

# ХАРАКТЕРИСТИКА УСТОЙЧИВОСТИ ПЕРСПЕКТИВНЫХ ОБРАЗЦОВ ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ К ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫМ БОЛЕЗНЯМ

Рсалиев А. С.<sup>1</sup>, Гульятыева Е. И.<sup>2</sup>, Шайдаюк Е. Л.<sup>2</sup>,  
Коваленко Н. М.<sup>2</sup>, Молдажанова Р. А.<sup>1</sup>,  
Пахратдинова Ж. У.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Научно-исследовательский институт проблем биологической безопасности,  
080409, Казахстан, Жамбылская область, Кордайский район,  
пос. Гвардейский;

✉ aralbek@mail.ru

<sup>2</sup>Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений,  
196608, Россия, Санкт-Петербург, Пушкин, ш. Подбельского, д. 3;

✉ eigulyaeva@gmail.com

Листостебельные болезни (ржавчина и пятнистости) являются вредоносными для яровой пшеницы во всех зонах ее возделывания. Выращивание устойчивых сортов – экологически безопасный способ защиты. Целью исследований являлась комплексная оценка 44 перспективных образцов яровой мягкой пшеницы по устойчивости к листостебельным болезням и идентификация у них генов *Lr* и *Sr*. Изучаемый материал был получен из Казахстанско-Сибирской сети улучшения яровой пшеницы (КАСИБ) в 2017 и 2018 гг. Полевые оценки устойчивости к бурой и стеблевой ржавчине, септориозу и пиренофорозу проводили в Южном Казахстане на инфекционном участке НИИ проблем биологической безопасности. В лабораторных условиях оценили проростковую устойчивость образцов пшеницы к пиренофорозу, бурой и стеблевой ржавчине. С использованием фитопатологического теста и молекулярных маркеров проведена идентификация генов *Lr* и *Sr*. В результате полевой оценки отобраны две линии (Лют. KS 14/09-2 и СПЧС 69), с высокоэффективной групповой устойчивостью к ржавчине и пятнистостям. С использованием молекулярных маркеров у линии Лют. KS14/09-2 определены кластер генов *Lr34/Sr57/Yr18/Pm38*, ген *Lr1*, а также пшенично-ржаная транслокация 1BL.1RS, несущая гены *Lr26/Sr31/Yr9/Pm8*. У линии СПЧС 69 выявлена транслокация от пырея с высокоэффективными генами устойчивости к стеблевой (*Sr24*) и бурой (*Lr24*) ржавчине и транслокация 1AL.1RS от ржи с комплексом эффективных генов устойчивости к грибным болезням и вредителям. Устойчивость к септориозу и пиренофорозу показали линии Лют. 393/05, Лют. 2028, Лют. 261, Лют. 1103, Лют. 22-17, Лют. 37-17, л 4-10-16, Степная 245, к бурой и стеблевой ржавчине – сорта ОмГАУ-100, Элемент 22 и Силач. С использованием молекулярных маркеров выявлено умеренное разнообразие изученных образцов по генам устойчивости. У них выявлены гены *Lr1*, *Lr9*, *Lr10*, *Lr19/Sr25*, *Lr24/Sr24*, *Lr26/Sr31/Yr9/Pm8*, *Lr34/Sr57/Yr18/Pm38*, *Lr37/Sr38/Yr17*, встречающиеся по отдельности или в разных сочетаниях. Данный материал может быть рекомендован для использования в селекции пшеницы на устойчивость к болезням.

**Ключевые слова:** *Triticum aestivum*, бурая и стеблевая ржавчина, пиренофороз, септориоз, устойчивость, *Lr*-, *Sr*-гены, молекулярный скрининг.

**Прозрачность финансовой деятельности / The transparency of the financial activities** Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

**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/10.30901/2658-6266-2019-2-14-23>

**Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы / The journal's opinion is neutral to the presented materials, the author, and his or her employer**

**Все авторы одобрили рукопись / All authors approved the manuscript**

**Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest**

CHARACTERISTIC OF PERSPECTIVE COMMON  
SPRING WHEAT ACCESSIONS FOR RESISTANCE  
TO FOLIAR DISEASES

Rsaliev A. S.<sup>1</sup>, Gulyaeva E. I.<sup>2</sup>,  
Shaydayuk E. L.<sup>2</sup>, Kovalenko N. M.<sup>2</sup>,  
Moldazhanova R. A.<sup>1</sup>, Pahratdinova Z. U.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Research Institute for Biological Safety Problems, Gvardeisky Village,  
Kordaiskiy District, Zhambyl Province 080409, Kazakhstan;  
✉ aralbek@mail.ru

<sup>2</sup>All-Russian Institute of Plant Protection, Russia 3 Podbelskoko Shosse,  
St. Petersburg-Pushkin 196608, Russia;  
✉ eigulyaeva@gmail.com

Leaf and stem diseases (rusts and blotches) are harmful to spring wheat in all areas of its cultivation. The use of resistant varieties is an environmentally safe way of protection. The objective of the present study was to comprehensively evaluate leaf and stem disease resistance in 44 promising cultivars of soft spring wheat, as well as to identify *Lr* and *Sr* genes in them. The accessions were obtained from the Kazakhstan-Siberian Spring Wheat Improvement Network (KASIB) in 2017 and 2018. Wheat resistance to leaf and stem rust, to septoriosis and to tan spot was evaluated in field conditions in Southern Kazakhstan (infection plot at the Research Institute for Biological Safety Problems). Wheat seedlings resistance to septoriosis, leaf and stem rust was evaluated under laboratory conditions. The *Lr* and *Sr* genes were identified using a phytopathological test and molecular markers. Field studies resulted in selection of two lines, Lut. KS 14/09-2 and SPCHS 69, with highly effective group resistance to rusts and blotches. By using molecular markers, the gene cluster *Lr34/Sr57/Yr18/Pm38*, *Lr1* gene, and wheat-rye translocation 1BL.1RS carrying genes *Lr26/Sr31/Yr9/Pm8* were detected in Lut. KS 14/09-2. A translocation from wheatgrass with highly effective genes of resistance to stem (*Sr24*) and leaf (*Lr24*) rusts, as well as 1AL.1RS translocation from rye with a complex of effective genes of resistance to fungous diseases and pests were detected in the line SPCHS 69. Eight wheat lines (Lut. 393/05, Lut. 2028, Lut. 261, Lut. 1103, Lut. 22-17, Lut. 37-17, line 4-10-16, Stepnaya 245) appeared to be resistant to *Stagonospora nodorum* blotch and tan spot; and four varieties (OmGAU-100, Element 22, Stolypinskaya 2, and Silach) demonstrated resistance to leaf and stem rust. The molecular marker analysis showed moderate genetic diversity of the studied collection in terms of resistance genes. The genes *Lr1*, *Lr9*, *Lr10*, *Lr19/Sr25*, *Lr24/Sr24*, *Lr26/Sr31/Yr9/Pm8*, *Lr34/Sr57/Yr18/Pm38*, *Lr37/Sr38/Yr17*, both separately and in different combinations, were detected in the tested accessions. The evaluated material may be recommended for the use in wheat breeding for disease resistance in Russia and in Kazakhstan.

**Key words:** *Triticum aestivum*, leaf and stem rust, tan spot, septoriosis, resistance, *Lr*, *Sr* genes, molecular screening.

