

Возможности и перспективы формирования генетической защиты мягкой пшеницы от стеблевой ржавчины в Западной Сибири

В.Н. Кельбин , Е.С. Сколотнева, Е.А. Салина

Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия
 e-mail: kelbin@bionet.nsc.ru


Аннотация. Современные исследования проблемы устойчивости мягкой пшеницы к стеблевой ржавчине включают два основных направления: оценку устойчивости коллекций мягкой пшеницы к заболеванию с помощью молекулярных маркеров к известным генам устойчивости в дополнение к полевому скринингу материала и лабораторным тестам к образцам различных популяций гриба; поиск источников и доноров новых генов и генных локусов, в том числе среди культурных и дикорастущих родичей пшеницы. Для достижения адекватного генетического контроля заболевания важен интегральный подход, включающий как данные об источниках устойчивости, так и актуальные сведения о действующих в регионе патогенных популяциях, их расовом составе и динамике генов вирулентности. Результаты анализа экспериментальных данных полевого скрининга устойчивости к стеблевой ржавчине сортов мягкой пшеницы из коллекции питомников СИММУТ в условиях Омской и Новосибирской областей, а также лабораторного тестирования образцов инфекции на международном наборе пшеничных линий-дифференциаторов позволяют предполагать, что на территории Западной Сибири и Алтайского края существует обособленная, «азиатская», популяция *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*. При этом практический интерес для современных программ опережающей селекции пшеницы на иммунитет к стеблевой ржавчине в условиях Западной Сибири представляют гены устойчивости *Sr2*, *Sr6Ai#2*, *Sr24*, *Sr25*, *Sr26*, *Sr31*, *Sr39*, *Sr40*, *Sr44* и *Sr57*. В настоящем обзоре проанализированы источники генов, сохраняющих эффективность к западносибирской популяции *P. graminis*, с целью упрощения первичного этапа отбора селекционного материала для создания устойчивого генотипа путем пирамидирования генов. Описаны основные требования, предъявляемые к фитопатологическому тестированию селекционного материала. Составлен список молекулярных маркеров к указанным генам устойчивости – как широко применяющихся в маркер-ориентированной селекции, так и требующих верификации.

Ключевые слова: мягкая пшеница; стеблевая ржавчина; гены устойчивости; маркер-ориентированная селекция; фитопатологическое тестирование.

Для цитирования: Кельбин В.Н., Сколотнева Е.С., Салина Е.А. Возможности и перспективы формирования генетической защиты мягкой пшеницы от стеблевой ржавчины в Западной Сибири. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2020;24(8):821-828. DOI 10.18699/VJ20.679

Challenges and prospects for developing genetic resistance in common wheat against stem rust in Western Siberia

V.N. Kelbin , E.S. Skolotneva, E.A. Salina

Institute of Cytology and Genetics of Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia
 e-mail: kelbin@bionet.nsc.ru

Abstract. Current studies on bread wheat resistance to stem rust have two main subjects: complex analysis for resistance of bread wheat germplasm using molecular markers, field screening and laboratory tests against samples of different fungal populations, and searching for sources and donors of new genes and gene loci, including cultivated and wild relatives of wheat. To achieve adequate genetic control of the disease, an integral approach is important, incorporating both data on sources of resistance and relevant information on pathogenic populations existing in the region, their race composition and dynamics of virulence genes. The analysis of experimental data on field screening of bread wheat varieties from the CIMMYT nursery germplasm for stem rust resistance in the Omsk and Novosibirsk regions, together with laboratory testing of infection samples on the international set of wheat differential lines, suggests that a separate “Asian” population of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* exists in Western Siberia and the Altai Territory. Wheat resistance genes *Sr2*, *Sr6Ai#2*, *Sr24*, *Sr25*, *Sr26*, *Sr31*, *Sr39*, *Sr40*, *Sr44*, and *Sr57* are of practical interest for advanced wheat breeding programs for stem rust immunity in Western Siberia. This review provides an analysis of the gene sources that remain effective against the West Siberian population of *P. graminis*, in order to facilitate the initial stage of selection of breeding material to develop a stable genotype by gene pyramiding. The basic requirements for conducting a phytopathological test of breeding material are presented. A list of

molecular markers for the mentioned resistance genes, both widely used in marker-assisted selection and requiring verification, has been compiled.

Key words: bread wheat; stem rust; resistance genes; marker-assisted selection; phytopathological test.

For citation: Kelbin V.N., Skolotneva E.S., Salina E.A. Challenges and prospects for developing genetic resistance in common wheat against stem rust in Western Siberia. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii* = *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2020;24(8):821–828. DOI 10.18699/VJ20.679 (in Russian)

Введение

До конца прошлого века значимость болезни, вызванной биотрофным грибом *P. graminis*, была снижена повсеместно успешными программами селекции на иммунитет. Однако в последнее время для регионов возделывания мягкой пшеницы характерно ухудшение фитопатологической обстановки, связанной со стеблевой ржавчиной: Северной и Южной Америки (Singh R.P. et al., 2016), Восточной Африки (Patroug et al., 2016), Австралии (Addai et al., 2018), Западной Европы (Lewis et al., 2018) и Казахстана (Рсалиев А.С., Рсалиев Ш.С., 2018). Развитию патогена главным образом способствуют благоприятные климатические условия (Shamanin et al., 2013; Morgounov et al., 2014). Причиной массовых эпифитотий пшеницы в Уганде (1998–1999), Кении и Эфиопии (2005–2006), Йемене (2006), Иране (2007) и Пакистане (2009) стало появление и быстрое распространение новой агрессивной расы Ug99 (Prasad et al., 2016). Существует реальная угроза поражения расой и ее модификациями, так называемым семейством рас Ug99 (ТТКСК, ТТКСФ, ТТКСТ, ТТТСК, ТТКСР, РТКСК, РТКСТ, ТТКСФ+, ТТКТТ, ТТКТК и ТТНСК), производственных посевов пшеницы в Казахстане и Западной Сибири, на Урале и в других регионах Российской Федерации (Шаманин и др., 2015). В этой связи проводят оценку устойчивости существующих коллекций мягкой яровой пшеницы как к местным популяциям патогенов, так и популяциям патогенов, распространенных в соседних регионах.

