

Перевод на английский язык <https://vavilov.elpub.ru/jour>

Пребридинговое изучение интрогрессивных линий яровой мягкой пшеницы, несущих комбинации *Sr22+Sr25* и *Sr35+Sr25* генов устойчивости к стеблевой ржавчине

С.Н. Сибикеев¹✉, О.А. Баранова², А.Е. Дружин¹

¹ Федеральное аграрное научное учреждение Юго-Востока, Саратов, Россия

² Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, Пушкин, Санкт-Петербург, Россия

✉ sibikeev_sergey@mail.ru

Аннотация. Гены *Sr22*, *Sr35* и *Sr25* привлекают внимание селекционеров мягкой пшеницы эффективностью против расы *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* Ug99 и ее биотипов. К настоящему времени защитный эффект комбинаций генов *Sr22+Sr25* и *Sr35+Sr25* не исследован, неизвестно их влияние на агрономические показатели. В представленной работе эти показатели изучены с использованием линий яровой мягкой пшеницы Л503/W3534//Л503 (*Sr22+Sr25*) и Л503/*Sr35*//Л503/3/Л503 (*Sr35+Sr25*). Линии оценивали на устойчивость к *P. graminis* f. sp. *tritici* в условиях естественных эпифитотий 2016–2020 гг., а также к саратовской, лысогорской и омской популяциям патогена и к изолятам гриба, PgtZ1 (TKSTF) и PgtF18.6 – в лабораторных условиях (TKSTF + *Sr33*). С помощью молекулярных маркеров подтверждено наличие изучаемых *Sr*-генов. Выявлена высокая эффективность комбинации генов *Sr22+Sr25* как при естественных эпифитотиях патогена, так и в лабораторных исследованиях. Комбинация *Sr35+Sr25* оказалась неэффективной. В среднем за 2018–2020 гг. у линий с обеими комбинациями генов отмечено понижение массы 1000 зерен и увеличение периода «всходы–колошение». У линии с комбинацией генов *Sr22+Sr25* обнаружены незначительные эффекты на показатели клейковины и упругость теста, но отношение упругости теста к растяжимости было выше, а сила муки, пористость и объем хлеба – ниже; у линии с комбинацией *Sr35+Sr25* количество клейковины ниже, но крепость, упругость теста и отношение упругости теста к растяжимости выше, сила муки и пористость хлеба на уровне реципиента, но объем хлеба ниже.

Ключевые слова: мягкая пшеница; интрогрессивные линии; комбинации генов *Sr22+Sr25* и *Sr35+Sr25*; пребридинговые исследования.

Для цитирования: Сибикеев С.Н., Баранова О.А., Дружин А.Е. Пребридинговое изучение интрогрессивных линий яровой мягкой пшеницы, несущих комбинации *Sr22+Sr25* и *Sr35+Sr25* генов устойчивости к стеблевой ржавчине. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2021;25(7):713-722. DOI 10.18699/VJ21.081

A prebreeding study of introgression spring bread wheat lines carrying combinations of stem rust resistance genes, *Sr22+Sr25* and *Sr35+Sr25*

S.N. Sibikeev¹✉, O.A. Baranova², A.E. Druzhin¹

¹ Federal Center of Agriculture Research of the South-East Region, Saratov, Russia

² All-Russian Institute of Plant Protection, Pushkin, St. Petersburg, Russia

✉ sibikeev_sergey@mail.ru

Abstract. The *Sr22*, *Sr35*, and *Sr25* genes attract the attention of bread wheat breeders with their effectiveness against *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* race Ug99 and its biotypes. The effectiveness and impact of *Sr22+Sr25* and *Sr35+Sr25* gene combinations on agronomic traits have not yet been studied. In the present article, these traits were studied using the spring bread wheat lines L503/W3534//L503, L503/*Sr35*//L503/3/L503 carrying the *Sr22+Sr25* and *Sr35+Sr25* genes during 2016–2020. These lines were assessed for resistance to *P. graminis* f. sp. *tritici* under natural epiphytotics and to the Saratov, Lysohorsk and Omsk populations of the pathogen and to the PgtZ1 (TKSTF) and PgtF18.6 fungus isolates in laboratory conditions (TKSTF + *Sr33*). The presence of the studied *Sr*-genes was confirmed by using molecular markers. Prebreeding studies were conducted during 2018–2020 vegetation periods. Under the natural epiphytotics of the pathogen and in the laboratory conditions, the *Sr22+Sr25* combination was highly effective, while *Sr35+Sr25* was ineffective. For grain yield, the lines with the *Sr22+Sr25* and *Sr35+Sr25* genes were superior to the recipient cultivar L503 in one year (*Sr22+Sr25* in 2019; *Sr35+Sr25* in 2018), with a decrease in 2020, but in general there were no differences. For the period 2018–2020, both combinations showed a decrease in 1000 grains weight and an increase in the germination-earring period. The line with *Sr22+Sr25* genes showed insignificant effects on gluten and dough tenacity, but the ratio of dough tenacity to extensibility was

