

Создание линий озимой пшеницы с несколькими генами устойчивости к *Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici* для использования в селекционных программах России

И.Ф. Лапочкина¹✉, О.А. Баранова², Н.Р. Гайнуллин¹, Г.В. Волкова³, Е.В. Гладкова³, Е.О. Ковалева³, А.В. Осипова¹

¹ Федеральное исследовательское учреждение «Немчиновка», Московская область, Россия

² Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, Санкт-Петербург, Пушкин, Россия

³ Всероссийский научно-исследовательский институт биологической защиты растений, Краснодар, Россия

Цель настоящего исследования – создать для Нечерноземной зоны Российской Федерации конкурентоспособные прототипы сортов озимой пшеницы с несколькими генами устойчивости к стеблевой ржавчине на основе новых доноров устойчивости с применением молекулярных маркеров. Разработка исходного материала базировалась на использовании новых источников устойчивости к стеблевой ржавчине, выделенных из коллекции генетических ресурсов растений ВИР и коллекции «Арсенал». Для гибридизации и беккроссирования было отобрано три образца озимой пшеницы (пшенично-эгилопсно-ржаная линия 119/4-06гw, сорт Донская полукарликовая, селекционная линия GT 96/90 из Болгарии) и один образец яровой пшеницы (линия 113/00i-4 с генетическим материалом *Aegilops triuncialis*). Эти образцы были также устойчивы к популяции бурой ржавчины в Московской области и контрастно дополняли друг друга по таким хозяйственно ценным признакам, как высота растения, число дней до колошения и устойчивость к мучнистой росе. Для ускорения селекционного процесса использовался отбор генотипов по генам устойчивости с помощью молекулярных маркеров. В результате были созданы линии озимой мягкой пшеницы, несущие комплекс хозяйственно ценных признаков и от двух до четырех генов устойчивости к стеблевой ржавчине в гомозиготном состоянии. Спектр сочетания генов полученных линий отличается от сочетаний генов, взятых в гибридизацию родительских образцов, и связан с направленною проводимых отборов методом маркер-вспомогательной селекции. У линий озимой пшеницы обнаружено 20 различных комбинаций сочетания генов *Sr2*, *Sr22*, *Sr31*, *Sr32*, *Sr36*, *Sr39*, *Sr40* и *Sr47*. Чаще всего встречалось сочетание генов *Sr22* и *Sr32* в гомозиготном состоянии. Для дальнейшего испытания в селекционных питомниках Московской области отобраны генотипы с комплексом хозяйственно ценных признаков, приближающихся к стандартному сорту озимой пшеницы Московская 39 или превышающих его. Полученный исходный материал предлагается также для использования в селекции сортов озимой пшеницы, устойчивых к стеблевой ржавчине в различных районах России. Это послужит барьером при распространении новых рас стеблевой ржавчины и повысит устойчивость создаваемых сортов к местным популяциям стеблевой ржавчины.

Ключевые слова: мягкая пшеница; маркер-вспомогательная селекция; стеблевая ржавчина; пирамида генов устойчивости.

The development of winter wheat lines with several genes for resistance to *Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici* for use in breeding programs in Russia

I.F. Lapochkina¹✉, O.A. Baranova², N.R. Gainullin¹, G.V. Volkova³, E.V. Gladkova³, E.O. Kovaleva³, A.V. Osipova¹

¹ Federal Research Centre "Nemchinovka", Moscow region, Russia

² All-Russian Institute of Plant Protection, St. Petersburg, Pushkin, Russia

³ All-Russian Research Institute of Plant Biological Protection, Krasnodar, Russia

The aim of this research is to develop for the Russian Federation Non-Chernozem Zone competitive prototypes of winter wheat cultivars with several genes for resistance to stem rust (including race Ug99) based on new sources of resistance with the use of molecular markers. The individual plants and then lines of winter common wheat with several effective genes for resistance to race Ug99 of stem rust were selected by means of marker assisted selection out of hybrid combinations from the crossing of new donors of resistance to this dangerous disease. The development of initial material was based on the use of new sources of resistance to race Ug99 of stem rust from VIR and "Arsenal" collections. Three accessions of winter wheat (wheat-aegilops-rye line 119/4-06rw, cv. Donskaya Polukarlikovaya, line GT 96|90 from Bulgaria) and one accession of spring wheat (line 113/00i-4 with genetic material from *Aegilops triuncialis*), which supplemented and contrasted each other in such economically valuable features as plant height, number of days before heading, resistance to powdery mildew and leaf rust, were selected for hybridization and backcrossing. To accelerate the breeding process, resistant genotypes with *Sr* genes were selected with the use of molecular markers. As a result the lines of winter common wheat with a set of economically valuable features and the presence of two-four genes for resistance to stem rust in homozygote state were created. The spectrum of the stem rust gene combinations in the created lines differs from the gene combinations in the parental accessions involved in the crossing and is associated with the direction of the selections conducted by the marker assisted selection method. We discovered more

than 20 different combinations of the *Sr2*, *Sr22*, *Sr31*, *Sr32*, *Sr36*, *Sr39*, *Sr40* and *Sr47* genes in winter wheat lines. The combination of *Sr22* and *Sr32* in homozygote state was most often found. The genotypes with a set of economically valuable features approximating or surpassing the standard cultivar of winter wheat *Moskovskaya 39* were selected for further testing in breeding nurseries of the Moscow region. The developed initial material is intended for use in selection of winter wheat cultivars resistant to stem rust in different grain-sowing regions of the Russian Federation. This will serve as a barrier for spread of new races of *Puccinia graminis* and will raise the resistance of selected cultivars to local populations of stem rust.