Выявление источников устойчивости является повсеместной задачей. В результате скрининга коллекций мягкой яровой пшеницы в Индии (Sharma et al., 2015) и Эфиопии (Soresa, 2018) получены сходные данные: доля устойчивых генотипов к местному возбудителю стеблевой ржавчины, а также Ug99 в коллекциях оказалась минимальной. В России над созданием исходного материала и сортов с устойчивостью к стеблевой ржавчине успешно работают научный коллектив Федерального исследовательского центра «Немчиновка» (Московская область) под руководством д-ра биол. наук И.Ф. Лапочкиной и специалисты Всероссийского научно-исследовательского института защиты растений (Санкт-Петербург, Пушкин). На базе исходного материала, выделенного из коллекции генетических ресурсов растений ВИР и коллекции «Арсенал», созданы линии озимой пшеницы, устойчивые к стеблевой ржавчине в условиях Нечерноземной зоны России. Значительные результаты по генотипированию сортов яровой мягкой пшеницы, а также интрогрессивных линий с генетическим материалом от чужеродных видов (*Aegilops speltoides*, *Agropyron elongatum*, *Aegilops triuncialis*, *Secale cereale*) селекции Федерального аграрного научного центра Юго-Востока получены канд. биол. наук О.А. Барановой. У исследуемых интрогрессивных линий

постулированы гены *Sr31/Lr26*, *Sr25/Lr19*, *Sr28*, *Sr57/Lr34* и *Sr38/Lr37*. Сочетание генов *Sr31/Lr26* и *Sr25/Lr19* идентифицировано у 26.3 % линий и сортов, возделываемых на территории Поволжья (Baranova et al., 2019).

Для адекватного генетического контроля заболеваний важен интегральный подход, включающий как данные об источниках устойчивости, так и актуальные сведения о действующих в регионе патогенных популяциях, их расовом составе и динамике генов вирулентности. Целью данного обзора был интегральный анализ фитосанитарной ситуации по стеблевой ржавчине в Западной Сибири в отношении перспективы формирования генетической защиты мягкой пшеницы.

Эффективность известных генов *Sr* в условиях Западно-Сибирского региона

С 2007–2009 гг. значение стеблевой ржавчины в фитопатогенном комплексе пшеницы Западной Сибири возросло (Сочалова, Лихенко, 2015). Путем сравнения расового состава образцов инфекции из Омска и Новосибирска выяснено, что первичной зоной формирования инокулюма *P. graminis* является Омская область (Сколотнева и др., 2020). Комплексное исследование культивируемых на территории Западной Сибири сортов мягкой пшеницы показало, что большинство из них восприимчивы к заболеванию, а остальные защищены небольшим количеством генов устойчивости: *Sr25*, *Sr31*, *Sr36*, *Sr6Ai*, *Sr6Ai#2* (Shamanin et al., 2016; Leonova et al., 2020). При этом оценка коллекции мягкой яровой пшеницы Омского государственного аграрного университета на естественном инфекционном фоне лесостепи Западной Сибири продемонстрировала, что только 10 % сортов коллекции устойчивы к местному патогену. По данным скрининга коллекции к Ug99 в Кении, доля устойчивых к агрессивной расе сортов также не превышает 10 % (Шаманин и др., 2015).

Изучение образцов стеблевой ржавчины Западной Сибири в последние несколько десятилетий выявило изменчивость вирулентности к генам устойчивости пшеницы *Sr6*, *Sr7b*, *Sr8a*, *Sr9e*, *Sr11*, *Sr21*, *Sr30* и *Sr36* (Сколотнева и др., 2020). Результаты полевого скрининга набора сортов с генами *Sr* из коллекции питомников СИММУТ в условиях Омской и Новосибирской областей, а также лабораторного анализа образцов инфекции на международном наборе пшеничных линий-дифференциаторов позволяют предположить, что на территории Западной Сибири и Алтайского края представлена обособленная (так называемая азиатская) популяция *P. graminis* (Shamanin et al., 2020). Она отличается высокой вирулентностью к генам *Sr5*, *Sr9a*, *Sr9b*, *Sr9d*, *Sr9g*, *Sr10*, *Sr17*, *Sr38* и *SrMcN*. Интерес для современных программ опережающей селекции на иммунитет к стеблевой ржавчине в условиях Западной

Сибири представляют гены устойчивости *Sr2*, *Sr6Ai#2*, *Sr24*, *Sr25*, *Sr26*, *Sr31*, *Sr39*, *Sr40*, *Sr44*, *Sr57*, для которых показано преобладание авирулентных клонов в местных субпопуляциях гриба (Shamanin et al., 2016; Skolotneva et al., 2018; Сколотнева и др., 2020).

Присутствие генов *Sr* в мировом селекционном материале

Sr2 является одним из наиболее важных генов в современной селекции на иммунитет к стеблевой ржавчине, так как обеспечивает длительную устойчивость взрослых растений (McIntosh, 1988; Roelfs, 1988; Simmonds, Rajaram, 1988). В 1979 г. описано замедленное течение патогенеза *P. graminis* на растениях, несущих ген *Sr2*, что позволило отнести обеспечиваемую им устойчивость к неспецифическому типу (Hare, McIntosh, 1979). Физиологическим маркером гена *Sr2* является характерное почернение чешуй колоса (pseudo black chaff). Кроме того, ассоциированным признаком, проявляющимся при температурной выше 22 °С, является хлороз листьев на стадии проростков (Brown, 1993). За исключением Канады ген *Sr2* обеспечивает эффективную устойчивость повсеместно с момента его введения в гексаплоидную пшеницу в 1920-х гг. (McFadden, 1930). Во время эпифитотий в Северной Америке в 1950-х гг. сорта пшеницы Regent, Renown и Redman с геном *Sr2* показали умеренную восприимчивость. Сорта Pavon 76 и Buck Buck с комбинацией генов *Sr2* и *Sr23*, испытанные в условиях Западной Сибири, продемонстрировали устойчивость к локальной популяции стеблевой ржавчины (Шаманин и др., 2015). Тестирование на естественном инфекционном фоне Нечерноземной зоны России новых линий озимой пшеницы, созданных на основе коллекций ВИР и «Арсенал», позволило выявить эффективное сочетание двух и более генов ювенильной устойчивости (*Sr22*, *Sr32*, *Sr39* и *Sr40*) с геном *Sr2* (Ляпочкина и др., 2018). В настоящий момент база данных GRIS (<http://wheatpedigree.net/>) содержит 1762 наименования сортов и линий пшеницы, которые несут ген устойчивости *Sr2*.

Sr6Ai#2 находится в составе группы генов *Lr6Ai#2/Sr6Ai#2/Pm6Ai#2*, обеспечивающих устойчивость к комплексу листостебельных заболеваний пшеницы, и расположен в хромосоме 6Ai#2, которая интрогрессирована в мягкую пшеницу от *Thinopyrum intermedium*. Цитогенетическое исследование сортов Тулайковская-5, Тулайковская-10 и Тулайковская-100, имеющих многолетнюю историю культивирования в различных регионах России, показало, что хромосома 6Ai#2 сохранила свою целостность в данных сортах (Salina et al., 2015). Среди отечественного материала присутствие гена *Sr6Ai#2* продемонстрировано для линий и сортов саратовской и самарской селекции в сочетании с генами *Sr31* и *Sr25* (Shamanin et al., 2016).