higher, and flour strength, porosity and bread volume were lower; in the line with *Sr35+Sr25* genes, the gluten content was lower, but the strength, tenacity of the dough and the ratio of dough tenacity to extensibility were higher, flour strength and the porosity of the bread were at the recipient level, but the volume of bread was lower. Key words: bread wheat; introgressive lines; *Sr22+Sr25* and *Sr35+Sr25* gene combinations; prebreeding studies.

For citation: Sibikeev S.N., Baranova O.A., Druzhin A.E. A prebreeding study of introgression spring bread wheat lines carrying combinations of stem rust resistance genes, *Sr22+Sr25* and *Sr35+Sr25*. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii* = *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2021;25(7):713-722. DOI 10.18699/VJ21.081

Введение

В последнее десятилетие для зоны Нижнего и Среднего Поволжья России отмечается повышение вредоносности спектра болезней мягкой пшеницы. В 2016 г. наблюдалась сильная эпифитотия стеблевой ржавчины, в 2017 г. – сильная эпифитотия бурой ржавчины и септориоза листьев, в 2019 г. – сильная эпифитотия желтой пятнистости листьев (Baranova et al., 2019; Сибикеев и др., 2020) и в 2020 г. – локальная, но сильная эпифитотия стеблевой ржавчины (С.Н. Сибикеев, неопубликованные данные). Таким образом, происходит постоянное воздействие на растения мягкой пшеницы возбудителей грибных болезней, в связи с чем повышение урожайности возделываемых растений за счет устойчивости к биотическим факторам значительно возрастает.

В Саратовской области из вышеуказанных болезней пшеницы значительно увеличилась роль возбудителя стеблевой ржавчины, болезнь стала постоянно присутствовать на посевах яровой и озимой мягкой пшеницы. Так, развитие *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* на восприимчивых сортах и линиях яровой пшеницы наблюдали даже в засушливые вегетационные сезоны 2018–2019 гг. По вредоносности стеблевая ржавчина пшеницы в Саратовской области стала занимать одно из первых мест. Этот факт объясняется в основном глобальными изменениями климата в совокупности с агробиологическими факторами. Среди последних важное значение имеют два основных фактора, во-первых, большинство сортов мягкой пшеницы в Саратовской области восприимчивы к данному патогену, а именно: Саратовская 55, Саратовская 68, Саратовская 70, Саратовская 73, Альбидум 32, Фаворит, Воевода и Лебедушка. Сорта Прохоровка, Юго-Восточная 2 и Добрыня были гетерогенны по устойчивости (Baranova et al., 2019); во вторых – присутствие высоковирулентной популяции *P. graminis* f. sp. *tritici*. Так, в саратовских популяциях за 2016–2020 гг. доля высоковирулентных патотипов (от 14 до 20 генов вирулентности) колебалась от 35 до 60 % (О.А. Баранова, неопубликованные данные).

Для избегания экономически значимых потерь от болезни мягкой пшеницы, в том числе стеблевой ржавчиной, необходима постоянная научно-обоснованная селекция на устойчивость к патогенам. Эта работа должна быть основана на знании биологии патогена, его вирулентности, генетики устойчивости возделываемых сортов культурных растений и на достаточном количестве и разнообразии генов устойчивости к патогенам, т.е. она должна быть опережающей (McIntosh, 1992; McIntosh, Brown, 1997).

