

Устойчивость синтетической гексаплоидной пшеницы к возбудителю бурой ржавчины

DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-125-136

УДК 633.111:575.21:575:22

Поступление/Received: 29.12.2020

Принято/Accepted: 02.09.2021



А. Г. ХАКИМОВА¹, Е. И. ГУЛЬТЯЕВА²,
О. П. МИТРОФАНОВА^{1*}

¹ Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов
растений имени Н.И. Вавилова,
190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44;
* ✉ o.mitrofanova@vir.nw.ru*

² Всероссийский научно-исследовательский институт
защиты растений,
196608 Россия, г. Санкт-Петербург, Пушкин,
ш. Подбельского, 3
✉ eigulyaeva@gmail.com

Resistance of synthetic hexaploid wheat to the leaf rust pathogen

A. G. KHAKIMOVA¹, E. I. GULTYAEVA²,
O. P. MITROFANOVA^{1*}

¹ N.I. Vavilov All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources,
42, 44 Bolshaya Morskaya Street,
St. Petersburg 190000, Russia
* ✉ o.mitrofanova@vir.nw.ru

² All-Russian Research Institute
of Plant Protection,
3 Podbelskogo Hwy., Pushkin,
St. Petersburg 196608, Russia
✉ eigulyaeva@gmail.com

Актуальность. Один из перспективных источников обогащения генофонда мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) новыми аллелями генов – синтетическая гексаплоидная пшеница (СГП), или аллополиплоиды от скрещивания тетраплоидных пшениц ($2n = 4x = 28$, BBAA) с образцами *Aegilops tauschii* Coss. ($2n = 2x = 14$, DD) и последующего удвоения числа хромосом у гибридов. Целями исследования были: оценка образцов синтетической гексаплоидной пшеницы (СГП) по устойчивости к популяциям возбудителя бурой ржавчины, собранным на территории России; генотипирование образцов; на основе анализа литературы обобщение сведений об устойчивости изученных образцов к другим вредоносным болезням и вредителям.

Материалы и методы. Устойчивость 36 образцов СГП из коллекции ВИР к популяциям *Puccinia triticina* Erikss. оценивали по методикам ВИЗР в лабораторных условиях и в поле на искусственном инфекционном фоне. Для идентификации *Lr*-генов применяли фитопатологический тест и ПЦР-маркеры.

Результаты и заключение. Образцы СГП охарактеризованы по устойчивости к российским популяциям возбудителя бурой ржавчины. Выявлены источники устойчивости в фазе проростков и взрослого растения. Фитопатологическим тестом у трех образцов обнаружен ген устойчивости *Lr23*, ПЦР-маркер гена *Lr21=Lr40* присутствовал у 11 образцов, *Lr39=Lr41* – у 19, *Lr22a* – у трех. При этом образцы к-65496, к-65515, к-65517 имели одновременно *Lr21=Lr40* и *Lr39=Lr41*, а к-65497, к-65503 и к-65508 – *Lr22a* и *Lr39=Lr41*. Анализ литературы показал, что многие из изученных образцов СГП устойчивы к другим вредоносным болезням и насекомым-вредителям и представляют интерес для дальнейшего изучения и возможного использования в отечественной селекции.

Ключевые слова: D-геном, *Triticum aestivum*, *Aegilops tauschii*, фитопатологический тест, ПЦР-маркер, *Lr*-гены, ювенильная устойчивость, долговременная устойчивость, источники устойчивости.

Background. One of the promising sources for enrichment of the common wheat (*Triticum aestivum* L.) gene pool with new alleles is synthetic hexaploid wheat (SHW), or allopolyploids from crossing tetraploid wheats ($2n = 4x = 28$, BBAA) with accessions of *Aegilops tauschii* Coss. ($2n = 2x = 14$, DD), and subsequent doubling of the chromosome number in the hybrids. Objectives of the study were to evaluate the SHW accessions from the VIR collection for resistance to *Puccinia triticina* Erikss. populations collected in Russia; genotype the accessions; and summarize information from the published sources concerning the resistance of the studied accessions to other harmful diseases and pests.

Materials and methods. Resistance of 36 SHW accessions from the VIR collection to the populations of *P. triticina* was assessed in the laboratory and in the field, under artificial infection pressure, using the techniques developed by the Institute of Plant Protection. A phytopathological test and PCR markers were used to identify the *Lr* genes.

Results and conclusion. The SHW accessions were characterized according to their resistance to the Russian populations of the wheat leaf rust pathogen. The sources of resistance in the phase of emergence and in adult plants were identified. The phytopathological test isolated three accessions with *Lr23*; the PCR marker of *Lr21=Lr40* was found in 11 accessions, *Lr39=Lr41* in 19, and *Lr22a* in 3. At the same time, к-65496, к-65515 and к-65517 had simultaneously *Lr21=Lr40* and *Lr39=Lr41*, while к-65497, к-65503 and к-65508 had *Lr22a* and *Lr39=Lr41*. The analysis of published data showed that many of the studied SHW accessions were also resistant to other harmful diseases and insect pests, so they are of interest for further studying and possible use in domestic breeding.

Key words: the D genome, *Triticum aestivum*, *Aegilops tauschii*, phytopathological test, PCR marker, *Lr* genes, juvenile resistance, long-term resistance, sources of resistance.

Введение

Расширение генофонда возделываемой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L., $2n = 6x = 42$, ВВААDD) за счет разнообразия аллелей генов других видов и родов злаков – одно из стратегических направлений исследований в мире. Большим запасом генетической изменчивости обладают виды *Aegilops* L., в том числе вид – прародитель генома D мягкой пшеницы – *Ae. tauschii* Coss. ($2n = 2x = 14$, DD) (Schneider et al., 2008). Он произрастает восточнее 40-го меридиана восточной долготы: в Турции, Азербайджане, России (Дагестан), северной Сирии, Ираке, Иране, встречается также в Туркмении, Казахстане, Узбекистане, горах Афганистана, Пакистана, на севере Индии и на западе Китая (van Slageren, 1994; Sohail et al., 2012). Вид разделяется на подвиды subsp. *tauschii*, subsp. *strangulata* (Eig) Tzvel. и промежуточные формы. Они различаются не только фенотипически, но и генетически, что выявлено при изучении их кариотипов с использованием флуоресцентной гибридизации *in situ* (Zhao et al., 2018), анализе полиморфизма DArT-маркеров (Sohail et al., 2012), по наличию фиксированных специфических SNP-аллелей (Wang et al., 2013; Singh P.K. et al., 2019). Первый из названных подвидов распространен по всему ареалу, а второй, ставший донором генома D для мягкой пшеницы, – лишь в Закавказье и вдоль южного побережья Каспийского моря (Sohail et al., 2012). Установлено, что промежуточные формы произошли от скрещивания представителей подвидов между собой (Singh P.K. et al., 2019). Кроме того, при сравнении последовательностей 2269 генов геномов A, B и D мягкой пшеницы и 275 генов диплоидных видов *T. urartu* Thunb. ex Gandil, *T. monococcum* L., *Ae. tauschii*, *Ae. speltooides* Tausch и *Ae. sharonensis* Eig продемонстрировано гомоплоидное гибридное происхождение предка донора генома D от скрещивания предковых форм – носителей геномов A и B мягкой пшеницы более 5 млн лет тому назад (Marcussen et al., 2014).

Показано, что собранные в *ex situ*-коллекциях образцы *Ae. tauschii* полиморфны по многим признакам (Naghavi et al., 2009; Takumi et al., 2009; Chhuneja et al., 2010; Majka et al., 2017), расположению и организации повторяющихся последовательностей, наличию/отсутствию реципрокных транслокаций 1DS.7DL и 7DS.1DL, по AFLPs, SSRs (Naghavi et al., 2007, 2009; Naghavi, Mardi, 2010) и SNP-маркерам (Qin et al., 2016). Этот вид довольно легко скрещивается с мягкой пшеницей. В мейозе у гибридов F_1 не происходит ингибирования спаривания хромосом *Ae. tauschii* с хромосомами генома D мягкой пшеницы, поэтому передачу генетического материала этого вида в мягкую пшеницу осуществляют или прямыми скрещиваниями, или через получение первичной синтетической гексаплоидной пшеницы (СГП) и гибридизацией с ней.