Sr24, ген устойчивости к стеблевой ржавчине, вместе с *Lr24*, геном устойчивости к бурой ржавчине, перенесен в пшеницу от *Ag. elongatum*. Известна спонтанная транслокация (3Ag) в хромосоме 3DL, описанная в сорте Agent (Smith et al., 1968). Получены рекомбинантные линии, в которых удалось нарушить сцепление генов устойчивости и признака красной пигментации зерна (Sears, 1973),

что позволило интрогрессировать ген *Sr24* в белозерную пшеницу.

Комплекс генов *Lr24/Sr24* обеспечивает эффективную защиту от основных ржавчинных заболеваний пшеницы по всему миру за исключением Южной Африки (Roux, 1985; Pretorius et al., 2010), Индии (Bhardwaj et al., 2010; Manjunatha et al., 2015) и Кении (Jin et al., 2008), где выявлены новые вирулентные расы стеблевой ржавчины. Вирулентные к гену *Lr24* клоны возбудителя бурой ржавчины зарегистрированы в Австралии, Чехии, Иране и США (Park et al., 2002; Kolmer, 2019; Hanzalova et al., 2020; Nemati et al., 2020). В России, в Омской области, недавно выявлены расы *P. graminis*, вирулентные к гену *Sr24* (Shamanin et al., 2020; Skolotneva et al., 2020). В базу данных GRIS загружена информация о 903 сортах и линиях пшеницы, которые несут ген устойчивости *Sr24*.

Sr25, ген расоспецифической устойчивости, перенесен в длинные плечи хромосом 7D и 7A от *Thinopyrum ponticum* с комплексом генов резистентности к бурой ржавчине *Lr19* и геном, контролирующим желтую окраску муки (Friebe et al., 1996; Zhang et al., 2005).

Ген *Sr25* введен в австралийские сорта пшеницы и использован в программе селекции пшеницы CIMMYT, где одним из его основных источников является сорт Wheatear (Bariana et al., 2007). Показана повсеместная эффективность гена *Sr25* по отношению к расам семейства Ug99 (Singh R.P. et al., 2011). Среди отечественного материала присутствие гена *Sr25* отмечено для линий и сортов саратовской, самарской и омской селекции (Shamanin et al., 2016). База данных GRIS в настоящий момент содержит 92 наименования сортов и линий пшеницы, которые несут этот ген.

Sr26, эффективный в отношении семейства рас Ug99, перенесен от *Ag. elongatum* в дистальную область длинного плеча хромосомы 6A (Knott, 1961). Транслокация 6AS.6AL-6Ae#1L заметно влияла на урожайность созданных линий и сортов, потери составляли 9%. Ген *Sr26* использован в качестве источника устойчивости к стеблевой ржавчине, в основном в Австралии, где был создан сорт Eagle. В настоящее время созданы новые линии с укороченными фрагментами транслокаций, показавшие высокие показатели качества и урожайности (Dundas et al., 2007). Таким образом, исторически сложившаяся низкая частота *Sr26* среди современных сортов и создание донорских линий с короткими чужеродными сегментами делает ген *Sr26* наиболее подходящим для использования в селекционных программах. В базу данных GRIS загружена информация о 61 сорте и линии пшеницы, которые несут ген *Sr26*.

Sr31 унаследован от ржи сорта Petkus в составе транслокации 1BL.1RS вместе с генами, контролирующими устойчивость растений к другим грибным патогенам: бурой ржавчине (*Lr26*), желтой ржавчине (*Yr9*) и мучнистой росе (*Pm8*) (Singh N.K. et al., 1990; McIntosh et al., 1993). Пшенично-ржаная транслокация нашла интенсивное применение в селекционных программах различных регионов мира, в которых родительскими формами были отечественные сорта пшеницы Kavkaz и Aurora, носители этой транслокации (Rabinovich, 1998; Zhou et al., 2003; Schlegel, 2010). За последние сорок лет селекционеры

широко использовали транслокацию 1BL.1RS для улучшения агрономических характеристик мягкой пшеницы, особенно урожайности зерна. Ген *Sr31* присутствует во многих сортах, районированных в России, Европе, Китае и США, а также в селекционном материале, распространяемом программой CIMMYT, например в сортах Bobwhite и Veery (Carver, Rayburn, 1994; Lelley et al., 2004; Shamanin et al., 2016). В базе данных GRIS содержится 1119 наименований сортов и линий пшеницы, которые несут пшенично-ржаную транслокацию 1BL.1RS.

В большинстве регионов низких широт ген *Sr31* утратил актуальность в связи с распространением из стран Северо-Восточной Африки рас семейства Ug99, вирулентных к этому гену (Singh R.P. et al., 2006), однако *Sr31* остается эффективным на территории России, в том числе в Западно-Сибирском регионе (Волкова и др., 2014; Сколотнева и др., 2020).

Sr39 обеспечивает устойчивость ко всем известным в настоящее время патогенам *P. graminis*, в том числе к семейству рас Ug99 (Mago et al., 2009). Ген перенесен в хромосому 2В сорта Marquis из генома *Ae. speltooides* в составе большой транслокации вместе с геном устойчивости к бурой ржавчине *Lr35* (Kerber, Dyck, 1990). Разные авторы сообщают как об отрицательном, так и о положительном влиянии на хозяйственно важные характеристики транслокационных линий. Например, показано увеличение гигроскопичности муки у южноафриканской линии пшеницы Kagee*6/RL6082 с геном *Sr39* (Labuschagne et al., 2002). Разработаны транслокационные линии с уменьшенными чужеродными сегментами, которые обеспечивают групповую устойчивость к ржавчинным болезням за счет генов *Sr39* и *Lr35* (рекомбинант #247) (Mago et al., 2009). Всего шесть линий с геном *Sr39* представлено в базе данных GRIS, из которых четыре имеют канадское происхождение, а линия Line-292 является результатом отечественной селекции.

Sr40 (*SrA*), обеспечивающий высокий уровень ювенильной и возрастной устойчивости к семейству рас Ug99, интрогрессирован в пшеницу от *Triticum timopheevii* ssp. *armeniacum* в составе транслокации T2BL/2G#2S (Friebe et al., 1996; Wu et al., 2009). После скрининга селекционного материала на устойчивость к расам из семейства Ug99 в условиях сильной инфекционной нагрузки кенийских полевых питомников ген *Sr40* рекомендован для использования в коммерческих сортах пшеницы (Jin et al., 2007). В настоящий момент база данных GRIS содержит 9 наименований сортов и линий пшеницы, которые несут ген *Sr40*.

Sr44 (*SrAgi*) перенесен в геном мягкой пшеницы от *Thinopyrum intermedium* в составе транслокации 7Ai#1S (Cauderon et al., 1973; Friebe et al., 1996). Как и гены *Sr25*, *Sr26*, *Sr39* и *Sr40*, ген *Sr44* способен эффективно защищать растения от поражения расами семейства Ug99 (Liu W. et al., 2013). В базу данных GRIS внесена информация о четырех сортах мягкой пшеницы, которые несут ген *Sr44*. В их числе сорт ростовской селекции Донская полукарликовая.