Как показывает селекционная практика, наиболее труднорешаемая задача – расширение генетического разнообразия эффективных генов устойчивости. Так, исследование О.А. Барановой (2020) на наборе из 32 новых сортов

мягкой пшеницы, занесенных в «Государственный реестр селекционных достижений...» РФ за 2017–2018 гг., показали, что высокой эффективностью против возбудителя стеблевой ржавчины обладают лишь 11 сортов. Из них семь сортов защищены одним геном, *Sr31*, три сорта – комбинацией генов *Sr31+Sr57* и один сорт – комбинацией *Sr31+Sr28*. Таким образом, защита может определяться лишь одним геном *Sr31*, так как взаимодействие генов в комбинациях не доказано. Кроме того, ситуация осложняется тем, что ген *Sr31* преодолен расой Ug99, состоящей в настоящее время из 13 биотипов (<http://globalrust.org/pathogens/pathogen-home-page>). Раса Ug99 распространена в странах Африки и Ближнего Востока, она мигрирует в направлении Средней и Юго-Восточной Азии, возможен ее занос и на территорию Российской Федерации. В связи с этим при селекции устойчивых к *P. graminis* f. sp. *tritici* сортов мягкой пшеницы необходимо учитывать этот факт и включать в селекционный процесс гены *Sr* и их комбинации, эффективные против биотипов расы Ug99.

В настоящее время из общего количества идентифицированных генов устойчивости к стеблевой ржавчине пшеницы от «дикарей» интрогрессировано 29 из 61 (McIntosh et al., 2013, 2016, 2018, 2020). Среди них особое место занимают гены *Sr25*, *Sr22* и *Sr35*. Все они эффективны против расы Ug99 и ее биотипов (http://rusttracker.cimmyt.org/?page_id=22). Ген *Sr25* перенесен от пырея удлиненного, *Agropyron elongatum* ($2n = 70$) в мягкую пшеницу в составе транслокации 7DS-7DL-7Ae#1L, *Sr22* и *Sr35* – из генома культурной однозернянки в хромосомы 7AL и 3AL соответственно (McIntosh et al., 1995).

Если комплекс генов *Sr25/Lr19* (ген устойчивости к бурой ржавчине) широко используется в сортах и селекционном материале яровой мягкой пшеницы в Средневожском и Нижневожском регионах (Gulyaeva et al., 2019; Гульяева и др., 2020), то ген *Sr22* – лишь в сортах Schomburgk и BT-Schomburgk в Австралии и наборе почти изогенных линий, а ген *Sr35* не интродуцирован в коммерческие сорта (McIntosh et al., 1995, 2013). Ограниченное применение в практической селекции генов *Sr22* и *Sr35* в основном связано с тем, что они либо не компенсируют отсутствие пшеничного хроматина, либо содержат нежелательные генетические факторы с негативными эффектами (Paull et al., 1994). Гены *Sr25/Lr19*, а точнее, транслокация 7DS-7DL-7Ae#1L, положительно влияют на агрономические признаки (Singh et al., 1998; Sibikeev et al., 2016; Сибикеев и др., 2018). Ранее отмечено, что увеличение продуктивности зерна в присутствии этой транслокации определяется лучшим использованием ассимилятов репродуктивными органами (Miralles et al., 2007). Однако исследований комбинаций *Sr22+Sr25* и *Sr35+Sr25* как по эффективности против возбудителя стеблевой ржавчины,

так и по влиянию интрогрессированного генетического материала на агрономически важные признаки (пребридинговые исследования) не проводили.

Целью наших исследований было выявить перспективность комбинаций *Sr22+Sr25* и *Sr35+Sr25* генов для практической селекции как по эффективности против *P. graminis*, так и по влиянию на продуктивность и качество зерна.

Материалы и методы

Используемый материал включал следующие генотипы яровой мягкой пшеницы: сорт-реципиент Л503, несет транслокацию 7DS-7DL-7Ae#1L с генами *Sr25/Lr19* (Badaeva et al., 2018); сорт-стандарт для Саратовской области Фаворит, содержит замещение 6D(6Agⁱ) (Sibikeev et al., 2017).

Интрогрессивные линии: Л503/W3534//Л503, где W3534 – почти изогенная линия сорта Marquis с геном *Sr22*, а именно W3534 = Marquis*5//Stewart*3/*T. monococtum*; Л503/*Sr35*//Л503/3/Л503, где *Sr35* – почти изогенная линия сорта Marquis с геном *Sr35*, а именно *Sr35* = Marquis*5//G2919, G2919 – канадский источник *T. monococtum*. Линии W3534 и *Sr35* были любезно предоставлены доктором Р.А. McIntosh (Институт селекции растений, Гоббитти, Австралия) и в качестве отцовских форм были использованы для скрещивания с сортом яровой мягкой пшеницы Л503.