СГП – аллополиплоиды с тем же геномным составом, что и мягкая пшеница. Их создают путем гибридизации тетраплоидных пшениц ($2n = 4x = 28$, ВВАА и/или GGAA) с различными образцами *Ae. tauschii* и последующего удвоения числа хромосом у гибридов, которое может происходить за счет образования нередуцированных гамет спонтанно или при обработке колхицином. От СГП в мягкую пшеницу одновременно с новыми аллелями генов *Ae. tauschii* передают также новые аллели генов разных тетраплоидных пшениц. В настоящее время СГП широко используют для улучшения мягкой пшеницы (Fukuda, Sakamoto, 1992; Zhang et al., 2008; Prazak, 2013; Yuan et al., 2017; Kishii, 2019; Rosyara et al., 2019). Сведения о сортах

и линиях, в родословные которых входит *Ae. tauschii*, а также перечень генов, переданных от него в пшеницу, и образцы – доноры этих генов, приведены в публикациях (Martynov et al., 2015; Dobrotvorskaya et al., 2017).

В 2006 г. 36 образцов СГП, созданных в СИММУТ (Мексика) от скрещивания 19 различных гибридных форм и сортов *T. durum* Desf. с 31 образцом *Ae. tauschii*, поступили в коллекцию ВИР из Центра генетических и геномных ресурсов пшеницы при Университете штата Канзас (США). Они были охарактеризованы по комплексу морфологических и хозяйственно ценных признаков в условиях Северо-Западного региона России (Khakimova et al., 2019).

Целями настоящего исследования были:

– оценка 36 образцов СГП по устойчивости к популяциям возбудителя бурой ржавчины, распространенным на территории России; генотипирование образцов с использованием фитопатологического теста и ПЦР-маркеров;

– на основе анализа литературы обобщение сведений об устойчивости изученных образцов к другим вредоносным фитопатогенам и вредителям.

Материалы и методы

Материалом для исследования послужили 36 образцов СГП ярового типа развития. Паспортные данные образцов, их родословные и другие характеристики приведены в публикациях (Khakimova et al., 2018, 2019). В полевых условиях для оценки эффективности аллелей генов устойчивости, локализованных в хромосомах генома D, также использовали сорт 'Thatcher', его почти изогенные линии TcLr21 (RL5406), TcLr22a (RL5404), TcLr32 (RL6086), линии – носители известных генов: KS89WGRC07 Lr21=Lr40 (к-62376); KS90WGRC10 Lr39=Lr41, T1AL.1RS (к-62377); KS86WGRC02 Lr39=Lr41 (к-62373); KS91WGRC11 Lr42 (к-65615); KS92WGRC16 Lr43, Lr24 (к-65617).

Устойчивость образцов СГП к различным популяциям *Puccinia triticina* Erikss. (калининградская, ленинградская, новгородская, смоленская, воронежская, костромская, самарская, пермская, краснодарская) оценивали в лабораторных условиях в 2013 г. Популяции патогена предварительно были охарактеризованы по признаку вирулентности по методике ВИЗР (Mikhailova et al., 1998). Все они были авирулентны к линиям Thatcher с генами Lr9, Lr19, Lr24, Lr28, Lr29, Lr41, Lr45, Lr47, Lr50 и вирулентны к линиям с генами Lr10, Lr11, Lr14a, Lr14b, Lr16, Lr17, Lr18, Lr48, Lr49. Варьирование популяций по вирулентности отмечено на линиях с Lr1, Lr2a, Lr2b, Lr2c, Lr3a, Lr3bg, Lr3ka, Lr15, Lr20, Lr23, Lr26 и Lr44. Калининградская популяция была авирулентна к линиям с генами Lr2a, Lr2b, Lr2c, Lr3a, Lr3bg, Lr3ka, Lr15, Lr20, Lr23, Lr26; ленинградская и смоленская – Lr2a, Lr2b, Lr2c, Lr15, Lr20; новгородская – Lr1, Lr2a, Lr2c, Lr23, Lr26; воронежская – Lr2a, Lr15, Lr20, Lr23, Lr26; костромская и пермская – Lr23, Lr26, самарская – Lr26, Lr44 и краснодарская – Lr44.

Семена образцов СГП высевали в сосуды с землей или в кювету на слой ваты, обильно смоченной водой. Отрезки листьев длиной 3-4 см десятидневных проростков амфидиплоидов раскладывали на стекле, обернутом фильтровальной бумагой. Стекло помещали в кювету с 0,004-процентным раствором бензимидазола, как описано в методике (Mikhailova et al., 1998). Реакцию проростков на инокуляцию *P. triticina* учитывали на восьмые-девятые сутки по шкале Е. В. Mains и Н. S. Jackson

(1926): балл 0 – иммунный, признаки заболевания отсутствуют; 0; – некрозы без пустул; 1 – высокоустойчивый, очень мелкие пустулы, окруженные некрозом; 2 – умеренно устойчивый, пустулы среднего размера, окруженные некрозом или хлорозом; 3 – умеренно восприимчивый, пустулы среднего размера, без некроза; 4 – сильно восприимчивый, пустулы большого размера, без некроза; X – гетерогенный тип, пустулы на одном и том же листе разных типов, присутствуют хлорозы и некрозы. Образцы, отрезки листьев которых были с типами реакции 0, 0; и 1, рассматривали как устойчивые (R); 1-2 и 2 – умеренно устойчивые (MR); 2-3 и X – умеренно восприимчивые (MS), 3 и 4 – восприимчивые (S).

Для создания искусственного инфекционного фона в полевых условиях (научно-производственная база «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР», г. Пушкин, 2014, 2015 г.) использовали смесь рас, выделенных из образцов ленинградской популяции в 2010–2012 гг. (сборная популяция). Инокуляцию растений проводили в фазу выхода в трубку; опрыскивали опытные деланки водной суспензией гриба в концентрации $5 \cdot 10^3$ спор/мл с добавлением ПАВ (Твин 80). Степень поражения растений оценивали по шкале Кобба (Peterson et al., 1948). В течение вегетационного сезона было проведено несколько учетов: при появлении первых симптомов заболевания (фазы «выход в трубку», «колошение» или «начало цветения»), далее через каждые

7 дней. Данные последнего учета, когда наблюдали максимальное проявление болезни, рассматривали как основной показатель степени поражения растений (Methods of breeding..., 1988). Для определения *Lr*-генов применяли фитопатологический тест (для *Lr23*) и ПЦР-маркеры (для *Lr21=Lr40*, *Lr22a*, *Lr39=Lr41*) (табл. 1). Для фитопатологического теста использовали два тест-клона патогена, различающиеся между собой по вирулентности к линии *TcLr23*. Восприимчивая реакция к тест-клону, вирулентному к *TcLr23* (баллы 3 и 3-4), и устойчивая к тест-клону, авирулентному к *TcLr23* (баллы 0-1; и 1-2;), указывала на наличие гена *Lr23* у образцов СГП.

Выделение ДНК из листьев 10–12-дневных проростков проводили по методике Д. Б. Дорохова и Э. Клоке (Dorokhov, Klocke, 1997), амплификацию ДНК – по представленным в литературе протоколам, которые при необходимости модифицировали (см. табл. 1). Фрагменты ДНК после амплификации разделяли электрофорезом в 1,5-процентном агарозном геле в 1xTBE-буфере, гели окрашивали бромистым этидием и фотографировали в ультрафиолетовом свете.

Результаты

Результаты оценки реакции отрезков листьев проростков 36 образцов СГП к различным популяциям возбудителя бурой ржавчины приведены в таблице 2.

