

Стеблевая ржавчина в Западной Сибири – расовый состав и эффективные гены устойчивости

В.П. Шаманин¹, И.В. Потоцкая¹, С.С. Шепелев¹, В.Е. Пожерукова¹, Е.А. Салина², Е.С. Сколотнева², Д. Ходсон³, М. Хоумвёллер⁴, М. Патпур⁴, А.И. Моргунов⁵

¹ Омский государственный аграрный университет им. П.А. Столыпина, Омск, Россия

² Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

³ CIMMYT, Аддис-Абеба, Эфиопия

⁴ Орхусский университет, Слагельсе, Дания

⁵ Представительство CIMMYT, Анкара, Турция

✉ e-mail: vp.shamanin@omgau.org

Аннотация. Стеблевая ржавчина пшеницы в последние годы приобрела эпифитотийный характер, нанося значительный экономический ущерб производству зерна пшеницы в отдельных областях Западной Сибири. По результатам изучения расового состава популяций стеблевой ржавчины, собранной в 2016–2017 гг. в Омской области и Алтайском крае, выявлено 13 патотипов в омской популяции и 10 – в алтайской. Дифференцирование рас стеблевой ржавчины проводили с помощью тестерного набора 20 североамериканских линий-дифференциаторов *Sr* генов. Гены патотипов стеблевой ржавчины омской популяции авирулентны только к гену устойчивости *Sr31*, алтайские изоляты авирулентны, помимо *Sr31*, к генам *Sr24*, *Sr30*. Низкая частота вирулентности (10–25 %) патотипов омской популяции установлена для *Sr11*, *Sr24*, *Sr30*, а патотипов алтайской – для *Sr7b*, *Sr9b*, *Sr11*, *SrTnp*, которые неэффективны в Омской области. Полевая оценка устойчивости к стеблевой ржавчине проводилась в 2016–2018 гг. в Омской области в динамике в течение вегетационного периода у сортов и линий мягкой пшеницы из трех различных источников. Первый набор включал 58 линий и сортов яровой мягкой пшеницы с идентифицированными генами *Sr*, условно называемыми «питомник-ловушка» (ISRTN – international stem rust trap nursery). Второй набор включал линии яровой пшеницы из коллекции «Арсенал», отобранные ранее по комплексу хозяйственно ценных признаков и несущие пирамиду генов устойчивости к стеблевой ржавчине, в том числе интрогрессированных в геном мягкой пшеницы от дикорастущих видов злаков. Третий набор включал сорта яровой мягкой пшеницы, созданные в Омском аграрном университете по программе челночной селекции, имеющие в родословной синтетическую пшеницу с геномом *Ae. tauschii*. Установлено, что линии с генами *Sr31*, *Sr40*, *Sr2 complex* невосприимчивы к стеблевой ржавчине в условиях Западно-Сибирского региона. Выделены источники с эффективными генами *Sr*: из питомника ISRTN – (Benno)/6*LMPG-6 DK42 (*Sr31*), Seri 82 (*Sr31*), Cham 10 (*Sr31*), Bacanora (*Sr31*), RL 6087 Dyck (*Sr40*), Amigo (*Sr24*, *1RS-Am*), Siouxland (*Sr24*, *Sr31*), Roughrider (*Sr6*, *Sr36*), Sisson (*Sr6*, *Sr31*, *Sr36*), Fleming (*Sr6*, *Sr24*, *Sr36*, *1RS-Am*), Pavon 76 (*Sr2 complex*); из коллекции «Арсенал» – № 1 BC₁F₂ (96 × 113) × 145 × 113 (*Sr2*, *Sr36*, *Sr44*), № 14a F₃ (96 × 113) × 145 (*Sr36*, *Sr44*), № 19 BC₂F₃ (96 × 113) × 113 (*Sr2*, *Sr36*, *Sr44*), № 20 F₃ (96 × 113) × 145 (*Sr2*, *Sr36*, *Sr40*, *Sr44*); сорта Омского аграрного университета – Элемент 22 (*Sr31*, *Sr35*), Лютесценс 27-12, Лютесценс 87-12 (*Sr23*, *Sr36*), Лютесценс 70-13, Лютесценс 87-13 (*Sr23*, *Sr31*, *Sr36*). Выделенные источники рекомендуются для включения в селекционный процесс при создании сортов, устойчивых к стеблевой ржавчине в условиях региона.

Ключевые слова: мягкая пшеница; стеблевая ржавчина; патотип; эффективные гены устойчивости; селекция.

Для цитирования: Шаманин В.П., Потоцкая И.В., Шепелев С.С., Пожерукова В.Е., Салина Е.А., Сколотнева Е.С., Ходсон Д., Хоумвёллер М., Патпур М., Моргунов А.И. Стеблевая ржавчина в Западной Сибири – расовый состав и эффективные гены устойчивости. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2020;24(2):131-138. DOI 10.18699/VJ20.608

Stem rust in Western Siberia – race composition and effective resistance genes

V.P. Shamanin¹, I.V. Pototskaya¹, S.S. Shepelev¹, V.E. Pozherukova¹, E.A. Salina², E.S. Skolotneva², D. Hodson³, M. Hovmøller⁴, M. Patpour⁴, A.I. Morgounov⁵

¹ Omsk State Agrarian University named after P.A. Stolypin, Omsk, Russia

² Institute of Cytology and Genetics of Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

³ CIMMYT, Addis Ababa, Ethiopia

⁴ Aarhus University, Slagelse, Denmark

⁵ CIMMYT-Turkey, Ankara, Turkey

✉ e-mail: vp.shamanin@omgau.org

Abstract. Stem rust in recent years has acquired an epiphytotic character, causing significant economic damage for wheat production in some parts of Western Siberia. On the basis of a race composition study of the stem rust populations collected in 2016–2017 in Omsk region and Altai Krai, 13 pathotypes in Omsk population and 10 in Altai population were iden-