Key words: bread wheat; marker assistant selection; stem rust; pyramid genes for resistance.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Лапочкина И.Ф., Баранова О.А., Гайнуллин Н.Р., Волкова Г.В., Гладкова Е.В., Ковалева Е.О., Осипова А.В. Создание линий озимой пшеницы с несколькими генами устойчивости к *Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici* для использования в селекционных программах России. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2018;22(6):676-684. DOI 10.18699/VJ18.410

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Lapochkina I.F., Baranova O.A., Gainullin N.R., Volkova G.V., Gladkova E.V., Kovaleva E.O., Osipova A.V. The development of winter wheat lines with several genes for resistance to *Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici* for use in breeding programs in Russia. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2018;22(6):676-684. DOI 10.18699/VJ18.410 (in Russian)

Ржавчинные заболевания (бурая, желтая и стеблевая ржавчины) – особо опасные болезни пшеницы, представляющие угрозу продовольственной безопасности. Стеблевая ржавчина (возбудитель – биотрофный гриб *Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici* Erik. et Henn.) наиболее вредоносна. При эпифитотийном развитии болезни потери урожая могут достигать от 50–80 % и более (Jin et al., 2008). Появление в 1999 г. в Уганде новой расы стеблевой ржавчины Ug99 и ее новых производных ставит под угрозу производство зерна пшеницы в странах, где она распространена. Усилия генетиков и селекционеров всего мира до сих пор направлены на поиск источников устойчивости к Ug99, создание доноров и сортов, устойчивых к этому опасному патогену. Занос этого заболевания возможен и на территорию России. В связи с редким (спорадическим характером) возникновения эпифитотий *P. graminis* в большинстве регионов нашей страны внимание исследователей к этому патогену до определенного времени было ослабленным. Между тем изменение климата на планете и глобализация мира могут привести к созданию условий для возникновения эпифитотийной ситуации в зерносеющих регионах Российской Федерации. В последние годы наблюдается усиление вредоносности стеблевой ржавчины: постоянное присутствие патогена отмечается на Северном Кавказе (Волкова, Синяк, 2011). Эпифитотийное развитие болезни отмечалось в 2009, 2015, 2016 гг. в Западной Сибири (Shamanin et al., 2016), Центральном регионе европейской части Российской Федерации и Нижнем Поволжье (Sibikeev et al., 2016).

На Северном Кавказе развитию и распространению патогена способствуют благоприятные климатические условия (температура, влажность), наличие промежуточного хозяина (барбариса), повсеместно распространены дикорастущие злаки, на которых грибок способен выживать, возделывание восприимчивых сортов растения-хозяина и занос инфекции. Подавляющее большинство известных генов устойчивости не эффективны против возбудителя стеблевой ржавчины пшеницы. Исследователями отмечается, что северокавказские популяции ржавчинных грибов

характеризуются высокой вирулентностью и широким разнообразием патотипов. В популяции стеблевой ржавчины встречаются патотипы с 24 генами вирулентности из 39 изученных (Волкова и др., 2015, 2016).

В Западной Сибири, где производится 20 % валового производства зерна России, отмечается ухудшение фитопатологической обстановки, связанной с возделыванием восприимчивых сортов пшеницы и появлением агрессивных рас патогенов. К местной популяции *P. graminis* устойчивы сорта Pavon 76 и Buck Buck с генами (*Sr2*+*Sr23*), Super Seri (*Sr25*), Seri 82 (*Sr31*), Cook (*Sr36*) и линии MEDEA AP9D-SRDP-2 и Мороссо с неустановленными генами устойчивости, которые рекомендуются в качестве доноров в селекционных программах на иммунитет (Шаманин и др., 2016).

На территории Южного Урала периодически складываются благоприятные условия (например, в 2001 и 2005 гг.) для развития стеблевой ржавчины. При сильном развитии болезни недобор урожая может достигать 60–70 % (Мухитов, 2011). В регионы Южного Урала и Западной Сибири занос спор гриба может происходить с Северного Казахстана, где зафиксированы сильно вирулентные патотипы (TFK/R, TKT/C, TPS/H, TKN/RS, TDT/HS, TTH/KQ) стеблевой ржавчины, сходные с патотипом Ug99 (ТТКС) (Рсалиев, 2008). В то же время в 2016 г. в Западной Сибири наряду с другими агрессивными расами патогена была выявлена раса ТТТТF (http://wheatrust.org/fileadmin/www.grcc.au.dk/International_Services/Pathotype_SR_Results/Country_report_Russia_-_August2017.pdf).

В Нечерноземной зоне Российской Федерации эпифитотийного развития болезни не наблюдали более 27 лет. Однако в 2010 г. вновь была зафиксирована вспышка заболевания, которая повторилась в 2013 г., а затем в 2016 г. на посевах яровой и озимой пшеницы.

Создание исходного материала и сортов с устойчивостью к стеблевой ржавчине является актуальной задачей для России. Такие сорта озимой пшеницы отсутствуют в Государственном реестре селекционных достижений, допущенных к использованию в Нечерноземной зоне Рос-

сийской Федерации, а устойчивые сорта, рекомендованные к возделыванию в других регионах, защищены в основном генами *Sr31* и *Sr25*.

Большинство современных сортов не устойчиво к возбудителю стеблевой ржавчины. При создании сортов с длительной устойчивостью к ржавчинным грибам применяются общепринятой стратегии, включающей комбинацию нескольких генов устойчивости в одном генотипе (это уменьшает вероятность возникновения новых мутантных рас) и использование APR-генов, таких как *Sr2*, *Lr34*, *Lr46*, *Lr67* и т.п. (Singh et al., 2011; Fetch, 2014; Bhavani, 2015).

Применение надежной маркерной системы к генам устойчивости позволяет значительно ускорить отбор растений с нужными генотипами. В настоящее время к большинству генов устойчивости подобраны молекулярные маркеры (<http://maswheat.ucdavis.edu/Index.htm>), часть из которых используется в маркер-вспомогательной селекции (marker assisted selection – MAS). Применение молекулярно-генетических маркеров позволяет идентифицировать эффективные гены устойчивости в сортах и гибридах, что ускоряет отбор нужных генотипов и повышает эффективность селекционного процесса (Кохметова, Атишова, 2012; Letta et al., 2013). К настоящему времени маркировано около 77 *Lr*-генов и 50 *Sr*-генов. Молекулярные маркеры используются в основном для генотипирования растительного материала, интрогрессии и пирамидирования районов хромосом, содержащих локусы хозяйственно важных признаков, контролируемых главными генами (Miedaner, Korzun, 2012; Леонова, 2013).

Таким образом, быстрое и успешное создание сортов с несколькими генами устойчивости зависит от наличия доноров устойчивости к болезни и специфичных молекулярных маркеров к генам устойчивости. При этом донор должен отвечать определенным требованиям: нести необходимый ген устойчивости и не снижать значительно продуктивность и адаптивность создаваемого исходного материала. Возделывание таких сортов позволит противостоять распространению новых рас патогена.