Sr57 (*Lr34/Yr18/Pm38/Bdv1*) – плейотропный ген, обеспечивающий неспецифическую устойчивость к биотрофным патогенам, в том числе стеблевой ржавчине, локали-

зован в хромосоме 7DS (Krattinger et al., 2009; Lagudah et al., 2009; Dakouri et al., 2010). Эффект защитной реакции генотипов с *Sr57* на различных инфекционных фонах описан как возрастная устойчивость (adult plant resistance) (McIntosh et al., 2010). Источником гена *Sr57* являются стародавние итальянские сорта мягкой пшеницы Ardito и Mentana, созданные в 1900-х гг., при этом он сохраняет эффективность в течение столетия (Kolmer et al., 2008). Среди репрезентативной коллекции западноевропейских сортов ген обнаружен только у сорта Кавказ, однако *Sr57* широко распространен среди американских, канадских и австралийских сортов (Kolmer et al., 2008), а также среди украинских сортов озимой мягкой пшеницы (Karellov et al., 2011). Большинство сортов омской и казахской селекции с геном *Sr57* принадлежат к группам Ekada и Fiton соответственно (Shamanin et al., 2016). В последнее время неспецифический ген *Sr57* с успехом применяют для создания генотипов с длительной устойчивостью методом пирамидирования генов. База данных GRIS содержит 2171 наименование сортов и линий пшеницы, которые несут ген *Sr57*.

Методы постулирования генов *Sr*

До разработки первых молекулярных маркеров присутствие в селекционном материале генов устойчивости определяли эмпирически с помощью фитопатологического постулирования в соответствии с законом «ген на ген» – взаимодействия хозяина и патогена (Flor, 1947). Суть постулата заключается в том, что каждому гену устойчивости или восприимчивости растения-хозяина соответствует определенный комплементарный ген вирулентности или авирулентности паразита. К использованию фитопатологического постулирования (фитопатологического тестирования) прибегают до сих пор как к альтернативному подходу, позволяющему верифицировать молекулярные маркеры. Кроме того, данный метод остается единственным возможным в случае идентификации генов, для которых ДНК-маркеры не разработаны. Обязательным условием фитопатологического тестирования селекционного материала является поддержание в лаборатории рабочей коллекции чистых линий гриба, обладающих противоположными аллелями генов *Avr*, в данном случае изолятов *P. graminis*, вирулентных и авирулентных к искомому гену устойчивости *Sr*. При этом исследование проводят на ювенильной стадии растений, оценивая и сравнивая реакции (инфекционные типы) на заражение системами изолятов гриба (McVey, Roelfs, 1975). Проявление высокой восприимчивости (инфекционные типы 3 и 4 по балльной шкале, разработанной Е.С. Stakman и коллегами (1962)) у тестируемой линии свидетельствует об отсутствии в генотипе генов устойчивости, к которым изолят *P. graminis* авирулентен. Так, восприимчивый тип реакции на заражение изолятом, авирулентным к *Sr5*, сообщает о том, что тестируемая линия не несет ген *Sr5*. Присутствие гена было бы сопряжено с устойчивостью (инфекционные типы 0, 1 и 2).

Необходимо учитывать подготовительный этап подбора контрольных изолятов или патогенов *P. graminis* с определенной вирулентностью. Их используют, чтобы исключить присутствие гена устойчивости у исследуемого

DNA markers for stem rust resistance genes
verified on the worldwide wheat germplasm pool

Gene	DNA marker	Marker type	References
Sr2	csSr2	CAPS	Mago et al., 2011
	wMAS000005	KASP	
	Xgwm533	SSR	Spielmeier et al., 2003
Sr6Ai#2	TNAC1752	PLUG	Salina et al., 2015
	Xicg6A#2	STS	Salina et al., 2016 (RF patent 2598275)
Sr24	Sr24#12	AFLP	Mago et al., 2005
	Sr24#50		
	Xbarc71	SSR	
Sr25	BF145935	STS	Liu S. et al., 2010
	Gb		Prins et al., 2001
Sr26	Sr26#43	STS	Mago et al., 2005
	BE518379		Liu S. et al., 2010
Sr31	SCSS30.2 ₅₇₆	SCAR	Das et al., 2006
	SCSS26.1 ₁₁₀₀		
	SCM9	SSR	Weng et al., 2007
Sr39	Sr39#22r	STS	Mago et al., 2009
	BE500705		
	Sr39#50s		
Sr44	Xbe404728	CAPS	Liu W. et al., 2013
	Xbe473884		
Sr57	csLV34	STS	Lagudah et al., 2006
	csfr1	SSR	Lagudah et al., 2009
	wMAS000003	KASP	

Note. AFLP – amplified fragment length polymorphism; CAPS – cleaved amplified polymorphic sequences; KASP – kompetitive allele specific PCR; PLUG – PCR-based landmark unique gene; SCAR – sequence characterized amplified region; SSR – simple sequence repeats; STS – sequence tagged site.

сорта, если сорт восприимчив хотя бы к одному патотипу, авирулентному к гену; предположить наличие гена на основании совпадения реакции совместимости патотипов с изучаемым сортом и линией, имеющей ген устойчивости. Методы закладки опытов и заражения проростков пшеницы стеблевой ржавчиной, в том числе уход за опытными растениями и оптимальный температурно-временной режим в период экспериментов, подробно описаны в разных публикациях (Jin et al., 2007; Li et al., 2016; Рсалиев А.С., Рсалиев Ш.С., 2018; Flath et al., 2018).

Выявленный эмпирическим путем ген должен быть обязательно подтвержден дополнительными исследованиями, такими как генетический и/или цитогенетический анализы. В настоящее время использование молекулярных маркеров является достойной альтернативой, позволяющей сократить время анализа с помощью оптимизированных протоколов. Список маркеров к генам *Sr2*, *Sr6Ai#2*, *Sr24*, *Sr25*, *Sr26*, *Sr30*, *Sr31*, *Sr39*, *Sr40*, *Sr44*, *Sr57*, сохраняющих эффективность к западносибирской популяции *P. graminis* и верифицированных в отечественных лабораториях, приведен в таблице. Для гена *Sr40* в литературе предложены ДНК-маркеры различного типа, чаще всего микросателлитные (SSR) (Bernardo et al., 2013). Однако SSR-маркеры требуют оценки степени достоверности выявления гена на широком генетическом материале.