**Для цитирования:** Рсалиев А. С., Гульятыева Е. И., Шайдаюк Е. Л., Коваленко Н. М., Молдажанова Р. А., Пахратдинова Ж. У. Характеристика устойчивости перспективных образцов яровой мягкой пшеницы к листостебельным болезням. *Биотехнология и селекция растений*. 2019;2(2):14-23. DOI: 10.30901/2658-6266-2019-2-14-23

**For citation:** Rsaliev A. S., Gulyaeva E. I., Shaydayuk E. L., Kovalenko N. M., Moldazhanova R. A., Pahratdinova Z. U. Characteristic of perspective common spring wheat accessions for resistance to foliar diseases. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2019;2(2):14-23. (In Russ.) DOI: 10.30901/2658-6266-2019-2-14-23

Рсалиев А. С. orcid.org/0000-0002-9921-6076  
Гульятыева Е. И. orcid.org/0000-0001-7948-0307  
Шайдаюк Е. Л. orcid.org/0000-0003-3266-6272  
Коваленко Н. М. orcid.org/0000-0001-9577-8816  
Молдажанова Р. А. orcid.org/0000-0003-2173-3441  
Пахратдинова Ж. У. orcid.org/0000-0003-3142-3885

УДК 633.11:632.938  
Поступила: 30.04.2019  
Принята: 11.07.2019

## Введение

Яровая пшеница – одна из основных зерновых культур в России и Казахстане. Урожайность коммерческих сортов значительно варьирует по годам, что вызвано неблагоприятными погодными условиями и поражением болезнями. Листостебельные болезни, к которым относится бурая (возбудитель *Puccinia triticina* Erikss.) и стеблевая ржавчина (*Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici* Erikss. et Henn.), септориоз (*Parastagonospora nodorum* (Berk.) Quaedvl., Verkley & Crous (= *Septoria nodorum* Berk.), и пиренофороз (синоним желтая пятнистость) (*Pyrenophora tritici-repentis* (Died.) Drechsler), являются наиболее вредоносными для яровой пшеницы во всех зонах ее выращивания (Koysybaev et al., 2017; Sanin, 2012). В период 2001–2016 гг. в Казахстане эпифитотийное развитие бурой ржавчины по отдельности или в комплексе с септориозом наблюдали 8 раз. Допущенные к использованию сорта пшеницы показали высокую восприимчивость к обеим болезням. Потери зерна составляли более 20% (Koysybaev et al., 2017).

Создание и использование устойчивых сортов – экологически безопасный способ защиты пшеницы от болезней. В последнее десятилетие в России отмечен очевидный прогресс в создании новых сортов пшеницы, в том числе и устойчивых к болезням (Bespalova et al., 2017). Для успешной иммуногенетической защиты значимость представляет разнообразие сортов. Выращивание генетически однородных сортов в регионах, относящихся к единой эпидемиологической зоне, предопределяет быструю потерю их устойчивости. Подтверждением этому является потеря эффективности гена *Lr26* на Северном Кавказе в 1970 годах, гена *Lr19* в Поволжье в 1990 годах и гена *Lr9* в Западной Сибири и на Урале в 2000-х годах (Sibikeev, Kurnov, 2007; Meshkova et al., 2008).

В целях повышения результативности селекционных

программ в России и Казахстане в 1999 г. была создана Казахстанско-Сибирская сеть улучшения яровой пшеницы (КАСИБ), в которую вошли ведущие научные учреждения. В рамках данной организации проводится изучение и обмен перспективным селекционным материалом. Многие образцы пшеницы, изучаемые в КАСИБ, в дальнейшем внедряются в производство и используются в селекционных программах. Для предотвращения генетической эрозии, приводящей к быстрой потере эффективности используемых генов, необходим детальный скрининг нового материала. Он должен включать идентификацию генов с использованием молекулярных маркеров и оценку устойчивости образцов в фазах проростков и взрослых растений. В результате фитопатологического анализа уточняется тип устойчивости (ювенильная, возрастная) и эффективность идентифицированных генов. В современный период для маркер-опосредованной селекции (MAC) пшеницы предложен достаточный набор молекулярных маркеров, но большая часть из них позволяет провести идентификацию генов устойчивости к болезням, вызываемым облигатными патогенами – бурой (*Lr*), стеблевой (*Sr*) и желтой (*Yr*) ржавчине, а также мучнистой росе (*Pm*) (<https://maswheat.ucdavis.edu>).

Целью данных исследований являлась комплексная оценка перспективных образцов яровой мягкой пшеницы КАСИБ по устойчивости к листостебельным болезням и идентификация у них генов *Lr* и *Sr*.

## Материалы и методы

Материал исследований включал 12 новых сортов и 32 перспективных линии яровой мягкой пшеницы российской и казахстанской селекции, которые были получены из КАСИБ в 2017–2018 гг. Характеристика данного материала представлена в таблице 1.

Таблица 1. Характеристика изучаемого материала

Table 1. Characteristic of the studied material

№ п/п	Образец Accession	Родословная Pedigree КАЗАХСТАН	Оригинатор Origin
1.	Степная 245	Stepnaya 16/Berkut//Aktube 39	Актюбинская СХОС
2.	Степная 253	Лютесценс С-2207/Степная 60	
3.	Степная 259	Саратовская 29/Степная 62	
4.	ГВК 2127	ВК 4583 (ГВК 1860-12)/Целинная 3с	ВКНИИСХ
5.	ГВК 2161	ВК 4450 (Лют 20/Лада)	
6.	Лют. 857	Омская 18/Лютесценс 32	КазНИИЗиР
7.	Лют. 932	Эритроспермум 287/Казахстанская 17	
8.	Лют. 248/01	Эритроспермум 893/Целиноградка	КазНИИ ЗХ
9.	Лют. 393/05	Карабалыкская 90/90-6	
10.	Линия 4-10-16	Молодежная/Мироновская 808	Карабалыкский СХОС
11.	Линия 22 ЧС	(Lut 424/4/Milan/Sha7/3/CROC_1/Ae.squar (224))/Opata/5/Gle)	
12.	Лют. 48-204-03	Лютесценс 4 Башкирская 20	

№ п/п	Образец Accession	Родословная Pedigree	Оригинатор Origin
13.	Лют. 2028	Лютесценс 253-93-4/Караганднская 21	Карагандинский НИИРиС
14.	Лют. 2102	Лютесценс 1085/Омская 18	
15.	Лют. 30	Павлодарская 93/WH007850ZAK(WA 7850)	Павлодарский НИИСХ
16.	Лют. 65	Лютесценс 44/ЮК-3 (Корея)	
17.	Лют. 261	Лютесценс 337-77-44/Мироновская 808 (РНВ)	
РОССИЯ			
18.	Лют. 1103	Светланка/Александрина	Алтайский НИИСХ
19.	Эритр. 1119	Омская 28/Саратовская 71	
20.	Лют. 8-108-1	И.о. СПЧС 8 №108	Курганский НИИСХ
21.	Лют. 22-17	Терция/Жигулевская	
22.	Лют. 37-17	Любава 2/Прохоровка	
23.	Лют. KS 14/09-2	Омская 32/Соната	Кургансемена
24.	Лют. KS 140/08-3	Омская 37/Салават Юлаев	
25.	Лют. KS 963	Тулайковская 10/Экада 6	
26.	Лют. 1193	Aubaine/Тулайковская 100	Самарский НИИСХ
27.	Лют. 1296	АС Кагма/Землячка	
28.	Лют. 1300	Тулайковская 10/Землячка	
29.	Сибирская 21	(Новосибирская 67 × Удача) × Сибирская 17	СИБНИИРС
30.	Новосибирская 16	Памяти Вавенкова * Новосибирская 15	
31.	Новосибирская 41	(Тюменская 80*(Целинная 20 * АНК 102)] F1*Sport	
32.	Лют. 90-12	Терция × Нива 2	Омский ГАУ
33.	ОмГАУ-100	Лютесценс 444 × Эритроспермум 59	
34.	Стольпинская 2	Gle/3/КА/НАС//TRCH/4/Омская37	
35.	Лют. 3/04-21-11	Lut. 290/97-7/292(32) Tam200/Tut(4)	Омский АНЦ
36.	Лют. 79/04-11	Lut.248-97-11/Омская 38	
37.	СПЧС 69	Алтайская530/3/EMB16/CBRD//CBRD/4/Lut 210.99.10	
38.	Тюменская юбилейная	Лютесценс 41-94 × Терция	ГАУ Северного Зауралья
39.	Тюменочка	(Скала × Тюменская 80) × Омская 32)	
40.	Лют. 443	Бел/3//Altar84/Ае.squar(224)//Pgo/4/C68	
41.	Лют. 449	Л505*2/Прохоровка//Белянка	НИИСХ Юго-Востока
42.	Силач	Лютесценс 210/99-10 × Эр.23090	
43.	Эритр. 24841	Челяба 75 х АНК-17В	Челябинский НИИСХ
44.	Элемент 22	Эритроспермум 33-97/Дуэт	Омский ГАУ
45.	Омская 35	Омская 29/Омская 30	Стандарт
46.	Саратовская 29	Альбидум 24/Лютесценс 55-11	Стандарт

