

Научная статья
УДК 633.13:632.4:577.2
DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-224-235



ДНК-маркеры в селекции овса на устойчивость к корончатой ржавчине (обзор)

А. В. Бакулина, Н. В. Новоселова, Л. С. Савинцева, Г. А. Баталова

Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н.В. Рудницкого, Киров, Россия

Автор, ответственный за переписку: Анна Владимировна Бакулина, mol-biol@fanc-sv.ru

Цель настоящего обзора – анализ и обобщение имеющейся информации о ДНК-маркерах, разработанных для селекции овса (*Avena sativa* L.) на устойчивость к корончатой ржавчине. В статье рассматриваются механизмы устойчивости овса к возбудителю корончатой ржавчины – *Puccinia coronata* Corda f. sp. *avenae* Erikss. Особое внимание уделено расоспецифической устойчивости, обусловленной действием *Pc*-генов, и неспецифической устойчивости, контролируемой преимущественно локусами количественных признаков. Обсуждаются стратегии создания устойчивых генотипов и роль молекулярных маркеров в селекции овса на устойчивость к патогену. На данном этапе исследования сосредоточены в основном на поиске и разработке молекулярных маркеров, сцепленных с генами расоспецифической устойчивости овса к *P. coronata*.

В статье отражены преимущества и недостатки существующих ДНК-маркеров. В качестве наиболее доступных для внедрения в практическую селекцию овса нами рекомендованы прошедшие валидацию SCAR- и STS-маркеры к генам *Pc39*, *Pc68*, *Pc91*, *Pc94*. Приводятся результаты исследований по определению локусов неспецифической устойчивости к *P. coronata*. В целом применение ДНК-маркеров имеет значительный потенциал для создания устойчивых к корончатой ржавчине генотипов овса в современных условиях. ДНК-маркеры различных типов рекомендованы для практического использования, в частности для пирамидирования генов и увеличения срока устойчивости новых сортов. Внедрение ДНК-маркеров в селекцию овса будет возрастать с накоплением молекулярно-генетических данных и совершенствованием технологий выявления генов и локусов, связанных как с расоспецифической, так и неспецифической устойчивостью овса к *P. coronata*.

Ключевые слова: *Avena*, *Puccinia coronata*, гены устойчивости, молекулярные маркеры

Благодарности: работа выполнена в рамках Государственного задания ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н.В. Рудницкого» (тема FNWE-2022-0001 «Разработка подходов к внедрению в процесс селекции зерновых культур постгеномных методов в целях повышения их адаптивности и создания устойчивых микробно-растительных ассоциаций») и при поддержке гранта (регистрационный номер в Единой государственной информационной системе учета научно-исследовательских, опытно-конструкторских и технических работ гражданского назначения 122022700120-9).

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Бакулина А.В., Новоселова Н.В., Савинцева Л.С., Баталова Г.А. ДНК-маркеры в селекции овса на устойчивость к корончатой ржавчине (обзор). *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2022;183(1):224-235. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-224-235

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-224-235

DNA markers in oat breeding for crown rust resistance (a review)

Anna V. Bakulina, Nina V. Novoselova, Larisa S. Savintseva, Galina A. Batalova

Federal Agricultural Research Center of the North-East named N.V. Rudnitsky, Kirov, Russia;

Corresponding author: Anna V. Bakulina, mol-biol@fanc-sv.ru

Crown rust is the most harmful disease of oat (*Avena sativa* L.) around the world. The purpose of this review is to analyze and generalize the available information about DNA markers developed for oat breeding for resistance to crown rust. The review reveals the mechanisms of the *A. sativa* resistance to the fungus *Puccinia coronata* Corda f. sp. *avenae* Erikss. which causes crown rust disease. Special attention is paid to the race-specific resistance caused by the action of *Pc* genes and the nonspecific resistance controlled mainly by the loci of quantitative traits. Strategies for creating resistant genotypes and the role of molecular markers in oat breeding for crown rust resistance are discussed. Currently, research is focused mainly on the search for and development of molecular markers related to the oat race-specific resistance to *P. coronata*.

The article presents the technological advantages and disadvantages of the existing DNA markers. KASP, TaqMan and HRM markers are currently the most promising technologies for identifying crown rust resistance genes. The validated SCAR and STS markers for the *Pc39*, *Pc68*, *Pc91*, *Pc94* genes are recommended as the most available for implementation in practical oat breeding. The results of recent studies on identifying loci of nonspecific resistance to *P. coronata* are also presented. In general, the use of DNA markers has significant potential for creating oat genotypes resistant to crown rust under present-day conditions. DNA markers of various types are recommended for practical use, in particular for pyramiding genes and increasing the resistance period of new cultivars. Introduction of DNA markers into oat breeding will increase with the growth of molecular genetic data and the improvement of technologies for identifying genes and loci associated with both race-specific and nonspecific resistance of oat to *P. coronata*.

Keywords: *Avena*, *Puccinia coronata*, resistance genes, molecular markers

Acknowledgments: the work was carried out within the framework of the State Task for the Federal Agricultural Research Center of the North-East named N.V. Rudnitsky (theme FNWE-2022-0001 “Development of approaches to the introduction of post-genomic methods into the process of grain crop breeding in order to increase their adaptability and create stable microbial-plant associations”) and supported by a grant (registration number in the Unified State Information System for accounting of research, development and technological works for civil purposes 122022700120-9).

The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Bakulina A.V., Novoselova N.V., Savintseva L.S., Batalova G.A. DNA markers in oat breeding for crown rust resistance (a review). *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2022;183(1):224-235. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-224-235

Введение

Корончатая ржавчина – наиболее вредоносное заболевание овса посевного (*Avena sativa* L.) (Gorash et al., 2017; Nazareno et al., 2018). Потери урожая в результате поражения данной болезнью составляют в среднем 10–20%, а в годы эпифитотий могут достигать 80% и более (Gradoboeva, Batalova, 2018; Sidorov et al., 2018).

Возбудитель корончатой ржавчины овса – гриб *Puccinia coronata* Corda f. sp. *avenae* Erikss. – относится к облигатным паразитам. Вирулентность облигатных фитопатогенов злаков к организму хозяина определяется аллельными состояниями генов устойчивости (*R*-генов) и комплементарных им генов авирулентности патогена (*Avr*-генов). Существуют также данные об изменении результатов взаимодействия патогена и хозяина под влиянием факторов внешней среды (Tyryshkin, 2016; Nazareno et al., 2018).

Внедрение современных молекулярно-генетических технологий позволяет получить новые знания о молекулярно-генетических механизмах устойчивости и может способствовать ускорению процесса создания новых сортов. В их числе разработка и использование ДНК-маркеров. Маркер-вспомогательная селекция (marker-assisted selection – MAS) заключается в применении молекулярных маркеров, тесно сцепленных с целевым геном или локусом (Khlestkina, 2013). Среди достоинств молекулярных маркеров можно назвать надежность, информативность, достоверность и воспроизводимость, независимость результатов анализа от условий окружающей среды. ДНК-маркеры уже хорошо зарекомендовали себя при работе со многими культурами, например рисом, пшеницей и соей, их использование становится одним из стандартов селекции растений (Joshi, Nayak 2010; Kanukova et al., 2019).

По сравнению с другими зерновыми культурами (пшеница, рис, ячмень) молекулярно-генетические исследования овса идут в более медленном темпе. Причинами этого являются значительный размер генома *A. sativa* и его сложный состав, неполная информация о нуклеотидных последовательностях (Gorash et al., 2017; Sowa, Paczos-Grzęda, 2020b).

Цель настоящего обзора – анализ и обобщение имеющейся информации о ДНК-маркерах, разработанных для селекции овса на устойчивость к корончатой ржавчине.

Устойчивость овса к *Puccinia coronata* f. sp. *avenae*

Устойчивость, обусловленная генотипом растения-хозяина, позволяет обеспечить эффективную защиту от ржавчинных грибов, избегая при этом применения фунгицидов. Поэтому значительные усилия исследователей направлены на выявление генов устойчивости к корончатой ржавчине у видов овса и понимание того, как наиболее эффективно использовать этот потенциал для обеспечения длительной устойчивости.

Поиск устойчивых к *P. coronata* генотипов овса ведется селекционерами с 20-ых годов прошлого века (Ausemus, 1943). Однако, согласно анализу базы данных (БД) Scopus, число публикаций, посвященных изучению устойчивости овса к корончатой ржавчине, невелико – около 140 публикаций за последние 45 лет. Интерес к данной теме вырос в конце 1990-х годов, что связано с внедрением молекулярно-генетических методов. Проблема не утратила свою актуальность и до настоящего времени.

