

Тенденция преодоления устойчивости к бурой ржавчине интрогрессивных линий мягкой пшеницы с генетическим материалом *Aegilops speltoides* Tausch

Л.Я. Плотникова¹, Л.В. Мешкова², Е.И. Гульяева³, О.П. Митрофанова⁴, И.Ф. Лапочкина⁵

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

² Омский аграрный научный центр, Омск, Россия

³ Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, Санкт-Петербург, Пушкин, Россия

⁴ Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), Санкт-Петербург, Россия

⁵ Московский научно-исследовательский институт сельского хозяйства (Немчиновка), Московская область, Россия

Развитие бурой ржавчины, вызываемой грибом *Puccinia triticina* Erikss., приводит к существенным потерям урожая мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. Вид *Aegilops speltoides* Tausch ($2n = 14$, геном SS) считается перспективным источником генов для защиты пшеницы от болезней. Целью исследований был мониторинг устойчивости образцов *Ae. speltoides*, интрогрессивных линий и сортов мягкой пшеницы с генетическим материалом этого вида к западносибирской популяции возбудителя бурой ржавчины. Оценка устойчивости растений в условиях естественного инфекционного фона показала, что образцы *Ae. speltoides* были иммунны к бурой ржавчине, однако наблюдается тенденция повышения восприимчивости интрогрессивных линий и сортов пшеницы. Отмечено снижение защитного действия генов *Lr28*, *Lr36* и *Lr35*, но *Lr47* сохраняет свою эффективность в западносибирском регионе, что подтверждено оценкой вирулентности омской популяции *P. triticina* к перечисленным генам. В период исследований (2003–2017 гг.) была преодолена резистентность линий Од 26/89, 156/90, аналогов сорта Новосибирская 67 АНК-39 (В, С) и линии Л-500 из коллекции «Арсенал». Линии Од (35/1, 35/89, 210/90, 278/89), АНК-39 (А, D, E), Л-501, сорта Челябинка 75 и Mit оставались высокоустойчивыми в течение всего периода проведения испытаний. По данным молекулярного анализа и фитопатологического тестирования, в изученных образцах (за исключением линий сорта Thatcher и Равон) не выявлены известные гены *Lr28*, *Lr36* и *Lr47* от *Ae. speltoides*. На основании данных, полученных с помощью ДНК-маркеров, сделано предположение о том, что сорт Челябинка 75, семь устойчивых линий серий Од и АНК-39 содержат транслокации с геном *LrSp*. В остальных образцах вероятно наличие дополнительных неидентифицированных генов устойчивости *Ae. speltoides*. Тенденцию снижения устойчивости к бурой ржавчине интрогрессивных линий и сортов с генами *Ae. speltoides* необходимо учитывать при селекции мягкой пшеницы, предназначенной для выращивания в Западной Сибири.

Ключевые слова: *Triticum aestivum*; *Aegilops speltoides*; интрогрессивные линии; *Puccinia triticina*; вирулентность; *Lr*-гены; молекулярные маркеры.

A tendency towards leaf rust resistance decrease in common wheat introgression lines with genetic material from *Aegilops speltoides* Tausch

L.Ya. Plotnikova¹, L.V. Meshkova², E.I. Gulyaeva³, O.P. Mitrofanova⁴, I.F. Lapochkina⁵

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

² Omsk Agrarian Scientific Center, Omsk, Russia

³ All-Russian Institute of Plant Protection, St. Petersburg, Pushkin, Russia

⁴ Federal Research Center the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), St. Petersburg, Russia

⁵ Moscow Agricultural Research Institute (Nemchinovka), Moscow region, Russia

Leaf rust, caused by the fungus *Puccinia triticina* Erikss., inflicts serious crop loss of common wheat *Triticum aestivum* L. The species *Aegilops speltoides* Tausch ($2n = 14$, SS) is considered a promising source of genes to protect bread wheat from diseases. The objective of this study was the monitoring of resistance to leaf rust of *Ae. speltoides* accessions and introgressive lines and cultivars with genetic material of this species to the Western Siberian population of fungus. The estimation of specimens in the field conditions on natural infectious background showed that the *Ae. speltoides* accessions were immune to leaf rust, however, a tendency towards increasing susceptibility of the introgressive lines and varieties was detected. The protective effect of the known genes *Lr28*, *Lr36* and *Lr35* decreased, but *Lr47* remained efficient in West Siberia, as confirmed by the results of testing of the Omsk population of *P. triticina* for virulence to the mentioned genes. During the study (2003–2017) the resistance has been overcome of lines Od 26/89, 156/90, analogs of cv. Novosibirskaya 67 – ANK-39 (B, C), and L-500 from the “Arsenal” collection. High resistance to leaf rust was preserved of lines Od (35/1, 35/89, 210/90, 278/89); ANK-39 (A, D, E); L-501 and cvs. Chelyaba 75 and Mit. Analysis of DNA markers and phytopathological tests showed that the studied varieties

ies and lines lacked the known genes *Lr28*, *Lr36*, and *Lr47* from *Ae. speltooides* (except for the lines of cvs. Thatcher and Pavon). On the base of analysis of DNA markers, it was assumed that Chelyaba 75 and seven resistant lines from the Od- and ANK-39-series have translocations bearing the *LrSp* gene. Presumably, the rest of samples possess additional not yet identified genes of *Ae. speltooides*. The trend of overcoming of resistance to leaf rust of introgressive lines and varieties with *Ae. speltooides* genes should be taken into consideration in common wheat breeding in Western Siberia.

Key words: *Triticum aestivum*; *Aegilops speltooides*; introgressive lines; *Puccinia triticina*; virulence; *Lr*-genes; molecular markers.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Плотникова Л.Я., Мешкова Л.В., Гультяева Е.И., Митрофанова О.П., Лапочкина И.Ф. Тенденция преодоления устойчивости к бурой ржавчине интрогрессивных линий мягкой пшеницы с генетическим материалом *Aegilops speltooides* Tausch. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2018;22(5):560-567. DOI 10.18699/VJ18.395

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Plotnikova L.Ya., Meshkova L.V., Gulytyaeva E.I., Mitrofanova O.P., Lapochkina I.F. A tendency towards leaf rust resistance decrease in common wheat introgression lines with genetic material from *Aegilops speltooides* Tausch. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2018;22(5):560-567. DOI 10.18699/VJ18.395 (in Russian)

Бурья ржавчина, вызываемая грибом *Puccinia triticina* Erikss., распространена во всех регионах возделывания мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. и приводит к ежегодным – 5–10 %, а в годы эпифитотий – 50–70 % потерям урожая (Eversmeyer, Kramer, 2000). Для стабилизации фитопатологической обстановки в агроценозах необходимо повышать разнообразие сортов по генам устойчивости, в связи с чем в селекционных учреждениях планомерно проводят работу по переносу генетического материала других видов в геном пшеницы. В Каталоге символов генов пшеницы описано более 80 генов устойчивости к бурой ржавчине (гены *Lr*) (McIntosh et al., 2013).