Изучение устойчивости в фазе взрослых растений проводили на инфекционном участке НИИ Проблем Биологической Безопасности (НИИПББ) (Жамбылская область, пос. Гвардейский) в 2018 г. Изучаемые образцы пшеницы опрыскивали водной суспензией урединиоспор *P. triticina* и *P. graminis* с добавлением детергента Твин 80. Инфекционный материал бурой и стеблевой ржавчины был получен из коллекции микроорганизмов НИИПББ. После инокуляции деланки накрывали полиэтиленовой пленкой на 16–18 часов. Заражение растений проводили вечером в безветренную погоду после предварительного полива опытных посевов. Для накопления и распространения инфекции в питомнике между ярусами сеяли восприимчивые сорта. Для создания благоприятных условий развития болезни опытные деланки регулярно поливали (Rsaliev et al., 2004). Оценку устойчивости пшеницы проводили с момента появления первых сим-

птомов (пустул) и далее через 14 дней. Тип инфекции к бурой ржавчине определяли по шкале Майнса и Джексона, к стеблевой – Стэкмана и Левина (McIntosh et al., 1995). Интенсивность поражения оценивали по шкале Петерсона с соавторами (Peterson et al., 1948).

Изучение устойчивости к пятнистостям проводили в условиях естественного инфекционного фона. Для определения степени поражения использовали шкалы Саари и Прескотта (Saari, Prescott, 1975).

В качестве показателя, характеризующего неспецифическую устойчивость сортов к болезням, использовали критерий скорости нарастания болезни, выражаемый площадью под кривой развития болезни (ПКРБ) (Wilcoxson et al., 1975), который рассчитывали по формуле:

$$S = 1/2 \times (x_1 + x_2) (t_2 - t_1) + \dots + (x_{n-1} + x_n) \times (t_n - t_{n-1}),$$

где S – площадь под кривой развития болезни;  $x_1$  – интенсивность развития болезни на момент первого учета, %;  $x_2$  – интенсивность развития болезни на момент второго учета, %;  $x_n$  – интенсивность

развития болезни на момент последнего учета, %;  $(t_2 - t_1)$  – количество дней между вторым и первым учетом;  $(t_n - t_{n-1})$  – количество дней между последним и предпоследним учетами;  $n$  – количество учетов.

Во Всероссийском НИИ защиты растений (ВИЗР) изучили ювенильную устойчивость образцов к бурой и стеблевой ржавчине, и пиренофорозу. Инфекционный материал *P. tritricina* и *P. graminis* был размножен с использованием методики лабораторного культивирования патогенов (Mikhailova et al., 1998). Размножение культуры гриба *P. tritici-repentis* выполняли по методике Л.А. Михайловой с соавторами (Mikhailova et al., 2012).

Для изучения ювенильной устойчивости использовали 10–14-дневные проростки (фаза первого листа), которые опрыскивали водной суспензией изучаемых патогенов с добавлением детергента Твин 80. После заражения растения помещали в климатическую камеру Versatile Environmental Test Chamber MLR-352H («SANYO Electric Co., Ltd.», Япония) с контролируемыми условиями (температура 20°C, влажность 70%).

Для изучения устойчивости к бурой ржавчине использовали четыре тест-клона, маркированные вирулентностью к генам *Lr9*, *Lr19* и *Lr26*, и сборную омскую популяцию. Омская популяция была собрана на селекционном посеве Омского государственного аграрного университета в 2018 году и взята в качестве образца азиатской популяции. Используемые клоны и популяция были авирулентными к линиям Thatcher (*TcLr*) с генами *Lr24*, *Lr23*, *Lr28*, *Lr29*, *Lr39(=41)*, *Lr45*, *Lr47*, *Lr50*, *Lr51*, *Lr53* и вирулентными к генам *Lr1*, *Lr2a*, *Lr2b*, *Lr2c*, *Lr3a*, *Lr3bg*, *Lr3ka*, *Lr10*, *Lr11*, *Lr14a*, *Lr15*, *Lr17*, *Lr18*, *Lr20*, *Lr21*, *Lr30*. Клоны и омская популяция различались между собой по вирулентности к линиям с генами *Lr9*, *Lr16*, *Lr19* и *Lr26*. Тест-клон №1 был вирулентным к *Lr9* и *Lr26*, и авирулентным к *Lr19* и *Lr16*; клон №2 вирулентным к *Lr19*, *Lr26*, авирулентным к *Lr9*, *Lr16*; клон №3 вирулентным к *Lr26*, авирулентным к *Lr9*, *Lr16*, *Lr19*; омская популяция вирулентной к *Lr9*, авирулентной к *Lr16*, *Lr19*, *Lr26*; клон №4 авирулентным к *Lr9*, *Lr16*, *Lr19* и *Lr26*. Оценку устойчивости к стеблевой ржавчине проводили с использованием сборной западносибирской популяции *P. graminis*, которая характеризовалась авирулентностью к сортам и линиям с генами *Sr24*, *Sr25* и *Sr31*. Эти гены являются высокоэффективными в защите от болезни в России (Skolotneva et al., 2018).

Оценку устойчивости к бурой и стеблевой ржавчине проводили через 8–10 дней после инокуляции с использованием шкалы Майнса и Джексона для бурой ржавчины и Стэкмана и Левина для стеблевой (McIntosh et al., 1995). Растения с типом реакции 0, 1, 2 относили к устойчивым, 3, 4, X – к восприимчивым.

Для инокуляции возбудителем пиренофороза использовали две сборные популяции – казахстанскую и омскую. Вирулентность используемого инокулома была охарактеризована в предварительных исследованиях (Mironenko et al., 2019). Концентрация суспензии составляла  $2-3 \cdot 10^3$  конидиоспор/мл. Оцен-

ку устойчивости проводили через 6–7 дней после инокуляции по 5-бальной шкале (Lamari, Bernier, 1989; Mikhailova et al., 2012). Растения, пораженность которых составила 1 и 2 балла, относили к устойчивым, 3 балла – умеренно-восприимчивым, 4 и 5 – к восприимчивым.

