., Tondelli, A., Duchemin, W., and Armisen, D., Tracing the ancestry of modern bread wheats, *Nat. Genet.*, 2019, vol. 51, pp. 905–911. <https://doi.org/10.1038/s41588-019-0393-z>
- Qiu, T., Dong, Y.Z., Yu, X.M., Zhao, N., and Yang, Y.F., Analysis of allopolyploidy-induced rapid genetic and epigenetic changes and their relationship in wheat, *Genet. Mol. Res.*, 2017, vol. 16, no. 2. <https://doi.org/10.4238/gmr16029303>
- Ren, T., Sun, Z., Ren, Z., Tan, F., Luo, P., and Li, Z., Development and Molecular Cytogenetic Characterization of a Novel Wheat-Rye T6RS.6AL Translocation Line from *Secale cereale* L. Qinling with Resistance to Stripe Rust and Powdery Mildew, *Int. J. Mol. Sci.*, 2022, vol. 23, no. 18, pp. 10495. <https://doi.org/10.3390/ijms231810495>
- Rey, E., Abrouk, M., Keeble-Gagnère, G., Karafiátová, M., Vrána, J., Balzergue, S., Soubigou-Taconnat, L., Brunaud, V., Martin-Magniette, M.L., Endo, T.R., and Bartoš, J., International Wheat Genome Sequencing Consortium (IWGSC); Appels R, Doležel J. Transcriptome reprogramming due to the introduction of a barley telosome into bread wheat affects more barley genes than wheat, *Plant Biotechnol. J.*, 2018, vol. 16, no. 10, pp. 1767–1777. <https://doi.org/10.1111/pbi.12913>
- Salmon, A., Ainouche, M.L., and Wendel, J.F., Genetic and epigenetic consequences of recent hybridization and polyploidy in *Spartina* (Poaceae), *Mol. Ecol.*, 2005, vol. 14, no. 4, pp. 1163–1175. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02488.x>
- Shahid, Z., Simpson, B., Miao, K.H., Singh, G., Genetics, Histone Code,. In: StatPearls [Internet]. Treasure Island (FL): StatPearls Publishing; 2025 Jan-. Available from: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK538477/>
- Sharma, S., Schulthess, A.W., Bassi, F.M., Badaeva, E.D., Neumann, K., Graner, A., Özkan, H., Werner, P., Knüpffer, H., and Kilian, B., Introducing Beneficial Alleles from Plant Genetic Resources into the Wheat Germplasm, *Biology (Basel)*, 2021, vol. 10, no. 10, pp. 982. <https://doi.org/10.3390/biology10100982>
- Silva, M., Pereira, H.S., Bento, M., Santos, A.P., Shaw, P., Delgado M., Neves, N., and Viegas, W., Interplay of ribosomal DNA loci in nucleolar dominance: dominant NORs are up-regulated by chromatin dynamics in the wheat-rye system, *PLoS One*, 2008, vol. 3, no. 12, pp. e3824. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0003824>
- Simpson, B., Tupper, C., and Al Aboud, N.M., Genetics, DNA Packaging, In: StatPearls [Internet]. Treasure Island (FL): StatPearls Publishing; 2025 Jan-. PMID: 30480946
- Soltis, P.S., and Soltis, D.E., The role of hybridization in plant speciation, *Annu. Rev. Plant Biol.*, 2009, vol. 60, pp. 561–588. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.043008.092039> PMID: 19575590
- Song, K., Lu, P., Tang, K., and Osborn, T.C., Rapid genome change in synthetic polyploids of *Brassica* and its implications for polyploid evolution, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1995, vol. 92, no. 17, pp. 7719–7723. <https://doi.org/10.1073/pnas.92.17.7719>
- Tang, Z.X., Fu, S.L., Ren, Z.L., Zhou, J.P., Yan, B.J., and Zhang, H.Q., Variations of tandem repeat, regulatory element, and promoter regions revealed by wheat-rye amphiploids, *Genome*, 2008, vol. 51, no. 6, pp. 399–408. <https://doi.org/10.1139/G08-027>