Огромное значение в области генетических исследований имеет международное сотрудничество. В мире более ста научных центров изучают генетику устойчивости овса к *P. coronata*. Наиболее крупные из них сосредоточены в США, Канаде, Австралии, Бразилии, Великобритании, Испании, Польше, Чехии.

Согласно современной концепции фитоиммунитета, выделяют следующие типы устойчивости зерновых злаков: базовая (обеспечивается рецепторными белками плазматической мембраны), распецифическая (обусловлена внутриклеточными рецепторами иммунного ответа) и неспецифическая (контролируется преимущественно локусами количественных признаков) (Skolotneva, Salina, 2019).

Базовая устойчивость представляет собой общие механизмы устойчивости злаков к патогенам и основана на молекулярных структурах, сигнализирующих о проникновении патогена – PAMPs (pathogen-associated molecular patterns) (Skolotneva, Salina, 2019). В результате происходит индукция базовых защитных реакций, называемых врожденным иммунитетом, или PTI (PAMP-triggered immunity) (Dodds, Rathjen, 2010). При исследовании транскриптома растений *A. sativa*, инфицированных *P. coronata*, была обнаружена экспрессия генов нескольких рецептороподобных киназ (Loarce et al., 2016). Молекулярные механизмы, лежащие в основе базовой устойчивости овса к патогенам, малоизучены, и пока эти знания имеют преимущественно фундаментальное значение.

Наиболее широко в селекции овса используется распецифическая устойчивость к *P. coronata*, являющаяся частью запускаемого эффектором иммунитета (ETI – effector-triggered immunity), который представляет собой вторую, после PTI, линию защиты растения (Nazareno et al., 2018; Skolotneva, Salina, 2019). Концепция распецифической устойчивости основана на гипотезе взаимодействия паразита и растения-хозяина «ген-на-ген». Этот тип резистентности зависит от доминантных одинокных генов устойчивости (*R*-генов), обычно вызывающих гиперчувствительный ответ, который либо полностью, либо частично подавляет развитие гриба (Ohm, Shaner, 1992). *R*-гены в растениях кодируют нуклеотид-связывающие белки, содержащие обогащенные лейцином повторы (NB-LRR), которые действуют как иммунные рецепторы для распознавания эффекторных белков патогена (Shafikova, Omelichkina, 2015).

На сегодняшний день известно около 100 *R*-генов устойчивости рода *Avena* к *P. coronata* (*Pc*-гены) (Gnanesh et al., 2015). Информация о *Pc*-генах и генотипах-источниках суммирована в работе (Gnanesh et al., 2014) и доступна на сайте USDA (Oat crown rust..., 2017). Благодаря объединению усилий ученых из разных стран, имеются данные о локализации и природе некоторых *Pc*-генов, среди которых *Pc38*, *Pc39*, *Pc45*, *Pc48*, *Pc50*, *Pc53*, *Pc58*, *Pc68*, *Pc71*, *Pc85*, *Pc91*, *Pc92*, *Pc94*, *Pc98*. Данные о локализации этих генов в геноме овса и ссылки на литературу приведены ниже в разделе «ДНК маркеры генов распецифической устойчивости» (табл. 1). Совершенствование технологий расшифровки генома и поиск новых молекулярных маркеров позволяет корректировать информацию о характеристике и локализации того или иного гена, а также характере наследования и проявлении устойчивости потомства при скрещиваниях (Cabral, Park, 2016; Klos et al., 2017; Admassu-Yimer et al., 2018; Zhao et al., 2020).

Однако патогены способны преодолевать распецифическую устойчивость хозяина путем мутации *Avr*-ге-

нов или появления новых эффекторов (Skolotneva, Salina, 2019). В связи с этим значительный интерес вызывает **неспецифическая, или частичная устойчивость** к *P. coronata*. Такой тип устойчивости не предотвращает заражение растений полностью, однако приводит к снижению количества пустул на листе и их размера, а также уменьшает спорообразование. Неспецифическая устойчивость является более долговременной, чем расоспецифическая, так как обычно наследуется количественно (несколько минорных генов или локусов количественных признаков (QTLs – quantitative trait loci)) и в меньшей степени зависит от изменений вирулентности патогена (Gorash et al., 2017; Nazareno et al., 2018; McNish et al., 2020).

Считается, что для получения длительной устойчивости хозяина следует использовать сочетание генов, связанных с различными механизмами резистентности (Gorash et al., 2017).

Особенности биологии патогена

Создание устойчивых генотипов до сих пор остается сложной и приоритетной задачей селекции овса. Эта трудность во многом обусловлена особенностями биологии патогена. Популяции *P. coronata* характеризуются высоким генетическим полиморфизмом вирулентности: большим количеством рас (патотипов), вследствие чего патоген способен преодолевать генетическую устойчивость сортов, обусловленных *Pc*-генами, в течение 3–7 лет (Carson, 2009b; Zhao et al., 2020). Быстрое появление новых патотипов ржавчины, отличающихся вирулентностью и агрессивностью, связано с жизненным циклом патогена, включающим как бесполое, так и половое размножение.

Бесполое размножение гриба происходит на растении овса и родственных диких видов и представляет собой повторяющиеся циклы заражения урединиоспорами. Бесполое размножение способствует значительному росту численности патогена. Половой цикл связан с инфицированием альтернативного хозяина рода *Rhynchospora* L. и включает фазу мейоза, поэтому служит не только дополнительным источником инфекции, но и способствует генетической изменчивости популяции патогена (Nazareno et al., 2018; McNish et al., 2020). Высокий эволюционный потенциал данного патогена необходимо учитывать в стратегиях борьбы с болезнью.

Эффективность селекции овса на устойчивость к корончатой ржавчине, как и другим болезням, зависит от понимания механизмов взаимодействия патогена и хозяина, при этом значительный вклад в их изучение вносят данные, полученные с использованием клеточных и молекулярных технологий (Gorash et al., 2017). В связи с тем, что применение фунгицидов для защиты от *P. coronata* не только нежелательно, но и экономически невыгодно, селекция, направленная на создание устойчивых сортов, признана в мире наиболее перспективным, экономичным и экологически безопасным подходом для борьбы с корончатой ржавчиной овса (Ganesh et al. 2013; Cabral et al., 2014; Zhao et al., 2020).

Роль молекулярных маркеров в селекции овса на устойчивость к корончатой ржавчине

Селекция овса на иммунитет основана на поиске устойчивых к болезням генотипов и их использовании в программах гибридизации. При этом важным источни-

ком эффективных генов являются дикие виды. Более 45 генов устойчивости к корончатой ржавчине было получено от вида *Avena sterilis* L. Благодаря отсутствию различий с *A. sativa* по уровню ploидности, удается относительно легко переносить гены устойчивости *A. sterilis* методами традиционной селекции (Martens, Dyck 1989). К источникам устойчивости к корончатой ржавчине также относятся виды *A. strigosa* Schreb., *A. longiglumis* Durieu, *A. magna* Murphy et Terr., *A. murphyi* Ladiz, *A. barbata* Pott. ex Link (Gorash et al., 2017; Nazareno et al., 2018). Однако их применение осложняется значительными различиями геномов, что затрудняет межвидовую гибридизацию и передачу эффективных генов от дикорастущих видов сортам (Forsberg, 1990; Carson, 2009a; Rines et al., 2007, 2018).

Большая часть текущих программ выведения устойчивых сортов базируется на внедрении олигогенов расоспецифической устойчивости (Gorash et al., 2017). Такая стратегия не приводит к длительной устойчивости сортов к корончатой ржавчине, так как популяции патогена в ходе эволюции приобретают способность преодолевать их резистентность. Эффективным способом увеличения срока устойчивости новых сортов является пирамидирование, т. е. объединение различных генов устойчивости в одном генотипе (Joshi, Nayak 2010; Nazareno et al., 2018; Kebede et al., 2019). Помимо расоспецифической, в селекции овса используется неспецифическая устойчивость к корончатой ржавчине.

Таким образом, основными стратегиями создания устойчивых к корончатой ржавчине сортов являются:

- интрогрессия генов расоспецифической устойчивости,
- пирамидирование генов,
- селекция на неспецифическую устойчивость к заболеванию.

Методы молекулярной биологии позволяют значительно упростить и ускорить селекционный процесс в любом из вышеперечисленных направлений. Применение ДНК-маркеров дает возможность идентифицировать в исходном материале гены устойчивости и контролировать их наследование в процессе гибридизации с гораздо более высокой точностью по сравнению с методами традиционной селекции. При этом анализ можно проводить на любой стадии развития растений и одновременно определять наличие двух, трех и более генов или локусов (Gorash et al., 2017; Joshi, Nayak 2010). Применение молекулярных маркеров в селекции овса может способствовать созданию новых конкурентоспособных сортов и обеспечить существенный «скачок» вперед (Gorash et al., 2017).