С учетом вредоносности стеблевой ржавчины и успешного выделения нами новых доноров устойчивости к расе

Ug99 стеблевой ржавчины (Баранова и др., 2015) возникла цель нашего исследования – создать линии озимой пшеницы с различными новыми сочетаниями нескольких генов устойчивости к стеблевой ржавчине для использования в селекционных программах России.

Материалы и методы

Для работы были отобраны два образца озимой пшеницы из коллекции ВИР: сорт Донская полукарликовая и селекционная линия из Болгарии GT 96/90, имеющие в родословной чужеродный материал от *Aegilops squarrosa* и *Triticum miguschovae* соответственно. Из коллекции «Арсенал» отобран озимый трехродовой гибрид (*T. aestivum/Ae. speltoides/Secale cereale*) – 119/4-06rw и один образец яровой пшеницы – 113/00i-4 с генетическим материалом *Ae. triuncialis* (Lapochkina, 1998). Образцы различались по сочетанию генов устойчивости к стеблевой ржавчине, как было показано в работе (Баранова и др., 2015). Образцы контрастно дополняли друг друга по хозяйственно ценным признакам (табл. 1).

Первые скрещивания родительских генотипов проведены в условиях теплицы в 2011 г. Из-за несовпадения сроков цветения удалось провести гибридизацию только между следующими образцами: (113/00i-4 × GT 96/90), (GT 96/90 × 113/00i-4), (119/4-06rw × GT 96/90), (119/4-06rw × 113/00i-4), (113/00i-4 × 119/4-06rw). Так как популяции от скрещивания озимых образцов с яровой линией 113/00i-4 должны расщепляться на яровые и озимые растения начиная с F₂, то потомство растений этого поколения высеивали на различных почвенных фонах.

Часть семян высеивали весной в полевых условиях, в которых яровые генотипы выколашивались, а озимые растения оставались в фазе кущения. Особенности формирования устойчивости к стеблевой ржавчине у яровых линий мягкой пшеницы изложены в работе (Лапочкина и др., 2016). Вторую часть семян высеивали в феврале на подогретом почвенном грунте, и после появления всходов (шилец) подогрев отключали. В этом случае озимые растения проходили яровизацию в естественных условиях при пониженных температурах и естественном снежном покрове, а яровые погибали. Отбор устойчивых к бурой

Таблица 1. Характеристика образцов мягкой пшеницы, вовлеченных в гибридизацию, по некоторым хозяйственно ценным признакам

Образец	Идентифицированные гены устойчивости	Тип реакции к Ug99, *балл	Поражение		Высота, см	Масса зерна с колоса, г	Масса 1000 зерен, г
			бурая ржавчина, (%) / тип реакции	мучнистая роса, %			
113/00i-4 (яровой)	<i>Sr2, Sr36, Sr39, Sr40, Sr47, Sr15</i>	0; 1	0/0	1	115	1.4	41.0
119/4-06rw (озимый)	<i>Sr22, Sr32, Sr9a, Sr17, Sr19</i>	2	0/0	1	100	1.5	42.0
GT 96/90 (озимый)	<i>Sr24, Sr36, Sr40, Sr47, Sr31, Sr15, Sr17</i>	0;	0/0	30	70	1.5	42.0
Донская полукарликовая (озимая)	<i>Sr32, Sr9a, Sr17, Sr19</i>	0;	5/2	50	70	1.5	40.0

* Тип реакции на стадии проростков.

ржавчине растений проводили в F_2 на искусственном фоне бурой ржавчины, содержащем расы, характерные для естественной популяции возбудителя Московской области. Эти устойчивые растения кастрировали и опыляли рекуррентными родителями или сортом Донская полукарликовая.

Иммунологическую оценку линий на устойчивость к стеблевой ржавчине проводили в полевых условиях к природной популяции гриба в Центральном регионе, а в Краснодарском крае – на инфекционном фоне развития стеблевой ржавчины. В последнем случае в качестве инфекционного материала использовали северокавказскую популяцию *P. graminis*. В период максимального развития заболевания вели учет пораженности. Критериями оценки служили тип реакции (Stakman, Levine, 1922) и степень поражения растений по шкале, рекомендуемой СИММИТ (Roelfs et al., 1992). Структурный анализ растений выполняли по продуктивности колоса, массе 1000 зерен и высоте по 10 растениям. Достоверность различий показателей от стандартного сорта озимой пшеницы Московская 39 оценивали по результатам однофакторного дисперсионного анализа с использованием алгоритмов статистического анализа Agros 2.09, разработанных С.П. Мартыновым (1999). Содержание белка и клейковины в зерне линий определяли на инфракрасном анализаторе при температуре 21 °С. Содержание клейковины в муке и ее качество анализировали на приборе Глютоматик.

Индивидуальные растения для идентификации генов устойчивости *Sr* отбирали в потомстве растений F_3 , BC_1F_2 , BC_1F_3 , BC_2F_3 , BC_3F_2 . Контроль передачи целевых генов *Sr* осуществляли с использованием маркеров, рекомендованных для MAS (Приложение¹).

Результаты

У индивидуальных растений, отобранных из гибридной популяции, представленной семьями F_3 , BC_1F_2 , BC_1F_3 , BC_2F_3 , BC_3F_2 различного происхождения, было идентифицировано восемь генов, которые по частоте встречаемости в потомстве образуют ряд $Sr2 > Sr32 > Sr36 > Sr22 > Sr31 > Sr47 > Sr39 > Sr40$. Спектр сочетания идентифицированных генов у растений озимой пшеницы отличался от спектра генов, определенных у линий яровой пшеницы (Лапочкина и др., 2016). Это связано с направленностью беккроссов, проводимых у озимой и яровой пшеницы. Сочетание комбинаций генов *Sr* в генотипах озимой пшеницы более разнообразно. У яровой пшеницы мы обнаружили 10 комбинаций сочетания генов устойчивости (Лапочкина и др., 2016), а у озимых линий – 20. Обнаружены растения с сочетанием генов: $Sr2+Sr22$; $Sr2+Sr32$; $Sr2+Sr36$; $Sr36+Sr47$; $Sr31+Sr36$; $Sr31+Sr47$; $Sr22+Sr47$; $Sr22+Sr31+Sr32$; $Sr22+Sr31$; $Sr22+Sr36$; $Sr32+Sr47$; $Sr31+Sr36+Sr47$; $Sr36+Sr39+Sr47$; $Sr2+Sr22+Sr36$; $Sr2+Sr31+Sr36$; $Sr22+Sr32+Sr40$; $Sr22+Sr31+Sr36$; $Sr2+Sr22+Sr32$; $Sr2+Sr22+Sr32+Sr40$. Чаще всего встречали растения с сочетанием генов $Sr22$ и $Sr32$ в гомозиготном состоянии (см. Приложение, рисунок). Отмечены особенности в передаче некоторых генов. В частности, не было обнаружено растений с геном *Sr24* об-

разца GT 96/90, несущего этот ген в гетерозиготном состоянии. Вторая особенность связана с геном *Sr2* (ген изначально был идентифицирован только у яровой пшеницы 113/00i-4). У более 70 % растений, устойчивых к стеблевой ржавчине и несущих ген *Sr2*, он находился в гетерозиготном состоянии.