С использованием молекулярных маркеров провели идентификацию следующих генов: *Lr1* (маркер WR003) (Qiu et al., 2007), *Lr9* (SCS5) (Gupta et al., 2005), *Lr10* (Fi.2245/*Lr10-6/r2*) (Chelkowski et al., 2003), *Lr19/Sr25* (SCS265) (Gupta et al., 2006), *Lr20/Sr15* (STS638) (Neu et al., 2002), *Lr21(Lr21L/R)* (<https://maswheat.ucdavis.edu/protocols/Lr21/index.htm>), *Lr24/Sr24* (Sr24#12, Sr24#50) (Mago et al., 2005), *Lr25/Pm7* (Lr25F20/R19) (<https://maswheat.ucdavis.edu/protocols/Lr25/index.htm>), 1BL.1RS (*Lr26/Sr31/Yr9/Pm8*)/1AL.1RS (SCM9) (Weng et al., 2007), *Lr28* (SCS421) (Cherukuri et al., 2005), *Lr29* (Lr29F24) (Procunier et al., 1995), *Lr34/Sr57/Yr18/Pm38* (csLV34) (Lagudah et al., 2006), *Lr35/Sr39* (Sr39=22) (<https://maswheat.ucdavis.edu/protocols/Lr35/index.htm>), *Lr37/Sr38/Yr17/Pch2/Cre5* (Ventriup/LN2) (Helguera et al., 2003), *Lr41* (GDM35) (Pestsova et al., 2000), *Lr47* (Helguera et al., 2000). ДНК выделяли из листьев 10-дневных проростков пшеницы по методике Д.Б. Дорохова и Э. Клоке (Dorokhov, Kloke, 1996). Амплификацию ДНК проводили в реакционной смеси по предложенным в цитированных выше источниках протоколам.

## Результаты и обсуждение

*Полевая оценка устойчивости в фазе взрослых растений.* В полевых условиях Южного Казахстана высокой устойчивостью к бурой ржавчине (пораженность 0%) характеризовались линии: Лют. 1300, Лют. 90-12, ОмГАУ-100, СПЧС 69 и сорт Силач. К группе устойчивых (пораженность от 5% до 10%) относились образцы Столыпинская 2, Элемент 22, линия 22 ЧС, Эритр. 1119, Лют. 8-108-1, Лют. 1193 и Лют. 1296. Умеренная восприимчивость (пораженность от 20 до 30%) отмечена для линий ГВК 2127, ГВК 2161, Лют. KS 14/09-2, Лют. 3/04-21-11, Лют. 79/04-11, Лют. 443, Лют. 449 и сортов Тюменская юбилейная, Сибирская 21, Новосибирская 41 (табл. 2). Число российских образцов пшеницы, устойчивых к бурой ржавчине, было выше (48%), чем казахстанских (5%).

Сходные результаты получены и при изучении устойчивости к стеблевой ржавчине. Все казахстанские линии пшеницы были восприимчивы к болезни (пораженность 50–90%). Среди линий российской селекции 44% образцов характеризовались устойчивостью. К группе иммунных относились линии ОмГАУ-100 и СПЧС 69 (пораженность 0%); к среднеустойчивым – Лют. KS 14/09-2, Лют. 443, Лют. 449, Тюменочка, Элемент 22 (пораженность до 5%), Лют. 22-17, Лют. 37-17, Лют. KS 140/08-3, Силач (пораженность до 10%).

Таблица 2. Устойчивость образцов яровой пшеницы к возбудителям стеблевой и бурой ржавчины, пиренофороза и септориоза в фазе проростков и взрослых растений

Table 2. Resistance of spring wheat accessions to agents of stem and leaf rust, tan spot and septoria at the seedling and adult plant stages

Образец Accession	Стеблевая ржавчина Stem rust		Пиренофороз Tan spot		Септориоз Septoriosis		Бурая ржавчина Leaf rust				Идентифицированные гены Устойчивости Identified resistance genes						
	Казахстан (ПУ) Kazakhstan, field	ТР в фазе проростков, омск поп. RT, seedlings stage, Omsk popul.	Казахстан (ПУ) Kazakhstan, field	ТР в фазе проростков RT at seedlings stage	Казахстан (ПУ) Kazakhstan, field	Казахстан (ПУ) Kazakhstan, field	Клон №1 Clone 1	Клон №2 Clone 2	Клон №3 Clone 3	Клон №4 Clone 4		Омск поп. Omsk popul.					
													СП% и ТР* ID% & RT*	ПКРБ AUDC	СП% и ТР ID% & RT	ПКРБ AUDC	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Лют. 245	80MS	900	3	10	320	2	3	10	60	50MR	780	0	0	2+3	3	0-1;	Lr10
Степная 253	80S	2060	3	40	1080	3	4	10	60	50MR	780	0	0	3-4	0-1	0	Lr10
Степная 259	90S	2020	3	20	800	3	4	10	60	50MR	780	0	0	3-4	3-4	3-4	Lr10
ГВК 2127	10MS	270	0	10	320	1	1	20	280	30MS	600	0	0	3-4	0	0	Lr26/Sr31/Yr9/Pm8
ГВК 2161	10MS	270	0-1	20	540	2	2	20	440	30MS	800	0	0	3-4	0	0	Lr26/Sr31/Yr9/Pm8
Лют. 857	90S	1440	3	40	1080	3	4	10	220	50S	1400	3-4	3-4	3-4	3-4	3-4	Lr34/Sr57/Yr18/Pm38
Лют. 932	90S	1700	3	30	860	4	4	0	0	50S	1400	3-4	3-4	3-4	3-4	3-4	Lr34/Sr57/Yr18/Pm38
Лют. 248/01	60S	1720	3	10	220	2	3	0	0	80S	1380	0	0	0	0	0-1	Lr1
Лют. 393/05	80S	1940	3	10	220	3	3	10	220	80S	1680	3-4	3-4	3-4	3-4	3	Lr1
Линия 4-10-16	80S	1780	3	10	320	3	2	10	220	50S	1400	3-4	3-4	3-4	3-4	3	Lr34/Sr57/Yr18/Pm38 + Lr1
Линия 22 ЧС	50S	1300	3	20	540	3	3	20	280	5R	160	3-4	3-4	3-4	3-4	3	Lr37/Sr38/Yr17/Pm38 + Lr1+Lr10?
Лют. 48-204-03	70S	1740	3	20	280	3	3	20	440	50MS	720	0	0	0	0	0	-
Лют. 2028	80S	1580	3	10	60	2	4	10	220	50MS	980	0	0	0	0	0-1;	-
Лют. 2102	80S	2060	0-1	10	60	3	4	20	280	80S	1580	3-4	3-4	3-4	3	-	-
Лют. 30	90MS	1920	2	30	600	3	4	30	500	50MR	780	3-4	3-4	3-4	3-4	3	Lr10
Лют. 65	90S	1740	3-4	20	380	3	4	20	280	70S	1260	3-4	3-4	3-4	3-4	3	-
Лют. 261	80S	2360	3-4	10	220	1	4	0	0	70S	1980	3-4	3-4	3-4	3-4	3	-
Лют. 1103	90S	2420	3	10	220	1	1	0	0	60S	780	3-4	3-4	3-4	3-4	3-4	-
Эригр. 1119	50S	1400	3	0	0	0	1	30	500	10MR	140	3-4	3-4	3-4	3-4	3-4	Lr10
Лют. 8-108-1	60S	780	0	10	60	1	2	20	280	10MR	270	3-4	3-4	3-4	3-4	3	-
Лют. 22-17	10R	220	0-1	10	60	1	3	0	0	50MS	1300	0	0	3-4	0	0-1;	Lr26/Sr31/Yr9/Pm8
Лют. 37-17	10R	270	0-1	10	60	1	3	10	220	50MS	1400	0	0	3	0	0	Lr26/Sr31/Yr9/Pm8