Далее подробнее рассмотрим разработанные к настоящему времени ДНК-маркеры, перспективные для использования в селекции овса на устойчивость к корончатой ржавчине.

ДНК-маркеры генов расоспецифической устойчивости

Несмотря на то что в литературе описано значительное количество генов расоспецифической устойчивости овса к *P. coronata*, лишь для некоторых из них установлена локализация на хромосомах (McNish et al., 2020), информация о клонированных генах *Pc* в литературе отсутствует (McCartney et al., 2011; Gorash et al., 2017; Sowa, Paczos-Grzęda, 2020). В базе данных GrainGenes нами было найдено 93 гена устойчивости овса к корончатой

ржавчине. Среди них только для 21 гена указаны сцепленные ДНК-маркеры. При этом недостаточность молекулярно-генетической информации часто не позволяет определить, являются ли некоторые гены, описанные разными исследователями, полностью идентичными, либо относятся к аллельным вариантам одного и того же гена (Nazareno et al., 2018).

Эффективность *Pc*-генов неразрывно связана с расовым (патотипическим) составом возбудителя корончатой ржавчины на той или иной территории. Установлено, что многие *Pc*-гены до сих пор остаются эффективными против рас корончатой ржавчины, встречающихся в Центральной Европе, но количество молекулярных маркеров для этих ценных в селекционном плане генов пока ограничено (Sowa, Paczos-Grzęda, 2020a). Исследователями были отмечены различия в расовом составе *P. coronata* в зависимости от региона РФ (Meshkova, Ryatkova, 2008). На Северо-Западе европейской части России (в Ленинградской области) наиболее высокий уровень устойчивости к корончатой ржавчине показали генотипы, несущие гены *Pc50-2*, *Pc54-2*, *Pc55* и *Pc68* (Loskutov, 2007). Устойчивостью к споробразцам *P. coronata*, собранным на Северо-Востоке европейской части России (в Кировской области), обладали линии с генами *Pc14*, *Pc46*, *Pc49*, *Pc50*, *Pc50-2*, *Pc50-4*, *Pc58*, *Pc59*. Линии овса с генами *Pc14*, *Pc38*, *Pc39*, *Pc48*, *Pc50*, *Pc50-2*, *Pc50-4*, *Pc58*, *Pc59*, *Pc60*, *Pc61*, *Pc68* показали устойчивость к споробразцам патогена, взятым на Урале (в Челябинской области). В Западной Сибири (в Новосибирской и Омской областях) наиболее устойчивыми к местным популяциям *P. coronata* являются линии овса, несущие гены *Pc50*, *Pc58* и *Pc59*. При изучении споробразцов, собранных на территории европейской части России, Урала и Западной Сибири, полностью поразились линии-тестеры с генами *Pc45*, *Pc47*, *Pc55*, *Pc56*, *Pc63*, *Pc67* (Meshkova, Ryatkova, 2008, 2019). Расовый состав возбудителя корончатой ржавчины на одной и той же территории со временем может меняться (Loskutov, 2007; Meshkova, Ryatkova, 2008), поэтому в этом направлении необходимы регулярные исследования.

В таблице 1 суммирована информация о ДНК-маркерах генов расоспецифической устойчивости овса к корончатой ржавчине, разработанных в период с 90-х годов прошлого века по настоящее время.

G. A. Penner et al. (1993) опубликовали работу, посвященную поиску RAPD-маркеров (случайно амплифицированных полиморфных фрагментов ДНК), связанных с геном устойчивости *Pc68*. RAPD-маркеры относятся к неспецифичным ПЦР-маркерам, в основе метода лежит амплификация нескольких различных фрагментов ДНК с использованием одного короткого праймера со случайной последовательностью (Kanukova et al., 2019).

W. L. Rooney et al. (1994) сообщили об идентификации RFLP-маркеров (маркеров полиморфизма длины рестрикционных фрагментов), сцепленных с генами устойчивости *Pc91* и *Pc92*. Авторы рекомендовали данные маркеры для объединения обоих генов в одном генотипе. Разными исследователями были предложены RFLP-маркеры, связанные с локусом *Pca* и генами *Pc38*, *Pc39*, *Pc48*, *Pc58a*, *Pc58b*, *Pc58c*, *Pc71* (Rayapati et al., 1994; Bush, Wise, 1998; Wight et al., 2004; Hoffman et al., 2006).

Следует отметить, что при работе с указанными RFLP- и RAPD-маркерами не проводилось их валидации на различном генетическом фоне. Данный этап разработки ДНК-маркеров очень важен (Leonova, 2013), и его отсутствие не позволяет достоверно судить о надежности при-

менения существующих RFLP- и RAPD-маркеров для выявления генов устойчивости овса к корончатой ржавчине. Кроме того, использование неспецифичных RFLP- и RAPD-маркеров связано с рядом технологических недостатков (Khlestkina, 2013; Kanukova et al., 2019). В большей степени для MAS подходят специфичные ПЦР-маркеры: STS (сайты, меченые нуклеотидной последовательностью) и SCAR (амплифицированные области, охарактеризованные нуклеотидной последовательностью) (Okon, Kowalczyk, 2012).

В 2004 г. в результате изучения популяции F_2 от скрещивания устойчивой линии S42 с восприимчивым сортом 'Calibre' были разработаны два SCAR-маркера: SCAR94-1 и SCAR94-2, сцепленные с геном устойчивости *Pc94*. Источником данного гена является диплоидный вид *A. strigosa*. Специфичность SCAR94-1 и SCAR94-2 была протестирована на трех других расщепляющихся популяциях, расстояние между геном *Pc94* и маркерами составило от 0,9 до 3,4 сМ. Разработанные маркеры были рекомендованы для пирамидирования *Pc94* с другими генами в ходе селекционного процесса (Chong et al., 2004).

В этом же году С. Р. Wight et al. сообщили об ассоциации SCAR-маркера ячменя cdo113 с геном устойчивости к корончатой ржавчине овса *Pc38*. Источником гена является дикий гексаплоидный вид овса *A. sterilis*. Маркер был картирован на расстоянии 4 сМ от гена и рекомендован для маркер-вспомогательной селекции. Однако валидация маркера cdo113 не проводилась (Wight et al., 2004).

С. А. McCartney et al. (2011) разработали пять SCAR-маркеров, сцепленных с геном *Pc91*. Источником гена послужила линия Amagalon, полученная в результате филогенетически отдаленного скрещивания тетраплоидного *A. magna* и диплоидного *A. longiglumis*. В ходе работы была проведена валидация маркеров на 23 сортах, как несущих ген *Pc91*, так и без него. Высокую специфичность показали маркеры oPt-0350-cdc3 и oPt-0350-cdc3. Все пять маркеров рекомендованы авторами для пирамидирования *Pc91* с другими генами в процессе создания новых сортов.

S. Sowa и E. Paczos-Grzęda (2020b) разработали шесть SCAR-маркеров, связанных с геном устойчивости *Pc39*, источником которого является *A. sterilis*. Ген *Pc39*, начиная с конца 70-х годов XX века, относится к наиболее эффективным генам устойчивости овса к корончатой ржавчине на территории Европы. Хотя в течение последнего десятилетия его эффективность постепенно снижается, она все же еще достаточно велика, и связанные с данным геном маркеры будут весьма полезны для селекции. В качестве наиболее тесно сцепленного с *Pc39* показал себя маркер SCAR_3456624, расположенный на расстоянии 0,37 сМ от гена. Его надежность для идентификации *Pc39* была подтверждена в ходе валидации на 22 сортах, 15 из которых были носителями гена.

В работе J. Toporowska et al. (2021) предложено три SCAR-маркера, сцепленных с новым геном расоспецифической устойчивости *Pc50-5*, среди которых высокую диагностическую эффективность показал доминантный маркер 58163643_SCAR, расположенный в 0,1 сМ от гена *Pc50-5*.

Для идентификации и пирамидирования локуса *Pca* и генов *Pc45* (*PcKM*), *Pc68*, *Pc85* разработаны также SCAR- и STS-маркеры (Yu, Wise, 2000; Chen et al., 2006; Gnanesh et al., 2015).