tified. The race differentiation of stem rust using a tester set of 20 North American *Sr* genes differentiator lines was carried out. The genes of stem rust pathotypes of the Omsk population are avirulent only to the resistance gene *Sr31*, Altai isolates are avirulent not only to *Sr31*, but also to *Sr24*, and *Sr30*. A low frequency of virulence (10–25 %) of the Omsk population pathotypes was found for *Sr11*, *Sr24*, *Sr30*, and for Altai population – *Sr7b*, *Sr9b*, *Sr11*, *SrTmp*, which are ineffective in Omsk region. Field evaluations of resistance to stem rust were made in 2016–2018 in Omsk region in the varieties and spring wheat lines from three different sources. The first set included 58 lines and spring bread wheat varieties with identified *Sr* genes – the so-called trap nursery (ISRTN – International Stem Rust Trap Nursery). The second set included spring wheat lines from the Arsenal collection, that were previously selected according to a complex of economically valuable traits, with genes for resistance to stem rust, including genes introgressed into the common wheat genome from wild cereal species. The third set included spring bread wheat varieties created in the Omsk State Agrarian University within the framework of a shuttle breeding program, with a synthetic wheat with the *Ae. tauschii* genome in their pedigrees. It was established that the resistance genes *Sr31*, *Sr40*, *Sr2 complex* are effective against stem rust in the conditions of Western Siberia. The following sources with effective *Sr* genes were selected: (Benno)/6*LMPG-6 DK42, Seri 82, Cham 10, Bacanora (*Sr31*), RL 6087 Dyck (*Sr40*), Amigo (*Sr24*, *1RS-Am*), Siouxland (*Sr24*, *Sr31*), Roughrider (*Sr6*, *Sr36*), Sisson (*Sr6*, *Sr31*, *Sr36*), and Fleming (*Sr6*, *Sr24*, *Sr36*, *1RS-Am*), Pavon 76 (*Sr2 complex*) from the ISRTN nursery; No. 1 BC₁F₂ (96 × 113) × 145 × 113 (*Sr2*, *Sr36*, *Sr44*), No. 14a F₃ (96 × 113) × 145 (*Sr36*, *Sr44*), No. 19 BC₂F₃ (96 × 113) × 113 (*Sr2*, *Sr36*, *Sr44*), and No. 20 F₃ (96 × 113) × 145 (*Sr2*, *Sr36*, *Sr40*, *Sr44*) from the Arsenal collection; and the Omsk State Agrarian University varieties Element 22 (*Sr31*, *Sr35*), Lutescens 27-12, Lutescens 87-12 (*Sr23*, *Sr36*), Lutescens 70-13, and Lutescens 87-13 (*Sr23*, *Sr31*, *Sr36*). These sources are recommended for inclusion in the breeding process for developing stem rust resistant varieties in the region.

Key words: bread wheat; stem rust; pathotype; effective resistance genes; breeding.

For citation: Shamanin V.P., Pototskaya I.V., Shepelev S.S., Pozherukova V.E., Salina E.A., Skolotneva E.S., Hodson D., Hovmøller M., Patpour M., Morgounov A.I. Stem rust in Western Siberia – race composition and effective resistance genes. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii* = *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2020;24(2):131-138. DOI 10.18699/VJ20.608

Введение

Стеблевая ржавчина пшеницы (возбудитель *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* Erikss.) длительное время имела слабое распространение на территории Западной Сибири и только в последние годы приобрела эпифитотийный характер, нанося значительный экономический ущерб производству зерна пшеницы в регионе. В первую очередь это связано с ухудшением фитосанитарной обстановки в регионе, обусловленным общей тенденцией потепления климата и возделыванием на основной площади посева пшеницы сортов, восприимчивых к стеблевой ржавчине (Шаманин и др., 2015, 2016). Вероятность заноса расы стеблевой ржавчины *Ug99* и появление новых биотипов этой расы, поражающих сорта с генами *Sr24* и *Sr36*, несут серьезную угрозу производству зерна пшеницы в Западно-Сибирском регионе, тогда как генетическое разнообразие возделываемых сортов пшеницы по устойчивости к патотипам расы *Ug99* весьма ограничено (Shamanin et al., 2016).

Повышение генетической устойчивости зернового агроценоза к патогенам может решаться посредством частой сортосмены, а также возделыванием в регионах и хозяйствах сортов с разным уровнем устойчивости к болезням и к разным расам. Эти приемы предназначены для сдерживания эволюции патогенов и появления новых вирулентных рас. Такие программы широко используются в странах Европы и Америки. Продолжительность возделывания сорта в передовых странах составляет 3–4 года, тогда как в России – 7–10 лет (Санин, 2016). В этой связи селекция, направленная на создание сортов яровой пшеницы, имеющих разнообразную генетическую основу по устойчивости к стеблевой ржавчине, весьма актуальна.

Начиная с 1950-х гг. многие интродуцированные в мягкую пшеницу гены устойчивости потеряли свою эффективность (Singh et al., 2008). Наиболее значимыми для

селекционной практики являются гены *Sr2*, *Sr23*, *Sr24*, *Sr25*, *Sr31*, *Sr33*, *Sr36*, *Sr38*, *Sr45*, *Sr50*, *SrTmp*, *Sr1RS^{Amigo}* (Singh et al., 2015).

Интрогрессия генов устойчивости диких и культурных родичей позволяет расширить генетическое разнообразие сортов и обеспечить их более длительную защиту (Леонова и др., 2014). К настоящему времени идентифицировано около 86 генов *Sr*, из них 26 генов устойчивости к стеблевой ржавчине перенесены в мягкую пшеницу от других видов злаков (McIntosh et al., 2013). Так, *T. turgidum* послужил источником генов устойчивости к стеблевой ржавчине *Sr2*, *Sr9d*, *Sr9e*, *Sr9g*, *Sr11*, *Sr12*, *Sr13*, *Sr14* и *Sr17*, из которых гены *Sr2*, *Sr13* и *Sr14* эффективны против расы *Ug99*; *T. monococcum* – источником генов *Sr21*, *Sr22* и *Sr35* (Singh et al., 2011).

Гены, обуславливающие устойчивость к стеблевой ржавчине, были интрогрессированы в генофонд пшеницы из генома различных видов *Aegilops* L.: *Ae. speltooides* – *Sr32*, *Sr39*, *Sr47*; *Ae. comosa* – *Sr34*; *Ae. ventricosa* – *Sr38* (Schneider et al., 2008). От *Ae. tauschii* были привнесены гены *Sr33*, *Sr45*, *Sr46* (Kerber, Dyck, 1979). Путем прямой гибридизации *T. aestivum* и *Ae. tauschii* с последующим беккроссированием в геном мягкой пшеницы привнесены новые гены устойчивости *SrTA1662*, *SrTA1017* и *SrTA10187* (Olson et al., 2013), которые эффективны против расы *Ug99*. Продолжается поиск новых генов устойчивости в генофонде диких сородичей пшеницы; например, G. Yu с коллегами выявили два новых гена *Sr* у *Ae. sharonensis* (Yu et al., 2017).

Одной из задач программы по улучшению пшеницы в Казахстанско-Сибирской сети (КАСИБ) на основе метода члечной селекции под эгидой СИММУТ (Мексика) является расширение генетического полиморфизма создаваемых сортов, в том числе по устойчивости к вредоносным заболеваниям (Gomez-Becerra et al., 2006). Сорта члечной селекции, полученные с участием *Ae. tauschii*

и *T. dicoccum*, а также линии коллекции «Арсенал», имеющие в своей родословной генетический материал чужеродных видов, представляют интерес для селекции на устойчивость к стеблевой ржавчине в регионе.