Таблица 1. ПЦР-маркеры, использованные для идентификации *Lr*-генов

Table 1. PCR markers used to identify the *Lr* genes

Ген	Праймеры	Нуклеотидная последовательность (5'-3')	Размер ампликона, п.о.	Литературный источник
<i>Lr21=Lr40</i>	Lr21F Lr21R	GGCGGATAAGCAGAGCAGAG TCTGGTATCTCACGAAGCCTT	669	http://maswheat.ucdavis.edu/protocols/Lr21/index.htm
<i>Lr22a</i>	WMS296- FWMS296-R	AAT TCA ACC TAC CAA TCT CTG GCC TAA TAA ACT GAA AAC GAG	131 и 121	https://maswheat.ucdavis.edu/protocols/Lr22a
<i>Lr39=Lr41</i>	GDM35-L GDM35-R	CCTGCTCTGCCCTAGATACG ATGTGAATGTGATGCATGCA	189	http://maswheat.ucdavis.edu/protocols/Lr39/indeh.htm

Таблица 2. Устойчивость проростков образцов СГП к популяциям возбудителя бурой ржавчины, собранным на территории России

Table 2. Resistance of SHW seedlings to the leaf rust pathogen populations collected in Russia

Номер по каталогу ВИР	Популяции возбудителя бурой ржавчины*								
	П1 / P1	П2 / P2	П3 / P3	П4 / P4	П5 / P5	П6 / P6	П7 / P7	П8 / P8	П9 / P9
65483	0(R**)	S	S	S	S	1(R)	S	0(R)	S
65484	S	S	S	S	S	0(R)	S	X(MS)	S
65485	S	S	S	S	S	S	S	S	S
65486	S	S	S	S	S	S	S	S	S
65487	S	S	S	S	S	S	S	S	S
65488	–***	–	–	0(R)	S	1(R)	0(R)	1(R)	–
65489	–	–	–	–	–	0;(R)	2-3 (MS)	0-1(R)	–

Таблица 2. Окончание

Table 2. The end

Номер по каталогу ВИР	Популяции возбудителя бурой ржавчины*								
	П1 / P1	П2 / P2	П3 / P3	П4 / P4	П5 / P5	П6 / P6	П7 / P7	П8 / P8	П9 / P9
65490	0(R)	-	-	0(R)	0 (R)	0 (R)	0(R)	0-1(R)	-
65491	S	S	S	S	S	S	S	S	S
65492	S	S	S	S	S	S	S	S	S
65493	1(R)	1(R)	S	S	S	2*(MR)	S	0(R)	X(MS)
65494	-	-	-	-	1(R)	0(R)	S	0(R)	-
65495	0(R)	0(R)	0(R)	0(R)	0(R)	0;(R)	0(R)	0(R)	0(R)
65496	S	S	S	S	S	X (MS)	S	S	S
65497	S	S	S	S	S	S	S	S	S
65498	1(R)	S	S	1(R)	1-2 (MR)	1(R)	S	S	S
65499	S	S	S	S	S	S	S	S	S
65500	0 (R)	S	0 (R)	S	1-2 (MR)	1-2 (MR)	1(R)	1(R)	S
65501	-	-	-	-	-	S	-	0(R)	-
65502	1-2 (MR)	S	0-1 (R)	0(R)	S	0-1 (R)	0 (R)	S	S
65503	S	S	0(R)	S	S	S	S	S	S
65504	0(R)	1(R)	S	S	S	S	S	0(R)	S
65505	S	S	S	S	S	S	S	S	S
65506	0(R)	S	1-2 (MR)	S	0(R)	2*(MR)	S	S	S
65507	1-2 (MR)	X (MS)	S	S	S	X (MS)	S	S	S
65508	-	-	-	-	-	1-2 (MR)	-	0(R)	-
65509	0(R)	0(R)	0(R)	0(R)	0-1(R)	0(R)	0(R)	0(R)	2(MR)
65510	S	S	S	S	S	S	S	S	S
65511	S	S	S	S	S	S	S	S	S
65512	S	S	S	S	S	S	S	S	S
65513	1(R)	2(MR)	S	1(R)	2(MR)	0;1(R)	1-2 (MR)	1-2 (MR)	0 (R), S
65514	S	S	S	S	S	S	S	S	S
65515	S	S	S	S	S	S	S	S	S
65516	S	S	S	S	S	S	S	S	S
65517	S	1-2(MR)	1-2 (MR)	S	X (MS)	1(R)	1(R)	1(R)	S
65518	S	S	S	S	S	1(R)	S	S	S

Обозначения: * - П1 – калининградская, П2 – ленинградская, П3 – новгородская, П4 – смоленская, П5 – воронежская,

П6 – костромская, П7 – самарская, П8 – пермская, П9 – краснодарская;

** – реакции: R – устойчивости, баллы 0, 0; 1; MR – умеренной устойчивости, баллы 1, 2; X – умеренной восприимчивости;

S – восприимчивости, баллы 3, 4;

*** – не изучали

Designations: * populations: P1 – Kaliningrad, P2 – Leningrad, P3 – Novgorod, P4 – Smolensk, P5 – Voronezh, P6 – Kostroma,

P7 – Samara, P8 – Perm, P9 – Krasnodar;

** – responses: R – resistance, points 0, 0; 1; MR – moderate resistance, points 1, 2; X – moderate susceptibility; S – susceptibility, points 3, 4;

*** – not tested

Для 30 образцов определена реакция отрезков листьев ко всем использованным популяциям, у шести образцов – к двум-пяти. Выявлены типы реакции, соответствующие баллам 0, 0; 1, 2, 3-4 и X.

Популяции возбудителя бурой ржавчины из различных географических регионов России по-разному поражали изучаемый набор образцов СГП. При инокуляции отрезков листьев проростков популяциями патогена, собранными в Костромской и Пермской областях, устойчивыми были по 13 образцов, Калининградской – 10, популяциями патогена других областей – от четырех до семи образцов, а Краснодарского края – лишь один образец (см. табл. 2). Выявленная дифференциация образцов свидетельствует как о генетических различиях самих популяций патогена по вирулентности, так и генетическом разнообразии изученных образцов СГП.

Устойчивый тип реакции ко всем использованным популяциям *P. triticina* проявили образцы к-65490, к-65495 и к-65509, а восприимчивый – 15 образцов СГП (41,7% от общего числа изученных образцов). Варьирование по типу реакции в зависимости от использованной популяции наблюдали у 19 образцов (52,8%). Образцы к-65489, к-65500 и к-65517 оказались устойчивыми к популяциям патогена, авирулентным к линии TcLr23, и восприимчивыми к вирулентным популяциям. Согласно фитопатологическому тесту, у этих образцов можно предположить наличие гена *Lr23* (хромосома 2BS).

Результаты двухлетней полевой оценки устойчивости взрослых растений 35 образцов СГП (не изучали к-65515) на искусственном инфекционном фоне приведены в таблице 3. Для некоторых образцов показаны

Таблица 3. Интенсивность поражения (%) взрослых растений образцов СГП сборной ленинградской популяцией возбудителя бурой ржавчины (искусственный инфекционный фон, г. Пушкин, 2014, 2015 гг.)

Table 3. Damage of adult SHW plants (%) caused by the combined Leningrad population of the leaf rust pathogen (artificial infection, Pushkin, 2014, 2015)

№ по каталогу ВИР	Годы изучения		№ по каталогу ВИР	Годы изучения	
	2014	2015		2014	2015
65483	15–20	0	65501	20	80–100
65484	5–15	0	65502	30	60–0
65485	60–80	5–10 / 50*	65503	60	50–70
65486	60–80	0	65504	60	0
65487	0	0	65505	10–20	1
65488	0	0 / 5	65506	10	50
65489	1	5	65507	–**	0
65490	0 (хлороз)	50	65508	5	–
65491	50–60	5–10	65509	20	–
65492	30	5	65510	50	1 / 5
65493	20	0 / 70*	65511	60	1
65494	60–80	0	65512	20	1
65495	5	1–5	65513	10	0
65496	1	1	65514	–	0
65497	0	100	65516	0	–
65498	0	10–15	65517	0	1
65499	80–90	1	65518	50	50–60
65500	30	100	Thatcher	80–100	100

Обозначения: * – различия по степени поражения растений у гетерогенных образцов; ** – нет данных

Designations: * – differences in the degree of plant damage in heterogeneous accessions; ** – no data

однолетние данные из-за раннего старения листьев и невозможности учета их поражения. При максимальном поражении сорта 'Thatcher' (контроль) устойчивыми были:

- к-65487 – на листьях растений этого образца не наблюдали видимых признаков поражения;
- к-65517 – на листьях отмечали единичные пустулы, развитие болезни к концу вегетации не превышало 1%;
- к-65484, к-65488, к-65489, к-65495, к-65496, к-65498, к-65513. Степень поражения листьев не превышала 15%.

Следует отметить, что у образца к-65495 устойчивость в фазе проростков сочеталась с устойчивостью в фазе взрослых растений. Многие образцы СГП (к-65486, к-65492, к-65494, к-65497, к-65504, к-65510 и другие) различались по степени поражения в годы изучения и были классифицированы как устойчивые, или умеренно устойчивые, или умеренно восприимчивые (см. табл. 3). При этом проявление симптомов болезни у них наблюдали на поздних стадиях вегетации растений, что не отражалось на массе зерна и урожайности (данные не приведены). В отдельные годы растения образцов к-65485 и к-65493 поражались в разной степени.

Для определения, насколько эффективно гены, локализованные в хромосомах генома D, защищают растения, в условиях поля (г. Пушкин, 2014–2017 гг.) дополнительно на искусственном инфекционном фоне изучали линии с генами *Lr21=Lr40*, *Lr22a*, *Lr23*, *Lr32*, *Lr39=Lr41*, *Lr42*, *Lr43*. Взрослые растения всех линий характеризовались

как устойчивые или умеренно восприимчивые (табл. 4). Эффективные аллели названных генов представляют интерес для введения в новые российские сорта, поскольку мало использованы в отечественной селекции (Martynov et al., 2015).