Образец Accession	Стеблевая ржавчина Stem rust		Пиренофороз Tan spot		Септориоз Septoriosis		Бурая ржавчина Leaf rust				Идентифицированные гены Устойчивости Identified resistance genes										
	Казахстан (ПУ) Kazakhstan, field	ТР в фазе проростков, омск поп. RT, seedlings stage, Omsk popul.	Казахстан (ПУ) Kazakhstan, field	ТР в фазе проростков RT at seedlings stage	Казахстан (ПУ) Kazakhstan, field	Казахстан (ПУ) Kazakhstan, field	Казахстан (ПУ) Kazakhstan, field	ТР в фазе проростков RT at seedlings stage													
								СП% и ТР* ID% & RT*	ПКРБ AUDC	СП% и ТР ID% & RT		ПКРБ AUDC	Клон №1 Clone 1	Клон №2 Clone 2	Клон №3 Clone 3	Клон №4 Clone 4					
Лют. KS 14/09-2	5R	110	0-1	10	60	1	3	0	20MR	540	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	<i>Lr26/Sr31/Yr9/Pm8 + Lr34/Sr57/Yr18/Pm38 + Lr1</i>
Лют. KS 140/08-3	10R	270	0	20	120	3	3	20	50MS	1400	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	<i>Lr26/Sr31/Yr9/Pm8</i>
Лют. KS 963	40MS	980	0	30	700	2	3	10	50MR	780	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	<i>Lr10</i>
Лют. 1193	80S	1160	0-1	10	320	3	4	30	10MR	190	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-
Лют. 1296	50S	1300	0	10	320	3	4	30	10R	140	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-
Лют. 1300	80S	1380	0	30	700	4	4	20	280	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-
Сибирская 21	80S	2160	2	10	320	3	3	20	280	540	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	<i>Lr9</i>
Новосибирская 16	80S	2300	3	10	60	4	4	20	440	240	3-4	3-4	3-4	3-4	3-4	3-4	3-4	3-4	3-4	3-4	<i>Lr1 + Lr10</i>
Новосибирская 41	90S	1860	3	20	380	2	1	20	280	330	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-
Лют. 90-12	20S	540	0	10	60	1	2	20	280	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-
ОмГЛУ-100	0	0	0	20	380	3	3	20	280	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-
ОмГЛУ-100	0	0	0	20	380	3	3	20	280	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	<i>Lr26/Sr31/Yr9/Pm8 Lr10</i>
Столыпинская 2	20MR	490	0	20	380	3	3	30	340	5R	110	0-2	0	3-4	3-4	3-4	3-4	3-4	3-4	3-4	<i>Lr34/Sr57/Yr18/Pm38</i>
Лют. 3/04-21-11	0	0	0	20	320	2	3	10	60	20R	380	0	0	3	0	3	0	3	0	3	<i>Lr1 + Lr26/Sr31/Yr9/Pm8</i>
Лют. 79/04-11	5R	110	0	30	960	3	2	10	60	20MR	280	0	0	0	0	0	0	0	0	0	<i>Lr19 /Sr25 + Lr1?</i>
СПЧС 69	0	0	0-1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	<i>Lr24/Sr24 + 1AL/IRS</i>
Тюменская юбил.	80S	2260	0	30	700	3	2	10	60	20MS	380	3	3	3	3	3	3	3	3	3	<i>Lr1</i>
Тюменочка	5R	110	0	20	640	3	3	10	220	50MR	1300	3	3	3	3	3	3	3	3	3	<i>Lr26/Sr31/Yr9/Pm8 + Lr10</i>
Лют. 443	5R	110	0	20	380	3	3	30	500	20MR	280	0	0	0	0	0	0	0	0	0	<i>Lr19/Sr25 + Lr10</i>
Лют. 449	5R	110	0	20	280	2	3	30	500	20MR	250	0	0	0	0	0	0	0	0	0	<i>Lr26/Sr31/Yr9/Pm8 + Lr10?</i>
Силач	10R	140	0	20	280	2	2	20	280	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	<i>Lr9 + Lr10 + Lr26/Sr31/Yr9/Pm8</i>
Эригр. 24841	90S	2580	3	20	640	3	3	0	0	80MS	1380	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-
Элемент 22	5R	110	0-1	30	700	3	3	10	220	5R	110	0	0	3	0	0	0	0	0	0	<i>Lr26/Sr31/Yr9/Pm8</i>
Омская 35	70S	2140	3	20	640	2	2	30	660	5R	160	3-4	3-4	3-4	3-4	3-4	3-4	3-4	3-4	3-4	<i>Lr34/Sr57/Yr18/Pm38 + Lr10</i>
Саратовская 29	50S	1340	4	10	320	4	4	40	720	50MS	720	3-4	3-4	3-4	3-4	3-4	3-4	3-4	3-4	3-4	-

**Примечание.** Сокращения в шапке таблицы: ПУ – полевые условия (field);

СП% – степень поражения (Infection Degree, ID%), ТР – тип реакции (Response Type, RT), балл (points);

ПКРБ – площадь под кривой развития болезни (Area Under Disease Curve, AUDC), в условных единицах (convent. units);

Омск. поп. – Омская популяция (Omsk popul.) *P. triticensis*; каз. поп. – Казахстанская популяция (Kaz.popul.) *P. triticensis*.

R – тип реакции 1 балл; MR – тип реакции 2 балла, MS – тип реакции 3 балла, S – тип реакции 4 балла

Развитие пятнистостей в год исследований в Южном Казахстане оценивалось как умеренное. Максимальное поражение септориозом восприимчивых сортов составляло 30%, пиренофорозом – 40% (табл. 2). На линиях Лют. 932, Лют. 248/01, Лют. 261, Лют. 1103, Лют. 22-17, Лют. KS 14/09-2, СПЧС 69 и Эритр. 24841 симптомы поражения возбудителем септориоза не обнаружены. Пораженность сортов Степная 245, Степная 253, Степная 259, Тюменская юбилейная, Тюменочка, Элемент 22 и линий Лют. 857, Лют. 393/05, Линия 4-10-16, Лют. 2028, Лют. 37-17, Лют. KS 963, Лют. 3/04-21-11, Лют. 79/04-11 не превышала 10%. Остальные образцы относились к группе восприимчивых, поскольку их поражение было на уровне восприимчивого контроля (20–30%). Число линий яровой пшеницы, устойчивых к пиренофорозу, было существенно ниже. Только на двух линиях СПЧС 69 и Эритр. 1119 не отмечено симптомов болезни. У 47% казахстанских и 37% российских образцов пшеницы пораженность не превышала 10%.

В результате полевой оценки устойчивости к комплексу листостебельных болезней в условиях Южного Казахстана, выявлены две линии СПЧС 69 и Лют. KS 14/09-2 с высокоэффективной групповой устойчивостью к ржавчине и пятнистостям. Устойчивостью к двум видам ржавчины характеризовались сорта ОмГАУ-100, Силач, Элемент 22; к пятнистостям (септориозу и пиренофорозу) – линии Лют. 393/05, Лют. 2028 Лют. 261, Лют. 1103, Лют. 22-17, Лют. 37-17, л. 4-10-16 и сорт Степная 245.

Лабораторные исследования устойчивости в фазе проростков. Проростковой устойчивостью к используемым тест-клонам и омской популяции возбудителя бурой ржавчины (тип реакции 0, 1, 2) характеризовалось 29% изученных образцов пшеницы (табл. 2), но только пять из них (Лют. 1296, Лют. 1300, Лют. 1193, СПЧС 69, Силач) не поразились в полевых условиях. Соответственно эти линии характеризуются высоким уровнем ювенильной устойчивости, эффективной на протяжении всего периода вегетации пшеницы. Линии ГВК 2127,

ГВК 2161, Лют. 22-17, Лют. KS 140/08-3, Лют. 3/04-21-11, ОмГАУ-100, Элемент 22 были устойчивы ко всем тест-клонам, за исключением клона №3, вирулентного к *Lr26*; сорт Сибирская 21 к клону №1, вирулентному к *Lr9*; линия Лют. 443 к клону №2, вирулентному к *Lr19*. Таким образом фитопатологический анализ указывает на наличие у них этих генов.