Индивидуальные растения с идентифицированным генотипом устойчивости к стеблевой ржавчине сильно различались между собой по высоте (75–145 см), продуктивности колоса (1.0–2.7 г), массе 1000 зерен (36–60 г) и морфологическим признакам (наличие остей и наличие антоциана на органах). В 2015 г. потомство 373 индивидуальных растений (с идентифицированными генами *Sr* и отобранные по комплексу других хозяйственно ценных признаков) было высеяно для оценки устойчивости к болезням в двух географических точках: в Московской области и Краснодарском крае. Оценку поражения болезнями в Московской области проводили на естественном фоне развития, а в Краснодарском крае – на искусственном инфекционном фоне стеблевой ржавчины.

В 2016 г. в Московской области на посевах пшеницы сложились благоприятные условия для эпифитотийного развития стеблевой ржавчины. Очаг заболевания возник на озимой пшенице в фазе молочной спелости зерна, а затем перешел на посевы яровой пшеницы. Болезнь поразила стандартный сорт озимой пшеницы Московская 39 на 30–40 % с типом реакции на заражение 3–4 балла, это позволило провести четкую дифференциацию генотипов среди высеянного исходного материала по признаку устойчивости, а также оценить яровую коллекцию линий пшеницы с известными генами устойчивости *Sr* по эффективности отдельных генов в Московской области. При оценке коллекции линий с известными генами *Sr* в 2016 г. установлено, что по сравнению с 2013 г. спектр эффективных генов устойчивости к этому заболеванию сузился, что говорит о возможных мутационных процессах в популяции гриба или различных источниках возникновения эпифитотии. Если в 2013 г. эффективными были гены *Sr2*, *Sr9e*, *Sr13*, *Sr25*, *Sr26*, *Sr28kt*, *Sr30*, *Sr31*, *Sr32*, *Sr36*, *Sr44*, *SrWld1* и сочетание генов $Sr13+Sr17$ и $Sr31+Sr38$, то в 2016 г. высокую устойчивость (поражение 0) или устойчивость (поражение до 1 % с типом реакции 1 балл) проявили только линии со следующими *Sr*-генами: *Sr28kt*, *Sr30*, *Sr31*, *Sr32* и *SrWld1*, а линии с генами *Sr9e*, *Sr17*, *Sr25*, *Sr26*, *Sr33* и *Sr40* были умеренно устойчивы (поражение от 5 до 20 % с типом реакции 2 балла).

Оценка созданных линий озимой пшеницы к грибным болезням показала высокую устойчивость большинства генотипов к возбудителям бурой и стеблевой ржавчины и мучнистой росы. Восприимчивых к популяции *P. graminis* Московской области и расщепляющихся по этому признаку линий оказалось всего 14 из 373 высеянных (около 4 % генотипов). Устойчивых к *P. triticina* было еще больше (98.7 %). Линий, устойчивых к мучнистой росе с поражением до 10 % в тестируемом материале, было 147 (табл. 2). Выделено 136 линий с групповой устойчивостью к трем болезням.

Оценка 367 линий озимой пшеницы такого же происхождения в Краснодарском крае при искусственном заражении северокавказской популяцией стеблевой ржавчины

¹ Приложение см. по адресу:

<http://www.bionet.nsc.ru/vogis/download/pict-2018-22/appx11.pdf>

Таблица 2. Результаты оценки устойчивости линий озимой пшеницы к грибным болезням на естественном фоне развития бурой, стеблевой ржавчины и мучнистой росы в Московской области (2016 г.)

Заболевание	Всего линий	Отобрано иммунных и устойчивых, шт.	Выделено восприимчивых и расщепляющихся, шт.
Бурая ржавчина	373	368	5
Стеблевая ржавчина	373	359	14
Мучнистая роса	373	147	226

позволила выделить 146 иммунных линий (поражение 0) и 22 устойчивых линии (поражение до 5 %, тип реакции 1–2 балла), т.е. 46 % линий проявили устойчивость к этому заболеванию.

При сравнении результатов, полученных в Московской области и Краснодарском крае, выделено 50 генотипов, проявивших устойчивость в обеих географически отдаленных точках испытания.

У линий, высеянных в 2015 г. в Московской области, отмечались маркерные морфологические признаки, характерные для родительских форм скрещивания (наличие антоциана на стебле, ушках листа, пыльниках; наличие остей), а также дата колошения и выравненность линий по высоте и морфотипу колоса. Только морфологически однородные номера без признаков расщепления вошли в выборку линий для проведения однофакторного дисперсионного анализа. Результаты этого анализа показали, что некоторые из линий достоверно превосходят стандартный сорт Московская 39 по продуктивности колоса. К тому же большинство линий имело более короткий стебель и не полегло. Линии формировали крупное зерно и выколашивались на один-восемь дней раньше стандарта. В условиях эпифитотийного развития стеблевой ржавчины в Московской области в 2016 г. они проявили устойчивость, в то время как сорт Московская 39 поразила на 30 %. К тому же часть линий была высоко устойчива к *Blumeria graminis* и *P. triticina*.

Из 373 линий озимой пшеницы, созданных в процессе эксперимента, для дальнейшего испытания в селекционных питомниках Московской области отобрано 137, несущих различное сочетание генов устойчивости к грибным патогенам. При отборе ориентировались, в том числе, на высоту 85–100 см, продуктивность колоса 2.0–2.5 г, массу 1 000 зерен 45–59 г. Учитывали число дней до колошения и степень устойчивости к изучаемым болезням. В эту выборку вошло 49 устойчивых генотипов, проявляющих устойчивость к бурой, стеблевой ржавчине и мучнистой росе в Московской области, и устойчивых к бурой и стеблевой ржавчине в Краснодарском крае.