Введение чужеродных генов в сорта – длительный процесс, поскольку интрогрессии, особенно множественные, резко ухудшают хозяйственно ценные признаки растений (Friebe et al., 1996; Salina et al., 2015). Жесткие требования к урожайности и качеству зерна пшеницы вынуждают селекционеров использовать ограниченный набор чужеродных генов *Lr* (Мартынов и др., 2015). Молекулярно-генетический скрининг сортов из Государственного реестра селекционных достижений, допущенных к использованию (2005–2013 гг.), показал, что большая их часть, преимущественно возделываемых в Поволжье, Южно-Уральском и Западно-Сибирском регионах, защищена двумя генами, *Lr19* и *Lr9*, от *Agropyron elongatum* (Host.) Beauv. и *Aegilops umbellulata* Zhuk. соответственно.

Для расширения генетической базы селекции пшеницы перспективными источниками генов устойчивости к болезням считаются виды рода *Aegilops* L. секции Sytopsis, прежде всего вид *Aegilops speltooides* Tausch ($2n = 2x = 14$, геном SS). Результаты фитопатологических оценок, в том числе многолетних, образцов этого вида, представленных в коллекциях различных стран мира, показали, что большинство из них проявляет иммунитет или высокую устойчивость к местным популяциям возбудителя бурой ржавчины (Gill et al., 1985; Shah et al., 2000; Михайлова, 2006; Anikster et al., 2005; Тырышкин и др., 2012; Holubec et al., 2014). В настоящее время в геном мягкой пшеницы от *Ae. speltooides* перенесены шесть генов устойчивости,

из них *Lr28*, *Lr36*, *Lr47*, *Lr51*, *Lr66* проявляются на стадии проростков, а *Lr35* – у взрослых растений (McIntosh et al., 2013).

В России имеется богатый опыт предселекционной работы с образцами *Ae. speltooides*. Во Всероссийском институте генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР, Санкт-Петербург) были получены интрогрессивные линии с групповой резистентностью к грибным болезням и гаметоцидным геном *Gc* (Одинцова и др., 1991). В Московском научно-исследовательском институте сельского хозяйства (Немчиновка) создана коллекция интрогрессивных линий пшеницы Арсенал с генами диких видов, включая *Ae. speltooides* (Лапочкина, 2005). В Национальном центре зерна им. П.П. Лукьяненко получены устойчивые к ржавчинным болезням линии на основе геномно-замещенной формы пшеницы Авродес (тетра-Аврора × *Ae. speltooides*) (Давоян и др., 2012). Первый российский сорт мягкой пшеницы с генетическим материалом *Ae. speltooides* – Челябинка 75 (с геном *LrSp*) – включен в Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию, в 2012 г. (Тюнин и др., 2017).

Для перспективной селекции важна информация о степени устойчивости к болезни источников генов *Ae. speltooides* в основных регионах возделывания пшеницы, а также о генетическом контроле признака. В связи с этим целью исследований был мониторинг устойчивости к бурой ржавчине образцов *Ae. speltooides*, интрогрессивных линий и сортов мягкой пшеницы, полученных с участием этого вида, к западносибирской популяции бурой ржавчины.

Материалы и методы

Растительный материал. В исследования были включены образцы вида *Ae. speltooides* (кк-2, 12, 43, 452, 453) и 20 сортов и линий мягкой пшеницы с его генами из коллекции генетических ресурсов растений Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР). Известные гены от *Ae. speltooides* несли линии

яровой мягкой пшеницы сорта Thatcher TcLr28 (RL-6079, транслокация T4AS.4AL-7S#2S), TcLr35 (RL-6083, T2BS-2SS.2SL), TcLr36 (ER84018, 6BS), сорт Pavon (Lr47) (к-44748, 7AS-7S#1S-7AS.7AL). Интрогрессивные линии серии Од (26/89, 35/1, 35/89, 69/89, 156/90, 210/90, 278/89) созданы И.Г. Одинцовой с сотрудниками на основе амфи-диплоида *T. dicoccum* × *Ae. speltoides*, часть из них несла гаметоцидный ген *Gc*, приводящий к элиминации пыльцы с рецессивными аллелями устойчивости (линии-кукушки), в других он отсутствовал (Одинцова и др., 1991). Аналоги сорта пшеницы Новосибирская 67 АНК-39(А-Е) (кк-65529, 65528, 65524, 65525, 65526 соответственно) получены С.Ф. Ковалем на базе разных линий Од (Коваль и др., 2001). Сорт яровой пшеницы Челябинка 75 создан с участием линии Од (линия-кукушка) и несет ген *LrSp* (Тюнин и др., 2017). Линии Л-500 и Л-501 (кк-62903, 62904) получены И.Ф. Лапочкиной (2005). Сорт озимой пшеницы Mit (к-58063, США) имеет в родословной *Ae. speltoides* (Genetic Resources Information System..., <http://www.wheatpedigree.net/>). В качестве стандартов восприимчивости использовали сорта яровой мягкой пшеницы Памяти Азиева (среднеранний), Новосибирская 67 (средне-спелый), Серебристая (среднепоздний).

Фитопатологические оценки. Развитие бурой ржавчины на посевах оценивали в лесостепной зоне юга Западной Сибири (г. Омск) на естественном инфекционном фоне в 2003–2017 гг. Массовое развитие бурой ржавчины в зоне наблюдается в конце июля–августе, когда у растений формируется и созревает зерно. Тип реакции растений на заражение в полевых и лабораторных условиях определяли по пятибалльной шкале: 0 – иммунитет, без симптомов; 0; – некрозы без пустул; 1 – устойчивый, очень мелкие пустулы с некрозом; 2 – умеренно устойчивый, пустулы мелкие или средние, с некрозом; 3 – умеренно восприимчивый, пустулы средней величины без некроза; 4 – восприимчивый, пустулы крупные, часто сливающиеся (Mains, Jackson, 1926). Реакцию 0–2 балла считали устойчивой, 3–4 балла – восприимчивой. Степень поражения растений (в %) оценивали по сравнительной шкале (Peterson et al., 1948).

Изучение популяции *P. triticina*. Спорообразцы для анализа популяции *P. triticina* собирали в 2013–2016 гг. на сортах яровой мягкой пшеницы в разных районах Омской области. Изучение популяции по вирулентности проводили путем определения реакций проростков линий, содержащих гены *Lr28*, *Lr36*, *Lr47*, на заражение изолятами гриба. Анализ аллельного состава генов вирулентности выполняли по методу Л.А. Михайловой (2006). Частоту вирулентных клонов в популяции (в %) определяли по результатам анализа 300–400 изолятов.