С целью генотипирования все образцы СГП были протестированы с использованием молекулярных маркеров на наличие аллелей генов *Lr21* (хромосома 1D) и *Lr39=Lr41* (2DS), контролирующей устойчивость пшеницы к бурой ржавчине в фазе проростков, а также *Lr22a* (2DS), определяющего реакцию взрослого растения. ПЦР-маркер гена *Lr21=Lr40* был обнаружен у 11 образцов, гена *Lr39=Lr41* – у 19, гена *Lr22a* – у трех образцов, в то время как у девяти образцов фрагменты амплификации ожидаемого размера не выявлены (рисунок, а, б).

По наличию/отсутствию фрагментов амплификации того или иного размера образцы были объединены в пять групп (табл. 5). Первую группу составили восемь образцов с маркером гена *Lr21=Lr40*. Ко второй группе отнесли 13 образцов с маркером гена *Lr39=Lr41*. В третью и четвертую группы вошли по три образца с комбинациями маркеров генов *Lr21=Lr40* и *Lr39=Lr41*, *Lr22a* и *Lr39=Lr41* соответственно. Пятую группу образовали девять образцов, у которых не были обнаружены продукты амплификации ожидаемого размера.

Таким образом, показано разнообразие образцов СГП по аллелям генов, локализованных в хромосомах генома D и контролирующей устойчивость к бурой ржавчине.

Таблица 4. Степень поражения на искусственном инфекционном фоне взрослых растений линий, содержащих различные *Lr*-гены (г. Пушкин, 2014–2017 гг.)

Table 4. The degree of damage under artificial infection pressure observed on adult plants of wheat lines containing various *Lr* genes (Pushkin, 2014–2017)

Номер по каталогу ВИР	Линия, <i>Lr</i> -ген, транслокация, (номер тестера)	Хромосома, плечо	Год изучения			
			2014	2015	2016	2017
	*TcLr21 (RL5406)	1DL	10–20S	5S		
62376	KS89WGRC07 <i>Lr21=Lr40</i>	“	1–5S	0R	5–10S	1–5S
	TcLr22a (RL5404)	2DS	5S	0R		
	TcLr32 (RL6086)	3DS	5–10S	0R		
62377	KS90WGRC10 <i>Lr39=Lr41</i> + T1AL.1RS	2D	0R	0R	0R	0R
62373	KS86WGRC02 <i>Lr39=Lr41</i>	“	1–5S	0R	5S	30S
65615	KS91WGRC11 <i>Lr42</i>	1D	0R	0R	0R	0R
65617	KS92WGRC16 <i>Lr43+Lr24</i>	7DS	0R	0R	0R	0R
	TcLr23 (RL6012)	2BS	1MR	0R	0R	0R

Обозначения: * Tc – линии серии Thatcher

Designations: * Tc – Thatcher series lines

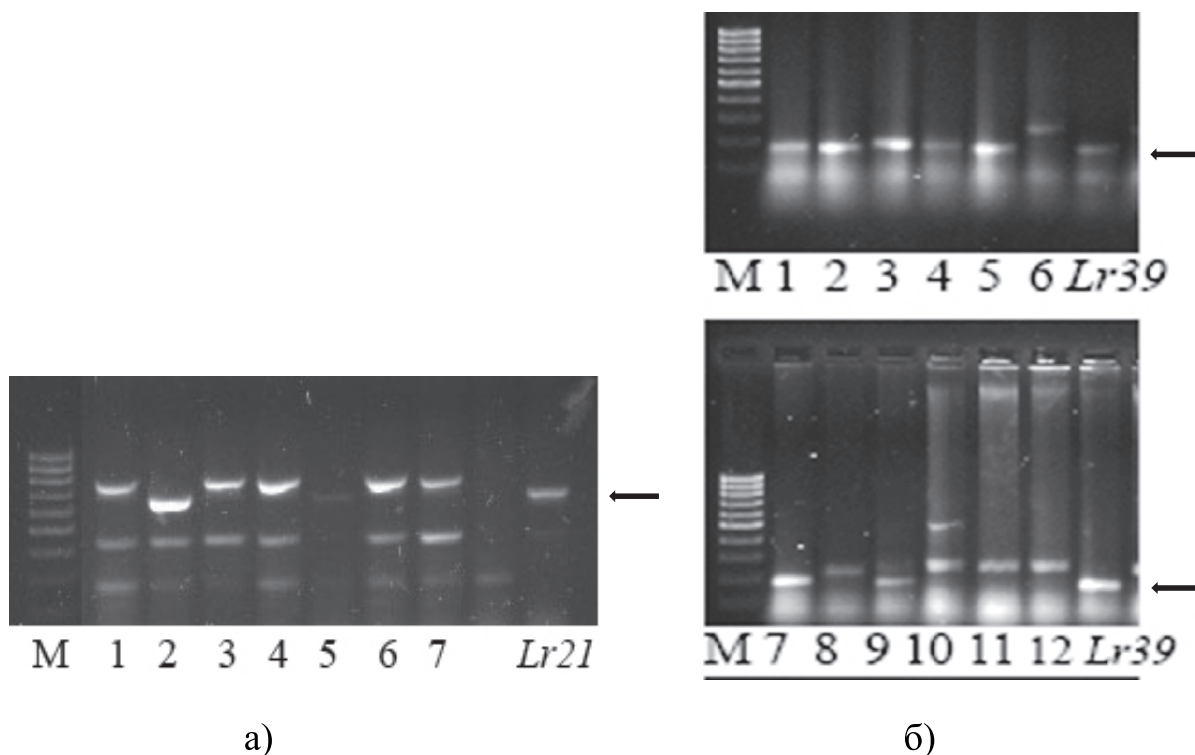


Рисунок. Электрофореграммы, показывающие присутствие маркера гена *Lr21* (а) и маркера гена *Lr39* (б) у образцов СГП:

а) М - маркеры молекулярной массы, 1 - к-65492, 2 - к-65493, 3 - к-65495, 4 - к-65496, 5 - к-65497, 6 - к-65498, 7 - к-65499, *Lr21* - линия Tc*Lr21*;

б) М - маркеры молекулярной массы, 1 - к-65499, 2 - к-65500, 3 - к-65501, 4 - к-65502, 5 - к-65503, 6 - к-65504, 7 - к-65515, 8 - к-65516, 9 - 65517, 10 - к-65518, 11 - к-65493, 12 - к-65494, *Lr39* - линия KS90WGRC10

Figure. Electrophoretic patterns showing the presence of the *Lr21* gene marker (а) and the *Lr39* gene marker (б) in SHW accessions:

а) М - molecular weight markers, 1 - k-65492, 2 - k-65493, 3 - k-65495, 4 - k-65496, 5 - k-65497, 6 - k-65498, 7 - k-65499, *Lr21* - line Tc*Lr21*;

б) М - molecular weight markers, 1 - k-65499, 2 - k-65500, 3 - k-65501, 4 - k-65502, 5 - k-65503, 6 - k-65504, 7 - k-65515, 8 - k-65516, 9 - 65517, 10 - k-65518, 11 - k-65493, 12 - k-65494, *Lr39* - line KS90WGRC10

Таблица 5. Распределение образцов СГП по группам в зависимости от выявленных маркеров генов *Lr*
Table 5. Grouping of SHW accessions according to the identified markers of *Lr* genes

Размеры амплифицированных фрагментов, п.о.	Гены	Номер образца СГП по каталогу ВИР
669	<i>Lr21=Lr40</i>	65488, 65490, 65493, 65506, 65507, 65511, 65512, 65513
189	<i>Lr39=Lr41</i>	65483, 65484, 65485, 65486, 65487, 65492, 65494, 65498, 65499, 65500, 65501, 65502, 65505
669 и 189	<i>Lr21=Lr40, Lr39=Lr41</i>	65496, 65515, 65517
121, 131 и 189	<i>Lr22a, Lr39=Lr41</i>	65497, 65503, 65508
Не выявлены продукты амплификации ожидаемого размера		65489, 65491, 65495, 65504, 65509, 65510, 65514, 65516, 65518