- Tate, J.A., Ni, Z., Scheen, A.C., Koh, J., Gilbert, C.A., Lefkowitz, D., Chen, Z.J., Soltis, P.S., and Soltis, D.E., Evolution and expression of homeologous loci in *Tragopogon miscellus* (Asteraceae), a recent and reciprocally formed allopolyploid, *Genetics*, 2006, vol. 173, no. 3, pp. 1599–15611. <https://doi.org/10.1534/genetics.106.057646>

- Tian, X., Chen, Q., Ma, C., Men, W., Liu, Q., Zhao, Y., Qian, J., Fan, Z., Miao, J., He, J., Sehgal, S.K., Li, H., and Liu, W., Development and Characterization of *Triticum aestivum*-*Aegilops longissima* 6S¹ Recombinants Harboring a Novel Powdery Mildew Resistance Gene *Pm6Sl*, *Front. Plant Sci.*, 2022, vol. 2, no. 13, pp. 918508. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.918508>
- Tikhenko, N., Haupt, M., Fuchs, J., Perovic, D., Himmelbach, A., Mascher, M., Houben, A., Rutten, T., Nagel, M., Tsvetkova, N.V., Sehmisch, S., and Börner, A., Major chromosome rearrangements in intergeneric wheat × rye hybrids in compatible and incompatible crosses detected by GBS read coverage analysis, *Sci Rep.*, 2024, vol. 14, no. 1, pp. 11010. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-61622-1>
- Tomás, D., Bento, M., Viegas, W., and Silva, M., Involvement of disperse repetitive sequences in wheat/rye genome adjustment, *Int. J. Mol. Sci.*, 2012, vol. 13, no. 7, pp. 8549–8561. <https://doi.org/10.3390/ijms13078549>
- Tong, J., Zhao, C., Liu, D., Jambuthenne, D.T., Sun, M., Dinglasan, E., Periyannan S.K., Hickey, L.T., and Hayes, B.J., Genome-wide atlas of rust resistance loci in wheat, *Theor. Appl. Genet.*, 2024, vol. 137, no. 8, pp. 179. <https://doi.org/10.1007/s00122-024-04689-8>
- Tounsi, S., Giorgi, D., Kuzmanović, L., Jrad, O., Farina, A., Capoccioni, A., Ben Ayed, R., Brini, F., and Ceoloni, C., Coping with salinity stress: segmental group 7 chromosome introgressions from halophytic *Thinopyrum* species greatly enhance tolerance of recipient durum wheat, *Front. Plant Sci.*, 2024, vol. 15, pp. 1378186. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1378186>
- Türkösi, E., Ivanizs, L., Farkas, A., Gaál, E., Kruppa, K., Kovács, P., Szakács, É., Szőke-Pázsai, K., Said, M., Cápál, P., Griffiths, S., Doležel, J., and Molnár, I., Transfer of the *ph1b* Deletion Chromosome 5B From Chinese Spring Wheat Into a Winter Wheat Line and Induction of Chromosome Rearrangements in Wheat-*Aegilops biuncialis* Hybrids, *Front. Plant Sci.*, 2022, vol. 13, pp. 875676. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.875676>
- Turner, B.M., Histone acetylation and an epigenetic code, *BioEssays*, 2000, vol. 22, pp. 836–845. [https://doi.org/10.1002/1521-1878\(200009\)22:9<836::AID-BIES9>3.0.CO;2-X](https://doi.org/10.1002/1521-1878(200009)22:9<836::AID-BIES9>3.0.CO;2-X)
- Vasudevan, A., Lévesque-Lemay, M., Edwards, T., and Cloutier S., Global transcriptome analysis of allopolyploidization reveals large-scale repression of the D-subgenome in synthetic hexaploid wheat, *Commun. Biol.*, 2023, vol. 6, no. 1, pp. 426. <https://doi.org/10.1038/s42003-023-04781-7>