Молекулярно-генетические исследования. Для постулирования генов *Lr28*, *Lr35*, *Lr47* и *Lr66* у образцов пшеницы использовали ДНК-маркеры SCS421; Sr39#22g; PS10; S13-R16 соответственно. Дополнительно в анализ включили маркеры генов, широко распространенных в российских сортах пшеницы: *Lr9* (маркер SCS5), *Lr19* (SCS265), *Lr20* (STS628), *Lr24* (Sr24#12, Sr24#50), *Lr26* (SCM9), *Lr39* (=Lr41) (GDM39), *Lr34* (L34DIN9/L34Plus), *Lr37* (Ventriup/LN2). ДНК выделяли из трех листьев 5–7-дневных проростков пшеницы по методике

Д.Б. Дорохова и Э. Клоке (1997). Амплификацию ДНК проводили по ранее описанным протоколам (Marais et al., 2010; Гультяева и др., 2017; <http://maswheat.ucdavis.edu>). Для постулирования генов устойчивости в образцах пшеницы дополнительно провели фитопатологический тест с использованием тест-клонов патогена, маркированных вирулентностью к *Lr9*, *Lr19* и *Lr26* (Михайлова, 2006).

Результаты

В период 2003–2017 гг. отмечено ежегодное интенсивное развитие бурой ржавчины на посевах (поражение восприимчивых сортов 70–100 %), за исключением сезонов с длительной засухой (2008, 2010 и 2012 гг.).

В связи с усилением развития бурой ржавчины и преодолением эффективности большинства известных генов устойчивости (Плотникова и др., 2015) в 2014–2017 гг. в исследования был включен набор образцов *Ae. speltoides*. Линии с генетическим материалом *Ae. speltoides* были получены в 1980–2000 гг. и проявляли высокую устойчивость к бурой ржавчине в районах их создания (Одинцова и др., 1991; Лапочкина и др., 1996; Коваль и др., 2001; McIntosh et al., 2013). Все они проявляли иммунитет на стадии проростков (данные не приводятся) и взрослых растений в полевых условиях в Омской области (таблица).

Линия TcLr28 с генетическим материалом *Ae. speltoides* длительное время сохраняла иммунитет, но в 2011 г. было отмечено появление единичных пустул, а в 2013 и 2017 гг. степень поражения повысилась до 30 %. Устойчивость линии TcLr36 в 2003–2009 гг. варьировала, а с 2011 г. симптомы болезни отмечались ежегодно (5–30 %). Среди известных генов *Ae. speltoides* самым эффективным остается *Lr47*, но с 2013 г. на растениях сорта Pavon, донора этого гена, регулярно отмечается появление пустул патогена (степень поражения 1–10 %). Ген *Lr35* определяет возрастную устойчивость к ржавчине, его действие усиливается с фазы колошения и слабо зависит от условий среды (Плотникова, Штубей, 2009). В 2003–2014 гг. даже при интенсивных вспышках болезни поражение TcLr35 не превышало 5–30 %, но в 2016–2017 гг. оно усилилось до 40–50 %, что свидетельствует о снижении эффективности гена.

В начале 90-х гг. XX в. все линии И.Г. Одинцовой были иммунны к популяции бурой ржавчины в Омской области. В 1998 г. была преодолена устойчивость Од 69/89 (не опубликовано), в 2014 г. – Од 156/90, в 2017 г. – Од 26/89 (20 %), остальные четыре линии сохраняют иммунитет до настоящего времени. Серия линий АНК-39(А-Е) была получена на основе линий Од. В полевых условиях они длительное время проявляли иммунитет, но в 2014 г. была преодолена резистентность АНК-39С, а в 2017 г. – АНК-39В. Остальные линии серии АНК-39 (А, D, E) сохраняют высокую устойчивость (поражение не более 5–10 %) (см. таблицу).

В 2014 г. набор интрогрессивных линий был дополнен сортами Челябинка 75, Mit и линиями Л-500 и Л-501 из коллекции «Арсенал». По данным фитопатологических оценок 2014–2017 гг., сорт Челябинка 75 и линия Л-501 сохраняют высокую устойчивость к бурой ржавчине, поражение сорта Mit варьировало от умеренного (30 % в 2016 г.) до слабого (1–10 % в 2014, 2017 гг.), а линия Л-500 оказалась

Результаты полевой оценки развития бурой ржавчины на образцах *Ae. speltoides*, интрогрессивных линиях и сортах мягкой пшеницы с его генами (балл / %), 2003–2017 гг.

Образец*	Год											
	2003	2004	2005	2006	2007	2009	2011	2013	2014	2015	2016	2017
Памяти Азиева	4/70	4/70	4/90	4/70	4/90	4/80	4/80	4/100	4/80	4/20	4/80	4/100
Саратовская 29	4/80	4/70	4/100	4/70	4/100	4/100	4/80	4/80	4/90	4/50	4/100	4/100
Новосибирская 67	4/70	4/80	4/100	4/80	4/100	4/100	4/90	4/90	4/100	4/70	4/100	4/100
Серебристая	–	–	–	–	–	–	–	4/100	4/90	4/80	4/100	4/100
к-2 <i>Ae. speltoides</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	0/0	0/0	0/0	0/0
к-12 <i>Ae. speltoides</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	0/0	0/0	0/0	0/0
к-43 <i>Ae. speltoides</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	0/0	0/0	0/0	0/0
к-452 <i>Ae. speltoides</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	0/0	0/0	0/0	0/0
к-453 <i>Ae. speltoides</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	0/0	0/0	0/0	0/0
TcLr28	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	4/5	4/20	4/10	4/5	3/20	4/20
TcLr35	4/10	4/5	4/30	4/20	4/30	4/20	4/20	4/10	4/30	4/10	4/40	4/50
TcLr36	3/5	0	0	4/10	4/10	0/0	4/10	4/30	4/10	4/5	4/20	4/20
Pavon Lr47	–	–	–	–	–	–	0/0	4/10	4/5	4/1	4/1	4/5
Од 35/1	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0
Од 35/89	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0
Од 210/90	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0
Од 278/89	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0
Од 26/89	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	4/1	4/5	4/10	4/20
Од 156/90	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	4/5	4/60	4/80	4/70	4/60
Од 69/89	4/90	4/70	4/100	4/70	4/100	4/80	4/80	4/80	4/80	4/80	4/80	4/80
АНК-39А	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	4/5	0/0	4/10
АНК-39В	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	4/5	4/10	4/40
АНК-39С	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	4/1	4/30	4/70	4/40	4/100	4/100
АНК-39D	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	4/10
АНК-39Е	2/10	0	2/5	2/5	2/10	0/0	0/0	0/0	2/5	0/0	0/0	4/5
Л-500	–	–	–	–	–	–	–	–	4/40	4/10	4/70	4/100
Л-501	–	–	–	–	–	–	–	–	0/0	0/0	0/0	0/0
Челяба 75	–	–	–	–	–	–	–	–	0/0	0/0	0/0	4/5
Mit	–	–	–	–	–	–	–	–	4/1	4/5	4/30	4/10

*к – образцы из коллекции ВИР; Тс – линии сорта Thatcher; Од – линии И.Г. Одинцовой; АНК-39 – иммунные аналоги сорта Новосибирская 67; Л – линии коллекции «Арсенал».