В таблице 2 представлены ПЦР-маркеры, прошедшие валидацию и представляющие наибольший интерес для

Таблица 1. ДНК-маркеры генов расоспецифической устойчивости овса к корончатой ржавчине**Table 1. DNA markers of race-specific crown rust resistance genes in oats**

Ген / локус / Gene / locus	Группа сцепления / Linkage group	Картирующая популяция / Mapping population	Типы маркеров / Types of mar- kers	Литературный источник / Published source
<i>Pca</i>	A	<i>A. strigosa/A. wiestii</i>	RFLP, RAPD, AFLP, STS	Rayapati et al., 1994; Wise et al., 1996; Yu, Wise, 2000
<i>Pc_ PI258731</i>	Mrg20	Betagene-1-1/MNBT1021-1-2; Deon- 1-2/ MNBT1020-1-1	SNP, KASP, Taq- Man	Rines et al., 2018
<i>Pc38</i>	Mrg02	OT328/Dumont; Pendek-48/Pendek-38	RFLP, SCAR, HRM	Wight et al., 2004; Admassu-Yimer, Klos, 2016b
<i>Pc39</i>	Mrg11	Pendek-39/Pendek-48; OT328/Du- mont; Celer/STH9210	RFLP, SCAR	Wight et al., 2004; Sowa, Paczos-Grzęda, 2020b
<i>Pc45 (PcKM)</i>	Mrg08	OT3019/Morton; CDC Weaver/Kame; OT9001/ OT3060; AC Morgan/Pc45; Kasztan/Pc45	SCAR, KASP, Taq- Man	Gnanesh et al., 2015; Kebede et al., 2019
<i>Pc48</i>	Mrg20	Pendek-39/Pendek-48	RFLP, HRM	Wight et al., 2004; Admassu- Yimer, Klos, 2016b
<i>Pc50-5</i>	6A	<i>A. sterilis</i> CW 486-1/Pendek	SCAR	Toporowska et al., 2021
<i>Pc53</i>	Mrg08	Clinton/6-112-1-15//Otana	SNP	Admassu-Yimer et al., 2018
<i>Pc58a</i>	OT32	Ogle/TAM O-301	RFLP, HRM	Hoffman et al., 2006; Ad- massu-Yimer, Klos, 2016a
<i>Pc58b, Pc58c</i>	OT32; OT33	Ogle/TAM O-301	RFLP	Hoffman et al., 2006
<i>Pc68</i>	Mrg19	Rodney O/Pc68; AC Assiniboia/MN841801; MS68/ S42; Pc68/5*Starter/UFRGS8	RAPD, STS, SNP, AFLP, HRM	Penner et al., 1993; Chen et al., 2006; Kulcheski et al., 2010; Ad- massu-Yimer, Klos, 2016b
<i>Pc71</i>	Mrg05	D526/Lang	RFLP, HRM	Bush, Wise, 1998; Admassu-Yimer, Klos, 2016b
<i>Pc85</i>	B	<i>A. strigosa/A. wiestii</i>	STS	Yu, Wise, 2000
<i>Pc91</i>	KOD_1_3_38	Amagalon/Starter-1; Amagalon/ Ogle-I; CDC Sol-Fi/HiFi; AC Morgan/ Stainless; SW Betania/ Stainless; AC Morgan/CDC Morrison;	RFLP, SCAR, KASP, TaqMan, HRM	Rooney et al., 1994; McCart- ney et al., 2011; Gnanesh et al., 2013; Admassu-Yimer, Klos, 2016a
<i>Pc92</i>	1	Obee/Midsouth//Starter-1; Obee/ Midsouth//Ogle-1	RFLP	Rooney et al., 1994
<i>Pc94</i>	1	Calibre/S42; AC Assiniboia/S42	AFLP, SCAR, SNP	Chong et al., 2004; Chen et al., 2007
<i>Pc98</i>	Mrg20	<i>Pc98/Bingo; Pc98/Kasztan</i>	SNP, KASP	Zhao et al., 2020

* – маркеры KASP, TaqMan и HRM также относятся к SNP-маркерам, но выделены в отдельные группы, т. к. их применение в MAS наиболее удобно и экономически выгодно

* – KASP, TaqMan and HRM markers also belong to SNP markers, but they are separated into different groups because their use in MAS is especially convenient and cost-effective

Таблица 2. Характеристика наиболее перспективных SCAR- и STS-маркеров расоспецифической устойчивости овса к корончатой ржавчине**Table 2.** Description of the most promising SCAR and STS markers of race-specific crown rust resistance genes in oats

Ген / Gene	Название маркера / Marker name	Последовательность прямого (F) и обратного (R) праймеров, 5' - 3' / Sequence of forward (F) and reverse (R) primers, 5' - 3'	Размер ампликона, пн / Amplicon size, bp	Литературный источник / Published source
<i>Pc39</i>	SCAR_RAPD_H11	F: CTTCCGCAGTCTTACCTATTT; R: CTTCCGCAGTGGTGTGGT	1111	Sowa, Paczos-Grzęda, 2020b
	SCAR_SRAP	F: ATGCTCGTCCCSTATCTTCA; R: CGTACGAATTCCTTAC	707	
	oPt-17172	F: GAAACGTGGGTTATGCTCGG; R: AGACGCCGCGTACTCTCTAA	420	
	3456624	F: TGCAGTGAGCTAGTTTAGTT; R: TTCAAGCATGAATCCAGAGT	60	
	3456272	F: TGCAGCAGGTATGGAAGTGAC; R: GAATTGACAGCGCGGTGCG	42	
	3454401	F: CAGAGGAGTTGCTACTAGTACATGG; R: TCACGGGAAGAAGTGCCAAG	61	
<i>Pc68</i>	STS-309	F: GCTAAGCAACAAGGGCA; R: GAAAGCCCAACAACATTC	774	Chen et al., 2006
<i>Pc91</i>	oPt-0350-cdc2	F: M13-CACCTTCAAGGTAGTGTGGG; R: AGGCGCAAACCTCAATCTTG	354	McCartney et al., 2011
	oPt-0350-cdc3	F: GGAATCTAGTTTATGGAGGAG; R: AGGCAAAACGAGCAGTGTA	265	
<i>Pc94</i>	SCAR94-1	F: CGTGCAAACCTCCATGGAATC; R: AAGCTTCCGATGTGCTCAAG	300	Chong et al., 2004
	SCAR94-2	F: TTACCTAACGAATCCGGCAG; R: TCATGGAACCTATTAGCAGGG	449	

практической селекции сортов овса, устойчивых к корончатой ржавчине.

С начала XXI века ведется поиск SNPs (однонуклеотидных полиморфизмов) генов расоспецифической устойчивости овса к корончатой ржавчине и создаются маркеры на основе выявленных SNPs (Chen et al., 2006). Однонуклеотидные полиморфизмы характеризуются высокой плотностью распределения и эволюционной стабильностью, что делает использование SNP-маркеров весьма удобным. Они хорошо зарекомендовали себя во многих направлениях генетики и селекции, в том числе при скрининге исходного материала, составлении генетических карт, маркер-вспомогательном отборе (Semagn et al., 2014; Kanukova et al., 2019). Существует большое количество разных по принципу действия генотипирующих платформ для выявления SNPs. К ним относятся такие технологии, как полногеномные SNP-платформы (genome-scale SNP-platforms), KASP (конкурентной аллель-специфичной ПЦП)-маркеры, технология TaqMan, HRM (высокоразрешающего анализа кривых плавления).

В последние годы наибольшую популярность в селекции приобретают KASP-маркеры. Идентификация аллелей основана на конкурентном связывании двух аллель-специфичных прямых праймеров, каждый из которых содержит уникальную концевую последовательность. С 2013 по 2020 г. были разработаны KASP-маркеры, сцепленные с генами устойчивости к корончатой ржав-

чине *Pc* PI258731, *Pc45* (*PcKM*), *Pc91*, *Pc98* (Gnanesh et al., 2013, 2015; Rines et al., 2018; Kebede et al., 2019; Zhao et al., 2020). Они значительно дешевле SNP-платформ для полногеномного анализа и являются более подходящими в ситуациях, когда требуется малое или умеренное количество маркеров для анализа большого количества образцов (Semagn et al., 2014; Ayalew et al., 2019).

В качестве надежного метода определения SNP широко применяется технология TaqMan, основанная на применении, помимо праймеров, специфичных зондов. Маркеры TaqMan были разработаны для генов устойчивости к корончатой ржавчине *Pc* PI258731, *Pc45* (*PcKM*), *Pc91* (McCartney et al., 2011; Gnanesh et al., 2015; Rines et al., 2018). Однако данный подход является более дорогостоящим и менее эффективным, чем KASP (Ayalew et al., 2019).