Цель исследований – анализ расового состава западносибирской популяции стеблевой ржавчины, оценка устойчивости линий и сортов яровой мягкой пшеницы с идентифицированными генами к локальной популяции и выявление источников с эффективными генами *Sr* для селекции в условиях Западно-Сибирского региона.

Материалы и методы

Расовый состав популяции *P. graminis* f. sp. *tritici*, собранной с образцов в 2016–2017 гг. в Омской области (15 образцов питомника КАСИБ-16, Омский государственный аграрный университет (ГАУ)) и Алтайском крае (12 селекционных образцов, ФГБНУ «Алтайский аграрный научный центр»), был определен во Всемирном справочном центре ржавчины (Global Rust Reference Center, GRRC, Дания; <http://agro.au.dk/forskning/internationale-platforme/wheatrust>).

Выделение монопустульных изолятов проводили в соответствии с требованиями протоколов GRRC (www.wheatrust.org). Монопустульные изоляты были размножены для идентификации расы *Ug99* с помощью теста PCR-Stage 1. Всего выделено 19 монопустульных изолятов из омской популяции и 20 – из алтайской (табл. 1).

Дифференцирование рас стеблевой ржавчины проводили с помощью тестерного набора 20 североамериканских линий-дифференциаторов, содержащих *Sr* гены: *Sr5* (ISr5-Ra), *Sr21* (CnS *Triticum monoc. Deriv.*), *Sr9e* (Vernstein), *Sr7b* (ISr7b-Ra), *Sr11* (ISr11-Ra), *Sr6* (ISr6a-Ra), *Sr8a* (ISr8a-Ra), *Sr9g* (CnSr9g), *Sr36* (W2691SrTt-1), *Sr9b* (W2691Sr9b), *Sr30* (BtSr30Wst), *Sr17+13* (Combination VII), *Sr9a* (ISr9a-Ra), *Sr9d* (ISr9d-Ra), *Sr10* (W2691Sr10), *SrTmp* (CnsSrTmp), *Sr24* (LcSr24Ag), *Sr31* (Benno Sr31/6*LMPG), *Sr38* (VPM-1), *SrMcN* (McNair 701). Инфицированные растения оценивали через 14–16 дней после инокуляции с использованием модифицированной шкалы E.C. Stakman (Roelfs, Martens, 1988). Фенотипы вирулентности классифицировали по североамериканской системе (Jin et al., 2008).

На опытном поле Омского ГАУ сорта и линии мягкой пшеницы из трех различных источников в течение вегетационного периода оценивали (в динамике, не менее 4–5 учетов) на восприимчивость к стеблевой ржавчине по шкалам, рекомендуемым СИММУТ (Койшыбаев и др., 2014). Учитывали тип реакции по шкале E.V. Mains, H.S. Jackson (1926) и степень поражения по модифицированной шкале R.F. Peterson (Peterson et al., 1948): 0 – иммунитет, уредопустулы не образуются; R (Resistance – высокая устойчивость), 1 балл, степень поражения 5–10 %; MR (Moderately resistance – средняя устойчивость), 2 балла, степень поражения 10–25 %; M (гетерогенный тип), пустулы различного размера, окруженные хлоротическими и некротическими пятнами или без них; MS (Moderately susceptible – средняя восприимчивость), 3 балла, степень поражения 40–50 %; S (Susceptible – восприимчивость), 4 балла, степень поражения более 60 %.

В 2016–2018 гг. проведена оценка степени устойчивости (восприимчивости) к омской популяции стеблевой ржавчины 58 линий и сортов с идентифицированными генами *Sr*. Эти линии и сорта были переданы из Международного центра по улучшению пшеницы и кукурузы СИММУТ (Мексика) и получили условное название «питомник-ловушка» (ISRTN – International Stem Rust Trap Nursery) (табл. 2). Посев сортов и линий питомника-ловушки был осуществлен вручную. Каждый образец высевали по два рядка длиной 1 м, через каждые 10 номеров размещали стандарт устойчивости к стеблевой ржавчине – сорт Элемент 22 и стандарт восприимчивости – Черныя 13.

В 2015 г. из коллекции «Арсенал», любезно предоставленной для исследований И.Ф. Лапочкиной, по комплексу хозяйственно ценных признаков было выделено 9 линий яровой пшеницы, несущих пирамиду генов устойчивости к стеблевой ржавчине (Lapochkina et al., 2017): № 1 [BC₁F₂ (96 × 113) × 145 × 113]; № 13, 14a [F₃ (96 × 113) × 145]; № 16, 17, 17a [BC₁F₄ (96 × 113) × 113]; № 19 [BC₂F₃ (96 × 113) × 113]; № 20, 22a [F₃ (96 × 113) × 145]. В течение трех лет (2016–2018) эти линии изучали в селекционном питомнике второго года. Площадь делянки 2 м², посев сеялкой ССФК-7 на глубину 5 см. Способ посева – рядовой, норма высева – 500 зерен на 1 м².

Таблица 1. Фенотипический состав и вирулентность патотипов *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* в Омской области и Алтайском крае (2016–2017 гг.)

Показатель	Опытное поле Омского ГАУ, 2016 г.	Опытное поле Алтайского аграрного НЦ, 2017 г.
Количество образцов	15	12
Количество монопустульных изолятов	19	20
Количество патотипов	13	10
Индексы патотипов	RRGTF, TKRPF, RKRSP, RFRSF, THRTP, RHRTF, TKRTE, QHHSF, RCRTF, SHHSF, RCRTF, QFRSF, RFRTF	SFRSF, NFMSF, QKCSF, MPMT, LHCSF, LFRSF, LKCSF, LKMSF, LTMSF, QHMSF
Высокая частота вирулентности, ≥25 %	<i>Sr5</i> , <i>Sr6</i> , <i>Sr7b</i> , <i>Sr8a</i> , <i>Sr9a</i> , <i>Sr9b</i> , <i>Sr9d</i> , <i>Sr9e</i> , <i>Sr9g</i> , <i>Sr10</i> , <i>Sr17</i> , <i>Sr21</i> , <i>Sr36</i> , <i>Sr38</i> , <i>SrMcN</i> , <i>SrTmp</i>	<i>Sr5</i> , <i>Sr8a</i> , <i>Sr9a</i> , <i>Sr9d</i> , <i>Sr9e</i> , <i>Sr9g</i> , <i>Sr10</i> , <i>Sr17</i> , <i>Sr21</i> , <i>Sr36</i> , <i>Sr38</i> , <i>SrMcN</i>
Низкая частота вирулентности, 10–25 %	<i>Sr11</i> , <i>Sr24</i> , <i>Sr30</i>	<i>Sr7b</i> , <i>Sr9b</i> , <i>Sr11</i> , <i>SrTmp</i>
Авирулентность	<i>Sr31</i>	<i>Sr24</i> , <i>Sr30</i> , <i>Sr31</i>

Таблица 2. Результаты оценки линий и сортов с идентифицированными генами *Sr* по устойчивости/восприимчивости к стеблевой ржавчине, опытное поле Омского ГАУ, 2016–2018 гг.