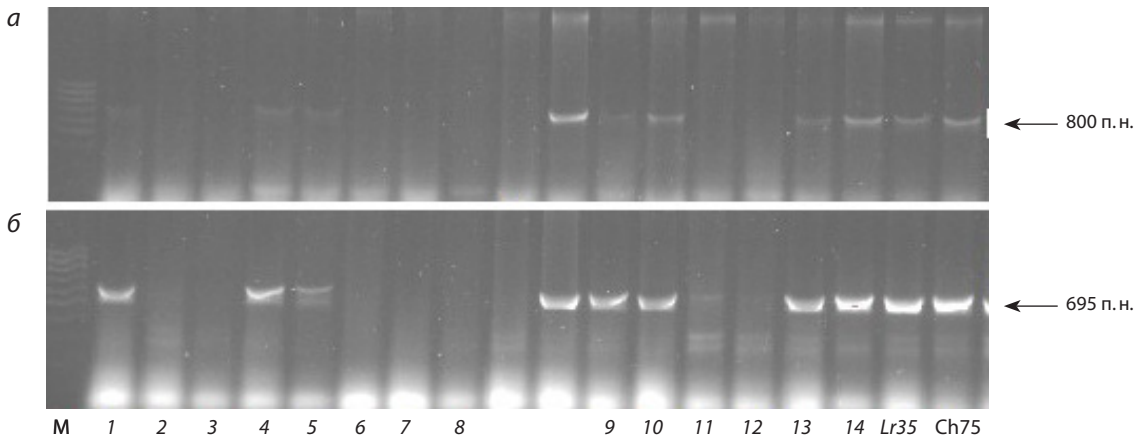
восприимчива к болезни. В целом, согласно результатам оценок различных интрогрессивных линий и сортов с генами *Ae. speltoides*, отмечено постепенное повышение их восприимчивости к болезни, особенно усилившееся в 2013–2017 гг.

Для подтверждения полученных результатов был изучен состав популяции *P. triticina* по вирулентности к генам *Ae. speltoides* Lr28, Lr36, Lr47. Установлено, что значительная доля изолятов *P. triticina* несла аллели вирулентности *pp28*, *pp36*, *pp47*. При этом в период 2013–2016 гг. доля клонов (в среднем по области) с аллелями *pp28* возросла в 2.5 раза (с 15.6 до 38.4 %), а с *pp36* и *pp47* – снизилась в 2.1 и 3.3 раза (с 30.1 до 19.7 % и с 15.1 до 4.5 % соответственно).

В результате молекулярного анализа у изучаемых образцов пшеницы не выявлено генов *Lr9*, *Lr19*, *Lr24*, *Lr37*, *Lr39*, *Lr20*, *Lr34*, *Lr28* и *Lr47*, что согласуется с данными фитопатологического тестирования. У сорта Челябин 75 (с геном *LrSp*), линий Од (210/90, 278/89, 35/1, 35/89) и АНК-39 (А, Е, D), сохранивших устойчивость к бурой ржавчине, показано наличие ампликона размером 800 п. н. для маркера Sr39 \neq 22г и 695 п. н. для маркера S13-R16 (рисунок).

Обсуждение

Мягкая пшеница возделывается в форме монокультуры на обширной площади в Поволжье, на Южном Урале, в Западной Сибири, Алтайском крае, Северном Казахстане.



Электрофореграмма продуктов ПЦР образцов пшеницы с маркерами Sr39#22r (а) и S13-R16 (б).

М – маркер 100 п.н. (Fermentas); 1 – АНК-39Е; 2 – Mit; 3 – АНК-39В; 4 – АНК-39А; 5 – АНК-39Д; 6 – АНК-39С; 7 – Л-500; 8 – Л-501; 9 – Од 210/90; 10 – Од 278/89; 11 – Од 26/89; 12 – Од 156/90; 13 – Од 35/1; 14 – Од 35/89; Lr35 – линия TcLr35; Ch75 – сорт Челябин 75.

В 70–90-х гг. XX в. вспышки бурой ржавчины в этих регионах происходили каждые четыре–шесть лет из десяти (Санин, 1997). В последние десятилетия регулярное развитие бурой ржавчины и усиление ее вредоносности отмечены в Поволжье и на Южном Урале (Маркелова и др., 2014; Тюнин и др., 2017). Проведенные нами исследования показали, что на юге Западной Сибири в 2003–2017 гг. сильное развитие ржавчины (поражение сортов до 70–100 %) происходило в 12 из 15 сезонов, т. е. частота вспышек болезней существенно возросла.

Западносибирская популяция *P. triticina* весьма агрессивна, ее клоны несут 13–15 генов вирулентности как к генам устойчивости, введенным в коммерческие сорта (*Lr9*), так и к не использованным в селекции (Плотникова и др., 2015). Это вынуждает включать в селекционный процесс новые гены устойчивости, а также проводить мониторинг их эффективности в регионе.

С учетом усиления развития бурой ржавчины пшеницы в Западной Сибири была проведена оценка устойчивости пяти образцов *Ae. speltooides* и установлено, что они сохранили иммунитет в 2013–2017 гг. Ранее в работах других авторов было показано, что образцы *Ae. speltooides* иммунны к популяциям *P. triticina* Северо-Западного и Северо-Кавказского регионов (Тырышкин и др., 2012; Гульятеева и др., 2014; Волкова и др., 2016), что свидетельствует о стабильной устойчивости вида *Ae. speltooides* к болезни.

Возрастная устойчивость считается неспецифической, а гены *Lr13* и *Lr34* послужили основой для создания сортов пшеницы с длительной устойчивостью (durable resistance) к бурой ржавчине (Parlevliet, 2002). В наших экспериментах ген *Lr35* обеспечивал устойчивость взрослых растений до 2015 г., но в 2016–2017 гг. поражение линии TcLr35 достигло 40–50 %, что демонстрирует снижение его эффективности в Омской области.

Анализируя итоги 15-летнего изучения интрогрессивных линий и сортов с генами *Ae. speltooides*, следует отметить тенденцию снижения их резистентности к болезни. Суммарная доля среднеустойчивых и восприимчивых образцов (поражение от 20 до 100 %) в 2017 гг. возросла

до 42 %, что позволяет предположить накопление в популяции *P. triticina* генов, вирулентных к генам *Ae. speltooides*.