- Wang, H., Chai, Y., Chu, X., Zhao, Y., Wu, Y., Zhao, J., Ngezahayo, F., Xu, C., and Liu, B., Molecular characterization of a rice mutator-phenotype derived from an incompatible cross-pollination reveals transgenerational mobilization of multiple transposable elements and extensive epigenetic instability, *BMC Plant Biol.*, 2009, vol. 29, no. 9, pp. 63. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-9-63>
- Wang, H., Zhang, H., Li, B., Yu, Z., Li, G., Zhang, J., and Yang, Z., Molecular Cytogenetic Characterization of New Wheat-Dasypyrum breviaristatum Introgression Lines for Improving Grain Quality of Wheat, *Front. Plant Sci.*, 2018, vol. 9, pp. 365. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00365>
- Wang J., Shi, Q., Guo, X., and Han, F., Establishment and characterization of a complete set of Triticum durum-Thinopyrum elongatum monosomic addition lines with resistance to Fusarium head blight in wheat, *J. Genet. Genomics*, 2019, vol. 46, no. 11, pp. 547–549. <https://doi.org/10.1016/j.jgg.2019.09.006>
- Wang, J., Wang, C., Zhen, S., Li, X., and Yan, Y., Low-molecular-weight glutenin subunits from the 1U genome of *Aegilops umbellulata* confer superior dough rheological properties and improve breadmaking quality of bread wheat, *J. Sci. Food Agric.*, 2018, vol. 98, no. 6, pp. 2156–2167. <https://doi.org/10.1002/jsfa.8700>
- Wang, M., Ji, Y., Feng, S., Liu, C., Xiao, Z., Wang, X., Wang, Y., and Xia, G., The non-random patterns of genetic variation induced by asymmetric somatic hybridization in wheat, *BMC Plant Biol.*, 2018, vol. 18, no. 1, pp. 244. <https://doi.org/10.1186/s12870-018-1474-3>
- Wang, S., Wang, C., Feng, X., Zhao, J., Deng, P., Wang, Y., Zhang, H., Liu, X., Li, T., Chen, C., Wang, B., and Ji, W., Molecular cytogenetics and development of St-chromosome-specific molecular markers of novel stripe rust resistant wheat-Thinopyrum intermedium and wheat-Thinopyrum ponticum substitution lines, *BMC Plant Biol.*, 2022, vol. 22, no. 1, pp. 111. <https://doi.org/10.1186/s12870-022-03496-x>
- Wang, X., Han, R., Chen, Z., Li, J., Zhu, T., Guo, J., Xu, W., Zi, Y., Li, F., Zhai, S., Li, H., Liu, J., Liu, A., Cheng, D., Song, J., Jia, J., Ma, P., and Liu, C., Identification and Evaluation of Wheat-*Aegilops bicornis* Lines with Resistance to Powdery Mildew and Stripe Rust, *Plant Dis.*, 2022, vol. 106, no. 3, pp. 864–871. <https://doi.org/10.1094/PDIS-05-21-0982-RE>
- Wang, X., Zhang, H., Li, Y., Zhang, Z., Li, L., and Liu, B., Transcriptome asymmetry in synthetic and natural allotetraploid wheats, revealed by RNA-sequencing, *New Phytol.*, 2016, vol. 209, no. 3, pp. 1264–1277. <https://doi.org/10.1111/nph.13678>

- Wang, Y.M., Dong, Z.Y., Zhang, Z.J., Lin, X.Y., Shen, Y., Zhou, D., and Liu, B., Extensive de Novo genomic variation in rice induced by introgression from wild rice (*Zizania latifolia* Griseb.), *Genetics*, 2005, vol. 170, no. 4, pp. 1945–1956. <https://doi.org/10.1534/genetics.105.040964>
- Wang, Z.H., Zhang, D., Bai, Y., Zhang, Y.H., Liu, Y., Wu, Y., Lin, X.Y., Wen, J.W., Xu, C.M., Li, L.F., and Liu, B., Genomewide variation in an introgression line of rice-*Zizania* revealed by whole-genome re-sequencing, *PLoS One*, 2013, vol. 8, no. 9, pp. e74479. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0074479>