Заклучение

В обзоре сопоставлены результаты исследований популяции возбудителя стеблевой ржавчины с актуальными данными генов устойчивости мягкой пшеницы, эффективными в условиях Западной Сибири. Интерес для опережающей селекции на иммунитет представляют гены устойчивости *Sr2*, *Sr6Ai#2*, *Sr24*, *Sr25*, *Sr26*, *Sr31*, *Sr39*, *Sr40*, *Sr44*, *Sr57*, для которых показано преобладание авирулентных клонов в местных субпопуляциях гриба. Наиболее популярными при создании пирамидированного генотипа мягкой пшеницы являются гены *Sr2*, *Sr24*, *Sr31*, *Sr57*, о чем свидетельствует высокий удельный вес сортов и селекционных линий, представленных в международных базах данных, таких как GRIS. Весьма перспективным для селекции на иммунитет является интродуцированный ген *Sr6Ai#2*, широко представленный в современном отечественном материале. Однако важно подчеркнуть, что после районирования и интенсивного внедрения в производство сорта быстро теряют устойчивость из-за появления новых вирулентных рас патогена. В большинстве случаев широко распространенные коммерческие сорта мягкой пшеницы оказываются восприимчивыми к ржавчине через 7–10 лет (Коваль и др., 2010). Интегральный подход к отбору селекционного материала, включающий данные о генотипах растения-хозяина и патогена, повышает гарантии длительного иммунитета у нового сорта или селекционной линии.

Список литературы / References

- Волкова Г.В., Шумилов Ю.В., Сinyaк Е.В., Ваганова О.Ф., Данилова А.В. Эффективные гены устойчивости пшеницы и ячменя к возбудителям ржавчины и их идентификация в перспективных сортообразцах. Труды 8-й Международной конференции «Биологическая защита растений – основа стабилизации агроэкосистем». Краснодар, 16–18 сентября 2014. Краснодар. 2014; 346-348.
- [Volkova G.V., Shumilov Yu.V., Sinyak Ye.V., Vaganova O.F., Danilova A.V. Effective genes for resistance of wheat and barley to rust pathogens and their identification in promising varieties. Proceedings of the 8th International Conference “Biological plant protection as the basis of agroecosystem stabilization.” Krasnodar, 16-18 September 2014. Krasnodar. 2014;346-348. (in Russian)]
- Коваль С.Ф., Шаманин В.П., Коваль А.С. Стратегия и тактика отбора в селекции растений. Омск: Изд-во ФГБОУ ВПО ОмГАУ, 2010.
- [Koval S.F., Shamanin V.P., Koval A.S. Selection strategy and tactics in plant breeding. Omsk: Omsk State Agrarian University Publ., 2010. (in Russian)]
- 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.
- [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)]
- Рсалиев А.С., Рсалиев Ш.С. Основные подходы и достижения в изучении расового состава стеблевой ржавчины пшеницы.