Наши данные об эффективности генов устойчивости *Ae. speltooides* к бурой ржавчине несколько отличаются от результатов, полученных ранее в других регионах. Ген *Lr28* обеспечивал высокую устойчивость растений в Ленинградской и Челябинской областях (Гульятеева и др., 2014; Тюнин и др., 2017). В Новосибирской области до 2016 г. были эффективны гены *Lr28* и *Lr35* (Сочалова, Пискарев, 2017). Такие различия могут быть объяснены комплексом причин: различиями популяций *P. triticina*, наборами возделываемых сортов (включая озимые), особенностями климата, значительными расстояниями между регионами и т. д. В Новосибирской области появление новых рас патогенов отмечалось позже, чем в Омской области. Так, накопление вирулентных к гену *Lr9* клонов в Омской области произошло в 2007 г., а в Новосибирской – в 2008 г. Аналогично первая за долгие годы вспышка стеблевой ржавчины в Омской области зарегистрирована в 2008 г., а в Новосибирской – в 2010–2011 гг. (Мешкова и др., 2008; Сочалова, 2016).

На основании результатов молекулярного анализа и фитопатологических тестов нами установлено, что в исследуемых образцах отсутствуют известные гены *Lr28*, *Lr36*, *Lr47* от *Ae. speltooides*. Это позволяет предположить, что устойчивость изученных образцов обеспечивается неизвестными генетическими локусами. Однако до настоящего времени хромосомная локализация этих генов не изучена. В линиях Л-500 и Л-501, созданных путем прямой гибридизации мягкой пшеницы с *Ae. speltooides*, показано наличие трех неизвестных рецессивных *Lr*-генов (Лапочкина и др., 1996).

Сведения о генетическом контроле резистентности к бурой ржавчине линий И.Г. Одиной отсутствуют. У всех линий серии АНК-39 (А–Е), созданных на основе линий Од, показан моногенный доминантный контроль устойчивости к болезни (Плотникова, Кузьмина, 2017). Исходя из родословной устойчивого сорта Mit, в его создании принимал участие *Ae. speltooides*. По данным разных источников, в этом сорте присутствует также ком-

бинация генов *Lr1*, *Lr10*, *Lr34* и, возможно, *Lr13* (Genetic Resources Information System..., <http://www.wheatpedigree.net/>). Однако первые два гена не эффективны в Западной Сибири (Плотникова и др., 2015), присутствие *Lr34* не подтверждено нами с помощью молекулярного анализа, а *Lr13* определяет количественную устойчивость растений (4 балла/20 %) (Плотникова, Штубей, 2009). Не исключено, что резистентность сорта Mit обеспечивается генами, унаследованными от *Ae. speltooides*. В будущем необходимо изучить хромосомную локализацию интрогрессивированных из генома *Ae. speltooides* локусов у образцов, использованных в настоящем исследовании.

В нашей работе для сортов Челябин 75, четырех линий Од и трех линий АНК-39 (А, D, E) получены сходные результаты молекулярного маркирования, что позволяет предположить наличие у них одинаковых чужеродных локусов резистентности. Ранее было установлено, что маркеры для идентификации генов *Lr35* и *Lr66* не являются строго специфичными (Гультьева и др., 2014). Маркер Sr39#22g амплифицирует фрагменты не только у образцов *Ae. speltooides*, линии TcLr35 и сорта Челябин 75, но и у образцов других видов – *T. timopheevii*, *Ae. tauschii*. При валидации маркера S13-R16 для гена *Lr66*, локализованного в хромосоме 3A, было показано, что он выявляется только у линии TcLr35 и сорта Челябин 2. С помощью набора молекулярно-цитологических методов (С-бэндинга и FISH) ранее было установлено, что сорт Челябин 75 имеет транслокацию 2DS.2SL с геном *LrSp* (Адолина и др., 2016). Следует отметить, что у некоторых линий серий Од, АНК-39 и Л-501 не выявлены фрагменты, специфичные для маркеров Sr39#22g и S13-R16, несмотря на то, что растения долгое время сохраняли устойчивость. Это подтверждает предположение о наличии в материале дополнительных неидентифицированных генов устойчивости. О возможности присутствия неизвестных генов устойчивости *Ae. speltooides* в генотипах интрогрессивных линий сообщали и другие авторы (Давоян и др., 2012; Маркелова и др., 2014; Миков и др., 2016).

В связи с усилением поражаемости ржавчиной интрогрессивных образцов встает вопрос об источнике генов вирулентности. Как правило, основной причиной преодоления генов устойчивости считают возникновение и размножение вирулентных клонов на широко возделываемых сортах с соответствующим геном. Однако первый сорт пшеницы с геном *Ae. speltooides* – Челябин 75 (*LrSp*) – был рекомендован для внедрения в производство на Южном Урале только в 2012 г., а в других российских сортах гены этого вида не установлены (Тюнин и др., 2017). Ранее в Западной Сибири были выявлены также клоны, вирулентные к ювенильным генам устойчивости *T. timopheevii*, хотя материал этого вида в сортах отсутствует (Плотникова и др., 2015). Одним из объяснений может быть занос инфекции из соседних регионов. В Казахстане естественные фитоденозы занимают значительные территории, в них достаточно широко представлены виды рода *Aegilops*, включая *Ae. crassa* (геном DMS) (Есимбекова и др., 2015). Не исключено, что в естественных фитоденозах произрастает и промежуточный хозяин *P. triticina* – *Isopyrum fumarioides*. Можно предположить, что гены вирулентности к видам рода *Aegilops* возникают в клонах гриба,

существующих на диких злаках, а затем постепенно переносятся в Западно-Сибирский регион.

В последние годы появились сообщения об активном использовании генов *Ae. speltooides* в селекционных программах различных учреждений России, созданы первые устойчивые сорта с его генами (Челяба 75 и Уральская кукушка (Давоян и др., 2012; Маркелова и др., 2014; Сибикеев и др., 2015; Адолина и др., 2016; Тюнин и др., 2017). Следует отметить, что линии И.Г. Одинцовой и коллекции «Арсенал» использовались в качестве источников устойчивости в регионах, расположенных на пути перемещения циклонических масс (Поволжье, Южный Урал, Западная Сибирь). Известно, что при возникновении благоприятных условий редкие вирулентные фенотипы могут стремительно размножиться и преодолеть устойчивость сортов, возделываемых на большой площади. Это произошло с сортами Аврора и Кавказ (ген *Lr26*) в Северо-Кавказском регионе в 1973 г., а также с сортами, защищенными геном *Lr9*, в Омской области в 2007 г. (Воронкова и др., 1975; Мешкова и др., 2008). Поскольку ржавчинные грибы способны к дальним воздушным миграциям, то использование генетически однородных по устойчивости сортов в соседних регионах весьма опасно.