В табл. 3 приведено разнообразие линий по идентифицированным генам устойчивости *Sr* и некоторым хозяйственно ценным признакам в сравнении со стандартным сортом Московская 39 в условиях Московской области.

Предварительная оценка линий по качеству зерна (содержание белка и клейковины в зерне) на инфракрасном анализаторе показала повышенное значение этих показате-

телей по сравнению с сортом Московская 39, который является эталоном качества в Нечерноземной зоне Российской Федерации. Колебание содержания белка в зерне у выделенных линий было в пределах 15.2–20.2 %, а клейковины – от 29.7 до 41.5 % (сорт Московская 39 имел 17.6 % белка и 31.4 % клейковины в зерне). Дополнительная оценка содержания клейковины в муке, проведенная на приборе Глютоматик, подтвердила высокое содержание клейковины у отобранных линий (37–61.3 %), но качество клейковины большинства линий соответствовало III классу (ИДК ед. шкалы прибора 92–114). (см. Приложение). Такая клейковина характеризуется как удовлетворительно слабая. Мука с такими показателями может быть использована в кондитерской промышленности для выпечки бисквитов и сдобного печенья (Быстров, Изосимов, 2007).

Обсуждение

Привлекая чужеродный материал «дикарей», селекционер почти всегда сталкивается с нежелательным генетическим грузом, ухудшающим хозяйственно ценные признаки сорта. Традиционными методами селекции в СИММИТ создано несколько сортов пшеницы с устойчивостью к расе Ug99 стеблевой ржавчины (Singh et al., 2011), которые возделываются в Кении и Эфиопии, однако их продуктивность недостаточно высока. Процесс выведения таких сортов традиционными методами селекции длителен и занимает более 10 лет. Поэтому исследования в этом направлении продолжают, а поиск новых источников устойчивости и избавление от негативных признаков и свойств дикорастущих сородичей, которые привносятся с генами устойчивости, остаются решающим моментом в создании устойчивых сортов. Как правило, сообщается, что устойчивость у выделенных источников и сортообразцов, полученных с их участием, детерминирована одним или двумя генами (Кохметова, Атишова, 2012; Lopez-Vera et al., 2014). Большинство же исследователей сходятся во мнении, что в сорте для придания ему длительной устойчивости необходима пирамида из двух-трех генов, причем должны сочетаться гены устойчивости взрослого растения и гены ювенильной устойчивости (Fetch, 2014; Bhavani, 2015).

В нашем случае на создание конкурентоспособного устойчивого к стеблевой ржавчине исходного материала озимой пшеницы с использованием молекулярных маркеров потребовалось всего шесть лет. Отдельные генотипы превзошли стандартный сорт по некоторым элементам продуктивности и содержанию белка и клейковины в зерне. Наличие двух, трех и более генов устойчивости к *P. graminis* у полученных линий мягкой пшеницы (см. табл. 3), которые включают ген устойчивости взрослого растения *Sr2* в сочетании с генами ювенильной устойчивости *Sr22*, *Sr32*, *Sr39* и *Sr40*, должно предотвратить быструю эволюцию патогена по генам вирулентности и обеспечить будущим сортам длительную устойчивость. Особенную ценность нашим линиям придает наличие мало изученных по отношению к другим расам *P. graminis* и редко используемых в селекционных программах генов *Sr32*, *Sr39* и *Sr40* (Singh et al., 2011) с геном устойчивости взрослого растения *Sr2*, проявляющим эффект “slow rusting”.

Таблица 3. Некоторые хозяйственно ценные признаки линий с идентифицированным генотипом устойчивости к возбудителю *P. graminis*

Линия	Педигри	Ген	Дней до колошения	Высота, см	Масса зерна с колоса, г	Масса 1000 зерен, г
1-16	(113/119)/Д/Д	<i>Sr2h</i> ^{**} , 22, 47	257	90*	2.1	50.0
149-16	(113/119)/Д/Д/Д/	<i>Sr2h</i> , 22, 32	262	95	2.2	48.0
198-16	(113/96)/Д	<i>Sr31</i> , 36	268	130	1.9	52.0
167-16	(113/119)/Д/Д	<i>Sr2h</i> , 22, 36	260	83*	1.7	51.0
165-16	(96/113)/Д/96	<i>Sr2h</i> , 36	263	97	2.0	47.0
6-16	(96/113)/96/96	<i>Sr36</i>	265	130	2.5	48.0
38-16	(96/113)/96/96/96	<i>Sr2h</i> , 36	264	102	1.9	47.0
30-16	(96/113)/Д/Д/Д	<i>Sr2h</i> , 31, 47	260	86*	2.0	48.0
16-16	(113/119)/Д/Д/Д	<i>Sr22</i> , 32h, 36h	259	106	1.7	46.0
43-16	(113/96)/Д/Д/Д	<i>Sr2h</i> , 32, 40	259	78*	1.5	48.0
48-16	(113/96)/Д/96	<i>Sr2h</i> , 32h, 36h	260	93	2.4*	51.0
54-16	(113/96)/Д/Д	<i>Sr22</i> , 31, 32h, 36h	259	99	1.9	49.0
76-16	(113/96)/Д/Д	<i>Sr2h</i> , 32	260	76*	1.4*	45.0
85-16	(113/96)/96/96	<i>Sr2h</i> , 36, 47	262	99	2.0	45.0
86-16	(113/96)/96/96	<i>Sr2h</i> , 36	263	98	2.7*	49.0
99-16	(113/96)/119/96	<i>Sr2h</i> , 36, 39, 47	264	97	1.9	54.0
326-16	(113/96)/119	<i>Sr2</i> , 32	264	135	2.1	44.0
103-16	[(119/96) × (113 × 96)]/96	<i>Sr22</i> , 36	264	95	1.8	46.0
108-16	(113/96)/96/Д	<i>Sr2h</i> , 31, 36	260	97	1.0*	40.0
128-16	(113/96)/119/119	<i>Sr2h</i> , 22, 32	261	91	1.9	61.0
138-16	(113/96)/119/96/96	<i>Sr2h</i> , 22, 32	259	98	2.2	57.0
129-16	(119/96)/Д/Д	<i>Sr22</i> , 32	261	84*	2.1	63.0
124-16	(113/96)/Д/96	<i>Sr2h</i> , 31, 32	262	115	2.3	61.0
131-16	(119/96)/Д/96/96	<i>Sr31</i> , 36, 47	263	90*	1.8	49.0
Стандартный сорт Московская 39			265	115	1.9	49.0
¹ НСР $p < 0.05$			–	25	0.5	***

¹ Наименьшая существенная разница (НСР).