Устойчивый тип реакции (0, 1, 2) при инокуляции омской популяцией стеблевой ржавчины показали 59% линий (см. табл. 2), но только 25% из них (Лют. KS 14/09-2, Лют. KS 140/08-3, ОмГАУ-100, Лют. 3/04-21-11, СПЧС 69, Лют. 443, Лют. 449, Силач Столыпина 2, Тюменочка, Элемент 22) были устойчивы в полевых условиях.

Устойчивость (балл поражения 0, 1, 2) к двум популяциям возбудителя пиренофороза (омской и казахстанской) выявлена у 20% образцов (ГВК 2127, ГВК 2161, Лют. 1103, Эритр. 1119, Лют. 8-108-1, Лют. 90-12, СПЧС 69, Силач, Новосибирская 41). Для большинства из них устойчивость в фазе проростков коррелировала с устойчивостью в полевых условиях (за исключением образцов ГВК 2161, Силач, Новосибирская 41). Число образцов, устойчивых к казахстанской популяции *P. tritici-repentis*, было значительно выше (22%), чем к Омской (см. табл. 2).

Согласно предварительному анализу (Mironenko et al., 2019), омская популяция *P. tritici-repentis* была представлена расами 1 и 3, продуцирующими токсины Ptr Tox A, Ptr Tox C и Ptr ToxC соответственно, а казахстанская – расой 7, продуцирующей токсины Ptr ToxA, Ptr ToxB. Токсин ToxA на восприимчивом сорте индуцирует некроз, а токсины ToxB и Ptr ToxC – хлороз.

По результатам фитопатологического анализа, 75% изученных образцов пшеницы, оказались устойчивыми к одной или нескольким болезням (рис. 1). Представленность устойчивых образцов в российском материале была существенно выше, чем в казахстанском.



Рис. 1. Соотношение (в %) различающихся по устойчивости к листостебельным болезням образцов в изученной коллекции яровой мягкой пшеницы.

Fig. 1. Accessions (in %) with resistance to leaf and stem diseases in the studied common spring wheat collection

*Идентификация генов устойчивости с использованием молекулярных маркеров.* Гены устойчивости, идентифицированные у образцов яровой пшеницы КАСИБ, представлены в таблице 2. У линии Лют. KS14/09-2, высокоустойчивой к обоим видам ржавчины, определены кластер генов *Lr34/Sr57/Yr18/Pm38*, ген *Lr1*, а также пшенично-ржаная транслокация 1BL.1RS, несущая гены *Lr26/Sr31/Yr9/Pm8*. У линии СПЧС 69 выявлена транслокация, переданная от пырея обыкновенного с высокоэффективными в России генами устойчивости к стеблевой (*Sr24*) и бурой (*Lr24*) ржавчине и транслокация 1AL.1RS от ржи, несущая комплекс эффективных генов устойчивости к грибным болезням. Для выявления пшенично-ржаных транслокаций 1BL.1RS и 1AL.1RS использован универсальный маркер *scm9*. Ампликон размером 207 п.о. указывает на наличие транслокации 1BL.1RS, а 228 п.о. – на транслокацию 1AL.1RS (Weng et al., 2007).

Показана широкая представленность у изученного материала пшенично-ржаной транслокации 1BL.1RS. Она обнаружена у 25% изученных образцов (например, ГБК 2127, ГБК 2161, Лют. 22-17, Лют. 37-17, Лют. KS 14/09-2, Лют. KS 140/08-3, Элемент 22), а в ряде случаев – в сочетании с другими генами (*Lr10*, *Lr1* *Lr9*). Все эти образцы с транслокацией 1BL.1RS характеризовались высоким уровнем устойчивости к стеблевой ржавчине на протяжении всего периода вегетации. Ген *Sr31*, локализованный в транслоцированной хромосоме 1BL.1RS, является классическим примером эффективной и долговременной генетической защиты растений пшеницы от стеблевой ржавчины. Его широкое распространение в сортах пшеницы обеспечивало защиту от болезни, начиная с 1970 годов. Вирулентность к *Sr31* впервые была отмечена в 1999 году в Уганде. Данный единичный случай оповестил мир о появлении новой расы стеблевой ржавчины, получившей имя *Ug99*. В 2006 году раса *Ug99* обнаружена в Йемене, в 2007 году – в Иране, в 2009 –

в Пакистане. В России и Казахстане ген *Sr31* до настоящего времени остается эффективным (Scolotneva et al., 2018), но территориальная близость Казахстана со странами, где обнаружена раса *Ug99*, предполагает возможность ее заноса.

Гены устойчивости к бурой ржавчине *Lr1*, *Lr10*, *Lr26* и *Lr34*, широко представленные в изученном материале, относятся к группе малоэффективных в России и Казахстане, а ген *Lr9* – к частично эффективным. Он утратил свою эффективность в западноазиатских регионах России и Северном Казахстане, но остается эффективным на Северном Кавказе и Северо-Западе (Gulyaeva et al., 2011; 2018). Показано, что сочетание этих генов в одном сорте может способствовать повышению уровня полевой устойчивости (Dakouri et al., 2013). В данном исследовании это подтверждается для линии KS 14/09-2, несущей гены *Lr26*, *Lr34*, *Lr1* и сорта Силач с генами *Lr9*, *Lr26*, *Lr10*. У сорта Столыпинская 5, устойчивого к бурой ржавчине, идентифицирован только один ген – *Lr34*. Данный факт указывает на наличие у него дополнительных *Lr*-генов.

Транслокация от *Aegilops ventricosa* Tausch. с генами устойчивости к бурой *Lr37*, стеблевой *Sr38* и желтой *Yr17* ржавчине, церкоспореллезной корневой гнили *Pch2* и злаковой цистообразующей нематодой *Cre5* определена у линии 22 ЧС. В полевых условиях она показала восприимчивость к стеблевой и устойчивость к бурой ржавчине. Транслокация от пырея обыкновенного с генами *Sr25* и *Lr19*, идентифицирована у линий Лют. 79/04-11 и Лют. 443. В полевых условиях эти линии были высокоустойчивы к стеблевой ржавчине (5R) и умеренно восприимчивы к бурой ржавчине (20MR).

Проведенный молекулярный анализ выявил умеренное генетическое разнообразие изученной коллекции пшеницы. Представленность в изученном материале идентифицированных генов показана на рисунке 2.