Таким образом, многолетний мониторинг развития бурой ржавчины на растениях с генами *Ae. speltooides* в Западной Сибири показал, что устойчивость значительной части (42 %) интрогрессивных линий и сортов мягкой пшеницы была частично или полностью преодолена патогеном. На основании полевых наблюдений установлено снижение защитного действия известных генов *Lr28*, *Lr36* и *Lr35*, хотя ген *Lr47* сохраняет высокую эффективность в регионе. Высокую устойчивость к бурой ржавчине продемонстрировали часть линий Од 35/1, 35/89, 210/90, 278/89), линии АНК-39 (А, D, E) и сорт Челябин 75, линия Л-501 и сорт Mit. Анализ материала с помощью ДНК-маркеров и фитопатологических тестов не доказал присутствие в нем известных генов *Lr28*, *Lr36*, *Lr47*. В линиях серий Од и АНК-39, сохранивших устойчивость к болезни, предполагается наличие транслокации с геном *LrSp*. В остальных линиях и сорте Mit возможны дополнительные неизвестные гены от *Ae. speltooides*. Тенденцию преодоления генов устойчивости к бурой ржавчине, интрогрессивированных от *Ae. speltooides*, необходимо учитывать при селекции сортов мягкой пшеницы для Западной Сибири и соседних регионов.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы / References

- Адолина И.Г., Леонова И.Н., Бадаева Е.Д., Салина Е.А. Генотипирование сортов мягкой пшеницы разных регионов России. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016;20(1):44-50. DOI 10.18699/VJ16.107. [Adonina I.G., Leonova I.N., Badaeva E.D., Salina E.A. Genotyping of hexaploid wheat varieties from different Russian regions. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2016;20(1):44-50. DOI 10.18699/VJ16.107. (in Russian)]
- Волкова Г.В., Кремнева О.Ю., Шумилов Ю.В., Гладкова Е.В., Ваганова О.Ф., Митрофанова О.П., Лысенко Н.С., Чикида Н.Н., Хакимова А.Г., Зуев Е.В. Иммунологическая оценка образцов