* Достоверное отклонение признака от стандарта при $p < 0.05$.

** *h* – гетерозиготное состояние гена.

*** $F_{\text{факт.}} < F_{\text{теор.}}$ (F – критерий Фишера).

В условиях эпифитотийного развития стеблевой ржавчины в 2016 г. при оценке коллекции из 44 яровых линий пшеницы с известными генами устойчивости *Sr* мы выявили гены, определяющие устойчивость к этому заболеванию в Нечерноземной зоне. Это гены: *Sr9*, *Sr10*, *Sr17*, *Sr24*, *Sr26*, *Sr25*, *Sr28*, *Sr30*, *Sr31*, *Sr32*, *Sr33*, *Sr35*, *Sr40*, *SrWld1* и сочетание генов *Sr7a+Sr12+Sr6* и *Sr13+Sr17*. Однако высокую устойчивость к стеблевой ржавчине проявили только шесть генов: *Sr26* (1/1), *Sr28* (1/1), *Sr31* (1/0;1) и *Sr32* (0;), *Sr35* (1/1), *SrWld1* (1/1), а также сочетание генов *Sr7a+Sr12+Sr6* (1/1). Остальные имели поражение от 1/2 (*Sr10*) до 10/2-15/2-20/2 (*Sr13+Sr17*, *Sr9e*, *Sr17*, *Sr24*, *Sr30*, *Sr33*) и даже 30/2 (*Sr36*, *Sr40*). В созданных нами линиях

озимой пшеницы присутствуют как высокоэффективные для нашей зоны гены устойчивости к стеблевой ржавчине (*Sr32*, *Sr31*, *Sr2*), гены, детерминирующие умеренную устойчивость к патогену (*Sr36*, *Sr40*), а также гены *Sr22*, *Sr47*, реакцию которых мы не знаем из-за отсутствия их в наборе тестируемой коллекции. Совокупность этих генов определила устойчивость генотипов как в Нечерноземной зоне, так и на Северном Кавказе. Это позволяет предполагать селекционную ценность созданного материала для обоих регионов.

Альтернативный, но дорогостоящий способ повышения иммунитета пшеницы к расе Ug99 стеблевой ржавчины предлагается коллективом исследователей из США, Ав-

стралии и Китая. Они делают ставку на использование генов *Sr35* (*T. monococtum*) и *Sr33* (*Ae. taushii*). Ген *Sr35* перенесен в геном мягкой пшеницы от *T. monococtum*, где он сохраняет свою эффективность. Ген вызывает реакцию сверхчувствительности к ТТКСТ расе, однако растения с этим геном остаются восприимчивыми к некоторым другим расам стеблевой ржавчины. Поэтому рекомендуется дополнительно использовать ген *Sr33*, который обеспечивает умеренную устойчивость ко всем расам *P. graminis*. Предлагается объединить оба гена в геноме мягкой пшеницы или путем скрещивания и рекомбинации, или через трансформацию пшеницы с использованием генетической конструкции, включающей оба гена устойчивости (Periyannan et al., 2013; Saintenac et al., 2013; Grens, 2014). На ближайшее время запланировано создание трансгенных растений. Однако следует признать, что традиционная селекция, ускоренная использованием специфичных молекулярных маркеров, остается самым распространенным, доступным и пока наиболее эффективным способом получения генотипов пшеницы с генами устойчивости к ржавчинным болезням.

Успешное создание исходного материала мягкой пшеницы с различной пирамидой генов устойчивости в нашем случае обусловлено, в первую очередь, особенностью взятых в скрещивание образцов пшеницы, которые изначально отличались широким спектром *Sr*-генов, в том числе и эффективных генов к расе Ug99. Таким генетическим разнообразием линии обязаны наличию чужеродного генетического материала в родословной использованных доноров: *Triticum miguschovae* (*T. militinae/Aegilops tauschii*) (GT 96/90), *Ae. speltooides*, *S. cereale* (119/961w), *Ae. squarrosa* (Донская полукарликовая), *Ae. triuncialis* и *T. kiharae* (113/00i-4), а в случае с образцами коллекции «Арсенал» – и использованию гамма-облучения пыльцы дикорастущих сорочичей пшеницы. Этот подход приводит к возникновению у мягкой пшеницы множественных чужеродных транслокаций (Гайнуллин, Лапочкина, 2007). Ценность созданного исходного материала озимой пшеницы состоит в генетическом разнообразии и комбинации идентифицированных генов устойчивости к стеблевой ржавчине. На последнем этапе отбора протипа(ов) сорта(ов) предполагается верификация идентифицированных генов с использованием дополнительных маркеров. Наличие рецессивного гена устойчивости взрослого растения *Sr2* в гетерозиготном состоянии у большинства линий озимой пшеницы потребует дополнительных усилий для перевода его в гомозиготное состояние. В частности, нами запланированы эксперименты по получению дигамноидных линий методом андрогенеза. Дополнительным достоинством некоторых линий является их устойчивость и к возбудителям бурой ржавчины и мучнистой росы.

Отобранные линии озимой мягкой пшеницы с несколькими эффективными генами *Sr* к расам стеблевой ржавчины Московской области и Краснодарского края отличаются по комбинации эффективных генов устойчивости и их числу в генотипе от генотипов устойчивости сортов мягкой пшеницы, созданных за рубежом и в России. Так, у сорта Pembina (Канада), устойчивого к Ug99, идентифицирован ген *Sr2*, у сортов из Казахстана (Э-607, Фитон 41) – ген устойчивости взрослого растения *Sr57*. Ряд сортов,

выведенных в СИММИТ и возделываемых в Афганистане, Кении, Египте и Индии, содержит комплекс генов *Sr2+* (Baghlan 09, Kakaba, Baz) или *Sr2+SrTmp* (Koshan 09, Robin) или *Sr2+Sr25* (Mugawim 09, Misr1, Misr2, NR356), который обеспечивает умеренный уровень устойчивости к Ug99 (Singh et al., 2011). Линии озимой пшеницы, созданные в Казахском научно-исследовательском институте защиты и карантина растений, имеют единичные гены устойчивости *Sr22* или *Sr24* или сочетание двух генов *Sr22+Sr36* (Кохметова, Атишова, 2012). У сортов яровой пшеницы, выведенных в Западной Сибири и Поволжье, идентифицированы единичные гены *Sr25*, *Sr31*, *Sr36* или сочетание генов *Sr25+Sr31* (Лютесценс 310-00-10, Кинельская нива), *Sr31+Sr36* (Лютесценс 23528) (Шаманин и др., 2015). Гены *Sr25* и *Sr6Ai#2* обеспечивают устойчивость к стеблевой и бурой ржавчине сортам из Самарского НИИ сельского хозяйства и НИИ Юго-Востока благодаря сцепленности с генами *Lr19* и *Lr6Ai#2* (Ауреум 753, Ауреум 757, Линия 199, Линия 610) (Shamanin et al., 2016).