Обсуждение

В настоящее время у мягкой пшеницы известно 14 генов устойчивости к бурой ржавчине, связанных с хромосомами генома D (McIntosh et al., 2013). Одни из них (*Lr1* в хромосоме 5DL; *Lr2*, *Lr15*, *Lr39=Lr41* – 2DS; *Lr21=Lr40*, *Lr42*, *Lr60* – 1DS; *Lr32* – 3DS; *Lr69* – 3DL; *Lr70* – 5DS; *Lr43* – 7DS) обеспечивают расоспецифическую устойчивость, которая довольно быстро преодолевается с появлением новых вирулентных рас гриба. Другие гены, как *Lr22a* в хромосоме 2DS; *Lr34/Yr18/Pm38/Bdv1* и *Lr78* – в хромосоме 7DS; *Lr67/Yr46/Sr55/Pm46* – в хромосоме 4DL, обуславливают устойчивость, которая проявляется обычно на стадии взрослого растения (Gill B.S. et al., 2008; Lagudah, 2011; Herrera-Foessel et al., 2014; Kalia et al., 2017). При введении доминантных генов *Lr34* и *Lr67* в восприимчивые сорта пшеницы снижается степень поражения растений не только бурой ржавчиной, но и желтой, стеблевой ржавчинами, мучнистой росой, происходит отмирание тканей (некроз) кончиков и краев флаговых листьев (Ledesma-Ramirez et al., 2018). У растений с *Lr34* повышается также степень устойчивости к вирусу желтой карликовости ячменя.

Для мягкой пшеницы донорами названных выше генов были как сами прародительские формы с геномом D, так и образцы *Ae. tauschii*, от которых эффективные аллели *Lr21=Lr40*, *Lr22a*, *Lr32*, *Lr39=Lr41*, *Lr42* были переданы мягкой пшенице путем прямого скрещивания (Cox et al., 1994; Qiu et al., 2007; Aktar-Uz-Zaman et al., 2017). Показано, что образцы *Ae. tauschii*, представленные в *ex situ*-коллекциях различных стран мира, обладают определенным запасом новых генов как расоспецифической, так и нерасоспецифической устойчивости. Расоспецифическую устойчивость проявляют преимущественно образцы из Ирана и Азербайджана, в то время как долговременная устойчивость встречается у образцов по всему ареалу вида (Kolesova, Tyryshkin 2012; Innes, Kerber, 1994; Gill B.S. et al., 2008; Kalia et al., 2017).

Козэволюция *P. triticina* и его растений-хозяев – видов пшеницы и эгилопс – в процессе доместикиции пшениц, несомненно, предопределила генетическую дивергенцию гриба. Популяции возбудителя, развивающиеся на *Ae. tauschii* и разных видах пшеницы, различаются. При этом по признаку вирулентности и микросателлитным локусам изоляты с *Ae. tauschii* обнаруживали сходство с изолятами мягкой пшеницы и других гексаплоидных пшениц и существенно отличались от изолятов с тетраплоидных и диплоидных видов пшеницы (Gulyaeva et al., 2016).

Гены ювенильной устойчивости, эффективные на протяжении всего периода вегетации растений, по-видимому, присутствуют у к-65495; его родословная – [DOY 1 / *Ae. tauschii* (WX511)]. У этого образца не обнаружены продукты амплификации, указывающие на присутствие генов *Lr21=Lr40*, *Lr22a* и *Lr39=Lr41*, а фитопатологическим тестом не выявлен ген *Lr23*. Очевидно, данный образец содержит другой(ие) ген(ы) устойчивости к этому фитопатогену.

При инокуляции проростков образцов к-65490 [DVERD 2 / *Ae. tauschii* (WX221)], к-65509 [SNIPE / YAV79 // DACK / TEAL / 3 / *Ae. tauschii* (WX877, TA2450)] и к-65513 [CETA / *Ae. tauschii* (WX174)] популяциями *P. triticina* из различных регионов России реакции растений варьировали от умеренно устойчивых до иммунных. У образцов к-65490 и к-65513 были выявлены продукты амплификации, свидетельствующие о наличии у них гена

Lr21=Lr40. Согласно родословной, донором генома D для к-65509 был образец *Ae. tauschii* TA2450. Ранее от этого образца в мягкую пшеницу был передан ген устойчивости *Lr42*, картированный в дистальном районе хромосомы 1DS. Ген *Lr42* активно используется в селекции в США, присутствует в родословных высокоурожайных и устойчивых к грибным инфекциям сортов CIMMYT (Gill H.S. et al., 2019). Возможно, выявленная нами устойчивость к-65509 к различным популяциям *P. triticina* обусловлена геном *Lr42* и/или другим неизвестным геном (генами).

Образцы к-65488 [ALTAR 84 / *Ae. tauschii* (WX220, TA2470), к-65489 [D67.2 / P66.270 // *Ae. tauschii* (WX220)] и к-65517 [CETA / *Ae. tauschii* (WX1027)], проявившие устойчивость к отдельным популяциям возбудителя бурой ржавчины на стадии проростков и высокую устойчивость взрослых растений в оба года изучения, имели разные гены расоспецифической устойчивости. Так, у к-65488 обнаружен ген *Lr21=Lr40*, к-65489 – *Lr23*, к-65517 – *Lr21=Lr40*, *Lr23* и *Lr39=Lr41*. При изучении устойчивости взрослых растений Р. В. Ram et al. (2005) скрестили СГП 4552-18 (= Syn.18; = к-65489) с местным восприимчивым сортом 'Agra' и показали, что возрастная устойчивость этого образца в F₃ контролируется двумя дубликатными доминантными генами. Не исключено, что у всех трех образцов имеются также гены возрастной устойчивости. Следует отметить, что к-65488 и к-65489 были созданы с участием одного и того же образца *Ae. tauschii* – WX220. Аналогично одну и ту же отцовскую форму имели образцы к-65517 и к-65516 [DVERD 2 / *Ae. tauschii* (WX1027)], при этом к-65516 был устойчивым на стадии взрослого растения.

Высокую возрастную устойчивость к бурой ржавчине и восприимчивость на стадии проростков проявил образец к-65487 [ALTAR 84 / *Ae. tauschii* (WX219, TA2465)]. У него нами выявлен ген ювенильной устойчивости *Lr39=Lr41*. Известно, что у твердой пшеницы 'Altar 84' имеется также эффективный ген *Lr23* (2BS), который обеспечивает устойчивость в комбинации с другими генами (Chhetri et al., 2017). Однако у СГП он может не проявляться из-за наличия супрессора *SuLr23* (хромосома 2DS), специфичного для этого гена и, предположительно, являющегося его ортологом (Kolmer, 1996; Nelson et al., 1997; Aktar-Uz-Zaman et al., 2017). Фитопатологическим тестом мы не обнаружили *Lr23* у к-65484 [ALTAR 84 / *Ae. tauschii* (WX192)] и к-65488, имеющих в родословных 'Altar 84'. По-видимому, участвующие при создании СГП образцы *Ae. tauschii* содержали ген-супрессор в хромосоме 2D. К этой же группе нами отнесен образец к-65496 [68.111 / RGB-U // WARD / 3 / *Ae. tauschii* (WX629)], у которого выявлены маркеры генов *Lr21=Lr40* и *Lr39=Lr41*, а по данным V. Mohler et al. (2020), в хромосоме 5DL имеется новый доминантный ген *LrSyn137*, находящийся на расстоянии 5,6 сМ от маркера RGA567-5 гена *Lr1*.

Источником новых генов возрастной устойчивости к бурой ржавчине с большой вероятностью является образец к-65508 [SNIPE / YAV79 // DACK / TEAL / 3 / *Ae. tauschii* (WX700)]: он был высокоустойчивым в поле и содержит ген ювенильной устойчивости *Lr39=Lr41*. Следует отметить, что образцы к-65498 [CROC 1 / *Ae. tauschii* (WX879, TA2452)], к-65499 [68.111 / RGB-U // WARD / 3 / FGO / 4 / RAB1 / 5 / *Ae. tauschii* (WX882, TA2455)] и к-65503 [LCK59.61 / *Ae. tauschii* (WX313, TA2460)] также содержали ген *Lr39=Lr41*, но проявили среднюю устойчивость к бурой ржавчине на стадии проростков и взрослого растения. При исследовании в Канзасском универси-

тете (США) образцов *Ae. tauschii* TA2452, TA2455, TA2460 – доноров генома D для изученных СГП было показано, что на стадии взрослого растения они устойчивы к преобладающему числу рас возбудителя бурой ржавчины (*Kalia*, 2015). Из них TA2452 и TA2455 отнесены к subsp. *stragulata* и происходят из Ирана, а TA2460 – к subsp. *tauschii* из Афганистана. Степень поражения еще одного образца, *Ae. tauschii* (TA2427) из Афганистана, принадлежащего subsp. *tauschii* и ставшего донором для к-65510 [ARLIN / *Ae. tauschii* (W283, TA2427)], варьировала, его характеризовали и как умеренно устойчивый, и как умеренно восприимчивый. В нашем исследовании у него не обнаружены эффективные аллели генов *Lr21=Lr40*, *Lr39=Lr41* и *Lr23*, но устойчивость проростков и взрослого растения была выше средней.