- пшеницы, ее редких видов, эгилопса из коллекции Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова и отбор источников с групповой устойчивостью. Вестн. защиты растений. 2016;89(3):38-39. [Volkova G.V., Kremneva O.Yu., Shumilov Yu.V., Gladkova E.V., Vaganova O.F., Mitrofanova O.P., Lysenko N.S., Chikida N.N., Khakimova A.G., Zuev E.V. Immunologic estimation of accessions of wheat, its rare species, and Aegilops from the collection of N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources and selection of sources with group resistance. Vestnik Zashchity Rastenii = Bulletin of Plant Protection. 2016;89(3):38-39. (in Russian)]
- Воронкова А.А., Дубоносов Т.С., Панарин И.В. Причины эпифитотий бурой ржавчины пшеницы в Краснодарском крае. Ржавчина хлебных злаков. М.: Колос, 1975;80-88. [Voronkova A.A., Dubonosov T.S., Panarin I.V. Causes of leaf rust outbreaks in the Krasnodar region. Rust of Cereals. Moscow: Kolos Publ., 1975;80-88. (in Russian)]
- Гуляева Е.И., Аристов М.К., Шайдаюк Е.Л., Мироненко Н.В., Казарцев И.А., Ахметова А., Косман Е. Генетическая дифференциация *Puccinia triticina* Erikss. по микросателлитным локусам на территории России. Генетика. 2017;53(9):1053-1060. DOI 10.7868/S0016675817070037. [Gulyaeva E.I., Aristova M.K., Shaidayuk E.L., Mironenko N.V., Kazartsev I.A., Akhmetova A., Kosman E. Genetic differentiation of *Puccinia triticina* Erikss. in Russia. Russ. J. Genet. 2017;53(9):998-1005. DOI 10.1134/S1022795417070031.]
- Гуляева Е.И., Ордина А.С., Ганнибал Ф.Б., Митрофанова О.П., Одинцова И.Г., Лайкова Л.И. Эффективность молекулярных маркеров для выявления генов *Lr28*, *Lr35* и *Lr47* у мягкой пшеницы. Генетика. 2014;50(2):147-156. DOI 10.7868/S0016675814020064. [Gulyaeva E.I., Orina A.S., Gannibal Ph.B., Mitrofanova O.P., Odintsova I.G., Laikova L.I. The effectiveness of molecular markers for the identification of *Lr28*, *Lr35*, and *Lr47* genes in common wheat. Russ. J. Genet. 2014;50(2):131-139. DOI 10.1134/S1022795414020069.]
- Давоян Э.Р., Давоян Р.О., Бебякина И.В., Давоян О.Р., Зубанова Ю.С., Зинченко А.Н., Кравченко А.М. Идентификация генов устойчивости к листовой ржавчине в видах *Aegilops* L., синтетических формах и интрогрессивных линиях мягкой пшеницы. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2012;16(1):116-122. [Davoyan E.R., Davoyan R.O., Bebyakina I.V., Davoyan O.R., Zubanova Yu.S., Zinchenko A.N., Kravchenko A.M. Identification of leaf-rust resistance genes in species of *Aegilops* L., synthetic forms, and introgression lines of common wheat. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2012;16(1):116-122. (in Russian)]
- Дорохов Д.Б., Клоке Э. Быстрая и экономичная технология RAPD анализа растительных геномов. Молекуляр. генетика. 1997;3(4):443-450. [Dorohov D.B., Cloke E. Rapid and economic technology of RAPD-analysis of plant genomes. Molekulyarnaya Genetika = Molecular Genetics. 1997;3(4):443-450. (in Russian)]
- Есимбекова М.А., Булатова К.М., Кушанова Р.Ж., Мукин К.Б. Биоразнообразие дикорастущих видов из рода *Aegilops* L. в Казахстане для селекции пшеницы. Изв. ТСХА. 2015;6:5-18. [Esimbekova M.A., Bulatova K.M., Kushanova R.Zh., Mukin K.B. Biodiversity of wild cereals of the *Aegilops* L. genus in Kazakhstan in the context of wheat breeding. Izvestiya Timiryazevskoy Selskokhozyaystvennoy Akademii = Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy. 2015;6:5-18. (in Russian)]
- Коваль С.Ф., Коваль В.С., Шаманин В.П. Изогенные линии пшеницы. Омск: Омскбланкиздат, 2001. [Koval S.F., Koval V.S., Shamanin V.P. Isogenic Lines of Wheat. Omsk: Omskblankizdat Publ., 2001. (in Russian)]
- Лапочкина И.Ф. Чужеродная генетическая изменчивость и ее роль в селекции пшеницы. Идентифицированный генофонд растений и селекция. СПб.: ВИР, 2005;684-739. [Lapochkina I.F. Alien genetic variability and its importance in plant breeding. The identified plant gene pool and breeding. St. Petersburg: Vavilov Institute of General Genetics Publ., 2005;684-739. (in Russian)]
- Лапочкина И.Ф., Соломатин Д.А., Гришина Е.Е., Вишнякова Х.С., Пухальский В.А. Линии мягкой пшеницы с генетическим материалом *Aegilops speltoides* Tausch. Генетика. 1996;32(12):1651-1656. [Lapochkina I.F., Solomatina D.A., Grishina E.E., Vishnyakova Kh.S., Pukhalskiy V.A. Common wheat lines with genetic material from *Aegilops speltoides* Tausch. Russ. J. Genetics. 1996;32(12):1438-1442.]
- Маркелова Т.С., Иванова О.В., Бауконова Э.А., Нарышкина Е.А., Салмова М.Ф. Создание доноров групповой устойчивости яровой мягкой пшеницы к грибным болезням с использованием трансгрессии генов устойчивости от диких видов и сородичей пшеницы. Агр. вестн. Юго-Востока. 2014;1-2:25-27. [Markelova T.S., Ivanova O.V., Baukenova E.A., Naryshkina E.A., Salmovalova M.F. Creation of donors of multiple resistance to fungal diseases of spring common wheat by gene introgression from wild species and wheat relatives. Agrarnyy Vestnik Yugo-Vostoka = Agricultural Bulletin of South-East. 2014;1-2:25-27. (in Russian)]
- Мартынов С.П., Добротворская Т.В., Митрофанова О.П. Генеалогический анализ распространения генетического материала эгилопсов (*Aegilops* L.) в сортах мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.). Генетика. 2015;51(9):1000-1008. DOI 10.7868/S0016675815090076. [Martynov S.P., Dobrotvorskaya T.V., Mitrofanova O.P. Genealogical analysis of the use of aegilops (*Aegilops* L.) genetic material in wheat (*Triticum aestivum* L.) Russ. J. Genet. 2015;51(9):855-862. DOI 10.1134/s1022795415090070.]
- Мешкова Л.В., Россева Л.П., Шрейдер Е.Р., Сидоров А.В. Вирулентность патотипов возбудителя бурой ржавчины пшеницы к ThLr9 в регионах Сибири и Урала. Вторая Всерос. конф. «Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам». СПб., 29 сентября–2 октября 2008. СПб., 2008;70-73. [Meshkova L.V., Rosseeva L.P., Shreider E.R., Sidorov A.V. Virulence of pathotypes of the wheat leaf rust agent to ThLr9 in regions of Siberia and the Urals. 2nd All-Russian Conf. "Modern Problems of Plant Immunity to Harmful Organisms". St. Petersburg, 29 September–2 October 2008. St. Petersburg, 2008;70-73. (in Russian)]
- Миков Д.С., Давоян Э.Р., Зубанова Ю.С., Давоян Р.О., Болдаков Д.М. Идентификация генов устойчивости *Lr28*, *Lr35*, *Lr36*, *Lr47*, *Lr51* к бурой ржавчине в образцах *Aegilops speltoides*, синтетической форме Авродес и ее производных с использованием молекулярных маркеров. Научное обеспечение агропромышленного комплекса. Сб. ст. по матер. IX Всероссийской конференции молодых ученых. 2016;88-89. [Mikov D.S., Davoyan E.R., Zubanova Yu.S., Davoyan R.O., Boldakov D.M. Molecular marker-assisted identification of leaf rust resistance genes *Lr28*, *Lr35*, *Lr36*, *Lr47*, *Lr51* in accessions of *Aegilops speltoides*, the synthetic form Avrodes, and its derivatives. Proceedings of the 9th All-Russian Conference of Young Scientists. 2016;88-89. (in Russian)]
- Михайлова Л.А. Генетика взаимоотношений возбудителя бурой ржавчины и пшеницы. СПб.: ВИЗР, 2006;80. [Mikhailova L.A. Genetics of the Relationships between the Leaf Rust Agent and Wheat. St. Petersburg: VIR Publ., 2006. (in Russian)]
- Одинцова И.Г., Агафонова Н.А., Богуславский Р.Л. Интрогрессивные линии мягкой пшеницы с устойчивостью к бурой ржавчине, переданной от *Aegilops speltoides*. Исходный материал и проблемы селекции пшеницы и тритикале. Тр. прикл. ботан., генет. и селекции. 1991;142:106-110. [Odintsova I.G., Agafonova N.A., Boguslavsky R.L. Introgressive lines of common wheat with resistance to leaf rust transferred from *Aegilops speltoides*. Source material and problems of wheat and triticale breeding. Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Selektcii = Proceedings on Applied Botany, Genetics, and Breeding. 1991;142:106-110. (in Russian)]
- Плотникова Л.Я., Кузьмина С.П. Генетические и физиологические основы устойчивости к бурой ржавчине интрогрессивных линий сорта Новосибирская 67 с генами *Aegilops speltoides* Tausch. Роль аграрной науки в устойчивом развитии сельских террито-