- Вавиловский журнал генетики и селекции. 2018;22(8):967-977. DOI 10.18699/VJ18.439.
- [Rsaliev A.S., Rsaliev Sh.S. Principal approaches and achievements in studying race composition of wheat stem rust. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektii* = *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2018;22(8):967-977. DOI 10.18699/VJ18.439. (in Russian)]
- Сколотнева Е.С., Кельбин В.Н., Моргунов А.И., Бойко Н.И., Шаманин В.П., Салина Е.А. Расовый состав новосибирской популяции *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*. *Микология и фитопатология*. 2020;54(1):49-58. DOI 10.31857/S0026364820010092.
- [Skolotneva E.S., Kelbin V.N., Morgunov A.I., Boyko N.I., Shamanin V.P., Salina E.A. Races composition of the Novosibirsk population of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*. *Mikologiya i Fitopatologiya* = *Mycology and Phytopathology*. 2020;54(1):49-58. DOI 10.31857/S0026364820010092. (in Russian)]
- Салина Е.А., Леонова И.Н., Щербань А.Б., Стасюк А.И. Способ создания линий озимой мягкой пшеницы с комплексной устойчивостью к бурой и стеблевой ржавчине и мучнистой росе. Патент РФ № 2598275. 2016.
- [Salina E.A., Leonova I.N., Shcherban A.B., Stasyuk A.I. A method of the development of common wheat winter lines with complex resistance to leaf and stem rusts and to powdery mildew. Russian Federation patent No. 2598275. 2016. (in Russian)]
- Сочалова Л.П., Лихенко И.Е. Генетическое разнообразие яровой пшеницы по устойчивости к мигрирующим заболеваниям. Новосибирск: ООО Междуречье, 2015.
- [Sochalova L.P., Lichenko I.E. The genetic diversity of spring wheat in resistance to migratory diseases. Novosibirsk: Mezhdurechye Publ., 2015. (in Russian)]
- Шаманин В.П., Потоцкая И.В., Кузьмина С.П., Трущенко А.Ю., Чурсин А.С. Селекция яровой мягкой пшеницы на устойчивость к стеблевой ржавчине в Западной Сибири. Омск: Изд-во ФГБОУ ВПО ОмГАУ, 2015.
- [Shamanin V.P., Pototskaya I.V., Kuzmina S.P., Trushchenko A.Yu., Chursin A.S. Spring soft wheat breeding for stem rust resistance in Western Siberia. Омск: Omsk State Agrarian University Publ., 2015. (in Russian)]
- Addai D., Hafi A., Randall L., Tennant P., Arthur T., Gomboso J. Potential economic impacts of the wheat stem rust strain Ug99 in Australia. ABARES research report, prepared for the Plant Biosecurity Branch, Department of Agriculture and Water Resources. 2018. DOI 10.13140/RG.2.2.17341.72164.
- Baranova O.A., Sibikeev S.N., Druzhin A.E. Molecular identification of the stem rust resistance genes in the introgression lines of spring bread wheat. *Vavilov J. Genet. Breed.* 2019;23(3):296-303. DOI 10.18699/VJ19.494.
- Bariana H.S. Brown G.N., Bansal U.K., Miah H., Standen G.E., Lu M. Breeding triple rust resistant wheat cultivars for Australia using conventional and marker-assisted selection technologies. *Aust. J. Agric. Resour. Econ.* 2007;58(6):576-587. DOI 10.1071/AR07124.
- Bernardo A.N., Bowden R.L., Rouse M.N., Newcomb M.S., Marshall D.S., Bai, G. Validation of molecular markers for new stem rust resistance genes in US hard winter wheat. *Crop Sci.* 2013;53(3):755-764. DOI 10.2135/cropsci2012.07.0446.
- Bhardwaj S.C., Prashar M., Jain S.K., Kumar S., Sharma Y.P. Physiologic specialization of *Puccinia triticina* on wheat (*Triticum species*) in India. *Indian J. Agric. Sci.* 2010;80(9):805.
- Brown G.N. A seedling marker for gene *Sr2* in wheat. Proceedings of the 10th Australian plant breeding conference. 1993;2:139-140. DOI 10.1007/s00122-010-1482-7.
- Carver B.F., Rayburn A.L. Comparison of related wheat stocks possessing 1B or 1RS. 1BL chromosomes: agronomic performance. *Crop Sci.* 1994;34(6):1505-1510. DOI 10.2135/cropsci1994.0011183X003400060017x.
- Cauderon Y., Saïgne B., Dauge M. The resistance to wheat rusts of *Agropyron intermedium* and its use in wheat improvement. Proceedings of 4th Int. Wheat Genet. Symp. Columbia, Missouri, USA. 1973;401-407.
- Dakouri A., McCallum B.D., Walichnowski A.Z., Cloutier S. Fine-mapping of the leaf rust *Lr34* locus in *Triticum aestivum* (L.) and characterization of large germplasm collections support the ABC transporter as essential for gene function. *Theor. Appl. Genet.* 2010;121(2):373-384. DOI 10.1007/s00122-010-1316-7.
- Das B.K., Saini A., Bhagwat S.G., Jawali N. Development of SCAR markers for identification of stem rust resistance gene *Sr31* in the homozygous or heterozygous condition in bread wheat. *Plant Breed.* 2006;125(6):544-549. DOI 10.1111/j.1439-0523.2006.01282.x.
- Dundas I.S., Anugrahwati D.R., Verlin D.C., Park R.F., Bariana H.S., Mago R., Islam A.K.M.R. New sources of rust resistance from alien species: meliorating linked defects and discovery. *Aust. J. Agric. Resour. Econ.* 2007;58(6):545-549. DOI 10.1071/AR07056.
- Flath K., Miedaner T., Olivera P.D., Rouse M.N., Yue J. Genes for wheat stem rust resistance postulated in German cultivars and their efficacy in seedling and adult-plant field tests. *Plant Breed.* 2018;137(3):301-312. DOI 10.1111/pbr.12591.
- Flor H.H. Inheritance of reaction to rust in flax. *J. Agric. Res.* 1947;74(9):41.
- 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(1):59-87. DOI 10.1007/BF00035277.
- Hanzalova A., Dumalasova V., Zelba O. Wheat leaf rust (*Puccinia triticina* Eriks.) virulence frequency and detection of resistance genes in wheat cultivars registered in the Czech Republic in 2016–2018. *Czech J. Genet. Plant Breed.* 2020;56:87-92. DOI 10.17221/86/2019-CJGPB.
- Hare R.A., McIntosh R.A. Genetic and cytogenetic studies of the durable adult plant resistance in Hope and related cultivars to wheat rusts. *Z. Pflanzenzuchtg.* 1979;83:350-67.
- Jin Y., Singh R.P., Ward R.W., Wanyera R., Kinyua M., Njau P., Fetch T., Pretorius Z.A., Yahyaoui A. Characterization of seedling infection types and adult plant infection responses of monogenic *Sr* gene lines to race TTKS of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*. *Plant Dis.* 2007;91(9):1096-1099. DOI 10.1094/PDIS-91-9-1096.
- Jin Y., Szabo L.J., Pretorius Z.A., Singh R.P., Ward R., Fetch T., Jr. Detection of virulence to resistance gene *Sr24* with in race TTKS of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*. *Plant Dis.* 2008;92:923-926. DOI 10.1094/PDIS-92-6-0923.
- Karelov A.V., Pirko Y.V., Kozub N.A., Sozinov I.A., Pirko N.N., Litvinenko N.A., Lyfenko S.F., Koliuchii V.T., Blume Ya.B., Sozinov A.A. Identification of the allelic state of the *Lr34* leaf rust resistance gene in soft winter wheat cultivars developed in Ukraine. *Cytol. Genet.* 2011;45(5):271. DOI 10.3103/S0095452711050069.
- Kerber E.R., Dyck P.L. Transfer to hexaploid wheat of linked genes for adult-plant leaf rust and seedling stem rust resistance from an amphiploid of *Aegilops speltoides* × *Triticum monococcum*. *Genome.* 1990;33(4):530-537. DOI 10.1139/g90-079.
- Knott D.R. The inheritance of rust resistance. VI. The transfer of stem rust resistance from *Agropyron elongatum* to common wheat. *Can. J. Plant Sci.* 1961;41(1):109-123. DOI 10.4141/cjps61-014.
- Kolmer J.A. Virulence of *Puccinia triticina*, the wheat leaf rust fungus, in the United States in 2017. *Plant Dis.* 2019;103(8):2113-2120. DOI 10.1094/PDIS-09-18-1638-SR.
- Kolmer J.A., Singh R.P., Garvin D.F., Viccars L., William H.M., Huerta-Espino J., Ogbonnaya F.C., Raman H., Orford S., Bariana H.S., Lagudah E.S. Analysis of the *Lr34/Yr18* rust resistance region in wheat germplasm. *Crop Sci.* 2008;48(5):1841-1852. DOI 10.2135/cropsci2007.08.0474.
- Krattinger S.G., Lagudah E.S., Spielmeyer W., Singh R.P., Huerta-Espino J., McFadden H., Bossolini E., Selter L.L., Keller B. A putative ABC transporter confers durable resistance to multiple fungal pathogens in wheat. *Science.* 2009;323(5919):1360-1363. DOI 10.1126/science.1166453.