№ п/п	Сорт, линия	Гены	Поражение стеблевой ржавчиной, %/тип		
			2016 г.	2017 г.	2018 г.
1	Элемент 22	Стандарт устойчивости	R	5MR	5MR
2	Чернява 13	Стандарт восприимчивости	80S	60S	80S
3	Мороссо		40S	45S	40S
4	ISr5-Ra CI 14159	<i>Sr5</i>	70S	50S	40S
5	Na 101/6*Marquis	<i>Sr7a</i>	25S	40MS	30S
6	ISr7b-Ra CI 14165	<i>Sr7b</i>	–	50S	30S
7	CI 14167/9*LMPG-6 DK04	<i>Sr8a</i>	30MS	5M	25MS
8	Barleta Benvenuto (CI 14196)	<i>Sr8b</i>	–	50S	30S
9	ISr9a-Ra CI 14169	<i>Sr9a</i>	10MS	65S	40S
10	Prelude*4/2/Marquis*6/Kenya 117A	<i>Sr9b</i>	30M	10M	20MS
11	Vernstein PI 442914	<i>Sr9e</i>	20S	10M	20MS
12	Chinese Spring*7/Marquis 2B	<i>Sr9g</i>	20S	10M	40S
13	W2691Sr10 CI 17388	<i>Sr10</i>	10S	40MS	60S
14	Lee/6*LMPG-6 DK37	<i>Sr11</i>	10M	5M	20MS
15	Chinese Spring*5/Thatcher 3B	<i>Sr12</i>	10M	5M	40S
16	Preude*4/2/Marquis*6/Khapstein	<i>Sr13</i>	5M	5M	10M
17	W2691*2/Khapstein	<i>Sr14</i>	5M	5M	30MS
18	Preiude*2/Norka	<i>Sr15</i>	30MS	10M	30MS
19	Thatcher/CS (CI14173)	<i>Sr16</i>	20S	5M	30S
20	Prelude/8*Marquis*2/2/Esp518/9	<i>Sr17</i>	60S	60S	50S
21	Little Club/Sr18Mq Marquis "A"	<i>Sr18</i>	20S	70S	40S
22	94A 236-1 Marquis "B"	<i>Sr19</i>	5MR	20MS	10M
23	94A 237-1 Marquis "C"	<i>Sr20</i>	40S	30S	5MS
24	T. monococcum/8*LMPG-6 DK13	<i>Sr21</i>	10M	10MR	20M
25	Einkorn		10MR	3MR	10M
26	Mq*6//Stewart*3/RL 5244	<i>Sr22</i>	20M	40M	50S
27	Exchange CI 12635	<i>Sr23</i>	10MR	5MR	10MR
28	LcSr24Ag + BTSr24Ag	<i>Sr24</i>	10MR	10MR	10M
29	Agatha (CI 14048)/9*LMPG-6 DK16	<i>Sr25</i>	25MR	15M	10M
30	Eagle Sr26 McIntosh	<i>Sr26</i>	15MR	3MR	10M
31	WRT 238-5 (1984) Roelfs	<i>Sr27</i>	–	20MS	10M
32	Kota RL471	<i>Sr28</i>	60S	15MS	10M
33	Prelude/8*Marquis/2/Etiolo de Choisy	<i>Sr29</i>	25M	10M	15S
34	Selection from Webster F3:F4#6	<i>Sr30</i>	5M	10M	10M
35	Sr31 (Benno)/6*LMPG-6 DK42	<i>Sr31</i>	5MR	10MR	10MR
36	Seri 82		R	R	5MR
37	PBW343=Attila with Sr31		5MR	5MR	10MR
38	Cham 10=Kauz//Kauz/star		R	R	5MR
39	Bacanora=Kauz's		R	R	5MR
40	ER5155 S-203 (1995)Roelfs	<i>Sr32</i>	–	10MR	10M
41	RL 5405 (1192) Kerber	<i>Sr33</i>	15MR	10MR	30S
42	RL 6098 (1997) Dyck	<i>Sr34</i>	–	40MS	50S
43	RL 6099 (1995) Dyck	<i>Sr35</i>	20M	40MS	30S
44	W2691SrTt-1 CI 17385	<i>Sr36</i>	–	10M	10M
45	Prelude*4/Line W (W3563)	<i>Sr37</i>	10M	5M	R
46	Trident Sr38	<i>Sr38</i>	5MR	R	R
47	Trident		5MR	R	R
48	RL 5711 Kerber	<i>Sr39</i>	10MR	5M	10M
49	RL 6087 Dyck	<i>Sr40</i>	5MR	10MR	10M
50	Amigo	<i>Sr24 + 1RS-Am</i>	R	R	R
51	Siouxland	<i>Sr24 + Sr31</i>	R	R	R
52	Roughrider	<i>Sr6 + Sr36</i>	R	5MR	R
53	Sisson	<i>Sr6 + Sr31 + Sr36</i>	R	R	R
54	Bt/Wld	<i>SrWld-1</i>	15MR	20M	10M
55	Fleming	<i>Sr6 + Sr24 + Sr36 + 1RS-Am</i>	10MR	5MR	10MR
56	Chris	<i>Sr7a + Sr12 + Sr6</i>	–	10MR	30S
57	CsSrTmp	<i>SrTmp</i>	–	40MS	30S
58	Pavon 76	<i>Sr2 complex</i>	R	R	5M

В питомнике конкурсного сортоиспытания проведена оценка 9 сортов яровой мягкой пшеницы, созданных в Омском ГАУ по программе члночной селекции, имеющих в родословной синтетическую пшеницу с геном *Ae. tauschii*: Лютесценс 24-12 (Касибовская), Лютесценс 27-12, Лютесценс 87-12, Лютесценс 70-13, Лютесценс 87-13, Лютесценс 88-13 (Силантй), Лютесценс 124-13, Лютесценс 53-15, Лютесценс 128-15. Площадь делянки 25 м², повторность четырехкратная, предшественник – чистый пар. Стандарты – Памяти Азиева (среднеранний), Дуэт (среднеспелый) и Элемент 22 (среднепоздний).

Гены *Sr* в сортах Омской селекции были идентифицированы с использованием молекулярных маркеров: Xsts638 – *Sr15*, Xcfa2123 – *Sr22*, Xgwm210 – *Sr23*, Xscs73 – *Sr24*, Xwmc221 – *Sr25*, BE518379 – *Sr26*, Xscm09 – *Sr31*, SCS421 – *Sr34*, Xcfa2170 – *Sr35*, Xstm773-2 – *Sr36*, Ventrup-LN2 – *Sr38*, Lr34plus – *Sr57*, согласно установленному протоколу (<http://maswheat.ucdavis.edu/protocols/StemRust/index.htm>). В линиях и сортах яровой мягкой пшеницы, входящих в состав питомника-ловушки, и в коллекции «Арсенал» гены *Sr* определены ранее (McIntosh et al., 2013, 2017; Lapochkina et al., 2017).