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о генетическом разнообразии образцов СГП по устойчивости к бурой ржавчине и наличию у них как известных, так и, возможно, новых генов устойчивости, потенциально полезных для использования в селекции мягкой пшеницы.

Анализ литературы по изученным образцам СГП показал, что многие из них устойчивы также к следующим возбудителям вредоносных болезней и насекомым-вредителям:

– мучнистой росы (*Blumeria graminis* (DC.) Speer f. sp. *tritici* March.), в фазе проростков и фазе взрослых растений: к-65495, к-65496, к-65499, к-65503, к-65506, к-65508, к-65509, к-65511, к-65515, к-65518 (Gul Kazi et al., 2011);

– темно-бурой пятнистости листьев (*Cochliobolus sativus* (S. Ito & Kurib.) Drechsler ex Dastur): к-65483 (Mujeeb-Kazi et al., 2007);

– желтой ржавчины (*Puccinia striiformis* West. f. sp. *tritici* Erikss.): к-65499, к-65500, к-65501, к-65514, к-65513, к-65488, к-65492, причем первые четыре образца на стадии проростков, а три последних – взрослого растения (Rizwan et al., 2007a, b; Gul et al., 2015);

– стеблевой ржавчины (*Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici* Erikss. et Henn.): к-65487, к-65488, к-65490, к-65491, к-65495, к-65496, к-65503, к-65504, к-65509, к-65514 (Jighly et al., 2016);

– септориоза листьев (*Septoria tritici* Berk. & M.F. Curtis): к-65483, к-65487, к-65488, к-65492, к-65495, к-65509, к-65511 (Mujeeb-Kazi et al., 2008; Das et al., 2016; Jighly et al., 2016);

– желтой пятнистости листьев (*Pyrenophora tritici-repentis* (Died.) Drechs.): к-65496, к-65497, к-65507, к-65512, к-65513 (Singh N. et al., 2008; Das et al., 2016; Jighly et al., 2016);

– фузариоза колоса (*Fusarium graminearum* Schwabe): к-65496, к-65503, к-65511 (Das et al., 2016);

– индийской (карнальской) головни (*Neovossia indica* (Mitra) Mundkur): к-65483, к-65496, к-65497, к-65500, к-65507, к-65511, к-65513 (Gul et al., 2015; Jighly et al., 2016);

– пирикулярриоза пшеницы (*Pyricularia oryzae* Br. & Cav., патотип *Triticum* (syn. *Magnaporthe oryzae* Catt.): к-65495, к-65503 и к-65514 (Cazal-Martínez et al., 2018);

– гессенской мухе (*Mayetiola destructor* Say): к-65483, к-65485, к-65486, к-65497, к-65503, к-65505, к-65514, к-65518 (Yu et al., 2012; El Bouhssini et al., 2013);

– вредной черепашке (*Eurygaster integriceps* Puton): к-65502, к-65509 (El Bouhssini et al., 2013);

– злаковой тле (*Schizaphis graminum* Rondani): к-65517 (Crespo-Herrera et al., 2019).

Заключение

Образцы СГП, включенные в коллекцию ВИР – источники устойчивости к *P. tritricina*. Они различаются по аллелям генов устойчивости *Lr21=Lr40*, *Lr22a*, *Lr39=Lr41*, локализованных в геноме D мягкой пшеницы, их комбинациям *Lr21=Lr40* и *Lr39=Lr41* или *Lr22a* и *Lr39=Lr41*, а также по аллелям гена *Lr23* (хромосома 2BS). Кроме того, по данным литературы, образцы к-65483, к-65487, к-65488, к-65495, к-65496, к-65503, к-65509, к-65511, к-65513, к-65514 устойчивы к трем и более болезням, а некоторые из них – и к насекомым-вредителям. Все они представляют большой потенциальный интерес для дальнейшего изучения и возможного использования в качестве исходного материала для селекции устойчивых сортов мягкой пшеницы, в том числе при создании сортов с групповой и комплексной устойчивостью. Для выяснения генетической природы устойчивости СГП к различным возбудителям болезней и контроля передачи эффективных аллелей генов устойчивости в мягкую пшеницу необходимо расширить исследования по их идентификации с использованием молекулярных маркеров.

Работа выполнена в рамках государственных заданий по тематическим планам:

ВИР, проект № 0662-2019-0006 «Поиск, поддержание жизнеспособности и раскрытие потенциала наследственной изменчивости мировой коллекции зерновых и крупяных культур ВИР для развития оптимизированного генбанка и рационального использования в селекции и растениеводстве»;

ВИЗР, проект № 0665-2019-0015 «Грибы-патогены экономически значимых растений в России: разнообразие, методы идентификации и мониторинга, взаимоотношения с растениями-хозяевами».

The research was performed within the frameworks of the State Tasks according to the theme plans of:

VIR, Project No. 0662-2019-0006 "Search for and viability maintenance, and disclosing the potential of hereditary variation in the global collection of cereal and groat crops at VIR for the development of an optimized genebank and its sustainable utilization in plant breeding and crop production";

VIZR, Project No. 0665-2019-0015 "Fungal pathogens of economically significant plants in Russia: diversity, methods of identification and monitoring, relationships with host plants".

References / Литература

- Aktar-Uz-Zaman M., Tuhina-Khatun M., Hanafi M.M., Sahebi M. Genetic analysis of rust resistance genes in global wheat cultivars: an overview. *Biotechnology and Biotechnological Equipment*. 2017;31(3):431-445. DOI: 10.1080/13102818.2017.1304180
- Cazal-Martínez C.C., Chávez A.R., Reyes-Caballero Y.M., Kohli M.M., Pérez-Estigarribia P.E. Evaluation of synthetic hexaploid wheats for resistance to Wheat Blast disease. *Revista Mexicana de Fitopatología*. 2018;37(1):35-49. DOI: 10.18781/R.MEX.FIT.1807-5
- Chhetri M., Bariana H., Wong D., Sohail Y., Hayden M., Bansal U. Development of robust molecular markers for marker-assisted selection of leaf rust resistance gene *Lr23* in common and durum wheat breeding programs.