- Labuschagne M.T., Pretorius Z.A., Grobbelaar B. The influence of leaf rust resistance genes *Lr29*, *Lr34*, *Lr35* and *Lr37* on breadmaking quality in wheat. *Euphytica*. 2002;124(1):65-70. DOI 10.1023/A:1015683216948.
- Lagudah E.S., Krattinger S.G., Herrera-Foessel S.A., Singh R.P., Huerta-Espino J., Spielmeier W., Brown-Guedira G., Selter L.L., Keller B. Gene-specific markers for the wheat gene *Lr34/Yr18/Pm38* which confers resistance to multiple fungal pathogens. *Theor. Appl. Genet.* 2009;119(5):889-898. DOI 10.1007/s00122-009-1097-z.
- Lagudah E.S., McFadden H., Singh R.P., Huerta-Espino J., Bariana H.S., Spielmeier W. Molecular genetic characterization of the *Lr34/Yr18* slow rusting resistance gene region in wheat. *Theor. Appl. Genet.* 2006;114(1):21-30. DOI 10.1007/s00122-006-0406-z.
- Lelley T., Eder C., Grausgruber H. Influence of 1BL. 1RS wheat-rye chromosome translocation on genotype by environment interaction. *J. Cereal Sci.* 2004;39(3):313-320. DOI 10.1016/j.jcs.2003.11.003.
- Leonova I.N., Skolotneva E.S., Orlova E.A., Orlovskaya O.A., Salina E.A. Detection of genomic regions associated with resistance to stem rust in Russian spring wheat varieties and breeding germplasm. *Int. J. Mol. Sci.* 2020;21(13):4706. DOI 10.3390/ijms21134706.
- Lewis C.M., Persoons A., Bebbler D.P., Kigathi R.N., Maintz J., Findlay K., Bueno-Sancho V., Corredor-Moreno P., Harrington S.A., Kangara N., Berlin A., Garcia R., Germán S.E., Hanzalová A., Hodson D.P., Hovmöller M.S., Huerta-Espino J., Imtiaz M., Mirza J.I., Justesen A.F., Niks R.E., Omrani A., Patpour M., Pretorius Z.A., Roohparvar R., Sela H., Singh R.P., Steffenson B., Visser B., Fenwick P.M., Thomas J., Wulff B.B.H., Saunders D.G.O. Potential for re-emergence of wheat stem rust in the United Kingdom. *Commun. Biol.* 2018;1(1):1-9. DOI 10.1038/s42003-018-0013-y.
- Li T.Y., Wu X.X., Xu X.F., Wang W.L., Cao Y.Y. Postulation of seedling stem rust resistance genes of Yunnan wheat cultivars in China. *Plant Prot. Sci.* 2016;52:242-249. DOI 10.17221/137/2015-PPS.
- Liu S., Yu L.X., Singh R.P., Jin Y., Sorrells M.E., Anderson J.A. Diagnostic and co-dominant PCR markers for wheat stem rust resistance genes *Sr25* and *Sr26*. *Theor. Appl. Genet.* 2010;120(4):691-697. DOI 10.1007/s00122-009-1186-z.
- Liu W., Danilova T.V., Rouse M.N., Bowden R.L., Friebe B., Gill B.S., Pumphrey M.O. Development and characterization of a compensating wheat-*Thinopyrum intermedium* Robertsonian translocation with *Sr44* resistance to stem rust (Ug99). *Theor. Appl. Genet.* 2013;126(5):1167-1177. DOI 10.1007/s00122-013-2044-6.
- Mago R., Bariana H.S., Dundas I.S., Spielmeier W., Lawrence G.J., Pryor A.J., Ellis J.G. Development of PCR markers for the selection of wheat stem rust resistance genes *Sr24* and *Sr26* in diverse wheat germplasm. *Theor. Appl. Genet.* 2005;111(3):496-504. DOI 10.1007/s00122-005-2039-z.
- Mago R., Simkova H., Brown-Guedira G., Dreisigacker S., Breen J., Jin Y., Singh R., Appels R., Lagudah E.S., Ellis J., Dolezel J., Spielmeier W. An accurate DNA marker assay for stem rust resistance gene *Sr2* in wheat. *Theor. Appl. Genet.* 2011;122(4):735-744. DOI 10.1007/s00122-010-1482-7.
- Mago R., Zhang P., Bariana H.S., Verlin D.C., Bansal U.K., Ellis J.G., Dundas I.S. Development of wheat lines carrying stem rust resistance gene *Sr39* with reduced *Aegilops speltoides* chromatin and simple PCR markers for marker-assisted selection. *Theor. Appl. Genet.* 2009;119(8):1441-1450. DOI 10.1007/s00122-009-1146-7.
- McFadden E.S. A Successful Transfer of Emmer Characters to Vulgare Wheat 1. *Agron. J.* 1930;22(12):1020-1034. DOI 10.2134/agronj1930.00021962002200120005x.
- McIntosh R.A. The role of specific genes in breeding for durable stem rust resistance in wheat and triticale. Breeding strategies for resistance to the rusts of wheat. *CIMMYT*. Mexico. 1988;1-9.
- McIntosh R.A., Dubcovsky J., Rogers J.W., Morris C.F., Appels R., Xia X.C. Catalogue of gene symbols for wheat: 2011 supplement. *Annual Wheat Newsletter*. 2010;57.
- McIntosh R.A., Hart G., Gale M. Catalogue of gene symbols for wheat. Proc. of the 8th Intern. Wheat Genet. Symp. China. 1993;1333-1500.
- McVey D.V., Roelfs A.P. Postulation of genes for stem rust resistance in the entries of the fourth international winter wheat performance nursery. *Crop Sci.* 1975;15(3):335-337. DOI 10.2135/cropsci1975.0011183X001500030016x.
- Manjunatha C., Aggarwal R., Bhardwaj S.C., Sharma S. Virulence analysis and molecular characterization of *Puccinia triticina* pathotypes causing wheat leaf rust in India. *J. Biotech. Res.* 2015;10:98-107.
- Morgounov A., Abugaliyeva A., Martynov S. Effect of climate change and variety on long-term variation of grain yield and quality in winter wheat in Kazakhstan. *Cereal Res. Commun.* 2014;42(1):163-172.
- Nemati Z., Mostowfizadeh-Ghalamfarsa R., Dadkhodaie A., Mehraabi R., Steffenson B.J. Virulence of Leaf Rust Physiological Races in Iran from 2010 to 2017. *Plant Dis.* 2020;104(2):363-372. DOI 10.1094/PDIS-06-19-1340-RE.
- Park R.F., Bariana H.S., Wellings C.R., Wallwork H. Detection and occurrence of a new pathotype of *Puccinia triticina* with virulence for *Lr24* in Australia. *Crop Pasture Sci.* 2002;53(9):1069-1076. DOI 10.1071/AR02018.
- Patpour M., Hovmöller M.S., Justesen A.F., Newcomb M., Olivera P.D., Jin Y., Szabo L.J., Hodson D., Shahin A.A., Wanyera R., Habarurema I., Wobibi S. Emergence of virulence to *SrTmp* in the Ug99 race group of wheat stem rust, *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*, in Africa. *Plant Dis.* 2016;100(2):522-522. DOI 10.1094/PDIS-06-15-0668-PDN.
- Prasad P., Bhardwaj S.C., Khan H., Gangwar O.P., Kumar S., Singh S.B. Ug99: saga, reality and status. *Curr. Sci.* 2016;110(9):1614-1616.
- Pretorius Z.A., Bender C.M., Visser B., Terefe T. First report of a *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* race virulent to the *Sr24* and *Sr31* wheat stem rust resistance genes in South Africa. *Plant Dis.* 2010;94:784. DOI 10.1094/PDIS-94-6-0784C.
- Prins R., Groenewald J.Z., Marais G.F., Snape J.W., Koebner R.M.D. AFLP and STS tagging of *Lr19*, a gene conferring resistance to leaf rust in wheat. *Theor. Appl. Genet.* 2001;103(4):618-624. DOI 10.1007/PL00002918.
- Rabinovich S.V. Importance of wheat-rye translocations for breeding modern cultivar of *Triticum aestivum* L. *Euphytica*. 1998;100(1-3):323-340. DOI 10.1023/A:1018361819215.
- Roelfs A.P. Resistance to leaf and stem rusts in wheat. Breeding strategies for resistance to the rusts of wheat. (CIMMYT) 29 Jun – 1 Jul 1987. El Batán, Mexico, 1988.
- Roux J.L. First report of a *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* race with virulence for *Sr24* in South Africa. *Plant Dis.* 1985;69(11).
- Salina E.A., Adonina I.G., Badaeva E.D., Kroupin P.Y., Stasyuk A.I., Leonova I.N., Shishkina A.A., Divashuk M.G., Starikova 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(1):91-101. DOI 10.1007/s10681-014-1344-5.
- Schlegel R. Current list of wheats with rye and alien introgression. V. 05. 2010;8:1-14.
- Sears E.R. Agropyron-wheat transfers induced by homoeologous pairing. Proceedings. Fourth International Wheat Genetics Symposium. Columbia. MO. Agriculture Experiment Station. College of Agriculture. University of Missouri. Columbia. 1973;191-199.
- Shamanin V., Morgounov A., Petukhovskiy S., Likhenko I. The problem of climate warming and the objectives of spring soft wheat breeding in Western Siberia. Intern. Plant Breeding Cong.: Abstract book. 10-14 November 2013. Antalya, Turkey. 2013;217.
- Shamanin V., Pototskaya I., Shepelev S., Pozherukova V., Salina E., Skolotneva E., Hodson D., Hovmöller M., Patpour M., Morgounov A. Stem rust in Western Siberia – race composition and effective resistance genes. *Vavilov J. Genet. Breed.* 2020;24(2):131-138 DOI 10.18699/VJ20.608.
- Shamanin V., Salina E., Wanyera R., Zelenskiy Y., Olivera P., Morgounov A. Genetic diversity of spring wheat from Kazakhstan and Russia for resistance to stem rust Ug99. *Euphytica*. 2016;212(2):287-296. DOI 10.1007/s10681-016-1769-0.

