

УДК 631.527: 633.111:632.485.12

ГЕНЕТИКА УСТОЙЧИВОСТИ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ (*TRITICUM AESTIVUM* L.) К ПЫЛЬНОЙ ГОЛОВНЕ (*USTILAGO TRITICI* (PERS.) JENS.) (ОБЗОР)

© 2014 г. В.В. Сюков, С.Е. Поротькин

ГНУ Самарский научно-исследовательский институт
сельского хозяйства Россельхозакадемии, Безенчук, Россия,
e-mail: vsyukov@mail.ru

Поступила в редакцию 25 декабря 2013 г. Принята к публикации 18 июля 2014 г.

На основании собственных оригинальных исследований и анализа литературы обобщены современные положения по генетике устойчивости мягкой пшеницы к пыльной головне. Изложена информация о характере наследования, хромосомной локализации 12 генов устойчивости. Сформирован банк доноров эффективных генов устойчивости яровой мягкой пшеницы к пыльной головне.

Ключевые слова: пшеница, пыльная головня, генетика, гены, хромосомная локализация.

Характер взаимоотношения между видами семейства Poaceae и патогенными грибами порядка Ustilaginales имеет ряд особенностей, осложняющих генетический анализ этих связей. *Ustilago tritici* (Pers.) Jens. (пыльная головня пшеницы) относится к группе грибов с биполярным гетероталлизмом, которые не способны к бесполому размножению в дикариофазе и к заражению растения-хозяина моноспоридиями (Кривченко, 1975; Кузнецов, 1975; Nielsen, Thomas, 1996). То есть культура гриба, с которой мы проводим генетический анализ, может быть и чаще всего бывает гетерогенна по генам вирулентности (Кривченко, 1975; Дружин, Крупнов, 2008). Неоднозначна и генетическая структура растения-хозяина. Если в отношении ржавчинных или мучнисторосяных грибов растение пшеницы выступает в виде диплоидного спорофита определенной генетической структуры, то генетическая система пыльной головни соотносится по крайней мере с тремя генетическими структурами пшеницы: во-первых, это диплоидные ткани материнского растения, во-вторых, триплоидный эндосперм гибридной зерновки и, в-третьих, диплоидные ткани гибридного растения.

Тем не менее и для взаимоотношения пыльной головни и пшеницы выявлено соответствие модели «ген на ген» (Oort, 1963; Sidhu, Person, 1971; Бахарева, 1983). Опираясь именно на подобные представления J. Nielsen (1977, 1982) (Nielsen, Thomas, 1996) идентифицировал у 5 рас пыльной головни гены вирулентности *utv1-utv5*. К настоящему моменту в каталоге генных символов пшеницы зафиксированы 6 генов устойчивости к пыльной головне: *Ut1-Ut4*, *Ut-x* (McIntosh *et al.*, 2013), *Ut6* (Kassa *et al.*, 2013). Наличие комплементарного гену вирулентности *utv5* гена устойчивости *Ut5* дискуссионно.

Анализ работы многочисленных авторов показал, что устойчивость к пыльной головне может контролироваться 1, 2 или 3 генами (Tingey, Tolman, 1934; Caldwell, Compton, 1947; Pugsley, 1953; Heyne, Hansing, 1955; Mathur, Kohli, 1963; Agrawal, Jain, 1965; Nielsen, Thomas, 1996; Sharma *et al.*, 2011; Knox, Menzies, 2012).

В большинстве случаев выявлен аддитивный характер действия генов, в отдельных случаях установлено дубликатное, комплементарное действие нескольких генов. Признак устойчивости наследуется или как доминантный, или как рецессивный в зависимости от совокупного

влияния наследственной конституции изучаемых сортов и специализации патогена (Nielsen, Thomas, 1996; Дружин, Крупнов, 2008; Knox, Menzies, 2012).