- Wei, X., Wang, H., Zheng, K., Han, S., and Zhang, F., Non-coding RNA-mediated regulation of seed endosperm development, *Front. Plant Sci.*, 2025, vol. 8, no. 16, pp. 1640284. <https://doi.org/10.3389/fpls.2025.1640284>
- Wendel, J.F., Jonathan, F., and Cronn, R.C., Polyploidy and the evolutionary history of cotton, *Advances in Agronomy*, 2002, vol. 87, pp. 139–186. <https://research.fs.usda.gov/treesearch/5152>
- Wicker, T., Stritt, C., Sotiropoulos, A.G., Poretti, M., Pozniak, C., Walkowiak, S., Gundlach, H., and Stein, N., Transposable Element Populations Shed Light on the Evolutionary History of Wheat and the Complex Co-Evolution of Autonomous and Non-Autonomous Retrotransposons, *Adv. Genet. (Hoboken)*, 2021, vol. 3, no. 1, pp. 2100022. <https://doi.org/10.1002/ggn2.202100022>
- Wu, C., Zhao, X., Li, M., Qu, Y., Yan, X., Ding, J., Zhou, T., Jiang, C., Liu, Q., Jiang, J., Li, X., Li, H., and Zhang, Y., Development and molecular cytogenetic characterization of black-grain wheat derived from wheat-*Thinopyrum* intermedium hybridization, *Theor. Appl. Genet.*, 2025, vol. 138, no. 8, pp. 184. <https://doi.org/10.1007/s00122-025-04968-y>
- Wu, D., Wang, F., Chen, L., Mao, Y., Li, Y., Zhu, W., Xu, L., Zhang, Y., Wang, Y., Zeng, J., Cheng, Y., Sha, L., Fan, X., Zhang, H., Zhou, Y., and Kang, H., Characterization of the wheat-tetraploid *Thinopyrum elongatum* 7E(7D) substitution line with *Fusarium* head blight resistance, *BMC Plant Biol.*, 2024, vol. 24, no. 1, pp. 1006. <https://doi.org/10.1186/s12870-024-05703-3>
- Wu, N., He, Z., Fang, J., Liu, X., Shen, X., Zhang, J., Lei, Y., Xia, Y., He, H., Liu, W., Chu, C., Wang, C., and Qi, Z., Chromosome diversity in *Dasyphyrum villosum*, an important genetic and trait resource for hexaploid wheat engineering, *Ann. Bot.*, 2023, vol. 131, no. 1, pp. 185–198. <https://doi.org/10.1093/aob/mc ac054>
- Wu, Y., Sun, Y., Shen, K., Sun, S., Wang, J., Jiang, T., Cao, S., Josiah, S.M., Pang, J., Lin, X., and Liu, B., Immediate Genetic and Epigenetic Changes in F1 Hybrids Parented by Species with Divergent Genomes in the Rice Genus (*Oryza*), *PLoS One*, 2015, vol. 10, no. 7, pp. e0132911. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0132911>
- Wu, Y., Jiang, T., Sun, Y., Wang, Z., Guo, G., and Sun, S., Mobilization of diverse transposable elements in rice induced by alien pollination without entailing genetic introgression, *Plant Mol. Biol. Rep.*, 2014, no. 5, pp. 1181–1191. <https://doi.org/10.1007/s11105-014-0819-9>
- Xu, C., Bai, Y., Lin, X., Zhao, N., Hu, L., Gong, Z., Wendel, J.F., and Liu, B., Genome-wide disruption of gene expression in allopolyploids but not hybrids of rice subspecies, *Mol. Biol. Evol.*, 2014, vol. 31, no. 5, pp. 1066–1076. <https://doi.org/10.1093/molbev/msu085>
- Xu, W., Li, Y., Li, Y., Liu, C., Wang, Y., Xia, G., and Wang, M., Asymmetric Somatic Hybridization Affects Synonymous Codon Usage Bias in Wheat, *Front. Genet.*, 2021, vol. 12, pp. 682324. <https://doi.org/10.3389/fgene.2021.682324>
- Yaakov, B., and Kashkush, K., Mobilization of Stowaway-like MITEs in newly formed allohexaploid wheat species, *Plant Mol. Biol.*, 2012, vol. 80, no. 4–5, pp. 419–427. <https://doi.org/10.1007/s1103-012-9957-3>