В. Admassu-Yimer и К. Е. Klos (2016a, 2016b) разработали маркеры для определения SNP, связанных с устойчивостью к корончатой ржавчине, с использованием HRM. Ими были получены HRM-маркеры для генов расоспецифической устойчивости *Pc38*, *Pc48*, *Pc58a*, *Pc68*, *Pc71*, *Pc91*. Авторы подчеркивают более низкую стоимость разработки маркеров и меньшую стоимость реагентов для анализа по сравнению с KASP- и TaqMan-технологиями.

Таким образом, за последние тридцать лет были разработаны различные типы ДНК-маркеров генов расоспе-

цифической устойчивости овса к корончатой ржавчине. Несмотря на то что они связаны с небольшим числом известных *Pc*-генов, они несомненно могут быть использованы в практической селекции. Различия в материально-технической базе селекционных учреждений не позволяют дать конкретных рекомендаций по выбору того или иного типа маркеров при создании устойчивых к заболеванию сортов овса. Маркеры KASP, TaqMan и HRM на данный момент являются наиболее перспективными технологиями идентификации генов устойчивости к корончатой ржавчине. SCAR- и STS-маркеры в большей степени подходят для широкого практического использования, благодаря наличию валидированных маркеров и экономической доступности. Для реализации стратегии пирамидирования генов расоспецифической устойчивости в селекции овса оптимальным вариантом является применение комплекса маркеров, разработанных к различным *Pc*-генам.

Определение локусов неспецифической устойчивости к корончатой ржавчине

Как уже упоминалось ранее, неспецифическая (частичная) устойчивость к корончатой ржавчине сохраняется дольше, чем расоспецифическая. Это привлекает к ней интерес при выведении новых сортов. Неспецифическая устойчивость не обеспечивает высокий уровень резистентности хозяина, но снижает степень развития патогена, что предотвращает эпифитотии и уменьшает потери урожая. Считается, что неспецифическая устойчивость овса к корончатой ржавчине имеет полигенную природу (Klos et al., 2017; Gorash et al., 2017; Nazareno et al., 2018; McNish et al., 2020). Однако в некоторых случаях наследование неспецифической устойчивости может быть менее сложным и обусловлено действием одного или двух генов (Nazareno et al., 2018). Присутствие расоспецифических генов может помешать выявлению генов частичной устойчивости. Кроме того, неспецифическую устойчивость чаще всего можно оценить только по фенотипу взрослых растений. Все это делает селекцию на частичную устойчивость более сложным и долгим процессом по сравнению с селекцией на расоспецифическую устойчивость. Применение маркер-вспомогательной селекции позволит повысить эффективность выведения сортов с неспецифической устойчивостью к корончатой ржавчине. Для этого необходимо идентифицировать QTLs (локусы количественных признаков) и определить тесно связанные с ними молекулярные маркеры (Babiker et al., 2015; Gorash et al., 2017; Nazareno et al., 2018; McNish et al., 2020). Существуют два пути идентификации QTLs устойчивости овса к корончатой ржавчине: QTL-картирование и полногеномный ассоциативный анализ.

Традиционное QTL-картирование основано на скрещивании двух линий или сортов, контрастных по интересующему признаку, и создании картирующих популяций. Определяются полиморфные ДНК-маркеры, которые позволяют различить генотипы родителей. Данные маркеры используют для генотипирования всех линий картирующей популяции и на основе полученных данных строят генетическую карту сцепления. Картирующие популяции оценивают в течение нескольких лет, в тепличных и полевых условиях, проверяя корреляцию между признаком устойчивости и маркерами. Точность QTL-картирования зависит от размера картирующей популяции, генетической изменчивости, которую она охва-

тывает, и плотности молекулярных маркеров (Chesnokov, Artem'eva, 2011). QTL-анализ обуславливает создание селекционно ценных маркеров, которые служат эффективным инструментом для улучшения культурных растений (Vreugdenhil et al., 2007; Chesnokov, Artem'eva, 2011).

Примером использования метода QTL-картирования может служить исследование Е. М. Babiker et al. (2015), в ходе которого были идентифицированы четыре QTLs неспецифической устойчивости овса к корончатой ржавчине, находящиеся на хромосомах 12D, 13A и 19A и определяющие от 10 до 53% фенотипического проявления признака. Валидация данных QTLs, т. е. их успешное выявление при работе с популяциями иного происхождения, говорит о применимости полученных результатов независимо от генетического фона. В то же время возможности такого использования QTLs и сцепленных с ними маркеров часто бывают ограничены, так как родительские генотипы картирующих популяций могут и не представлять собой все богатство генетического разнообразия, вовлекаемое в селекционные программы (Joshi, Nayak 2010; Montilla-Bascón et al., 2015).

Метод полногеномного ассоциативного анализа (GWAS) основан на выявлении неравновесного сцепления (LD) между аллелями разных локусов. Он позволяет на основании сопоставления данных гено- и фенотипирования множества образцов одного вида определять взаимосвязь геномных маркерных локусов с признаками (Khlestkina, 2018).

Так, I. G. McNish et al. (2020) провели исследование 256 линий овса, участвующих в селекционных программах США и Канады. Ими были идентифицированы QTLs количественной устойчивости овса к корончатой ржавчине в группах сцепления Mrg05, Mrg12, Mrg15, Mrg18, Mrg20 и Mrg33. Авторы сообщают, что выявленные QTLs и связанные с ними SNPs являются многообещающим материалом для дальнейшего изучения и использования в маркер-вспомогательной селекции устойчивых сортов овса.

Преимущества GWAS по сравнению с QTL-картированием – это увеличение разрешения картирования, сокращение времени исследования, возможность одновременно изучать большее число аллелей (Chesnokov, Artem'eva, 2011; Montilla-Bascón et al., 2015; Khlestkina, 2018).

На данный момент идентифицировано значительное количество QTLs, ассоциированных с неспецифической устойчивостью овса к корончатой ржавчине. При этом использовались ДНК-маркеры различных типов. В работах последних пяти лет преимущество отдается мультиплексным SNP-платформам и GBS-маркерам (маркерам для генотипирования посредством секвенирования) (Babiker et al., 2015; Klos et al., 2017; Nazareno et al., 2018; McNish et al., 2020).

Следует отметить, что поиск QTLs, в которых локализованы гены расоспецифической устойчивости к корончатой ржавчине, также проводился (Zhu et al., 2003; Klos et al., 2017). К. Е. Klos et al. (2017) указывают на то, что локусы неспецифической устойчивости и *Pc*-гены могут перекрывать друг друга на картах сцепления и четко разделить их друг от друга не всегда возможно.

Заключение

Методы молекулярной биологии становятся важным инструментом для создания новых сортов сельскохозяйственных культур. Расширение знаний об устойчивости овса к патогену *P. coronata*, благодаря молекулярно-ге-

нетическим данным, является ключом к разработке сортов с длительной устойчивостью (Sowa, Paczos-Grzęda, 2020b). Речь идет как о поиске новых генов и локусов устойчивости, так и уточнении молекулярной организации и функционирования уже известных генов. Для эффективного использования *Pc*-генов необходимы дополнительные данные по молекулярному картированию, чтобы полностью охарактеризовать аллельные отношения между ними (Kebede et al., 2019).

Интрогрессия генов устойчивости зависит от их надежной идентификации в растении с использованием эффективных молекулярных маркеров (Toporowska et al., 2021). Проведенный анализ литературы показал, что основное внимание на данном этапе посвящено именно поиску и разработке молекулярных маркеров, связанных с расоспецифической устойчивостью овса к корончатой ржавчине. Не было найдено информации об устойчивых сортах, успешно созданных с применением ДНК-маркеров. В то же время ДНК-маркеры различных типов рекомендованы для практического применения, в частности для пирамидирования генов и увеличения срока устойчивости новых сортов. В качестве наиболее перспективных и доступных для внедрения в практическую селекцию овса рекомендованы прошедшие валидацию SCAR- и STS-маркеры генов *Pc39*, *Pc68*, *Pc91*, *Pc94*. Эти маркеры могут обеспечить точный выбор желаемых аллельных комбинаций. Однако стоит подчеркнуть необходимость осознанного подхода при сочетании нескольких *Pc*-генов в одном генотипе. Обеспечение устойчивости овса к *P. coronata* за счет генов расоспецифической устойчивости эффективно, но зависит от реакции сортов на местные популяции патогена (Fulcher et al., 2020). Ввиду эволюционной способности патогена преодолевать новые комбинации генов устойчивости стоит предусмотреть некоторый «резерв» устойчивости к данному патогену и использовать новые комбинации *Pc*-генов на практике постепенно, а также сочетать их с локусами, связанными с другими механизмами устойчивости овса к *P. coronata*.