- Sharma A.K., Saharan M.S., Bhardwaj S.C., Prashar M., Chatrath R., Tiwari V., Singh M., Sharma I.N.D.U. Evaluation of wheat (*Triticum aestivum*) germplasm and varieties against stem rust (*Puccinia graminis* f. sp. *tritici*) pathotype Ug99 and its variants. *Indian Phytopathology*. 2015;68(2):134-138.
- Simmonds N.W., Rajaram S. (Ed.). Breeding strategies for resistance to the rusts of wheat. CIMMYT, 1988.
- Singh N.K., Shepherd K.W., McIntosh R.A. Linkage mapping of genes for resistance to leaf, stem and stripe rusts and ω -secalins on the short arm of rye chromosome 1R. *Theor. Appl. Genet.* 1990;80(5): 609-616. DOI 10.1007/BF00224219.
- Singh R.P., Hodson D.P., Jin Y., Huerta-Espino J., Kinyua M., Wanyera R., Njau P., Ward R. Current status, likely migration and strategies to mitigate the threat to wheat production from race Ug99 (TTKS) of stem rust pathogen. CAB reviews: perspectives in agriculture, veterinary science, nutrition and natural resources. 2006;1(54):1-13. DOI 10.1079/PAVSNNR20061054.
- 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.
- Singh R.P., Singh P.K., Rutkoski J., Hodson D.P., He X., Jørgensen L.N., Hovmöller M.S., Huerta-Espino J. Disease impact on wheat yield potential and prospects of genetic control. *Annu. Rev. Phytopathol.* 2016;54:303-322. DOI 10.1146/annurev-phyto-080615-095835.
- Skolotneva E.S., Kosman E., Patpour M., Kelbin V.N., Morgounov A., Shamanin V.P., Salina E.A. Virulence Phenotypes of Siberian Wheat Stem Rust Population in 2017-2018. *Front. Agron.* 2020;2:6. DOI 10.3389/fagro.2020.00006.
- Skolotneva E.S., Leonova I.N., Bukatich E.Y., Boiko N.I., Piskarev V.V., Salina E.A. Effectiveness of leaf rust resistance genes against *Puccinia triticina* populations in Western Siberia during 2008–2017. *J. Plant Dis. Prot.* 2018;125(6):549-555. DOI 10.1007/s41348-018-0191-3.
- Smith E.L., Schlehner A.M., Young Jr H.C., Edwards L.H. Registration of Agent Wheat (Reg. No. 471). *Crop Sci.* 1968;8(4):511-512. DOI 10.2135/cropsci1968.0011183X000800040039x.
- Soresa D.N. Evaluation of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes for resistance against stem rust (*Puccinia graminis* f. sp. *tritici*) diseases at seedling and adult stages. *Afr. J. Agric. Res.* 2018;13(52): 2904-2910. DOI 10.5897/AJAR2018.13244.
- Spielmeier W., Sharp P.J., Lagudah E.S. Identification and validation of markers linked to broad-spectrum stem rust resistance gene *Sr2* in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Crop Sci.* 2003;43(1):333-336. DOI 10.2135/cropsci2003.0333.
- Stakman E.C., Stewart D.M., Loegering W.Q. Identification of physiologic races of *Puccinia graminis* var. *tritici*. Washington: USDA, 1962.
- Weng Y., Azhaguvel P., Devkota R.N., Rudd J.C. PCR-based markers for detection of different sources of 1AL.1RS and 1BL.1RS wheat-rye translocations in wheat background. *Plant Breed.* 2007;126(5): 482-486. DOI 10.1111/j.1439-0523.2007.01331.x.
- Wu S., Pumphrey M., Bai G. Molecular mapping of stem-rust-resistance gene *Sr40* in wheat. *Crop Sci.* 2009;49(5):1681-1686. DOI 10.2135/cropsci2008.11.0666.
- Zhang W., Lukaszewski A.J., Kolmer J., Soria M.A., Goyal S., Dubcovsky J. Molecular characterization of durum and common wheat recombinant lines carrying leaf rust resistance (*Lr19*) and yellow pigment (*Y*) genes from *Lophopyrum ponticum*. *Theor. Appl. Genet.* 2005;111:573-582. DOI 10.1007/s00122-005-2048-y.
- Zhou Y., He Z.H., Liu J.J., Liu L. Distribution of 1BL/1RS translocation in Chinese winter wheat and its effect on noodle quality. Proc. of 10th Intern. Wheat Genet. Symp. Paestum. 2003;3:1419-1421. DOI 10.1016/j.fcr.2011.11.008.

ORCID ID

V.N. Kelbin orcid.org/0000-0002-3455-5704
E.S. Skolotneva orcid.org/0000-0001-8047-5695
E.A. Salina orcid.org/0000-0001-8590-847X

Acknowledgements. This study was supported by the Russian Foundation for Basic Research, project 19-316-90051, and State Budgeted Project 0259-2019-0001-C-01.

Conflict of interest. The authors declare no conflict of interest.

Received June 23, 2020. Revised October 15, 2020. Accepted October 15, 2020.