В 2016 г. в Омской области погодные условия были относительно засушливыми, что способствовало умеренному развитию стеблевой ржавчины. В 2017 г. отмечено интенсивное развитие болезни, степень поражения восприимчивых образцов варьировала в пределах 20S–80S. В 2018 г. отмечено сильное поражение стеблевой ржавчиной, поскольку вегетационный период характеризовался более прохладной погодой и большим количеством осадков, степень поражения восприимчивых образцов составила 30S–80S.

Результаты

Анализ расового состава популяций стеблевой ржавчины в Омской области и Алтайском крае показал, что в отличие от многих регионов мира, где стеблевая ржавчина десятилетиями является вредоносной болезнью, например Краснодарского края России (Аблова и др., 2016), в Западной Сибири за короткий период со времени ее появления в регионе отмечается существенное количество патотипов: в омской популяции – 13, в алтайской – 10 (см. табл. 1). Большинство патотипов, идентифицированных в популяции стеблевой ржавчины на территории Омской области и Алтайского края, по вирулентности не идентичны патотипам, обнаруженным в последние годы в Азии и Африке (<http://wheatrust.org/fileadmin/www>). Во всех изученных западносибирских популяциях не идентифицированы *Ug99* и сицилийская расы *P. graminis*. Гены патотипов стеблевой ржавчины омской популяции авирулентны только к гену *Sr31*, алтайские изоляты авирулентны к *Sr31*, *Sr24* и *Sr30*.

Низкая частота вирулентности (10–25 %) патотипов омской популяции установлена для генов *Sr11*, *Sr24*, *Sr30*, алтайской популяции – для *Sr7b*, *Sr9b*, *Sr11*, *SrTmp*, которые неэффективны в Омской области. Результаты лабораторной оценки вирулентности патотипов *P. graminis*, собранных в Омской области, подтверждаются полевыми исследованиями по оценке устойчивости/восприимчи-

вости к стеблевой ржавчине линий и сортов питомника-ловушки с идентифицированными генами *Sr* (см. табл. 2).

Генотипы с *Sr31*: *Sr31* (Benno)/6*LMPG-6 DK42, Seri 82, PBW343=Attila with *Sr31*, Cham 10=Kauz//Kauz/star, Vascapora=Kauz's' проявили высокую устойчивость к омской популяции стеблевой ржавчины во все годы исследования (2016–2018). Средней устойчивостью отличалась линия № 28 LcSr24Ag + BTrSr24Ag с геном *Sr24*. Следует отметить, что для некоторых *Sr* генов отмечен устойчивый тип реакции на стадии взрослых растений в условиях эпифитотии и восприимчивый – на ювенильной стадии в лабораторных условиях.

Например, сорт Trident (№ 46 и 47) с геном *Sr38* в полевых условиях имел высокую устойчивость (R–5MR), сорт Einkorn (№ 25) с геном *Sr21* и линия № 44 (W2691SrTt-1 CI 17385) с геном *Sr36* в полевых условиях имели среднюю устойчивость на уровне 10M, а в лабораторных условиях ювенильные растения с указанными генами отнесены к группе восприимчивых. Высокой устойчивостью к стеблевой ржавчине во все годы исследования отличались сорта питомника ISRTN с пирамидой генов: № 50 Amigo (*Sr24* + *IRS-Am*), № 51 Siouland (*Sr24* + *Sr31*), № 52 Roughrider (*Sr6* + *Sr36*), № 53 Sisson (*Sr6* + *Sr31* + *Sr36*), № 55 Fleming (*Sr6* + *Sr24* + *Sr36* + *IRS-Am*).

Результаты оценки устойчивости к стеблевой ржавчине линий из коллекции «Арсенал» и лучших сортов конкурсного сортоиспытания (КСИ), созданных по программе члночной селекции с использованием в гибридизации синтетической пшеницы, представлены в табл. 3.

Линии из коллекции «Арсенал» представляют большой интерес как источники для селекции на устойчивость к патогену, они являются носителями пирамиды генов *Sr2* (*T. turgidum*), *Sr36*, *Sr40* (*T. timopheevii*), *Sr44* (*Th. intermedium*). В родословной выделенных линий присутствует яровая линия пшеницы 13/00/i-4, у которой идентифицировано семь генов устойчивости к стеблевой ржавчине – *Sr2*, *Sr36*, *Sr39*, *Sr40*, *Sr44*, *Sr47*, *Sr15*, и озимая линия GT 96/90 с генами *Sr15*, *Sr24*, *Sr31*, *Sr36*, *Sr40*, *Sr47* (Lapochkina et al., 2017).

У сортов селекции Омского ГАУ было идентифицировано три гена устойчивости к стеблевой ржавчине: *Sr23*, *Sr31*, *Sr36*. Пшенично-ржаная транслокация 1BL.1RS с геном *Sr31* выявлена у сорта Элемент 22, имеющего в родословной сорт Аврора (Shamanin et al., 2016). Сочетание эффективных генов устойчивости *Sr31* и *Sr35* обуславливает высокий уровень устойчивости к стеблевой ржавчине данного сорта. Элемент 22 – один из немногих сортов с групповой устойчивостью к стеблевой и бурой ржавчине; он включен в Государственный реестр селекционных достижений по Западно-Сибирскому региону и является стандартом для среднепоздней группы на государственных сортоучастках в Омской области.

Для селекции в регионе представляют интерес сорта Лютесценс 27-12, Лютесценс 70-13, Лютесценс 87-13, Лютесценс 88-13, которые были выделены из одной гибридной популяции (Lutescens 30-94*2/3/*T. dicoccon* PI 94625/*Ae. squarrosa* (372)//3*Pastor), созданной от скрещивания казахстанского ярового сорта Лютесценс 30-94 с линией СИММУТ, полученной гибридизацией синтетической пшеницы с сортом Pastor, и сорт Лютесценс 87-12 (Ка-

Таблица 3. Устойчивость к стеблевой ржавчине линий и лучших сортов яровой мягкой пшеницы КСИ, опытное поле Омского ГАУ, 2016–2018 гг.