К настоящему времени есть данные об идентификации QTLs неспецифической устойчивости к корончатой ржавчине. В отличие от расоспецифической, неспецифическая устойчивость овса к данной болезни эффективна против широкого спектра рас патогена и в течение длительного периода времени. Поэтому, несмотря на то что сложность наследования ранее ограничивала применение этого типа устойчивости в селекционных программах, ее использование в селекции в будущем необходимо (Isidro-Sánchez et al., 2020).

В целом, применение ДНК-маркеров имеет значительный потенциал в селекции овса на устойчивость к корончатой ржавчине. Внедрение ДНК-маркеров в селекцию овса будет возрастать с расширением молекулярно-генетических данных и совершенствованием технологий выявления генов и локусов, связанных как с расоспецифической, так и с неспецифической устойчивостью овса к *P. coronata*.

References / Литература

- Admassu-Yimer B., Bonman J.M., Klos K.E. Mapping of crown rust resistance gene *Pc53* in oat (*Avena sativa*). *PLoS One*. 2018;13(12):e0209105. DOI: 10.1371/journal.pone.0209105
- Admassu-Yimer B., Klos K.E. PCR-Based High-resolution Melt Markers for *Pc* genes/QTL. Part 1: SNPs linked to QCr. cdl11-13A, QPc. crc-14D, *Pc58a*, and *Pc91*. *Oat Newsletter*. 2016a;53(7). Available from: https://oatnews.org/oatnews_pdfs/2016/oatnews_2016_Yimer.pdf [accessed Nov. 25, 2020].
- Admassu-Yimer B., Klos K.E. PCR-Based High-resolution Melt Markers for *Pc* genes. Part 2: SNPs linked to *Pc38*, *Pc48*, *Pc68*, and *Pc71*. *Oat Newsletter*. 2016b;53(11). Available from: https://oatnews.org/oatnews_pdfs/2016/oatnews_2016_Yimer2.pdf [accessed November 25, 2020].
- Ausemus E.R. Breeding for disease resistance in wheat, oats, barley and flax. *The Botanical Review*. 1943;9(4):207-260. Available from: <https://www.jstor.org/stable/4353286> [accessed November 25, 2020].
- Ayalew H., Tsang P.W., Chu C., Wang J., Liu S., Chen C. et al. Comparison of TaqMan, KASP and rhAmp SNP genotyping platforms in hexaploid wheat. *PLoS One*. 2019;14(5):e0217222. DOI: 10.1371/journal.pone.0217222
- Babiker E.M., Gordon T.C., Jackson E.W., Chao S., Harrison S.A., Carson M.L. et al. Quantitative trait loci from two genotypes of oat (*Avena sativa*) conditioning resistance to *Puccinia coronata*. *Phytopathology*. 2015;105(2):239-245. DOI: 10.1094/PHYTO-04-14-0114-R
- Bush A.L., Wise R.P. High-resolution mapping adjacent to the *Pc71* crown-rust resistance locus in hexaploid oat. *Molecular Breeding*. 1998;4(1):13-21. DOI: 10.1023/A:1009652222382
- Cabral A.L., Gnanesh B.N., Mitchell Fetch J.W., McCartney C., Fetch T., Park R.F. et al. Oat fungal diseases and the application of molecular marker technology for their control. In: A. Goyal, C. Manoharachary (eds). *Future Challenges in Crop Protection Against Fungal Pathogens*. New York, NY: Springer; 2014. p.343-358. DOI: 10.1007/978-1-4939-1188-2_12
- Cabral A.L., Park R.F. Genetic analysis of seedling resistance to crown rust in five diploid oat (*Avena strigosa*) accessions. *Journal of Applied Genetics*. 2016;57(1):27-36. DOI: 10.1007/s13353-015-0302-9
- Carson M.L. Broad-spectrum resistance to crown rust, *Puccinia coronata* f. sp. *avenae*, in accessions of the tetraploid slender oat, *Avena barbata*. *Plant Disease*. 2009a;93(4):363-366. DOI: 10.1094/PDIS-93-4-0363
- Carson M.L. Crown rust development and selection for virulence in *Puccinia coronata* f. sp. *avenae* in an oat multiline cultivar. *Plant Disease*. 2009b;93(4):347-353. DOI: 10.1094/PDIS-93-4-0347
- Chen G., Chong J., Gray M., Prashar S., Procnier J.D. Identification of single-nucleotide polymorphisms linked to resistance gene *Pc68* to crown rust in cultivated oat. *Canadian Journal of Plant Pathology*. 2006;28(2):214-222. DOI: 10.1080/07060660609507289
- Chen G., Chong J., Prashar S., Procnier J.D. Discovery and genotyping of high-throughput SNP markers for crown rust resistance gene *Pc94* in cultivated oat. *Plant Breeding*. 2007;126(4):379-384. DOI: 10.1111/j.1439-0523.2007.01364.x
- Chesnokov Yu.V., Artem'eva A.M. Association mapping in plants (review). *Agricultural Biology*. 2011;46(5):3-16. [in Russian] (Чесноков Ю.В., Артемьева А.М. Ассоциативное картирование у растений (обзор). *Сельскохозяйственная биология*. 2011;46(5):3-16).
- Chong J., Reimer E., Somers D., Aung T., Penner G.A. Development of sequence-characterized amplified region (SCAR) markers for resistance gene *Pc94* to crown rust in oat. *Canadian Journal of Plant Pathology*. 2004;26(1):89-96. DOI: 10.1080/07060660409507118
- Dodds P.N., Rathjen J.P. Plant immunity: towards an integrated view of plant-pathogen interactions. *Nature*