Исследования включали три этапа. Первый этап – для подтверждения наличия комбинаций *Sr22+Sr25* и *Sr35+Sr25* у изучаемых интрогрессивных линий была проведена идентификация *Sr*-генов с применением молекулярных маркеров для *Sr25* (Gb) (Prins et al., 2001), *Sr22* (*Xbarc 121*, *Xcfa 2123*, *Xcfa 2019*, *Xwmc633*) (Khan et al., 2005; Yu et al., 2010), *Sr35* (*Xcfa 2170*) (Zhang et al., 2010). Амплификацию осуществляли на амплификаторах C1000 Thermal Cycler (BioRad), разделение продуктов амплификации проводили в 2 % агарозных и 8 % полиакриламидных гелях, окрашенных бромистым этидием. В качестве положительного контроля были линия WSR22TB, содержащая ген *Sr22* и родительскую линию W3435 (*Sr22*), а также линия Marquis*5//G2919 (*Sr35*), LC-SR25-ARS (*Sr25*). Негативным контролем служил восприимчивый сорт Хакасская, контролем на контаминацию – ПЦР смесь

без добавления ДНК. В качестве маркера молекулярного веса был GeneRuler™ 50 bp DNA Ladder (“Fementas”). Визуализацию продуктов амплификации выполняли с помощью геледокументирующей системы ChemiDoc XRS+ (Bio-Rad), ПЦР ставили в двух повторностях.

Второй этап – оценка на устойчивость линий к возбудителю стеблевой ржавчины в полевых условиях в 2016–2020 гг. – фаза «молочно-восковая спелость» (селекционный посев Федерального аграрного научного центра Юго-Востока) на естественном фоне развития патогена. Тип инфекции стеблевой ржавчины пшеницы определяли по шкале А.Р. Roelfs с коллегами (1992), где реакция, R, – устойчивость (resistant), MR – умеренная устойчивость (moderate resistant), MS – умеренная восприимчивость (moderate susceptible), S – восприимчивость (susceptible) соответственно. Степень поражения ржавчиной (в %) оценивали по шкале R.F. Peterson с коллегами (1948). В фазе проростков (первого листа) во Всероссийском научно-исследовательском институте защиты растений изучили ювенильную устойчивость образцов пшеницы к болезни по методике (Jin et al., 2007). Десятидневные проростки с полностью развернутым первым листом инокулировали суспензией урединиоспор популяций патогена, собранных в Омской области, а также в Лысогорском районе Саратовской области с сорта Фаворит, который несет замещение 6Agⁱ(6D), а также двумя изолятами гриба – PgtZ1 (TKSTF) и PgtF18.6 (TKSTF + *Sr33*). Характеристика вирулентности изолятов PgtZ1 и PgtF18.6 приведена в табл. 1.

Инфекционная нагрузка составляла 1 мг спор гриба в 1 мл (Singh et al., 2008). В качестве восприимчивого контроля был сорт яровой мягкой пшеницы Хакасская. Результаты учитывали на 10-е сутки по шкале Е.С. Stakman с коллегами (1962), где 0 – отсутствие симптомов; 0; – некрозы без пустул; 1 – очень мелкие пустулы, окруженные некрозом; 2 – пустулы среднего размера, окруженные некрозом или хлорозом; 3 – пустулы среднего размера без некроза; 4 – крупные пустулы без некроза; X – пустулы на одном и том же листе разных типов, присутствуют хлорозы и некрозы. Растения с типом реакции 0, 0;, 1, 2 считались устойчивыми, а с 3, 4 и X – восприимчивыми.

Третий этап – оценка показателей продуктивности зерна, физических свойств теста и хлебопекарных показателей у интрогрессивных линий Л503/W3534//Л503

Таблица 1. Характеристика вирулентности у изолятов *P. graminis* f. sp. *tritici*, используемых для инокуляции интрогрессивных линий пшеницы в фазе проростков

| Изолят | Раса | Популяция | Вирулентность | Авирулентность |
|---|--------------------|---------------|--|---|
| Вирулентность/авирулентность к <i>Sr</i> -линиям из “North American differential set” | | | | |
| PgtZ1 | TKSTF | Зерноградская | 5, 21, 9e, 7b, 6, 8a, 9g, 36, 9b, 30, 9a, 9d, 10, Tmp, 38, McN | 11, 17, 24, 31 |
| PgtF18.6 | TKSTF | Лысогорская | 5, 21, 9e, 7b, 6, 8a, 9g, 36, 9b, 30, 9a, 9d, 10, Tmp, 38, McN | 11, 17, 24, 31 |
| Вирулентность/авирулентность к добавочным почти изогенным <i>Sr</i> -линиям | | | | |
| PgtZ1 | TKSTF | Зерноградская | 12, 15, 20, 25, 27, 28, 29, 32, 39, 7a+12, 7b+18, 17+13 | 2compl, 13, 22, 26, 26+9g, 33, 33+5, 35, 37, 40, 44 |
| PgtF18.6 | TKSTF+ <i>Sr33</i> | Лысогорская | 12, 15, 20, 25, 27, 28, 29, 32, 33, 39, 7a+12, 7b+18, 17+13 | 2compl, 13, 22, 26, 26+9g, 35, 37, 40, 44 |