- рий. Сб. II Всерос. (национальной) науч. конф. (Новосибирск, 25 декабря 2017 г.). Новосибирск, 2017;100-102. [Plotnikova L.Ya., Kuzmina S.P. Genetic and physiological bases of resistance to leaf rust in introgressive lines of Novosibirskaya 67 variety with genes from *Aegilops speltoides* Tausch. Proceedings of the 2nd All-Russian (national) scientific conference "The Role of Agrarian Science in the Sustainable Development of Rural Areas", Novosibirsk, December 25, 2017. Novosibirsk, 2017;100-102. (in Russian)]
- Плотникова Л.Я., Пожерукова В.Е., Мешкова Л.В., Митрофанова О.П., Дегтярев А.И., Айдосова А.Т. Устойчивость пшеницы Тимофеева к *Puccinia triticina* в Западной Сибири. Микология и фитопатология. 2015;49(2):116-125. [Plotnikova L.Ya., Pozherukova V.E., Meshkova L.V., Mitrofanova O.P., Degtyarev A.I., Aidsova A.T. The resistance of Timofeevi wheat to *Puccinia triticina* in West Siberia. Mikologiya i Fitopatologiya = Mycology and Phytopathology. 2015;49(2):116-125. (in Russian)]
- Плотникова Л.Я., Штубей Т.Ю. Проявление устойчивости взрослых растений к *Puccinia triticina*, детерминированной генами *Lr13*, *Lr22b* и *Lr35*. Микология и фитопатология. 2009;43(3):258-271. [Plotnikova L.Ya., Stubei T.Yu. Appearance of resistance to *Puccinia triticina* determined by the genes *Lr13*, *Lr22b*, and *Lr35* in adult plants. Mikologiya i Fitopatologiya = Mycology and Phytopathology. 2009;43(3):258-271. (in Russian)]
- Санин С.С. Фитосанитарный мониторинг: современное состояние и пути совершенствования. Проблемы оптимизации фитосанитарного состояния растениеводства: Сб. тр. Всерос. съезда по защите растений (СПб., декабрь 1995). СПб., 1997;166-176. [Sanin S.S. Phytosanitary monitoring: current state and ways of improvement. Problems of Optimization of the Phytosanitary Condition of Plant Growing. Proceedings of the All-Russian Congress on Plant Protection, St. Petersburg, December 1995. St. Petersburg, 1997;166-176. (in Russian)]
- Сибикеев С.Н., Воронина С.А., Бадаева Е.Д., Дружин А.Е. Изучение линий *Triticum aestivum* – *Aegilops speltoides*, устойчивых к листовой и стеблевой ржавчине. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2015;19(2):165-170. [Sibikeev S.N., Voronina S.A., Badaeva E.D., Druzhin A.E. Study of resistance to leaf and stem rust in *Triticum aestivum* – *Aegilops speltoides* lines. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektzii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2015;19(2):165-170. (in Russian)]
- Сочалова Л.П. Источники генов устойчивости пшеницы к листо-стеблевым патогенам на территории Новосибирской области. Зерновое хозяйство России. 2016;2:45-49. [Sochalova L.P. Sources of wheat resistance genes to leaf and stem pathogens in the Novosibirsk region. Zernovoe Khozjaistvo Rossii = Grain Economy of Russia. 2016;2:45-49. (in Russian)]
- Сочалова Л.П., Пискарев В.В. Устойчивость сортов яровой мягкой пшеницы к возбудителям инфекционных заболеваний в условиях изменяющегося климата Западной Сибири. Достижения науки и техники АПК. 2017;31(2):21-25. [Sochalova L.P., Piskarev V.V. Resistance of spring common wheat varieties to agents of infectious diseases in the changing climate of West Siberia. Dostizheniya Nauki i Tekhniki APK = Achievements of Science and Techniques of Agroindustrial Complex. 2017;31(2):21-25. (in Russian)]
- Тырышкин Л.Г., Сюков В.В., Захаров В.Г., Зуев Е.В., Гашимов М.Э., Колесова М.А., Чикида Н.Н., Ершова М.А., Белоусова М.Х. Источники эффективной устойчивости мягкой пшеницы и ее родичей к грибным болезням – поиск, создание и использование в селекции. Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 2012;170:187-201. [Tyryshkin L.G., Syukov V.V., Zakharov V.G., Zuev E.V., Gashimov M.E., Kolesova M.A., Chikida N.N., Yershova M.A., Belousova M.A., Belousova M.H. Sources of effective resistance of common wheat and its relatives to fungal diseases: search, creation, and use in breeding. Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Selektzii = Proceedings on Applied Botany, Genetics, and Breeding. 2012;170:187-201. (in Russian)]
- Тюнин В.А., Шрейдер Е.Р., Гульяева Е.И., Шайдаюк Е.Л. Характеристика вирулентности популяций *Puccinia triticina* и перспективы использования генов *Lr24*, *Lr25*, *LrSp* в селекции яровой мягкой пшеницы на Южном Урале. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2017;21(5):523-529. DOI 10.18699/VJ17.269. [Tyunin V.A., Shreyder E.R., Gulyaeva E.I., Shaydayuk E.L. Characteristics of virulence of *Puccinia triticina* populations and the potential of the *Lr24*, *Lr25*, *LrSp* genes for spring common wheat breeding in the Southern Ural. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektzii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2017;21(5):523-529. DOI 10.18699/VJ17.269. (in Russian)]
- Anikster Y., Manisterski J., Long D.L., Leonard K.J. Resistance to leaf rust, stripe rust, and stem rust in *Aegilops* ssp. in Israel. Plant Dis. 2005;89:303-308. DOI 10.1094/PD-89-0303.
- Eversmeyer M.G., Kramer C.L. Epidemiology of wheat leaf and stem rust in the central great plains of the USA. Annu. Rev. Phytopathol. 2000;38:491-513.
- Friebe B., Jiang J., Raupp W.J., McIntosh R.A., Gill B.S. Characterization of wheat-alien translocations conferring resistance to diseases and pests: current status. Euphytica. 1996;91:59-87.
- Genetic Resources Information System for Wheat and Triticale. Available online at <http://www.wheatpedigree.net/>
- Gill B.S., Sharma H.C., Raupp W.J., Browder L.E., Hatchett J.H., Harvey T.L., Moseman J.G., Waines J.G. Evaluation of *Aegilops* species for resistance to wheat powdery mildew, wheat leaf rust, Hessian fly, and greenbug. Plant Dis. 1985;69(4):314-316.
- Holubec V., Hanzalova A., Dumalaso V., Bartos P. *Aegilops* conservation and collection evaluation in the Czech Republic. J. Syst. Evol. 2014;52(6):783-789. DOI 10.1111/jse.12117.
- Mains E.B., Jackson H.S. Physiological specialization in the leaf rust wheat *Puccinia triticina* Erikss. Phytopathology. 1926;16(1):89-95.
- Marais G.F., Bekker T.A., Eksteen B., McCallum T., Marais A.S. Attempts to remove gametocidal genes co-transferred to common wheat with rust resistance from *Aegilops speltoides*. Euphytica. 2010;171:71-85. DOI 10.1007/s10681-009-9996-2.
- McIntosh R.A., Yamazaki Y., Dubcovsky J., Rogers J., Morris C., Appels R., Xia X.C. Catalogue of gene symbols for wheat. 12th Int. Wheat Genet. Symp. 8-13 September 2013, Yokohama, Japan. Available online at <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/>
- Parlevliet J.E. Durability of resistance against fungal, bacterial and viral pathogens; present situation. Euphytica. 2002;124:147-156.
- Peterson R.F., Campbell A.B., Hannah A.E. A diagrammatic scale for estimating rust intensity of leaves and stem of cereals. Can. J. Res. 1948;Sect. C. 26:496-500.
- Salina E.A., Adonina I.G., Badaeva E.D., Stasyuk A.I., Leonova I.N., Shishkina A.A., Divashuk M.G., Stankova E.V., Khuat T.M., Syukov V.V., Karlov G.I. A *Thinopyrum intermedium* chromosome in bread wheat cultivars as a source of genes conferring resistance to fungal diseases. Euphytica. 2015;204:91-101. DOI 10.1007/s10681-014-1344-5.
- Shah T.M., Ahmed J., Asghar M., Iqbal N., Farooq S. Evaluation of annual wild grass species for leaf rust resistance. Pak. J. Biol. Sci. 2000;3(3):469-472.