Как показывают наши исследования (Вьюшков и др., 1989, 1993; Сюков и др., 1994; Sjukov, Porotkin, 1998, 2003), в мировой коллекции генов устойчивости к пыльной головне чаще всего представлен ген *Utl*. Еще более представительная группа доноров устойчивости (группа Thatcher), возможно, имеет ген устойчивости (*Utl*), идентичный, аллельный или тесно сцепленный с *Utl* (Вьюшков и др., 1989; Мягкова, Поротькин, 1990). По предположению А.А. Вьюшкова (1998), этот ген мог быть интродуцирован из озимых Крымок (Turkey, Kanred). Но более вероятно, что центральным звеном, объединяющим эти гены, является сорт **Hard Red Calcutta**, который является общим предком всех трех дифференциаторов с комплементарным гену вирулентности *Utv1* геном устойчивости *Utl*: **Renfrew (TD-2)**, **Red Bobs (TD-10) (через Marquis)** и **Florence-Aurore (TD-3) (Genetic Resources... <http://www/wheatpedigree.net>)**. **Marquis** стал родоначальником двух ключевых в плане селекции на устойчивость к пыльной головне сортов яровой мягкой пшеницы Thatcher и DC II-21-44.

R. Anderson (1961) отмечал исключительную устойчивость сорта Thatcher ко всем идентифицированным к тому времени расам головни, который сохранял устойчивость в Канаде в течение 40 лет и только в конце 1960-х годов J. Nielsen (1969) обнаружил на нем вирулентную расу.

Thatcher и производные от него сорта **Manitou** и **Neepawa (Zillman, Bushuk, 1979)** были устойчивы к пыльной головне в Поволжье (Вишнякова, Ледовская, 1971; Шестакова, Вьюшков, 1975; Вьюшков и др., 1989), в Нечерноземной зоне России (Неттевич и др., 1970), в Сибири (Бахарева, 1981; Тихомиров, 1992), в Северном Казахстане (Плахотник и др., 1981).

Высокую устойчивость к патогену в разных регионах мира в течение многих десятилетий демонстрирует сорт Безенчукская 98, также ведущий свое происхождение от этого генетического пула (DC-II-21-44 / Эритроспермум Б-047).

А.П. Шестакова и А.А. Вьюшков (1974) определили, что устойчивость к пыльной головне сорта яровой мягкой пшеницы Безенчукская 98 детерминирована 3 доминантными генами.

В.И. Кривченко и Ж.А. Бахарева (1984) на гибридах второго поколения выявили два доминантных гена, определяющих устойчивость этого сорта. Высокой устойчивостью к пыльной головне обладают также многие производные от Безенчукской 98 сорта яровой пшеницы, из которых наибольший интерес представляет районированный с 1984 г. в ряде регионов России и Казахстана сорт Жигулевская.

Различия по степени устойчивости этих сортов в сравнении с Thatcher и восприимчивыми к пыльной головне сортами проявлялись наглядно при заражении их несколькими популяциями *Ustilago tritici* и дальнейшем анализе локализации мицелия в щитке, первичном корешке, колеоптиле, подсемядольном колене и зародыше зерновки, проводимом по В.И. Кривченко (1984). Если восприимчивые сорта Reward, Жемчужина Заволжья и Саратовская 42 в сильной степени поражаются всеми расами пыльной головни, что проявляется как в щитке, так и в зародыше, то Безенчукская 98 и Thatcher проявляют устойчивость уже в щитке. То же характерно и для Жигулевской при заражении безенчукской и красноярской популяциями. При заражении новосибирской и ульяновской популяциями наблюдается высокий уровень заражения щитка и корешка, но уже начиная с колеоптиля Жигулевская освобождается от мицелия.

Проведенный нами гибридологический анализ в гибридах (прямых и реципрокных) от скрещивания устойчивых сортов Безенчукская 98 (Б-98) и Жигулевская (Ж) с восприимчивыми тестерами к-48198 и Reward (R) показал неоднозначные результаты (Поротькин, Сюков, 2002).

Во всех трех комбинациях, где иммунные к пыльной головне родители Безенчукская 98 и Жигулевская использовались в качестве материнского компонента, наблюдается расщепление, соответствующее трехгенной модели наследования устойчивости, причем в гибридах Б-98/ R и Ж/к-48198 расщепление достоверно близко к ожидаемому 57R : 7S, что соответствует трем доминантным генам устойчивости, а в гибриде Ж/R, скорее всего, речь идет о двух доминантных и одном рецессивном генах. Такое переопределение генетической формулы, сопровождающееся сменой доминирования, может быть связано с особенностями ядерно-цитоплазматических взаимоотношений.