(*Sr22+Sr25*) и *Л503/Sr35//Л503/3/Л503 (Sr35+Sr25)* в сравнении с сортом-реципиентом *Л503* и сортом-стандартом *Фаворит*. Исследования проводили в 2018–2020 гг., наиболее благоприятным был 2020 г., однако и в этот вегетационный период наблюдался дефицит осадков с фазы цветения до полной спелости, а 2018 и 2019 гг. выделялись как острозасушливые в течение всего полевого сезона.

Экспериментальный материал рандомизированно высевали в 7 м² делянки в трехкратной повторности. Норма высева – 400 зерен на 1 м². Качество зерна и теста оценивали по содержанию сырой клейковины и показателям прибора ИДК-1 и альвеографа Шопена с выпечкой опытных образцов хлебцев. Содержание белка в зерне урожая 2020 г. определяли на анализаторе зерна Infratec™ 1241. Полученные данные подвергли соответствующему статистическому анализу с использованием программ Agros-2.10.

Результаты

Идентификация генов устойчивости

Для подтверждения наличия комбинаций *Sr22+Sr25* и *Sr35+Sr25* генов у интрогрессивных линий *Л503/W3534//Л503* и *Л503/Sr35//Л503/3/Л503* проведена идентификация *Sr*-генов с применением молекулярных маркеров исследуемых *Sr*-генов.

Ген *Sr22* интрогрессирован в тетраплоидную пшеницу от *Triticum monocoocum* L. ssp. *aegilopoides* (синоним *T. boeoticum* Boiss.). Для его идентификации обычно используют три тесно сцепленных молекулярных маркера: *Xcfa2019*, *Xcfa2123* и *Xbarc121* (Yu et al., 2010). В работе (Olson et al., 2010) получен набор линий с *Sr22* и

предложены ближайшие фланкирующие маркеры этого гена – *Xwmc633* и *Xcfa2123*. В нашем исследовании использованы все четыре маркера *Sr22*: *Xbarc121*, *Xcfa2123*, *Xcfa2019* и *Xwmc633* (рис. 1).

Размер полученных продуктов ПЦР с маркерами *Xbarc121*, *Xcfa2123*, *Xcfa2019* и *Xwmc633* приведен в табл. 2. Показано, что при постановке ПЦР с праймерами *barc121F/R*, *cfa2123F/R*, *cfa2019F/R*, и *wmc633F/R* амплифицируются фрагменты разного размера и не только те, которые заявлены как диагностические. Так, при амплификации с праймерами *wmc633F/R* у линий *SWSR22TB* и *W3534* был получен диагностический фрагмент размером 117 п. о. У интрогрессивной линии *Л503/W3534//Л503* фрагмент был порядка 211 п. о. В работе E.L. Olson с коллегами (2010) у линии *U5616-20-154* с небольшим фрагментом *T. monocoocum* при амплификации с праймерами *wmc633F/R* получен фрагмент 229 п. о., что объяснялось рекомбинацией между геном устойчивости и всеми маркерами, картированными в этом районе.

Для маркера *Xbarc121* ампликон размером 215 п. н., описанный как диагностический фрагмент в работе (Yu et al., 2010), наблюдался у контрольных линий *SWSR22TB* и *W3534*, а также у линии *Л503/W3534//Л503*. При анализе продуктов ПЦР для маркера *Xcfa2123* наши результаты совпали с данными J.K. Haile с коллегами (2013). У контрольных линий *SWSR22TB* и *W3534* амплифицировался фрагмент размером 234 п. о. Аналогичный фрагмент отмечен у линии *Л503/W3534//Л503*, однако он был и у сорта *Хакасская*. У сорта *Инна* размер ампликонов был несколько больше – 240 и 250 п. о. При амплификации с праймерами *cfa2019F/R* у линии *SWSR22TB* в нашей