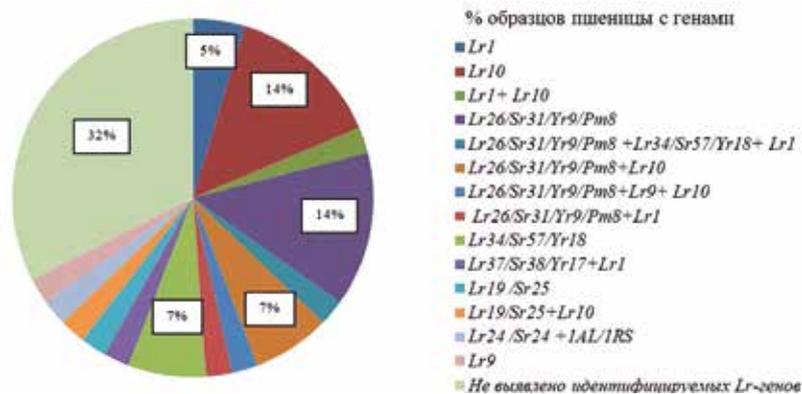


Рис. 2. Соотношение (в %) образцов, защищенных различными генами устойчивости к листовостеблевым болезням, в изученной коллекции яровой мягкой пшеницы

Fig. 2. Accessions (in %) protected by different genes of resistance to leaf and stem diseases in the studied common spring wheat collection

## Заключение

В результате проведенных исследований охарактеризована устойчивость коллекции пшеницы КАСИБ к комплексу листостебельных болезней. Выделено два образца с групповой устойчивостью к бурой и стеблевой ржавчине, септориозу и пиренофорозу; 3 образца, устойчивых к бурой и стеблевой ржавчине и 8 образцов, устойчивых к септориозу и пиренофорозу. С использованием молекулярных маркеров проведена идентификация генов устойчивости к бурой и стеблевой ржавчине. Выделенные линии яровой пшеницы с групповой устойчивостью к болезням и высокоэффективными генами могут быть рекомендованы для селекции в качестве доноров.

*Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства сельского хозяйства Республики Казахстан в рамках программно-целевого финансирования на 2018-2020 гг. (ИРН BR0649329).*

*The present work was financially supported by the Ministry of Agriculture of the Republic of Kazakhstan within the framework of program-targeted funding for 2018-2020 (IRN BR0649329).*

## References/Литература

- Bespalova LA, Romanenko AA, Kolesnikov FA et al. (2017) Varieties of wheat and triticale (Sorta pshenicy i triticale). Krasnodar, 2017. 168 p. [in Russian] (Беспалова Л.А., Романенко А.А., Колесников Ф.А. и др. Сорты пшеницы и тритикале. Краснодар, 2017. 168 с.).
- Chelkowski J, Golka L, Stepien L (2003) Application of STS markers for leaf rust resistance genes in near-isogenic lines of spring wheat cv. Thatcher. *J. Appl. Genet.* 44: 323–338.
- Cherukuri DP, Gupta SK, Charpe A, Koul S, Prabhu KV, Singh RB, Haq Q (2005) Molecular mapping of *Aegilops speltioides* derived leaf rust resistance gene *Lr28* in wheat. *Euphytica* 143: 19–26. DOI: 10.1007/s10681-005-1680-6
- Dakouri A, McCallum BD, Radovanovic N, Cloutier S (2013) Molecular and phenotypic characterization of seedling and adult plant leaf rust resistance in a world wheat collection. *Mol. Breeding* 32: 663–677. DOI: 10.1007/s11032-013-9899-8.
- Dorokhov DB, Kloke E (1997) Rapid and economical technology of RAPD analysis of plant genomes. *Rus. J. Genet.* 3 (4): 443–450 [in Russian] (Дорохов Д.Б., Клоке Э. Быстрая и экономичная технология RAPD анализа растительных геномов // Генетика. 1997. Т. 33. № 4. С. 443–450).
- Gulyaeva EI, Kosman E, Dmitriev AP, Baranova OA (2011) The structure of *Puccinia triticina* populations determined by virulence and DNA-markers in the Northwestern Russia in 2007. *Mycology and Phytopathology* 45 (1): 70–81 [in Russian] (Гульязева Е.И., Косман Е., Дмитриев А.П., Баранова О.А. Структура популяций *Puccinia triticina* по вирулентности и ДНК-маркерам в Северо-Западном регионе РФ в 2007 году // Микология и фитопатология, 2011. Т. 45. № 1. С. 70–81).
- Gulyaeva EI, Shaydayuk EL, Shamanin VP, Akhmetova AK, Tyumin VA, Shreyder ER, Kashina IV, Eroshenko LA, Sereda GA, Morgunov AI (2018) Genetic structure of Russian and Kazakhstani leaf rust (*Puccinia triticina* Erikss.) agent populations as assessed by virulence profiles and SSR markers. *Agricultural Biology* 53 (1): 85–95 [in Russian] (Гульязева Е.И., Шайдаук Е.Л., Шаманин В.П., Ахметова А.К., Тюнин В.А., Шрейдер Е.Р., Кашина И.В., Ерошенко Л.А., Серeda Г.А., Моргунов А.И. Генетическая структура Российских и Казахстанских популяций возбудителя бурой ржавчины *Puccinia triticina* Erikss. по вирулентности и SSR-маркерам // Сельскохозяйственная биология. 2018. Т. 53. № 1. С. 85–95). DOI: 10.15389/agrobiology.2018.1.85rus
- Gupta SK, Charpe A, Koul S, Prabhu KV, Haq QM (2005) Development and validation of molecular markers linked to an *Aegilops umbellulata*-derived leaf rust resistance gene, *Lr9*, for marker-assisted selection in bread wheat. *Genome* 48: 823–830. DOI: 10.1139/G05-051
- Gupta SK, Charpe A, Prabhu KW, Haque OMR (2006) Identification and validation of molecular markers linked to the leaf rust resistance gene *Lr19* in wheat. *Theor. Appl. Genet.* 113: 1027–1036. DOI: 10.1007/s00122-006-0362-7
- Helguera M, Khan IA, Dubcovsky J (2000) Development of PCR markers for wheat leaf rust resistance gene *Lr47*. *Theor. Appl. Genet.* 101: 625–631. DOI: 10.1007/s001220051397
- Helguera M, Khan IA, Kolmer J, Lijavetzky D, Zhong-qi L, Dubcovsky J (2003) PCR assays for the *Lr37-Yr17-Sr38* cluster of rust resistance genes and their use to develop isogenic hard red spring wheat lines. *Crop Science* 43: 1839–1847. DOI: 10.2135/cropsci2003.1839
- Koishybaev M, Kanafin BK, Fedorenko EN, Gots AY, Litovchenko ZHI (2017) Stability sources of spring common wheat to types of rust and Septoria in North Kazakhstan. *International Research Journal* 12 (66): 117–122 [in Russian] (Койшыбаев М., Канафин Б.К., Федоренко Е.Н., Гоц А.Ю., Литовченко Ж.И. Источники устойчивости яровой мягкой пшеницы к видам ржавчины и септориоза в Северном Казахстане // Международный научно-исследовательский журнал. 2017. Т. 12. № 66. С. 117–122). DOI: 10.23670/IRJ.2017.66.098
- Lagudah ES, McFadden H, Singh RP, Huerta-Espino J, Bariana HS, Spielmeier W (2006) Molecular genetic characterization of the *Lr34/Yr18* slow rusting resistance gene region in wheat. *Theor. Appl. Genet.* 114: 21–30. DOI: 10.1007/s00122-006-0406-z
- Lamari L, Bernier CC (1989) Evolution of wheat lines and cultivars to tan spot [*Pyrrenophora tritici-repentis*] based on lesion type. *Can. J. Plant Sci.* 11 (1): 49–56.
- Mago R, Bariana HS, Dundas IS (2005) Development of PCR markers for the selection of wheat stem rust resistance genes *Sr24* and *Sr26* in diverse wheat germplasm. *Theor. Appl. Genet.* 111: 496–504. DOI: 10.1007/s00122-005-2039-z
- McIntosh RA, Wellings CR, Park RF (1995) *Wheat rust: an atlas of resistance genes*. CSIRO/Kluwer, Australia/Dordrecht. 205 p.
- Meshkova LV, Rosseeva LP, Shreyder ER, Sidorov AV (2008) Virulence of pathotypes of wheat brown rust pathogen to TH LR 9 in the regions of Siberia and the Urals (Virulentnost' patotipov vozбудitelya buroj rzhavchiny pshenicy k TH LR 9 v regionah Sibiri i Urala). In: Vtoraya Vserossiyskaya konferenciya "Sovremennye problemy immuniteta rastenij k vrednym organizmam" – The Second All-Russian Conference "Modern Problems of Plant Immunity to Pests". St. Petersburg: All-Russian Institute of Plant Protection (VIZR). p. 70–73 [in Russian] (Мешкова Л.В., Росеева Л.П., Шрейдер Е.Р., Сидоров А.В. Вирулентность патотипов возбудителя бурой ржавчины пшеницы к TH LR 9 в регионах Сибири и Урала // Вторая Всероссийская конференция «Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам». СПб.: ВИЗР, 2008. С. 70–73).
- Mikhailova LA, Mironenko NV, Kovalenko NM (2012) Yellow leaf spot of wheat: guidelines for the study of yellow spot (*Pyrenophora tritici-repentis*) agent populations and resistance varieties (Zhel-taya pyatnistost pshenicy: metodicheskie ukazaniya po izucheniyu populyacij vozбудitelya zheltoj pyatnistosti *Pyrenophora tritici-repentis* i ustojchivosti sortov). St. Petersburg: All-Russian Institute of Plant Protection (VIZR). 56 p. [in Russian] (Михайлова Л.А., Мироненко Н.В., Коваленко Н.М. Желтая пятнистость пшеницы: методические указания по изучению популяций возбудителя желтой пятнистости *Pyrenophora tritici-repentis* и устойчивости сортов. СПб.: ВИЗР, 2012. 56 с.).
- Mikhailova LA, Gulyaeva EI, Mironenko NV (1998) Methods for studying the structure of leaf rust agent populations (Metody issledovaniy struktury populyacii vozбудitelya buroj rzhavchiny pshenicy). In: Sbornik metodicheskikh rekomendacij po zash-