Подобное влияние цитоплазмы на устойчивость–восприимчивость пшеницы к пыльной головне хорошо известно (Dhitaphichit *et al.*, 1989; Булойчик, Волуевич, 1998).

В обратных гибридных комбинациях, где в качестве материнской формы выступает восприимчивый тестер Reward, наблюдается расщепление, соответствующее модели наследования устойчивости двумя доминантными генами. То есть можно предположить, что как Безенчукская 98, так и Жигулевская имеют по два доминантных гена устойчивости к пыльной головне, проявляющихся независимо от направления скрещивания. Третий ген (доминантный у Безенчукской 98 и доминантный или рецессивный у Жигулевской) проявляется нестабильно, подвергаясь эпистазу со стороны цитоплазмы сорта Reward.

Созданные с целью более точной идентификации генов устойчивости к пыльной головне сорта Жигулевская четыре линии, несущие по одному доминантному гену устойчивости, не дают расщепления в гибридах F₂ между собой и с сортом Thatcher.

Таким образом, есть основание говорить лишь об одном точно идентифицированном доминантном гене устойчивости к пыльной головне сорта Жигулевская, идентичном, аллельном или тесно сцепленном с геном *Ut* Thatcher (*UtTh*). Учитывая генеалогию изучаемых сортов, можно считать, что этот ген имеется и у сорта Безенчукская 98, он унаследован от DC-II-21-44.

Хромосомная локализация гена (генов) *Ut1(Ut Th)* в 7В хромосоме осуществлена на замещенных линиях Chinese Spring (Thatcher) P. Dhitaphichit с соавт. (1989). Н.С. Mathur с соавт. (1997) на 20 моносомных линиях сорта Cadet (Merit/Thatcher) выявили предполагаемый главный ген устойчивости (*Ut1?*) на хромосоме 3D, а также два дополнительных на хромосомах 1В и 7D.

Р.Е. Кнох и N.K. Howes (1994) обнаружили сцепление устойчивости к расе пыльной головки T-19 с локализованным в 6AS белковым маркером у группы сортов, также генеалогически связанных: Cadet, Thatcher, RL-4277 (TD-18). То есть однозначно говорить о хромосомной локализации гена *Ut1* пока рано.

Ген устойчивости *Ut2*, комплементарный гену вирулентности сортов-дифференциаторов Kota и Little Club, мало изучен, поскольку не

эффективен против большинства рас пыльной головки (Кривченко, 1984; Rewal, Jhooty, 1986; Nielsen, Thomas, 1996; Дружин, Крупнов, 2008; Кнох, Menzies, 2012). J. Nielsen и P.L. Dyck (1988) показали у Little Club один рецессивный ген.

Немецкий сорт Carma, включенный в эмпирический набор дифференциаторов (RL-2848, TD-8), имеет один доминантный ген устойчивости к пыльной головне *Ut3* (Nielsen, Dyck, 1988). Данных о наличии этого гена в других сортах не имеется. Однако можно предполагать его широкое распространение в устойчивых сортах Германии, Швеции, Чехии (Koga, Peko, Probat, Cesar, Fakir, Jara, Kolibri, Selpek), которые связаны с Carma общностью происхождения (через Heines Kolben) и схожестью реакции на пыльную головню (Кривченко, 1984; Дружин, Крупнов, 2008; Genetic Resources... <http://www/wheatpedigree.net>).

Ген *Ut4* впервые был определен для сорта из набора дифференциаторов TD-12 (Thatcher/Regent). Однако J. Nielsen и P.L. Dyck (1988) показали, что эта линия полигенна по устойчивости к пыльной головне. В обновленном наборе дифференциаторов TD-12 заменен на моногенную линию TD-12a (Thatcher/Regent/Reward). В наших исследованиях донором высокоэффективного гена устойчивости к пыльной головне является сорт Hope. Исходя из генеалогии, именно этот ген мы идентифицируем как *Ut4*. Хромосомная локализация этого гена в 7А хромосоме осуществлена на замещенных линиях Chinese Spring (Hope) (Dhitaphichit *et al.*, 1989).