- Reviews. Genetics.* 2010;11(8):539-548. DOI: 10.1038/nrg2812
- Forsberg R.A. The use of monosomic alien substitution lines in interploidy gene transfer in *Avena*. *Biotechnology & Biotechnological Equipment.* 1990;4(5-6):27-30. DOI: 10.1080/13102818.1990.10818615
- Fulcher M.R., Benschler D., Sorrells M.E., Bergstrom G.C. Preserving spring oat yields in New York through varietal resistance to crown rust. *Plant Health Progress.* 2020;21(1): 36-39. DOI: 10.1094/PHP-05-19-0037-RS
- Gnanesh B.N., McCartney C.A., Eckstein P.E., Mitchell Fetch J.W., Menzies J.G., Beattie A.D. Genetic analysis and molecular mapping of a seedling crown rust resistance gene in oat. *Theoretical and Applied Genetics.* 2015;128(2):247-258. DOI: 10.1007/s00122-014-2425-5
- Gnanesh B.N., Mitchell Fetch J.W., Menzies J.G., Beattie A.D., Eckstein P.E., McCartney C.A. Chromosome location and allele-specific PCR markers for marker-assisted selection of the oat crown rust resistance gene *Pc91*. *Molecular Breeding.* 2013;32(3):679-686. DOI: 10.1007/s11032-013-9900-6
- Gnanesh B.N., Mitchell Fetch J.W., Zegeye T., McCartney C.A., Fetch T. Oat. In: A. Pratap, J. Kumar (eds). *Alien Gene Transfer in Crop Plants. Vol. 2. Achievements and Impacts.* New York, NY: Springer; 2014. p.51-73. DOI: 10.1007/978-1-4614-9572-7_3
- Gorash A., Armoniene R., Mitchell Fetch J.W., Liatukas Ž., Danyté V. Aspects in oat breeding: nutrition quality, nakedness and disease resistance, challenges and perspectives. *Annals of Applied Biology.* 2017;171(3):281-302. DOI: 10.1111/aab.12375
- Gradoboeva T.P., Batalova G.A. Estimation of oat genotypes on resistance to crown rust. *Legumes and Groat Crops.* 2018;1(25):91-98. [in Russian] [Градобоева Т.П., Баталова Г.А. Оценка сортообразцов овса на устойчивость к корончатой ржавчине. *Зернобобовые и крупяные культуры.* 2018;1(25):91-98].
- GrainGenes. A database for *Triticeae* and *Avena*. Albany, CA; 2021. Available from: <https://wheat.pw.usda.gov> [accessed Jan. 25, 2021].
- Hoffman D.L., Chong J., Jackson E.W., Obert D.E. Characterization and mapping of a crown rust resistance gene complex (*Pc58*) in TAM O-301. *Crop Science.* 2006;46(6):2630-2635. DOI: 10.2135/cropsci2006.01.0014
- Isidro-Sánchez J., Prats E., Howarth C., Langdon T., Montilla-Bascón G. Genomic approaches for climate resilience breeding in oats. In: C. Kole (ed.). *Genomic Designing of Climate-Smart Cereal Crops.* Cham: Springer; 2020. p.133-169. DOI: 10.1007/978-3-319-93381-8_4
- Joshi R.K., Nayak S. Gene pyramiding – A broad spectrum technique for developing durable stress resistance in crops. *Biotechnology and Molecular Biology Reviews.* 2010;5(3):51-60.
- Kanukova K.R., Gazaev I.H., Sabanchieva L.K., Bogotova Z.I., Appaev S.P. DNA markers in crop production. *News of the Kabardin-Balkar Scientific Center of RAS.* 2019;6(92):220-232. [in Russian] [Канукова К.Р., Газаев И.Х., Сабанчиева Л.К., Боготова З.И., Аппаев С.П. ДНК-маркеры в растениеводстве. *Известия Кабардино-Балкарского научного центра РАН.* 2019;6(92):220-232]. DOI: 10.35330/1991-6639-2019-6-92-220-232
- Kebede A.Z., Friesen-Enns J., Gnanesh B.N., Menzies J.G., Mitchell Fetch J.W., Chong J. et al. Mapping oat crown rust resistance gene *Pc45* confirms association with *PcKM. G3: Genes, Genomes, Genetics.* 2019;9(2):505-511. DOI: 10.1534/g3.118.200757
- Khlestkina E.K. Molecular markers in genetic studies and breeding. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding.* 2013;17(4/2):1044-1054. [in Russian] [Хлесткина Е.К. Молекулярные маркеры в генетических исследованиях и в селекции. *Вавиловский журнал генетики и селекции.* 2013;17(4/2):1044-1054].
- Khlestkina E.K. Plant genetic resources in post-genomic era. In: *Modern problems of adaptation (Zhuchenko's reading IV) Part I. Collection of Scientific papers of the International Scientific and Practical Conference; September 24–26, 2018.* Belgorod; 2018. p.196-200. [in Russian] [Хлесткина Е.К. Генетические ресурсы растений в постгеномную эру. В кн.: *Современные проблемы адаптации (Жученковские чтения IV). Часть. I. Сборник научных трудов международной научно-практической конференции; 24–26 сентября 2018 г.* Белгород; 2018. С.196-200].
- Kim H.B. Inheritance of resistance to *Puccinia coronata* var. *avenae* in six selections of *Avena sterilis*. *Euphytica.* 1974;23(1):174-180. DOI: 10.1007/BF00032758
- Klos K.E., Yimer A.B., Babiker E.M., Beattie A.D., Bonman J.M., Carson M.L. et al. Genome-wide association mapping of crown rust resistance in oat elite germplasm. *The Plant Genome.* 2017;10(2). DOI: 10.3835/plantgenome2016.10.0107
- Kulcheski F.R., Graichen F.A.S., Martinelli J.A., Locatelli A.B., Federizzi L.C., Delatorre C.A. Molecular mapping of *Pc68*, a crown rust resistance gene in *Avena sativa*. *Euphytica.* 2010;175(3):423-432. DOI: 10.1007/s10681-010-0198-8
- Leonova I.N. Molecular markers: implementation in crop plant breeding for identification, introgression, and gene pyramiding. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding.* 2013;17(2):314-325. [in Russian] [Леонова И.Н. Молекулярные маркеры: использование в селекции зерновых культур для идентификации, интрогрессии и пирамидирования генов. *Вавиловский журнал генетики и селекции.* 2013;17(2):314-325].
- Loarce Y., Navas E., Paniagua C., Fominaya A., Manjón J.L., Ferrer E. Identification of genes in a partially resistant genotype of *Avena sativa* expressed in response to *Puccinia coronata* infection. *Frontiers in Plant Science.* 2016;7:731. DOI: 10.3389/fpls.2016.00731
- Loskutov I.G. The N.I. Vavilov's theory of immunity and current investigations on plant resistance by the example of oats. *Agricultural Biology.* 2007;42(5):48-62. [in Russian] [Лоскутов И.Г. Теория иммунитета Н.И. Вавилова и современные исследования устойчивости растений на примере овса. *Сельскохозяйственная биология.* 2007;42(5):48-62].
- Martens J.W., Dyck P.L. Genetics of resistance to rust in cereals from a Canadian perspective. *Canadian Journal of Plant Pathology.* 1989;11(1):78-85. DOI: 10.1080/07060668909501152
- McCartney C.A., Stonehouse R.G., Rossnagel B.G., Eckstein P.E., Scoles G.J., Zatorski T. et al. Mapping of the oat crown rust resistance gene *Pc91*. *Theoretical and Applied Genetics.* 2011;122(2):317-325. DOI: 10.1007/s00122-010-1448-9
- McNish I.G., Zimmer C.M., Susko A.Q., Heuschele D.J., Tiede T., Case A.J. et al. Mapping crown rust resistance at multiple time points in elite oat germplasm. *The Plant Genome.* 2020;13(1):e20007. DOI: 10.1002/tpg2.20007
- Meshkova L.V., Pyatkova O.V. Biotypic composition of the crown rust of oats in Omsk Province (Biotipicheskiy sostav koronchatoy rzhavchiny ovsa v Omskoy oblasti). In: *Collection of proceedings of the All-Russian (National) Scientific and Practical Conference dedicated*