- chite rastenij – Collection of guidelines for plant protection. St. Petersburg: All-Russian Institute of Plant Protection (VIZR). p. 105–126 [in Russian] (Михайлова Л.А., Гультяева Е.И., Мироненко Н.В. Методы исследований структуры популяции возбудителя бурой ржавчины пшеницы // Сборник методических рекомендаций по защите растений. СПб.: ВИЗР, 1998. С. 105–126).
- Mironenko NV, Kovalenko NM, Baranova OA (2019) Characteristics of the geographically distant populations of *Perenophora tritici-repentis* in terms of virulence and ToxA and ToxB toxin-forming genes. *Plant Protection News* 1 (99): 24–29 [in Russian] (Мироненко Н.В., Коваленко Н.М., Баранова О.А. Характеристика географически отдаленных популяций *Perenophora tritici-repentis* по вирулентности и генам токсинообразования ToxA и ToxB // Вестник защиты растений. 2019. Т. 1. № 99. С. 24–29). DOI: 10.31993/2308-6459-2019-1(99)-24-29
- Neu C, Stein N, Keller B (2002) Genetic mapping of the *Lr20-Pm1* resistance locus reveals suppressed recombination on chromosome arm 7AL in hexaploid wheat. *Genome* 45: 737–744. DOI: 10.1139/g02-040
- Pestsova E, Ganai MW, Röder MS (2000) Isolation and mapping of microsatellite markers specific for the D genome of bread wheat. *Genome* 43(4): 689–697. DOI: 10.1139/g00-042
- Peterson RF, Campbell AB, Hannah AE (1948) A diagrammatic scale for estimating rust intensity on leaves and stems of cereals. *Canad. J. Res.* 26: 496–500.
- Procumier JD, Townley-Smith TF, Fox S, Prashar S., Gray M., Kim W K., Czarnecki E. Dyck PL (1995) PCR-based RAPD/DGGE markers linked to leaf rust resistance genes *Lr29* and *Lr25* in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Genetics and Breeding* 49: 87–92.
- Qiu JW, Schürch AC, Yahiaoui N, Dong LL, Fan HJ, Zhang ZJ, Keller B, Ling HQ (2007) Physical mapping and identification of a candidate for the leaf rust resistance gene *Lr1* of wheat. *Theor. Appl. Genet.* 115: 159–168. DOI: 10.1007/s00122-007-0551-z
- Rsaliev ShS, Tileubaeva ZS, Rsaliev AS, Agabaeva ACh (2004) Methods for identifying important grain crop varieties within the introduced breeding material: methodical recommendation (Metody vyjavlenija cennyh sortov zernovyh kul'tur sredi introducirovannyh selekcionnyh materialov: metodicheskaja rekomendacija). Inv. No. 828. 15 p. [in Russian] (Рсалиев Ш.С., Тилеубаева Ж.С., Рсалиев А.С., Агабаева А.Ч. Методы выявления ценных сортов зерновых культур среди интродуцированных селекционных материалов: методическая рекомендация. пгт. Гвардейский. Инв. № 828. 15 с.).
- Saari EE, Prescott JM (1975) A scale for appraising the foliar intensity of wheat diseases. *Plant Dis. Rep.* 59: 377–380.
- Sanin SS (2012) Epiphytotic diseases of cereal crops: theory and practice. Selected works (Epifitotii boleznej zernovyh kul'tur: teoriya i praktika. Izbrannye trudy). Moscow: All-Russian Research Institute of Phytopathology (VNIIF). p. 446–458 [in Russian] (Санин С.С. Эпифитотии болезней зерновых культур: теория и практика. Избранные труды. М.: Всероссийский научно-исследовательский институт фитопатологии (ВНИИФ). 2012. С. 446–458).
- Skolotneva ES, Bukatich EYu., Boiko NI, Piskarev VV, Salina EA (2018) Screening of the international stem rust nursery trap for Ug99 in conditions of the forest-steppe Ob river area in 2017 (Skrining mezhdunarodnoy pitomnika stebel'noy rzhavchiny na Ug99 v usloviyakh Priob'skoy lesostepi v 2017 godu). In: Genofond i selektsiya rasteniy: materialy IV Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii – The gene pool and plant breeding: materials of the IV International Scientific Practical Conference, Novosibirsk, p. 313–318 [in Russian] (Сколотнева Е.С., Букагич Е.Ю., Бойко Н.И., Пискарев В.В., Салина Е.А. Оценка пшеничного питомника-ловушки для расы стеблевой ржавчины UG99 в условиях лесостепи Приобья в 2017 году // Генофонд и селекция растений: материалы IV Международной научно-практической конференции. Новосибирск, 2018. С. 313–318).
- Sibikeev SN, Krupnov VA (2007) Evolution of leaf rust and protection from it in the Volga region (Evolyuciya listovoj rzhavchiny i zashchita ot nee v Povolzh'e). *Vestnik Saratovskogo gosuniversiteta im. Vavilova – The Vavilov Bulletin of the Saratov State University*. Special edition: 92–94 [in Russian] (Сибикеев С.Н., Крупнов В.А. Эволюция листовой ржавчины и защита от нее в Поволжье // Вестник Саратовского государственного университета им. Вавилова. Спец. выпуск. 2007. С. 92–94).
- Weng Y, Azhaguvel P, Devkota R.N, Rudd JC (2007) PCR based markers for detection of different sources of 1AL.1RS and 1BL.1RS wheat-rye translocations in wheat background. *Plant Breed.* 126: 482–486. DOI: 10.1111/j.1439-0523.2007.01331.x
- Wilcoxson RD, Skovmand B, Atif AH (1975) Evaluation of wheat cultivars for ability to retard development of stem rust. *Annual Applied Biology* 80(3): 275–281.