Как уже отмечалось, наличие комплементарного гену вирулентности *utv5* гена устойчивости *Ut5* находится под вопросом, и в официальный каталог генных символов пшеницы (McIntosh *et al.*, 2013) он не включен. Однако R.G. Saini с соавт. (1989) выявили один общий ген устойчивости к пыльной головне как у южноафриканского сорта Sonop (TD-14), для которого первоначально ген *Ut5* и был определен, так и у сортов NP-824 и Col.222.

Ген *Ut6* выявлен М.Т. Kassa с соавт. (2013) у сорта AC Foremost на хромосоме 5BL. Ген тесно сцеплен с молекулярными маркерами Xgprw5029 и Xbarc 232 на расстоянии, соответственно, 1,3 сМ и 2,8 сМ.

С помощью ДНК-маркеров на хромосоме 2BL J.D. Procunier с коллегами (1997) локали-

зовали ген устойчивости *Utx* у канадского сорта пшеницы **CDC Biggar (Tobari 66/Romany 66)**.

На замещенных, дителосомных и аллоплазматических линиях **P. Dhitaphichit с соавт.** (1989) показали, что сорт **Chinese Spring** обладает частичной устойчивостью (поражение до 50 %) к пыльной головне, детерминированной факторами на гомеологичных хромосомах 1AS, 1BS, 1DS. **Нами были проведены исследования на наборе замещенных линий Chinese Spring (Thatcher) при заражении расой 16 пыльной головки, к которой Chinese Spring устойчив.** Отсутствие поражения пыльной головней всех линий, кроме линии **Chinese Spring (Thatcher 2A)**, поражающейся на 56 %, дает основание предполагать наличие в хромосоме 2A гена устойчивости к пыльной головне, отличного и не сцепленного с геном *Utl*. Гену присвоен символ *UtlCS*.

В мировой коллекции яровой мягкой пшеницы имеется еще значительное число форм с высокой устойчивостью к *Ustilago tritici* (Pers.) Jens. Гибридологический анализ в сетевых скрещиваниях позволил определить еще несколько кандидатов в гены.

Ген *UtlM*, не аллельный *Utl1* и *Utl4*, выявлен у итальянского сорта **Mara**. Производными от **Mara** являются устойчивые к расе 16 сорта **Asciaio, Bastion, Blonda**.

Высокой устойчивостью к безенчукской популяции пыльной головки обладает группа

сортов, связанных происхождением с сортами озимой пшеницы Аврора и Кавказ. Устойчивость сортов Тулайковская юбилейная (Аврора/WS-1877//Безенчукская-129), **Veery#1, Veery#3** (Мексика) наследуется моногенно. Однако анализ зараженного пыльной головней потомства F_2 гибрида **Veery#3/Тулайковская юбилейная** показывает, что их гены устойчивости (условные символы *UtlR₁* и *UtlR₂*) не аллельны и не сцеплены друг с другом.

Группа сортов яровой мягкой пшеницы (Ботаническая 2, Харьковская 2, Харьковская 6, Харьковская 8, Харьковская 10), имеющих высокую устойчивость к пыльной головне и связанных по генеалогии с сортом ППГ 56, оказалась неоднородной по генетике устойчивости. Сорта Харьковская 2, Харьковская 6, Харьковская 8 не давали расщепления в F_2 гибридов с сортом Thatcher, т. е. защищены, по-видимому, геном *Utl1* или аллельным ему. Анализ гибридов с участием сортов Ботаническая 2 и Харьковская 10 (расщепление по устойчивости в их гибридах с Thatcher и Норе и отсутствие расщепления в гибриде Ботаническая 2/Харьковская 10) позволяет предполагать у них наличие высокоэффективного гена *UtlB*, унаследованного, по-видимому, от пырея (через ППГ-56).

Таким образом, в распоряжении селекционеров имеется эффективный набор высокоэкспрессивных генов устойчивости к *Ustilago tritici* (табл.).