Мы предлагаем скорректировать программы селекционных центров России и вовлечь созданный озимый и яровой исходный материал в скрещивания с местными адаптированными сортами для их улучшения по признаку устойчивости к стеблевой ржавчине в зонах риска распространения и возможных регионах заноса этого заболевания. Для ускоренного получения константного материала индивидуальные отборы следует проводить, начиная с третьего-четвертого поколения с определением эффективных генов устойчивости с использованием специфичных молекулярных маркеров. Такие подходы менее затратны по сравнению с созданием трансгенных форм растений мягкой пшеницы, а выведенные сорта станут барьером для распространения стеблевой ржавчины расы Ug99 в случае ее проникновения на территорию нашей страны.

Благодарности

Исследование проведено при частичной поддержке РФФИ (проект № 13-04-00922) в 2013–2015 гг.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы / References

- 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. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekt-sii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2015;19(3):316-322. (in Russian)]
- Быстров А., Изосимов В. Взаимосвязь свойств пшеничной муки и качества мучных кондитерских изделий. Хлебопродукты. 2007; 7:42-43. [Bystrov A., Izosimov V. Relationship of the properties of wheat flour and the quality of flour confectionery. Khleboproducty = Bread Products. 2007;7:42-43. (in Russian)]
- Волкова Г.В., Кремнева О.Ю., Шумилов Ю.В., Синяк Е.В., Ваганова О.Ф., Данилова А.В., Трофимова И.А. Видовое и внутрипо-