Сорт, линия	%/тип			Гены устойчивости
	2016 г.	2017 г.	2018 г.	
Памяти Азиева, стандарт восприимчивости	80S	40S	70S	–
Элемент 22, стандарт устойчивости	R	5MR	5MR	<i>Sr31, Sr35</i>
Линии из коллекции «Арсенал»				
№ 1 BC ₁ F ₂ (96 × 113) × 145 × 113	R	R	10MR	<i>Sr2, Sr36, Sr44</i>
№ 14a F ₃ (96 × 113) × 145	R	R	R	<i>Sr36, Sr44</i>
№ 19 BC ₂ F ₃ (96 × 113) × 113	R	R	–	<i>Sr2, Sr36, Sr44</i>
№ 20 F ₃ (96 × 113) × 145	R	R	5MR	<i>Sr2, Sr36, Sr40, Sr44</i>
Сорта Омского ГАУ				
Лютесценс 27-12	R	R	25MR	<i>Sr23, Sr36</i>
Лютесценс 87-12	R	R	40M	<i>Sr23, Sr36</i>
Лютесценс 70-13	5MR	R	5MR	<i>Sr23, Sr31, Sr36</i>
Лютесценс 87-13	5M	5MR	10MR	<i>Sr23, Sr31, Sr36</i>
Лютесценс 88-13	5MR	R	25MR	<i>Sr23</i>

zakhstanskaya 25/2*Attila/3/*T. dicoccon* PI 94625/*Ae. squarrosa*). В сортах КСИ идентифицированы гены *Sr23*, *Sr31* и *Sr36* в различном сочетании.

Обсуждение

В современных условиях стеблевая ржавчина представляет наибольшую опасность для зернового хозяйства Западной Сибири. В годы эпифитотий потери урожая пшеницы в регионе составляют около 2 млн т зерна. К сожалению, устойчивые к стеблевой ржавчине сорта, которые включены в Государственный реестр в последние годы, занимают не более 10–15 % в структуре посевов пшеницы в регионе. При оценке в 2015–2016 гг. 57 сортов яровой пшеницы, испытываемых на Москаленском ГСУ Омской области (южная лесостепь), устойчивый тип реакции (5–15MR) выявлен только у сортов Элемент 22 (*Sr31* + *Sr35*), Омская 37, Сигма, Уралосибирская (*Sr31*), Сигма 2 (*Sr31* + *Sr25*), тогда как остальные сорта поражались патогеном в средней и сильной степени, что подразумевает применение средств химической защиты посевов пшеницы в регионе (Larochkina et al., 2017). Ранее была проведена идентификация генов устойчивости к стеблевой ржавчине с использованием молекулярных маркеров коллекции сортов, созданных селекционными учреждениями Западной Сибири, и показано, что в представленном материале с наиболее высокой частотой встречаются гены *Sr25*, *Sr31* и сочетание генов *Sr25* + *Sr31* (Shamanin et al., 2016). Высокая изменчивость расового состава популяций патогенов, что продемонстрировано в наших исследованиях, и однообразие генов устойчивости к стеблевой ржавчине у возделываемых сортов ставят под угрозу стабильность производства зерна в условиях Западной Сибири.

Стратегия селекции сортов должна решать задачу опережения развития болезни в регионе. Популяции *P. gra-*

minis, формирующиеся на производственных посевах пшеницы в различных областях региона, определяют необходимость ориентироваться на фитопатологические сводки по расовому составу популяций. В омской популяции *P. graminis* нет авирулентных клонов к гену *Sr24*, в Алтайском крае, напротив, не выделено вирулентных клонов к *Sr24*, который сохраняет свою эффективность и в Новосибирской области (Сколотнева и др., 2018). Результаты сравнения расового состава позволяют говорить об омской и алтайской субпопуляциях с независимыми источниками генетического разнообразия и зоной сопряжения. Путем сравнения расового состава образцов популяции из Омской, Новосибирской областей и Алтайского края выявлена сложная структура западносибирской популяции *P. graminis*. Предполагается существование двух субпопуляций: омской и алтайской, с независимыми источниками генетического разнообразия и зоной генотипического обмена на пшеничных посевах Новосибирской области (Сколотнева и др., 2020).

Анализ расового состава омской популяции стеблевой ржавчины показал, что спектр эффективных генов устойчивости в условиях Омской области сужается, что обусловлено потерей эффективности ряда генов к местной популяции *P. graminis*.

На основании оценки устойчивости к местной популяции стеблевой ржавчины выделены высокоустойчивые сорта и линии питомника ISRTN: Sr31 (Benno)/6*LMPG-6 DK42, Seri 82, Cham 10, Bacanora (*Sr31*), RL 6087 Dyck (*Sr40*), Amigo (*Sr24, IRS-Am*), Siouxlant (*Sr24, Sr31*), Roughrider (*Sr6, Sr36*), Sisson (*Sr6, Sr31, Sr36*), Fleming (*Sr6, Sr24, Sr36, IRS-Am*), Pavon 76 (*Sr2 complex*). Выделенные сорта и линии целесообразно привлекать в селекционные программы в качестве источников устойчивости для создания сортов пшеницы, устойчивых к стеблевой ржавчине. Эффективные гены устойчивости *Sr31*, *Sr40*,

Sr2 complex и их комбинации с неэффективными генами рекомендованы для использования в селекции с учетом постоянной ротации, подключения генов неспецифической устойчивости, а также возможности заноса инфекции с сопредельных территорий.

Ген возрастной устойчивости *Sr2*, широко привлекаемый в селекцию на устойчивость к вирулентным расам стеблевой ржавчины, распространен в коммерческих сортах в ряде стран мира, в частности в США, Австралии, Индии и Мексике. Данный ген практически отсутствует в реестровых сортах Российской Федерации, однако для эффективной защиты от стеблевой ржавчины рекомендуется его пирамидирование с другими генами устойчивости (Баранова и др., 2015).

Для создания сортов с длительной устойчивостью разработана стратегия объединения в одном генотипе генов, отвечающих за разный тип устойчивости. Пирамидирование генов ювенильной устойчивости (*Sr11*, *Sr24*, *Sr30* и *Sr31*) с геном возрастной устойчивости *Sr2*, обуславливающим замедленное развитие болезни (slow rusting), будет обеспечивать более продолжительную защиту посевов пшеницы от стеблевой ржавчины в Западной Сибири в условиях сложившейся фитосанитарной ситуации.

Линии из коллекции «Арсенал» – № 1 BC₁F₂ (96 × 113) × 145 × 113 (*Sr2*, *Sr36*, *Sr44*); № 14a F₃ (96 × 113) × 145 (*Sr36*, *Sr44*); № 19 BC₂F₃ (96 × 113) × 113 (*Sr2*, *Sr36*, *Sr44*); № 20 F₃ (96 × 113) × 145 (*Sr2*, *Sr36*, *Sr40*, *Sr44*) – представляют собой перспективный исходный материал в селекции на создание сортов с длительной устойчивостью.