Таблица

Гены устойчивости мягкой пшеницы к пыльной головне

Ген	Доноры гена	Хромосомная локализация
<i>Utl1</i> (<i>UtlTh</i>)	Marquis, Red Bobs, Renfiew, Thatcher, Neepawa, Manitou, Безенчукская 98, Жигулевская	7B (3D, 6AS)
<i>Utl2</i>	Kota, Little Club	
<i>Utl3</i>	Carma	
<i>Utl4</i>	Норе, CN-18131	7A
<i>Utl5</i>	Sonop, NP-824, Col.222	
<i>Utl6</i>	AC Foremost	5BL
<i>Utx</i>	CDC Biggar	2BL
<i>UtlM</i>	Mara	
<i>UtlR1</i>	Тулайковская юбилейная	
<i>UtlR2</i>	Veery's	
<i>UtlCS</i>	Chinese Spring	2A (1AS, 1BS, 1DS)
<i>UtlB</i>	Ботаническая 2, Харьковская 10	

ЛИТЕРАТУРА

- Бахарева Ж.А. Устойчивость зерновых культур к головневым болезням в Западной Сибири: Дис. ... канд. с.-х. наук. Новосибирск, 1981. 135 с.
- Бахарева Ж.А. Генетический контроль устойчивости яровой пшеницы к пыльной головне // Проблемы селекции сельскохозяйственных растений. Новосибирск, 1983. С. 84–90.
- Булойчик А.А., Волуевич Е.А. Полиморфизм аллоплазматических линий мягкой пшеницы по устойчивости к пыльной головне // Цитология и генетика. 1998. Т. 32. № 2. С. 57–65.
- Вишнякова М.И., Ледовская В.Н. Селекция яровой мягкой пшеницы на иммунитет к пыльной головне и бурой листовой ржавчине // Тр. Ульяновск. гос. обл. с.-х. опытной станции. Ульяновск: Кн. изд-во, 1971. Т. 5. С. 176–184.
- Вьюшков А.А. Селекция яровой мягкой и твердой пшеницы в Среднем Поволжье: Дис. д-ра с.-х. наук. Безенчук, 1998. 66 с.
- Вьюшков А.А., Сюков В.В., Поротькин С.Е. и др. Эффективные доноры устойчивости к основным болезням и вредителям, лимитирующим урожай зерна яровой пшеницы в условиях орошения: Деп. рукопись 73 ВС-92 Л Деп. Безенчук, 1989. 75 с.
- Вьюшков А.А., Сюков В.В., Поротькин С.Е., Шевченко С.Н. Пути использования доноров в селекции яровой мягкой пшеницы на устойчивость к болезням // Аграрная наука – производству: Тез. докл. науч.-практ. конф., посвящ. 90-летию Самарского НИИСХ. Безенчук, 1993. С. 63–64.
- Дружин А.Е., Крупнов В.А. Пшеница и пыльная головня. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2008. 160 с.
- Кривченко В.И. Методы расовой дифференциации возбудителей головневых болезней зерновых злаковых культур // Иммунитет сельскохозяйственных растений к болезням и вредителям. М., 1975. С. 264–269.
- Кривченко В.И. Устойчивость зерновых колосовых к возбудителям головневых болезней. М., 1984. 304 с.
- Кривченко В.И., Бахарева Ж.А. Генетический анализ устойчивости яровой пшеницы к пыльной головне // Генетика. 1984. Т. 20. № 8. С. 1337–1343.
- Кузнецов Л.В. Генетика пола и патогенность головневых грибов // Иммунитет сельскохозяйственных растений к болезням и вредителям. М., 1975. С. 269–274.
- Мягкова Д.В., Поротькин С.Е. Наследование устойчивости яровой пшеницы к пыльной головне // Проблемы селекции зерновых культур на устойчивость к болезням и неблагоприятным условиям среды. М., 1990. С. 84–85.
- Неттевич Э.Д., Сергеев А.В., Лызлов Е.В. Селекция яровой пшеницы, ячменя и овса. М.: Россельхозиздат, 1970. 192 с.
- Плахотник В.В., Троицкая Л.А., Шевченко А.Н. Расовый состав пыльной головки пшеницы в Целиноградской области // Методические рекомендации по проведению полевых и лабораторных опытов по земледелию и растениеводству. Вып. 2. Целиноград, 1981. С. 15–18.