- пуляциянное разнообразие фитопатогенов озимых колосовых культур на Юге России. Современная микология в России. Матер. III Междунар. микологического форума. 2015;(5):155-156. [Volkova G.V., Kremneva O.Yu., Shumilov Yu.V., Sinyak E.V., Vaganova O.F., Danilova A.V., Trofimova I.A. Intraspecific and intrapopulation diversity of winter grain pathogens in southern Russia. Modern Mycology in Russia. Proceedings of the III Int. Mycological Forum. 2015;(5):155-156. (in Russian)]
- Волкова Г.В., Сияк Е.В. Стеблевая ржавчина пшеницы. Защита и карантин растений. 2011;11:14-16. [Volkova G.V., Sinyak E.V. Stem rust of wheat. Zashchita i Karantin Rasteniy = Plant Protection and Quarantine. 2011;11:14-16. (in Russian)]
- Волкова Г.В., Шумилов Ю.В., Гладкова Е.В., Ваганова О.Ф. Эффективность известных генов устойчивости к северокавказским популяциям возбудителей желтой, стеблевой и бурой ржавчины. Наука Кубани. 2016;(2):17-23. [Volkova G.V., Shumilov Yu.V., Gladkova E.V., Vaganova O.F. Efficiency of known genes for resistance to North Caucasian populations of yellow, stem, and brown rust agents. Nauka Kubani = Science of Kuban. 2016;(2):17-23. (in Russian)]
- Гайнуллин Н.Р., Лапочкина И.Ф. Идентификация хромосомных перестроек у образцов коллекции «Арсенал» с использованием SSR маркеров по В геному мягкой пшеницы. Тез. докл. II Вавиловской междунар. конф. «Генетические ресурсы культурных растений в XXI веке – состояние, проблемы, перспективы». СПб., 2007;253-254. [Gainullin N.R., Lapochkina I.F. Identification of chromosome rearrangements in accessions of the “Arsenal” collection using SSR markers for the B genome. Abstr. II Vavilov Int. Conf. “Genetic Resources of Cultivated Plants in the 21st Century: State, Problems, Perspectives”. St. Petersburg, 2007; 253-254. (in Russian)]
- Кохметова А.М., Атишова М.Н. Идентификация источников устойчивости к стеблевой ржавчине пшеницы с использованием молекулярных маркеров. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2012;16(1):132-141. [Kokhmetova A.M., Atishova M.N. Identification of sources of resistance to wheat stem rust using molecular markers. Russ. J. Genet.: Appl. Res. 2012;2(6):486-493. DOI 10.1134/S2079059712060081]
- Лапочкина И.Ф., Баранова О.А., Шаманин В.П., Волкова Г.В., Гайнуллин Н.Р., Анисимова А.В., Галингер Д.Н., Лазарева Е.Н., Гладкова Е.В., Ваганова О.Ф. Создание исходного материала яровой мягкой пшеницы для селекции на устойчивость к стеблевой ржавчине (*Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici*), в том числе и к расе Ug99, в России. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016;20(3):320-328. DOI 10.18699/VJ16.167. [Lapochkina I.F., Baranova O.V., 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 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. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2016;20(3):320-328. DOI 10.18699/VJ16.167. (in Russian)]
- Леонова И.Н. Молекулярные маркеры: использование в селекции зерновых культур для идентификации, интрогрессии и пирамидирования генов. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2013;17(2):314-325. [Leonova I.N. Molecular markers: Implementation in crop plant breeding for identification, introgression, and gene pyramiding. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2013;17(2):314-325. (in Russian)]
- Мартынов С.П. Статистический и биометрико-генетический анализ в растениеводстве и селекции. Пакет программ AGROS, версия 2.09. Тверь, 1999. [Martyunov S.P. Statistical and biometric-genetic analysis in plant industry and breeding. Program Package AGROS, version 2.09. Tver, 1999. (in Russian)]
- Мухитов Л.А. Устойчивость сортов пшеницы оренбургской селекции к основным болезням зерновых культур в условиях лесостепи Южного Урала. Изв. Оренбург. аграр. ун-та. 2011;4(32):61-63. [Mukhitov L.A. Resistance of wheat varieties of Orenburg selection to the major grain crops diseases under the conditions of South Urals forest-steppe zone. Izvestiya Orenburgskogo Agrarnogo Universiteta = Proc. Orenburg Agrarian University. 2011;4(32):61-63. (in Russian)]
- Рсаалиев Ш.С. Вирулентность новых патотипов стеблевой ржавчины в Казахстане. Вторая Всерос. конф. «Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам». СПб., 2008; 87-90. [Rsaliev Sh.S. The virulence of new stem rust pathotypes in Kazakhstan. The Second All-Russian Conf. “Modern Problems of Immunity to Pests in Plants”. St. Petersburg, 2008;87-90. (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. М-во сел. хоз-ва Рос. Федерации, Ом. гос. аграр. ун-т. Омск: ФГБОУ ВПО ОмГАУ им. П.А. Столыпина, 2015. [Shamanin V.P., Morgunov A.I., Petukhovskiy S.L., Likhenco I.E., Levshunov M.A., Salina E.A., Pototskaya I.V., Trushchenko A.Yu. Breeding of spring soft wheat for resistance to stem rust in West Siberia. Ministry of Agriculture. Omsk Stolypin State Agrarian University, 2015. (in Russian)]
- Шаманин В.П., Потоцкая И.В., Моргунов А.И., Чурсин А.С., Шепелев С.С., Пожерукова И.Е., Клевакина М.В. Селекция яровой мягкой пшеницы на устойчивость к стеблевой ржавчине в условиях южной лесостепи Западной Сибири. Матер. Междунар. науч.-практ. конф. с элементами научной школы для молодых ученых, аспирантов и студентов. Большие Вяземы, Московской области. 2016;283-288. [Shamanin V.P., Pototskaya I.V., Morgunov A.I., Chursin A.S., Shepelev S.S., Pozerukova I.E., Klevakina M.V. Breeding of spring bread wheat for resistance to stem rust in southern forest-steppe of Western Siberia. Proc. Int. Scientific and Research Conf. with Elements of School for Young Scientists and Students. Bolshie Vyazemy, Moscow oblast. 2016; 283-288. (in Russian)]
- Bhavani S. Presentation: Breeding durable adult plant resistance to stem rust in spring wheat: Progress made in a decade since the bunch of the Borlaug Global Rust Initiative.//BGRI Workshop. 2015. Available at: <https://www.youtube.com/watch?v=GfWTH7lIKQs>.
- Fetch T. Surveillance of Ug99 stem rust and the search for new resistance genes, 2014. <https://www.globalrust.org/sites/default/files/fetch.pdf>
- Grens K. Putting Up Resistance. 2014. Available at: <http://www.the-scientist.com/?articles.view/articleNo/40085/title/Putting-Up-Resistance/>
- 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.
- Lapochkina I.F. Cytogenetic and morphological features of common wheat hybrids obtained with the use of irradiated pollen of *Aegilops triuncialis* L. Rus. J. Genetics. 1998;34(9):1063-1068.
- Letta T., Maccaferri M., Badebo A., Ammar K., Ricci A., Crossa J., Tuberosa R. Searching for novel sources of field resistance to Ug99 and Ethiopian stem rust races in durum wheat via association mapping. Theor. Appl. Genet. 2013;126(5):1237-1256. DOI 10.1007/s00122-013-2050-8.
- Lopez-Vera E.E., Nelson S., Singh R.P., Basnet B.R., Haley S.D., Bhavani S., Huerta-Espino J., Xoconostle-Cazares B.G., Ruiz-Medrano R., Rouse M.N., Singh S. Resistance to stem rust Ug99 in six bread wheat cultivars maps to chromosome 6DS. Theor. Appl. Genet. 2014;127:231-239. DOI 10.1007/s00122-013-2212-8.
- Miedaner T., Korzun V. Marker-assisted selection for disease resistance in wheat and barley breeding. Phytopathology. 2012;102:560-566. DOI 10.1094/PHYTO-05-11-0157.
- Periyannan S., Moore J., Ayliffe M., Bansal U., Wang X., Huang L., Deal K., Luo M., Kong X., Bariana H., Mago R., McIntosh R., Dodds P., Dvorak J., Lagudah E. The gene *Sr33*, an ortholog of bar-

- ley *Mla* genes, encodes resistance to wheat stem rust race Ug99. *Science*. 2013;341(6147):786-788. DOI 10.1126/science.1239028.
- Roelfs A.P., Singh R.P., Saari E.E. *Rust Diseases of Wheat: Concepts and Methods of Disease Management*. CIMMYT, Mexico, D.F., 1992.
- Saintenac C., Zhang W., Salcedo A., Rouse M.N., Trick H.N., Akhunov E., Dubcovsky J. Identification of wheat gene *Sr35* that confers resistance to Ug99 stem rust race Group. *Science*. 2013;341(6147):783-786.
- Shamanin V., Salina E., Wanyera R., Zelenski Y., Olivera P., Morgunov A. Genetic diversity of spring wheat from Kazakhstan and Russia for resistance to stem rust Ug99. *Euphytica*. 2016;212:287-296. DOI 10.1007/s10681-016-1769-0.
- Sibikeev S.N., Voronina S.A., Druzhin A.E., Badaeva E.D. Study of resistance to leaf and stem rust in *Triticum aestivum*-*Aegilops speltoides* lines. *Russ. J. Genet.: Appl. Res.* 2016;6(4):351-356. DOI 10.1134/S2079059716040183.
- Singh R.P., Hodson D.P., Huerta-Espino J., Jin Y., Bhavani S., Njau P., Herrera-Foessel S., Singh P.K., Singh S., Govindan V. The emergence of Ug99 races of the stem rust fungus is a threat to world wheat production. *Annu. Rev. Phytopathol.* 2011;49:465-481. DOI 10.1146/annurev-phyto-072910-095423.
- Stakman E.C., Levine M.N. The determination of biologic forms of *Puccinia graminis* on *Triticum* spp. *Minn. Agric. Res. Stn. Bull.* 1922;8:1-10.

ORCID ID

I.F. Lapochkina orcid.org/0000-0002-2328-2798

O.A. Baranova orcid.org/0000-0001-9439-2102

N.R. Gainullin orcid.org/0000-0002-0970-662X