- Yan, H., Han, G., Gu, T., Shi, Z., Cao, L., Wang, J., Liu, H., Wang, C., Zhuo, S., Li, L., and An, D., Cytogenetic characterization of a novel wheat-rye 2R (2D) substitution line YT9 conferring powdery mildew resistance from the three-leaf stage and physical mapping of PmYT9, *Theor. Appl. Genet.*, 2025, vol. 138, no. 7, pp. 167. <https://doi.org/10.1007/s00122-025-04955-3>
- Yang, Q., Li, S., Li, X., Ma, J., Wang, J., Qi, P., Chen, G., Pu, Z., Li, W., Harwood, W., Li, Z., Liu, B.L., Lan, X., Deng, M., Lu, Z., Wei, Y., Zheng, Y., and Jiang, Q., Expression of the high molecular weight glutenin 1Ay gene from *Triticum urartu* in barley, *Transgenic. Res.*, 2019, vol. 28, no. 2, pp. 225–235. <https://doi.org/10.1007/s11248-019-00117-6>
- Yang, W., Han, H., Guo, B., Qi, K., Zhang, J., Zhou, S., Yang, X., Li, X., Lu, Y., Liu, W., Liu, X., and Li, L., The Genomic Variation and Differentially Expressed Genes on the 6P Chromosomes in Wheat-*Agropyron cristatum* Addition Lines 5113 and II-30-5 Confer Different Desirable Traits, *Int. J. Mol. Sci.*, 2023, vol. 24, no. 8, pp. 7056. <https://doi.org/10.3390/ijms24087056>
- Yuan, Z., Liu, M., Ouyang, Y., Zeng, X., Hao, M., Zhang, L., Ning, S., Yan, Z., and Liu, D., The detection of a de novo allele of the Glu-1Dx gene in wheat-rye hybrid offspring, *Theor. Appl. Genet.*,

- 2014, vol. 127, no. 10, pp. 2173–2182. <https://doi.org/10.1007/s00122-014-2370-3>
- Zhang, H., Gou, X., Zhang, A., Wang, X., Zhao, N., Dong, Y., Li, L., and Liu, B., Transcriptome shock invokes disruption of parental expression-conserved genes in tetraploid wheat, *Sci. Rep.*, 2016, vol. 20, no 6, pp. 26363. <https://doi.org/10.1038/srep26363>.
- Zhang, J., Chen, Q., Yang, F., Wang, Y., Xiao, J., Ding, H., Ma, Q., Deng, Q., and Jiang, Y., Utilization of the *Dasyphyrum* genus for genetic improvement of wheat, *Mol. Breed.*, 2024, vol. 44, no. 12, pp. 82. <https://doi.org/10.1007/s11032-024-01512-6>
- Zhang, Z., Lv, R., Wang, B., Xun, H., Liu, B., Xu, C., Effects of Allopolyploidization and Homoeologous Chromosomal Segment Exchange on Homoeolog Expression in a Synthetic Allotetraploid Wheat under Variable Environmental Conditions, *Plants (Basel)*, 2023, vol. 12, no. 17, pp. 3111. <https://doi.org/10.3390/plants12173111>
- Zhang, Z., Zhou, S., Liu, W., Song, L., Zhang, J., Han, H., Yang, X., Lin, Y., Li, X., and Li, L., Molecular Cytogenetic Analysis of the Introgression between *Agropyron cristatum* P Genome and Wheat Genome, *Int. J. Mol. Sci.*, 2021, vol. 22, no. 20, pp. 11208. <https://doi.org/10.3390/ijms222011208>
- Zhao, N., Zhu, B., Li, M., Wang, L., Xu, L., Zhang, H., Zheng, S., Qi, B., Han, F., and Liu, B., Extensive and heritable epigenetic remodeling and genetic stability accompany allohexaploidization of wheat, *Genetics*, 2011, vol. 188, no. 3, pp. 499–510. <https://doi.org/10.1534/genetics.111.127688>
- Zheng, X.L., Zhou, J.P., Zang, L.L., Tang, A.T., Liu, D.Q., Deng, K.J., and Zhang, Y., Genetic and epigenetic alterations induced by different levels of rye genome integration in wheat recipient, *Genet. Mol. Res.*, 2016, vol. 15, no. 2. <https://doi.org/10.4238/gmr.15028001>

Надійшла в редакцію 10.10.2025
Після доопрацювання 11.11.2025
Прийнята до друку 18.03.2026