- Поротькин С.Е., Сюков В.В. Генетическая детерминация устойчивости к пыльной головне у сортов яровой мягкой пшеницы Безенчукская-98 и Жигулевская // Репродуктивная биология, генетика и селекция: Сб. науч. тр., посвящ. 90-летию со дня рождения профессора С.С. Хохлова. Саратов, 2002. С. 113–120.
- Сюков В.В., Шевченко С.Н., Поротькин С.Е. Генетические основы селекции яровой мягкой пшеницы на устойчивость к грибным болезням // К 75-летию Самарского СХИ: Сб. науч. тр. ССХИ. Кинель, 1994. Ч. 1. С. 58–63.
- Тихомиров В.Т. Селекционно-иммунологические основы повышения устойчивости зерновых культур к головневым болезням в Восточной Сибири: Дис. д-ра с.-х. наук. Красноярск, 1992. 442 с.
- Шестакова А.П., Вьюшков А.А. Наследование устойчивости яровой пшеницы к пыльной головне *Ustilago tritici* (Pers) Jens // Генетика. 1974. Т. 10. № 8. С. 17–24.
- Шестакова А.П., Вьюшков А.А. Проявление устойчивости к пыльной головне у сортов и гибридов яровой пшеницы // Наука и эффективность сельскохозяйственного производства: Сб. науч. тр. Куйбышевская с.-х. опыт. ст. Куйбышев: Кн. изд-во, 1975. С. 100–115.
- Agrawal R.K., Jain K.B. Inheritance of resistance of NP 790 wheat to loose smut // Indian J. Genet. Plant Breed. 1965. V. 25. No. 3. P. 376–380.
- Anderson R.G. The inheritance of leaf rust resistance in seven varieties of common wheat // Canad. J. Plant Sci. 1961. V. 41. No. 2. P. 342–359.
- Caldwell R.M., Compton L.E. Inheritance of resistance to loose smut of wheat, *Ustilago tritici* in the varietal cross Trumbull × Wabash // Phytopathology. 1947. V. 37. No. 1. P. 4–11.
- Dhitaphichit P., Jones P., Keane E.M. Nuclear and cytoplasmic gene control of resistance to loose smut (*Ustilago tritici* (Pers.) Rostr.) in wheat (*Triticum aestivum* L.) // Theor. Appl. Genet. 1989. V. 78. No. 4. P. 897–903.
- Genetic Resources Information System for Wheat. <http://wheatpedigree.net>
- Heyne E.G., Hansing E.D. Inheritance of resistance to loose smut of wheat in the crosses Kawvale × Clarkan // Phytopathology. 1955. V. 45. No. 1. P. 8–10.
- Kassa M.T., Menzies J.G., McCartney C.A. Mapping of the loose smut resistance gene Ut6 in wheat (*Triticum aestivum* L.) // Mol. Breeding. 2013. Doi:10.1007/s11032-013-9973-2
- Knox R., Menzies J. Resistance in wheat to loose smut // Disease resistance in wheat / Ed. I. Sharma. CABI Publishing. 2012. P. 160–190.
- Knox R.E., Howes N.K. A monoclonal antibody chromosome marker analysis used to locate a loose smut resistance gene in wheat chromosome in wheat 6A // Theor. Appl. Genet. 1994. V. 89. Iss. 6. P. 525–537.
- Mathur H.C., Kohli S.P. Inheritance of resistance to loose smut in *Triticum aestivum* // Indian J. Genet. Plant Breed. 1963. V. 23. No. 3. P. 256–258.
- Mathur H.C., Chaudhary H.B., Singh S.R. Identification of chromosome carrying genes for resistance to loose smut of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) // Indian J. Genet. Plant Breed. 1997. V. 57. No. 2. P. 115–119.
- McIntosh R.A., Yamazaki Y., Dubcovsky J., Rogers J., Morris C., Appels R., Xia X.C. Catalogue of gene symbols for wheat // 12th Intern. Wheat Genet. Symp. Yokohama, Japan, 2013. <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/2013/GeneCatalogue>