В гибридизацию целесообразно включать источники устойчивости к стеблевой ржавчине с минимальным числом негативных признаков, которые снижают их селекционную ценность. В этой связи устойчивые к стеблевой ржавчине сорта селекции Омского ГАУ с идентифицированными эффективными генами *Sr* Элемент 22 (*Sr31*, *Sr35*), Лютесценс 27-12, Лютесценс 87-12 (*Sr23*, *Sr36*), Лютесценс 70-13, Лютесценс 87-13 (*Sr23*, *Sr31*, *Sr36*), Лютесценс 88-13 (*Sr23*) являются ценным исходным материалом для селекции в регионе.

Заключение

Таким образом, генетическая однотипность сортов яровой пшеницы, возделываемых на больших площадях в Западной Сибири, по генам устойчивости к стеблевой ржавчине и преобладание сортов с генами расоспецифической устойчивости способствуют распространению и высокой изменчивости патогена. Линии коллекции «Арсенал» – № 1 BC₁F₂ (96 × 113) × 145 × 113 (*Sr2*, *Sr36*, *Sr44*), № 14a F₃ (96 × 113) × 145 (*Sr36*, *Sr44*), № 19 BC₂F₃ (96 × 113) × 113 (*Sr2*, *Sr36*, *Sr44*), № 20 F₃ (96 × 113) × 145 (*Sr2*, *Sr36*, *Sr40*, *Sr44*), сорта Омского аграрного университета – Элемент 22 (*Sr31*, *Sr35*), Лютесценс 27-12, Лютесценс 87-12 (*Sr23*, *Sr36*), Лютесценс 70-13, Лютесценс 87-13 (*Sr23*, *Sr31*, *Sr36*) рекомендуются для включения в селекционный процесс при создании сортов, устойчивых к стеблевой ржавчине в условиях региона. Дальнейший мониторинг вирулентности возбудителя стеблевой ржавчины и скоординированная стратегия селекционных программ в Западной Сибири и сопредельных районах Республики Казахстан по включению разнообразных источников эф-

фективных генов устойчивости, в частности *Sr2* и *Sr40*, позволит улучшить фитосанитарную обстановку и расширить сегмент устойчивых сортов в регионе.

Список литературы / References

- Аблова И.Б., Беспалова Л.А., Колесников Ф.А., Набоков Г.Д., Ковтуненко В.Я., Филобок В.А., Давоян Р.О., Худокормова Ж.Н., Мохова Л.М., Левченко Ю.Г., Тархов А.С. Принципы и методы селекции пшеницы на устойчивость к болезням в КНИИСХ им. П.П. Лукьяненко. Зерновое хозяйство России. 2016;5:32-36. [Ablova I.B., Bepalova L.A., Kolesnikov F.A., Nabokov G.D., Kovtunenkov V.Ya., Filobok V.A., Davoyan R.O., Khudokormova Zh.N., Mokhova L.M., Levchenko Yu.G., Tarkhov A.S. Principles and methods of wheat breeding on tolerance to diseases in KRIA named after P.P. Lukiyanenkov. Zernovoe Khozjaistvo Rossii = Grain Economy of Russia. 2016;5:32-36. (in Russian)]
- Баранова О.А., Лапочкина И.Ф., Анисимова А.В., Гайнуллин Н.Р., Иорданская И.В., Макарова И.Ю. Идентификация генов *Sr* у новых источников устойчивости мягкой пшеницы к расе стеблевой ржавчины *Ug99* с использованием молекулярных маркеров. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2015;19(3):316-322. [Baranova O.A., Lapochkina I.F., Anisimova A.V., Gajnullin N.R., Iordanskaya I.V., Makarova I.Yu. Identification of *Sr* genes in new common wheat sources of resistance to stem rust race *Ug99* using molecular markers. Russ. J. Genet.: Appl. Res. 2016;6(3):344-350.]
- Койшыбаев М., Шаманин В.П., Моргунов А.И. Скрининг пшеницы на устойчивость к основным болезням. Анкара: ФАО-СЕК, 2014. [Koyshybaev M., Shamanin V.P., Morgunov A.I. Screening of Wheat for Resistance to Major Diseases. Ankara: FAO-SEK, 2014. (in Russian)]
- Леонова И.Н., Орловская О.А., Родер М.С., Нестеров М.А., Будашкина Е.Б. Молекулярно-генетическое разнообразие интрогрессивных линий мягкой пшеницы (*T. aestivum*/*T. timopheevii*). Вавиловский журнал генетики и селекции. 2014;18(4/1):681-690. [Leonova I.N., Orlovskaya O.A., Röder M.S., Nesterov M.A., Budashkina E.B. Molecular diversity of common wheat introgression lines (*T. aestivum*/*T. timopheevii*). Russ. J. Genet.: Appl. Res. 2015; 5(3):191-197. DOI 10.1134/S2079059715030090.]
- Санин С.С. Проблемы фитосанитарии зернопроизводства. В: Защита зерновых культур от болезней, вредителей, сорняков: достижения и проблемы: Сб. трудов междунар. науч.-практ. конф. Большие Вяземы, 5–9 дек. 2016 г. М., 2016;4-15. [Sanin S.S. Problems of phytosanitary of grain production. In: Protection of Cereal Crops Against Diseases, Pests, and Weeds: Progress and Problems: Proc. of the Int. sci. and pract. conf. Bolshye Vyazemy, 5–9 Dec. 2016. Moscow, 2016;4-15. (in Russian)]
- Сколотнева Е.С., Букатич Е.Ю., Бойко Н.И., Пискарев В.В., Салина Е.А. Оценка пшеничного питомника-ловушки для расы стеблевой ржавчины *Ug99* в условиях лесостепи Приобья в 2017 году. В: Генофонд и селекция растений: Материалы IV междунар. науч.-практ. конф., 4–6 апр. 2018 г. Новосибирск, 2018;313-318. [Skolotneva E.S., Bukatich E.Ju., Bojko N.I., Piskarev V.V., Salina E.A. Screening of an international stem rust nursery trap for *Ug99* in the Priobye forest-steppe in 2017. In: Gene Pool and Plant Breeding: Proc. IV int. sci. and pract. conf., 4–6 April 2018. Novosibirsk, 2018;313-318. (in Russian)]
- Сколотнева Е.С., Кельбин В.Н., Моргунов А.И., Бойко Н.И., Шаманин В.П., Салина Е.А. Расовый состав новосибирской популяции *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*. Микология и фитопатология. 2020;54(1):49-58. [Skolotneva E.S., Kel'bin V.N., Morgunov A.I., Bojko N.I., Shamanin V.P., Salina E.A. Races composition of the Novosibirsk population of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*. Mikologiya i Fitopatologiya = Mycology and Phytopathology. 2020;54(1):49-58. (in Russian)]