- Molecular Breeding*. 2017;37(3):21. DOI: 10.1007/s11032-017-0628-6
- Chhuneja P., Garg T., Kumar R., Kaur S., Sharma A., Bains N.S. et al. Evaluation of *Aegilops tauschii* Coss. germplasm for agromorphological traits and genetic diversity using SSR loci. *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding*. 2010;70(4):328-338.
- Cox T.S., Raupp W.J., Gill B.S. Leaf rust-resistance genes *Lr41*, *Lr42*, and *Lr43* transferred from *Triticum tauschii* to common wheat. *Crop Science*. 1994;34(2):339-343. DOI: 10.2135/cropsci1994.0011183X003400020005x
- Crespo-Herrera L., Singh R.P., Reynolds M., Huerta-Espino J. Genetics of greenbug resistance in synthetic hexaploid wheat derived germplasm. *Frontiers in Plant Science*. 2019;10:782. DOI: 10.3389/fpls.2019.00782
- Das M.K., Bai G., Mujeeb-Kazi A., Rajaram S. Genetic diversity among synthetic hexaploid wheat accessions (*Triticum aestivum*) with resistance to several fungal diseases. *Genetic Resources Crop Evolution*. 2016;63(8):1285-1296. DOI: 10.1007/s10722-015-0312-9
- Dobrotvorskaya T.V., Martynov S.P., Chiliad N.N., Mitrofanova O.P. Catalogue of the VIR global collection. Issue 842. Wheat varieties and lines whose pedigrees include *Aegilops tauschii* Coss. St. Petersburg: VIR; 2017. [in Russian] (Добровторская Т.В., Мартынов С.П., Чикида Н.Н., Митрофанова О.П. Каталог мировой коллекции ВИР. Выпуск 842. Сорты и линии пшеницы, в родословные которых входит эгилопс Тауши (*Aegilops tauschii* Coss.). Санкт-Петербург: ВИР; 2017).
- Dorokhov D.B., Klocke E. A rapid and economic technique for RAPD analysis of plant genomes. *Russian Journal of Genetics*. 1997;33(4):443-450.
- El Bouhssini M., Ogbonnaya F.C., Chen M., Lhaloui S., Rihawi F., Dabbou A. Sources of resistance in primary synthetic hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) to insect pests: Hessian fly, Russian wheat aphid and Sun-pest in the fertile crescent. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2013;60(2):621-627. DOI: 10.1007/s10722-012-9861-3
- Fukuda K., Sakamoto S. Studies on unreduced gamete formation in hybrids between tetraploid wheats and *Aegilops squarrosa* L. *Hereditas*. 1992;116(3):253-255. DOI: 10.1111/j.1601
- Gill B.S., Huang L., Kuraparthy V., Raupp W.J., Wilson D.L., Friebe B. Alien genetic resources for wheat leaf rust resistance, cytogenetic transfer, and molecular analysis. *Australian Journal of Agricultural Research*. 2008;59(3):197-205. DOI: 10.1071/AR07315
- Gill H.S., Li C., Sidhu J.S., Liu W., Wilson D., Bai G. et al. Fine mapping of the wheat leaf rust resistance gene *Lr42*. *International Journal of Molecular Sciences*. 2019;20(10):2445. DOI: 10.3390/ijms20102445
- Gul A., Rasheed A., Afzal F., Napar A.A., Ali A., Jamil M. et al. Characterization of synthetic hexaploid derived from same *Aegilops tauschii* accessions and different durum cultivars. *Cytologia*. 2015;80(4):427-440. DOI: 10.1508/cytologia.80.427
- Gul Kazi A., Rasheed A., Bashir F., Bux H., Napar A.A., Mujeeb-Kazi A. Evaluation of Elite-1 synthetic hexaploid germ plasm for various phenological, molecular, and disease attributes. *Annual Wheat Newsletter*. 2011;57:83-92.
- Gulyaeva E.I., Shaydayuk E.L., Goncharov N.P., Akhmetova A., Abdullaev K.M., Belousova M.H. et al. Virulence of *Puccinia triticina* on *Triticum* and *Aegilops* species. *Australasian Plant Pathology*. 2016;45(2):155-163. DOI: 10.1007/s13313-016-0395-6
- Herrera-Foessel S.A., Singh R.P., Lillemo M., Huerta-Espino J., Bhavani S., Singh S. et al. *Lr67/Yr46* confers adult plant resistance to stem rust and powdery mildew in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*. 2014;127(4):781-789. DOI: 10.1007/s00122-013-2256-9
- Jighly A., Alagu M., Makdis F., Singh M., Singh S., Emebiri L.C. et al. Genomic regions conferring resistance to multiple fungal pathogens in synthetic hexaploid wheat. *Molecular Breeding*. 2016;36(9):127. DOI: 10.1007/s11032-016-0541-4
- Innes R.L., Kerber E.R. Resistance to wheat leaf rust and stem rust in *Triticum tauschii* and inheritance in hexaploid wheat of resistance transferred from *T. tauschii*. *Genome*. 1994;37(5):813-822. DOI: 10.1139/g94-116
- Kalia B., Wilson D.L., Bowden R.L., Singh R.P., Gill B.S. Adult plant resistance to *Puccinia triticina* in a geographically diverse collection of *Aegilops tauschii*. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2017;64(5):913-926. DOI: 10.1007/s10722-016-0411-2
- Khakimova A.G., Gubareva N.K., Koshkin V.A., Mitrofanova O.P. Genetic diversity and breeding value of synthetic hexaploid wheat introduced into the VIR collection. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2019;23(6):738-745. [in Russian] (Хакимова А.Г., Губарева Н.К., Кошкин В.А., Митрофанова О.П. Генетическое разнообразие и селекционная ценность синтетической гексаплоидной пшеницы, привлеченной в коллекцию ВИР. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2019;23(6):738-745). DOI: 10.18699/VJ19.548
- Khakimova A.G., Pyukkenen V.P., Dulneva N.D., Shestobitov V.V., Gubareva N.K., Martynenko N.M., Mitrofanova O.P. Catalogue of the VIR global collection. Issue 870. Wheat. Synthetic hexaploid wheat: descriptions of the 36 accessions from CIMMYT acquired by the VIR collection (passport data, morphological descriptions, commercially valuable traits, identification by gliadin spectra). St. Petersburg: VIR; 2018. [in Russian] (Хакимова А.Г., Пюккенен В.П., Дульнева Н.Д., Шестобитов В.В., Губарева Н.К., Мартыненко Н.М., Митрофанова О.П. Каталог мировой коллекции ВИР. Выпуск 870. Пшеница. Синтетическая гексаплоидная пшеница: характеристика 36 образцов из СИММИТ, привлеченных в коллекцию ВИР (паспортные данные, морфологическое описание, хозяйственно ценные признаки, регистрация по спектрам глиадина). Санкт-Петербург: ВИР; 2018).
- Kishii M. An update of recent use of *Aegilops* species in wheat breeding. *Frontiers in Plant Science*. 2019;10:585. DOI: 10.3389/fpls.2019.00585
- Kolesova M.A., Tyryshkin L.G. Genetic control of effective juvenile resistance to foliar diseases in *Aegilops tauschii* Coss. samples. *Russian Agricultural Sciences*. 2012;6:27-30. [in Russian] (Колесова М.А., Тырышкин Л.Г. Генетический контроль эффективной ювенильной устойчивости образцов *Aegilops tauschii* Coss. к листовым болезням. *Доклады Российской академии сельскохозяйственных наук*. 2012;6:27-30).
- Kolmer J.A. Genetics of resistance to wheat leaf rust. *Annual Review of Phytopathology*. 1996;34(1):435-455. DOI: 10.1146/annurev.phyto.34.1.435
- Lagudah E.S. Molecular genetics of race non-specific rust resistance in wheat. *Euphytica*. 2011;179(1):81-91. DOI: 10.1007/s10681-010-0336-3
- Ledesma-Ramirez L., Solis-Moya E., Ramirez-Pimentel J.G., Dreisigacker S., Huerta-Espino J., Aguirre-Mancilla C.L. et al. Relationship between the number of partial resistance genes and the response to leaf rust