- Nielsen J. A race of *Ustilago tritici* virulent on Thatcher wheat and its derivatives // Plant Disease Rep. 1969. V. 53. No. 5. P. 393–395.
- Nielsen J. Inheritance of virulence of loose smut of wheat, *Ustilago tritici*, on the differential cultivars Renfrew, Florence × Aurore, Kota and Little Club // Canad. J. Bot. 1977. V. 55. No. 3. P. 260–263.
- Nielsen J. Inheritance of virulence of *Ustilago tritici* on the differential cultivars Carma, Red Bobs and derivative of the cross Thatcher × Regent // Canad. J. Bot. 1982. V. 60. No. 7. P. 1191–1193.
- Nielsen J., Dyck P.L. Three improved differential hosts to identify races of *Ustilago tritici* // Canad. J. Plant Pathol. 1988. V. 10. Iss. 4. P. 327–331.
- Nielsen J., Thomas P. Loose smut // Bunt and smut diseases of wheat. Concept and Methods of diseases management. Mexico, D.F. CIMMYT, 1996. P. 33–47.
- Oort A.J.P. A gene for gene relationship in the *Triticum-Ustilago* system and some remarks on host-pathogen combinations in general // Netherl. J. Plant Path. 1963. V. 69. No. 1. P. 104–109.
- Procnunier J.D., Knox R.E., Bernier A.M., Gray M.A., Howes N.K. DNA markers linked to a T10 loose smut resistance gene in wheat (*Triticum aestivum* L.) // Genome. 1997. V. 40. No. 2. P. 176–179.
- Pugsley A.T. The resistance of White Federation and Dundee 48 wheat to *Ustilago tritici* (loose smut of wheat) // J. Austr. Inst. Agr. Sci. 1953. No. 9. P. 238–240.
- Rewal H.C., Jhooty J.S. Physiologic specialization of loose smut of wheat in the Punjab State of India // Plant Disease. 1986. V. 70. No. 3. P. 228–230.
- Saini R.G., Sharma S.C., Gupta A.K. Genetic of loose smut resistance in three cultivars of wheat // Plant Dis. Res. 1989. V. 4. Iss. 1. P. 12–14.
- Sharma I., Bains N.S., Soha V.S., Sharma R.C. Eight loci for resistance to *Ustilago tritici* race T11 indicated in 20 wheat lines // Cereal Res. Commun. 2011. V. 39. No. 3. P. 376–385.
- Sidhu G., Person C. Genetic control of virulence in *Ustilago hordei*. II Segregations for higher levels of virulence // Canad. J. Genet. Cytol. 1971. V. 13. P. 173–1781.
- Sjukov V.V., Porotkin S.E. Breeding of soft wheat (*T. aestivum*) resistant to diseases in the Middle Volga Region // Sustainable agriculture for food, energy and industry. London, 1998. V. 1. P. 245–246.
- Sjukov V., Porotkin S., Milokhin A. Genetic resources of spring wheat resistance to loose smut // Abstr. of 1st Central Asian Wheat Conf. Almaty, June 10–13, 2003. Almaty, 2003. P. 630.
- Tingey D.C., Tolman B. Inheritance of resistance to loose smut in certain wheat crosses // J. Agric. Res. 1934. V. 48. No. 7. P. 631–655.
- Zillman R.R., Bushuk W. Wheat cultivar identification by gliadin electrophoregrams. III. Catalogue of electrophoregram formulas of Canadian wheat cultivars // Can. J. Plant Sci. 1979. V. 59. No. 2. P. 287–298.

**GENETICS OF COMMON WHEAT (*TRITICUM AESTIVUM* L.)
RESISTANCE TO LOOSE SMUT (*USTILAGO TRITICI* (PERS.) JENS.)
(REVIEW)**

V.V. Syukov, S.E. Porotkin

Samara Research Institute of Agriculture, Bezenchuk, Russia,
e-mail: vsyukov@mail.ru

Summary

The authors summarize their own research and data from the literature to overview the current knowledge of the genetics of soft wheat resistance to loose smut. The inheritance and chromosomal location of 12 resistance genes are considered. A bank of donors of efficient genes for spring wheat resistance to the pest has been established.

Key words: wheat, loose smut, genetics, genes, chromosomal location.