- Шаманин В.П., Моргунов А.И., Петуховский С.Л., Лихенко И.Е., Левшунов М.А., Салина Е.А., Потоцкая И.В., Трущенко А.Ю. Селекция яровой мягкой пшеницы на устойчивость к стеблевой ржавчине в Западной Сибири. Омск: Изд-во ФГОУ ВПО ОмГАУ им. П.А. Столыпина, 2015.
[Shamanin V.P., Morgunov A.I., Petukhovskiy S.L., Likhenko I.E., Levshunov M.A., Salina E.A., Pototskaya I.V., Trushchenko A.Ju. Breeding of spring bread wheat for resistance to stem rust in West Siberia. Omsk: FGOU VPO OmGAU Publ., 2015. (in Russian)]
- Шаманин В.П., Потоцкая И.В., Клевакина М.В. Оценка сибирской коллекции яровой мягкой пшеницы на устойчивость к стеблевой ржавчине в условиях южной лесостепи Западной Сибири. Вестн. Казан. ГАУ. 2016;2(40):55-59.
[Shamanin V.P., Pototskaya I.V., Klevakina M.V. Assessment of the Siberian collection of spring wheat on resistance to stem rust in the southern forest-steppe of Western Siberia. Vestnik Kazanskogo GAU = The Herald of Kazan State Agrarian University. 2016; 2(40):55-59. (in Russian)]
- Gomez-Becerra H., Morgounov A., Abugalieva A. Evaluation of yield grain stability, reliability and cultivar recommendation in spring wheat (*Triticum aestivum*) from Kazakhstan and Siberia. Central Eur. J. Agriculture. 2006;6:649-660.
- Jin Y., Szabo L.J., Pretorius Z.A., Singh R.P., Ward R., Fetch T., Jr. Detection of virulence to resistance gene *Sr24* within race TTKS of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*. Plant Dis. 2008;92:923-926.
- Kerber E.R., Dyck P.L. Resistance to stem and leaf rust in *Aegilops squarrosa* and transfer of a gene for stem rust resistance to hexaploid wheat. In: Ramanujam S. (Ed.). Proceeding of the 5th International Wheat Genetics Symposium. New Delhi: Ind. Soc. of Genetics and Plant Breeding, Ind. Agric. Res. Institute, 1979;358-364.
- Lapochkina I.F., Baranova O.A., Shamanin V.P., Volkova G.V., Gainullin N.R., Anisimova A.V., Galinger D.N., Lazareva E.N., Gladkova E.V., Vaganova O.F. The development of the initial material of spring common wheat for breeding for resistance to stem rust (*Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici*), including the Ug99 race, in Russia. Russ. J. Genet.: Appl. Res. 2017;7(3):308-317. DOI 10.1134/S207905971703008X.
- Mains E.B., Jackson H.S. Physiologic specialization in the leaf rust of wheat, *Puccinia triticina* Erikss. Phytopathology. 1926;16(2): 89-120.
- McIntosh R.A., Dubcovsky J., Rogers W.J., Morris C., Xia X.C. Catalogue of gene symbols for wheat: 2017 Supplement. Available at: <http://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2017.pdf>
- McIntosh R.A., Yamayaki Y., Dubcovsky J., Rogers W.J., Morris C., Appels R., Xia X. Catalogue of Gene Symbols for Wheat: 2013–2014 Supplement. Available at: <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2013.pdf>
- Olson E.L., Rous M.N., Pumphrey M.O., Bowden R.L., Gill B.S., Poland J.A. Introgression of stem rust resistance genes *SrTA10187* and *SrTA10171* from *Aegilops tauschii* to wheat. Theor. Appl. Genet. 2013;126:2477-2484. DOI 10.1007/s00122-013-2148-z.
- Peterson R.F., Campbell A.B., Hannah A.E. A diagrammatic scale for estimating rust intensity on leaves and stems of cereals. Can. J. Res. (Sect. C). 1948;26:496-500.
- Roelfs A.P., Martens J.W. An international system of nomenclature for *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*. Phytopathology. 1988;78:526-533.
- Schneider A., Molnár I., Molnár-Láng M. Utilisation of *Aegilops* (goat-grass) species to widen the genetic diversity of cultivated wheat. Euphytica. 2008;163:1-19. DOI 10.1007/s10681-007-9624-y.
- Shamanin V., Salina E., Wanyera R., Zelenskiy Yu., Morgounov A. Genetic diversity of spring wheat from Kazakhstan and Russia for resistance to stem rust Ug99. Euphytica. 2016;12:287-296. DOI 10.1007/s10681-016-1769-0.
- Singh R.P., Hodson D.P., Huerta-Espino J., Jin Y., Njau P., Wanyera R., Herrera-Foessel S.A., Ward R.W. Will stem rust destroy the world's wheat crop? Adv. Agron. 2008;98:271-309. DOI 10.1016/S0065-2113(08)00205-8.
- Singh R.P., Hodson D.P., Jin Y., Lagudah E.S., Ayliffe M.A., Bhavani S., Rouse M.N., Pretorius Z.A., Szabo L.J., Huerta-Espino J., Basnet B.R., Lan C., Hovmöller M.S. Emergence and spread of new races of wheat stem rust fungus: continued threat to food security and prospects of genetic control. Phytopathology. 2015;105:872-884.
- Singh R.P., Huerta-Espino J., Bhavani S., Herrera-Foessel S.A., Singh D., Singh P.K., Velu G., Mason R.E., Jin Y., Njau P., Crossa J. Race non-specific resistance to rust diseases in CIMMYT spring wheats: breeding and advances. Euphytica. 2011;179:175-186. DOI 10.1007/s10681-010-0322-9.
- Yu G., Champouret N., Steuernagel B., Olivera P.D., Simmons J., Williams C., Johnson R., Moscou M.J., Hernández-Pinzón I., Green P., Sela H., Millet E., Jones J.D.G., Ward E.R., Steffenson B.J., Wulff B.B.H. Discovery and characterization of two new stem rust resistance genes in *Aegilops sharonensis*. Theor. Appl. Genet. 2017; 130:1207-1222.

ORCID ID

V.P. Shamanin orcid.org/0000-0003-4767-9957
I.V. Pototskaya orcid.org/0000-0003-3574-2875
S.S. Shepelev orcid.org/0000-0002-4282-8725
V.E. Pozherukova orcid.org/0000-0001-8429-2167
E.A. Salina orcid.org/0000-0001-8590-847X
E.S. Skolotneva orcid.org/0000-0001-8047-5695
M. Hovmöller orcid.org/0000-0002-4432-8898
A.I. Morgounov orcid.org/0000-0001-7082-5655

Благодарности. Идентификация генов устойчивости у пшеницы с использованием ПЦР-маркеров проведена при финансовой поддержке РНФ (проект № 16-16-10005), молекулярно-генетические исследования патогена выполнены в рамках проекта РФФИ № 17-29-08018.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 24.03.2019. После доработки 07.12.2019. Принята к публикации 07.12.2019.