- in wheat genotypes. *Chilean Journal of Agricultural Research*. 2018;78(3):400-408. DOI: 10.4067/S0718-58392018000300400
- Mains E.B., Jackson H.S. Physiologic specialization in the leaf rust of wheat *Puccinia triticina* Erikss. *Phytopathology*. 1926;16(2):89-120.
- Majka M.M., Kwiatek M.T., Majka J., Wisniewska H. *Aegilops tauschii* accessions with geographically diverse origin show differences in chromosome organization and polymorphism of molecular markers linked to leaf rust and powdery mildew resistance genes. *Frontiers in Plant Science*. 2017;8:1149. DOI: 10.3389/fpls.2017.01149
- Marcussen T., Sandve S.R., Heier L., Spannagl M., Pfeifer M., Kjetill S.J. et al. Ancient hybridizations among the ancestral genomes of bread wheat. *Science*. 2014; 345(6194):1250092. DOI: 10.1126/science.1250092
- 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.*). *Russian Journal of Genetics*. 2015;51(9):855-862. DOI: 10.1134/S1022795415090070
- McIntosh R.A., Yamazaki Y., Dubcovsky J., Rogers J., Morris C., Appels R., Xia X.C. Catalogue of gene symbols for wheat. In: *Proceedings of the 12th International Wheat Genetics Symposium, 8-13 September 2013, Yokohama, Japan*. Springer Open; 2013. Available from: <https://wheat.pw.usda.gov/GG2/Triticum/wgc/2013/GeneCatalogueIntroduction.pdf> [accessed Feb. 3, 2021].
- Methods of breeding and assessment of wheat and barley resistance to major diseases in CMEA countries. Prague; 1988. [in Russian] (Методы селекции и оценки устойчивости пшеницы и ячменя к основным болезням в странах – членах СЭВ. Прага; 1988).
- Mikhailova L.A., Gulyaeva E.I., Mironenko N.V. Methods for studying the structure of populations of the leaf rust causative agent (Metody issledovaniy struktury populyatsii vzbuditelya buroy rzhavchiny pshenitsy). In: *Collection of plant protection guidelines (Sbornik metodicheskikh rekomendatsiy po zashchite rasteniy)*. St. Petersburg: VIZR; 1998. p.105-126. [in Russian] (Михайлова Л.А, Гультяева Е.И., Мироненко Н.В. Методы исследований структуры популяции возбудителя бурой ржавчины пшеницы. В кн.: *Сборник методических рекомендаций по защите растений*. Санкт-Петербург: ВИЗР; 1998. С.105-126).
- Mohler V., Schmolke M., Zeller F.J., Hsam S.L.K. Genetic analysis of *Aegilops tauschii*-derived seedling resistance to leaf rust in synthetic hexaploid wheat. *Journal of Applied Genetics*. 2020;61(2):163-168. DOI: 10.1007/s13353-020-00541-z
- Mujeeb-Kazi A., Gul A., Ahmad I., Farooq M., Rizwan S., Bux H. et al. *Aegilops tauschii*, as a spot blotch (*Cochliobolus sativus*) resistance source for bread wheat improvement. *Pakistan Journal of Botany*. 2007;39(4):1207-1216.
- Mujeeb-Kazi A., Gul A., Farooq M., Rizwan S., Ahmad I. Rebirth of synthetic hexaploids with global implications for wheat improvement. *Australian Journal of Agricultural Research*. 2008;59(5):391-398. DOI: 10.1071/AR07226
- Naghavi M.R., Aghaei M.J., Taleei A.R., Omid M., Mozafari J., Hassani M.E. Genetic diversity of the D-genome in *T. aestivum* and *Aegilops* species using SSR markers. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2009;56(4):499-506. DOI: 10.1007/s10722-008-9381-3
- Naghavi M.R., Mardi M. Characterization of genetic variation among accessions of *Aegilops tauschii*. *Asia-Pacific Journal of Molecular Biology and Biotechnology*. 2010;18(1):93-96.
- Naghavi M.R., Mardi M., Pirseyedi S.M., Kazemi M., Potki P., Ghffari M.R. Comparison of genetic variation among accessions of *Aegilops tauschii* using AFLP and SSR markers. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2007;54(2):237-240. DOI: 10.1007/s10722-006-9143-z
- Nelson J.C., Singh R.P., Autrique J.E., Sorrells M.E. Mapping genes conferring and suppressing leaf rust resistance in wheat. *Crop Science*. 1997;37(6):1928-1935. DOI: 10.2135/cropsci1997.0011183X003700060043x
- Peterson R.F., Campbell A.B., Hannah A.E. A diagrammatic scale for estimating rust intensity on leaves and stems of cereals. *Canadian Journal of Research*. 1948;26(5):496-500. DOI: 10.1139/cjr48c-033
- Prazak R. The role of *Aegilops* species in the origin and improvement of common wheat. *Acta Agrobotanica*. 2013; 66(4):7-14. DOI: 10.5586/aa.2013.046
- Qin P., Lin Y., Hu Y., Liu K., Mao S., Li Z. et al. Genome-wide association study of drought-related resistance traits in *Aegilops tauschii*. *Genetics and Molecular Biology*. 2016;39(3):398-407. DOI: 10.1590/1678-4685-GMB-2015-0232
- Qiu J.W., Schürch A.C., Yahiaoui N., Dong L.L., Fan H.J., Zhang Z.J. et al. Physical mapping and identification of a candidate for the leaf rust resistance gene *Lr1* of wheat. *Theoretical and Applied Genetics*. 2007;115(2):159-168. DOI: 10.1007/s00122-007-0551-z
- Ram R.B., Singh S.S., Lal Ahamed M., Sharma J.B. Genetic analysis for adult plant resistance to leaf rust in synthetic hexaploid wheats derived from *Triticum turgidum* (AABB) × *T. tauschii* (DD). *Indian Phytopathology*. 2005;58(2):149-152.
- Rizwan S., Ahmad I., Ashraf M., Mirza J.I., Sahi G.M., Atiqur-Rahman R. et al. Evaluation of synthetic hexaploid wheats (*Triticum turgidum* L. × *Aegilops tauschii* L.) and their durum parents for stripe rust (*Puccinia striiformis* Westend. f. sp. *tritici* Eriksson) resistance. *Revista Mexicana de Fitopatologia*. 2007a;25(2):152-160.
- Rizwan S., Ahmad I., Ashraf M., Sahi G.M., Mirza J.I., Ratto A. et al. New sources of wheat yellow rust (*Puccinia striiformis* f. *tritici*) seedling resistance. *Pakistan Journal of Botany*. 2007b;39(2):595-602.
- Rosyara U., Kishii M., Payne T., Sansaloni C.P., Singh R.P., Braun H.J. et al. Genetic contribution of synthetic hexaploid wheat to CIMMYT's spring bread wheat breeding germplasm. *Scientific Reports*. 2019;9(1):12355. DOI: 10.1038/s41598-019-47936-5
- Schneider A., Molnár I., Molnár-Láng M. Utilization of *Aegilops* (goatgrass) to widen the genetic diversity of cultivated wheat. *Euphytica*. 2008;163(1):1-19. DOI: 10.1007/s10681-007-9624-y
- Singh N., Wu S., Twari V., Sehgal S., Raupp J., Wilson D. et al. Genomic analysis confirms population structure and identifies inter-lineage hybrids in *Aegilops tauschii*. *Frontiers in Plant Science*. 2019;10:9. DOI: 10.3389/fpls.2019.00009
- Singh P.K., Mergoum M., Ali S., Adhikari T.B., Hughes G.R. Genetic analysis of resistance to *Pyrenophora tritici-repentis* races 1 and 5 in tetraploid and hexaploid wheat. *Phytopathology*. 2008;98(6):702-708. DOI: 10.1094/PHYTO-98-6-0702
- Sohail Q., Shehzad T., Kilian A., Eltayeb A.E., Tanaka H., Tsujimoto H. Development of diversity array technology (DART) markers for assessment of population structure and diversity in *Aegilops tauschii*. *Breeding Science*. 2012;62(1):38-45. DOI: 10.1270/jsbbs.62.38

- Takumi S., Nishioka E., Morihito H., Kawahara T., Matsuoka Y. Natural variation of morphological traits in wild wheat progenitor *Aegilops tauschii* Coss. *Breeding Science*. 2009;59(5):579-588. DOI: 10.1270/jsbbs.59.579
- van Slageren M.W. Wild wheats: a monograph of *Aegilops* L. and *Amblyopyrum* (Jaub. & Spach) Eig (Poaceae). Wageningen: Agricultural University; Aleppo: ICARDA; 1994.
- Wang J., Luo M.C., Chen Z., You F.M., Wei Y., Zheng Y. et al. *Aegilops tauschii* single nucleotide polymorphisms shed light on the origins of wheat D-genome genetic diversity and pinpoint the geographic origin of hexaploid wheat. *New Phytologist*. 2013;198(3):925-937. DOI: 10.1111/nph.12164
- Yu G.T., Wang T., Anderson K.M., Harris M.O., Cai X., Xu S.S. Evaluation and haplotype analysis of elite synthetic hexaploid wheat lines for resistance to Hessian fly. *Crop Science*. 2012;52(2):752-763. DOI: 10.2135/cropsci2011.05.0290
- Yuan B., Cao X., Lv A. Gene introgression from common wheat into *Aegilops* L. *Saudi Journal of Biological Sciences*. 2017;24(4):813-816. DOI: 10.1016/j.sjbs.2016.05.016
- Zhang L.Q., Yan Z.H., Dai S.F., Chen Q.J., Yuan Z.W., Zheng Y.L. et al. The crossability of *Triticum turgidum* with *Aegilops tauschii*. *Cereal Research Communications*. 2008;36(3):417-427. DOI: 10.1556/CRC.36.2008.3.6
- Zhao L., Ning S., Yi Y., Zhang L., Yuan Z., Wang J. et al. Fluorescence in situ hybridization karyotyping reveals the presence of two distinct genomes in the taxon *Aegilops tauschii*. *BMC Genomics*. 2018;19:3. DOI: 10.1186/s12864-017-4384-0

Прозрачность финансовой деятельности / The transparency of financial activities

Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The authors declare the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования / How to cite this article

Хакимова А.Г., Гултыяева Е.И., Митрофанова О.П. Устойчивость синтетической гексаплоидной пшеницы к возбудителю бурой ржавчины. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2021;182(3):125-136. DOI:10.30901/2227-8834-2021-3-125-136

Khakimova A.G., Gulytaeva E.I., Mitrofanova O.P. Resistance of synthetic hexaploid wheat to the leaf rust pathogen. Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2021;182(3):125-136. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-125-136

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы / The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация / Additional information

Полные данные этой статьи доступны / Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2021-3-125-136>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы / The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Авторы одобрили рукопись / The authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

ORCID

Gulytaeva E.I. <https://orcid.org/0000-0001-7948-0307>