- to the 100th anniversary of the S.I. Leontiev's birth; February 27, 2019 (Sbornik materialov Vserossiyskoy (natsionalnoy) nauchno-prakticheskoy konferentsii, posvyashchennoy 100-letiyu so dnya rozhdeniya S.I. Leontyeva; 27 fevralya 2019 g.). Omsk; 2019. p.219-223. [in Russian] (Мешкова Л.В, Пяткова О.В. Биотипический состав корончатой ржавчины овса в Омской области. В кн.: Сборник материалов Всероссийской (национальной) научно-практической конференции, посвященной 100-летию со дня рождения С.И. Леонтьева; 27 февраля 2019 г. Омск; 2019. С.219-223). URL: <https://agro.omgau.ru/nauka/sborniki-nauchnykh-statej/item/138-materialy-vserossiyskoj-natsionalnoj-nauchno-prakticheskoy-konferentsii-posvyashchennoj-100-letiyu-so-dnya-rozhdeniya-s-i-leonteva.html> [дата обращения: 15.10.2021].
- Meshkova L.V., Pyatkova O.V. Monitoring of crown rust of oats agent virulence in Omsk region. *Achievements of Science and Technology of AIC*. 2008;(12):15-17. [in Russian] (Мешкова Л.В, Пяткова О.В. Мониторинг вирулентности возбудителя корончатой ржавчины овса в Омской области. *Достижения науки и техники АПК*. 2008;(12):15-17).
- Montilla-Bascón G., Rispail N., Sanchez-Martin J., Rubiales D., Mur L.A.J., Langdon T. et al. Genome-wide association study for crown rust (*Puccinia coronata* f. sp. *avenae*) and powdery mildew (*Blumeria graminis* f. sp. *avenae*) resistance in an oat (*Avena sativa*) collection of commercial varieties and landraces. *Frontiers in Plant Science*. 2015;6:103. DOI: 10.3389/fpls.2015.00103
- Nazareno E.S., Li F., Smith M., Park R.F., Kianian S.F., Figueroa M. *Puccinia coronata* f. sp. *avenae*: a threat to global oat production. *Molecular Plant Pathology*. 2018;19(5):1047-1060. DOI: 10.1111/mpp.12608
- Oat crown rust. USDA ARS Cereal Disease Lab.: St. Paul, MN; 2017. Available from: <https://www.ars.usda.gov/midwest-area/stpaul/cereal-disease-lab/docs/cereal-rusts/oat-crown-rust/> [accessed Nov. 15, 2021].
- Ohm H.W., Shaner G. Breeding oat for resistance to diseases. In: H.G. Marshall, M.T. Sorrells (eds). *Agronomy: a Series of Monographs. No. 33. Oat Science and Technology*. New York, NY: Academic Press; 1992. p.657-698.
- Okon S., Kowalczyk K. Description of DNA analysis techniques and their application in oat (*Avena L.*) genome research. *Acta Agrobotanica*. 2012;65(1):3-10. DOI: 10.5586/aa.2012.037
- Paczos-Grzęda E., Sowa S., Koroluk A., Langdon T. Characteristics of resistance to *Puccinia coronata* f. sp. *avenae* in *Avena fatua*. *Plant Disease*. 2018;102(12):2616-2624. DOI: 10.1094/PDIS-03-18-0528-RE
- Penner G.A., Chong J., Wight C.P., Molnar S.J., Fedak G. Identification of an RAPD marker for the crown rust resistance gene *Pc68* in oats. *Genome*. 1993;36(5):818-820. DOI: 10.1139/g93-108
- Periyannan S., Milne R.J., Figueroa M., Lagudah E.S., Dodds P.N. An overview of genetic rust resistance: From broad to specific mechanisms. *PLoS Pathogens*. 2017;13(7):e1006380. DOI: 10.1371/journal.ppat.1006380
- Rayapati P.J., Gregory J.W., Lee M., Wise R.P. A linkage map of diploid *Avena* based on RFLP loci and a locus conferring resistance to nine isolates of *Puccinia coronata* var. *avenae*. *Theoretical and Applied Genetics*. 1994;89(7-8):831-837. DOI: 10.1007/bf00224505
- Rines H.W., Miller M.E., Carson M., Chao S., Tiede T., Wiersma J. et al. Identification, introgression, and molecular marker genetic analysis and selection of a highly effective novel oat crown rust resistance from diploid oat, *Avena strigosa*. *Theoretical and Applied Genetics*. 2018;131(3):721-733. DOI: 10.1007/s00122-017-3031-0
- Rines H.W., Porter H.L., Carson M.L., Ochocki G.E. Introgression of crown rust resistance from diploid oat *Avena strigosa* into hexaploid cultivated oat *A. sativa* by two methods: Direct crosses and through an initial 2x·4x synthetic hexaploid. *Euphytica*. 2007;158(1-2):67-79. DOI: 10.1007/s10681-007-9426-2
- Rooney W.L., Rines H.W., Phillips R.L. Identification of RFLP markers linked to crown rust resistance genes *Pc91* and *Pc92* in oat. *Crop Science*. 1994;34(4):940-944. DOI: 10.2135/cropsci1994.0011183x003400040019x
- Semagn K., Babu R., Hearne S., Olsen M. Single nucleotide polymorphism genotyping using Kompetitive Allele Specific PCR (KASP): overview of the technology and its application in crop improvement. *Molecular Breeding*. 2014;33(1):1-14. DOI: 10.1007/s11032-013-9917-x
- Shafikova T.N., Omelichkina Y.V. Molecular-genetic aspects of plant immunity to phytopathogenic bacteria and fungi. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2015;62(5):571-585. DOI: 10.1134/S1021443715050143
- Sidorov A.V., Zakharov V.G., Tyryshkin L.G. Field resistance in oat and barley samples to fungal leaf diseases. *Izvestiya Saint-Petersburg State Agrarian University*. 2018;(53):76-79. [in Russian] (Сидоров А.В., Захаров В.Г., Тырышкин Л.Г. Полевая устойчивость образцов овса и ячменя к грибным листовым болезням. *Известия Санкт-Петербургского государственного аграрного университета*. 2018;(53):76-79). DOI: 10.24411/2078-1318-2018-14076
- Skolotneva E.S., Salina E.A. Resistance mechanisms involved in complex immunity of wheat against rust diseases. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2019;23(5):542-550. [in Russian] (Сколотнева Е.С., Салина Е.А. Разнообразие механизмов устойчивости, вовлеченных в многоуровневый иммунитет пшеницы к ржавчинным заболеваниям. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2019;23(5):542-550). DOI: 10.18699/VJ19.523
- Sowa S., Paczos-Grzęda E. A study of crown rust resistance in historical and modern oat cultivars representing 120 years of Polish oat breeding. *Euphytica*. 2020a;216(1):1-10. DOI: 10.1007/s10681-019-2545-8
- Sowa S., Paczos-Grzęda E. Identification of molecular markers for the *Pc39* gene conferring resistance to crown rust in oat. *Theoretical and Applied Genetics*. 2020b;133(4):1081-1094. DOI: 10.1007/s00122-020-03533-z
- Sunstrum F.G., Bekele W.A., Wight C.P., Yan W., Chen Y., Tinker N.A. A genetic linkage map in southern-by-spring oat identifies multiple quantitative trait loci for adaptation and rust resistance. *Plant Breeding*. 2018;138(1):82-94. DOI: 10.1111/pbr.12666
- Toporowska J., Sowa S., Kilian A., Koroluk A., Paczos-Grzęda E. Discovery and chromosomal location a highly effective oat crown rust resistance gene *Pc50-5*. *International Journal of Molecular Sciences*. 2021;22(20):11183. DOI: 10.3390/ijms222011183
- Tyryshkin L.G. Modification variability of virulence in cereals obligate phytopathogens: conclusions and consequences. *Plant Protection News*. 2016;3(89):171-173. [in Russian] (Тырышкин Л.Г. Модификационная изменчивость вирулентности облигатных фитопатогенов злаков: выводы и следствия. *Вестник защиты растений*. 2016;3(89):171-173).
- Vreugdenhil D., Koornneef M., Sergeeva L.I. Use of QTL analysis in physiological research. *Russian Journal*

- of Plant Physiology*. 2007;54(1):10-15. DOI: 10.1134/S1021443707010025
- Wight C.P., O'Donoghue L.S., Chong J., Tinker N.A., Molnar S.J. Discovery, localization, and sequence characterization of molecular markers for the crown rust resistance genes *Pc38*, *Pc39*, and *Pc48* in cultivated oat (*Avena sativa* L.). *Molecular Breeding*. 2004;14(4):349-361. DOI: 10.1007/s11032-004-0148-z
- Wise R.P., Lee M., Rayapati P.J. Recombination within a 5-centimorgan region in diploid *Avena* reveals multiple specificities conferring resistance to *Puccinia coronata*. *Phytopathology*. 1996;86(4):340-346. DOI: 10.1094/phyto-86-340
- Yu G.X., Wise R.P. An anchored AFLP-and retrotransposon-based map of diploid *Avena*. *Genome*. 2000;43(5):736-749. DOI: 10.1139/g00-037
- Zhao J., Kebede A.Z., Menzies J.G., Paczos-Grzęda E., Chong J., Mitchell Fetch J.W. et al. Chromosomal location of the crown rust resistance gene *Pc98* in cultivated oat (*Avena sativa* L.). *Theoretical and Applied Genetics*. 2020;133(4):1109-1122. DOI: 10.1007/s00122-020-03535-x
- Zhu S., Leonard K.J., Kaeppler H.F. Quantitative trait loci associated with seedling resistance to isolates of *Puccinia coronata* in oat. *Phytopathology*. 2003;93(7):860-866. DOI: 10.1094/phyto.2003.93.7.860

Информация об авторах

Анна Владимировна Бакулина, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, зав. лабораторией, Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н.В. Рудницкого, 610007 Россия, Киров, ул. Ленина, 166а, mol-biol@fanc-sv.ru, <https://orcid.org/0000-0002-5171-2476>

Нина Владиславовна Новоселова, младший научный сотрудник, Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н.В. Рудницкого, 610007 Россия, Киров, ул. Ленина, 166а, syllvana@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-0638-4258>

Лариса Сергеевна Савинцева, кандидат биологических наук, научный сотрудник, Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н.В. Рудницкого, 610007 Россия, Киров, ул. Ленина, 166а, savinceva.l@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-7878-4891>

Галина Аркадьевна Баталова, академик РАН, зам. директора по селекционной работе, Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н.В. Рудницкого, 610007 Россия, Киров, ул. Ленина, 166а, g.batalova@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-3491-499X>

Information about the authors

Anna V. Bakulina, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, Head of a Laboratory, Federal Agricultural Research Center of the North-East named N.V. Rudnitsky, 166a Lenina St., Kirov 610007, Russia, mol-biol@fanc-sv.ru, <https://orcid.org/0000-0002-5171-2476>

Nina V. Novoselova, Associate Researcher, Federal Agricultural Research Center of the North-East named N.V. Rudnitsky, 166a Lenina St., Kirov 610007, Russia, syllvana@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-0638-4258>

Larisa S. Savintseva, Cand. Sci. (Biology), Researcher, Federal Agricultural Research Center of the North-East named N.V. Rudnitsky, 166a Lenina St., Kirov 610007, Russia, savinceva.l@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-7878-4891>

Galina A. Batalova, Full Member (Academician) of the RAS, Deputy Director for Breeding Work, Federal Agricultural Research Center of the North-East named N.V. Rudnitsky, 166a Lenina St., Kirov 610007, Russia, g.batalova@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-3491-499X>

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 19.08.2021; одобрена после рецензирования 27.12.2021; принята к публикации 28.02.2022.

The article was submitted on 19.08.2021; approved after reviewing on 27.12.2021; accepted for publication on 28.02.2022.