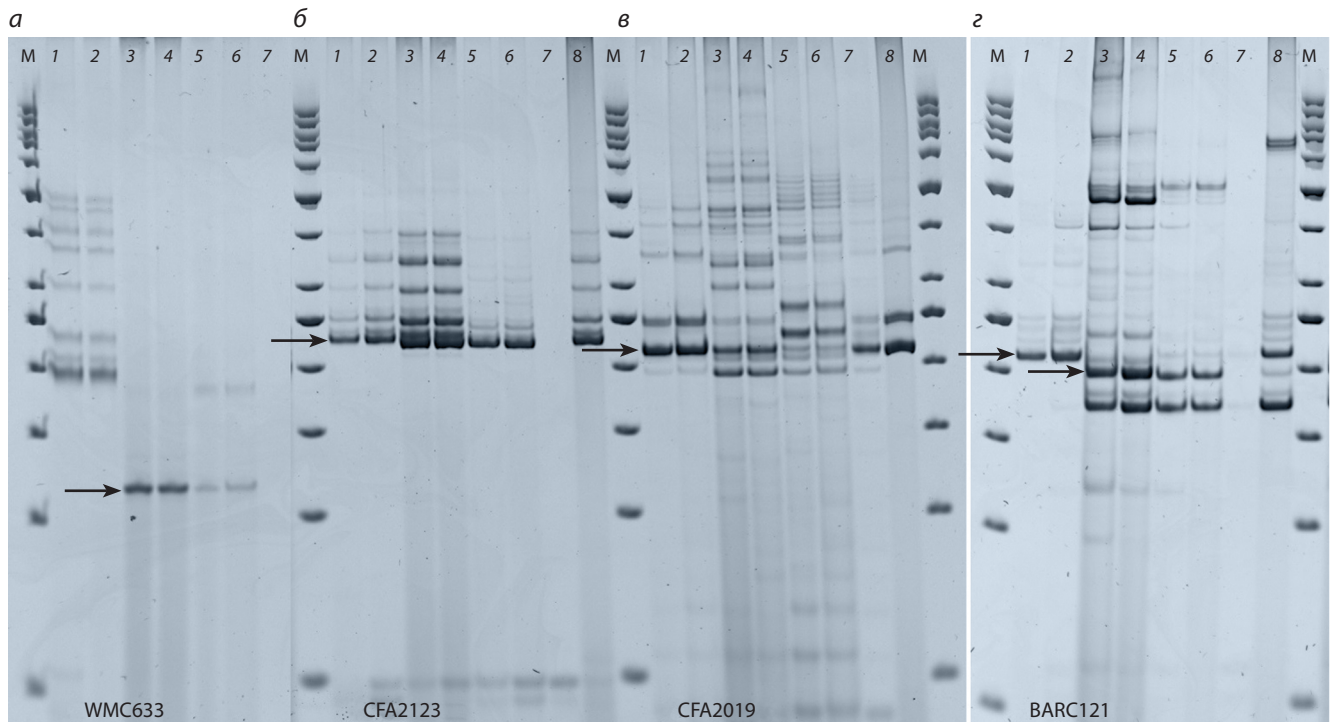


Рис. 1. Идентификация гена *Sr22* с использованием молекулярных маркеров *Xwmc633* (а), *Xcfa2123* (б), *Xcfa2019* (в) и *Xbarc121* (z).

М – маркер молекулярного веса 50 бп "Fermentas", № 1, 2 – линия *Л503/W3534//Л503*; положительный контроль *Sr22*: 3, 4 – линия *W3534*, 5, 6 – линия *SWSR22TB*; отрицательный контроль *Sr22*: 7 – сорт *Хакасская*, 8 – сорт *Инна*.

Таблица 2. Полиморфизм по величине амплификационных фрагментов молекулярных маркеров гена устойчивости к стеблевой ржавчине *Sr22*

| Образец пшеницы | Маркеры, размер ампликона, п. о. | | | | | | | | | | | |
|------------------------|----------------------------------|-----|-----|-----|-----------------|-----|-----|-----------------|-----|-----|----------------|-----|
| | <i>Xbarc121</i> | | | | <i>Xcfa2123</i> | | | <i>Xcfa2019</i> | | | <i>Xwmc633</i> | |
| | 170 | 197 | 215 | 234 | 234 | 240 | 250 | 200 | 238 | 250 | 117 | 211 |
| SWSR22ТВ (контроль +) | 170 | 197 | 215 | – | 234 | – | – | – | 238 | 250 | 117 | – |
| W3534 (контроль +) | 170 | 197 | 215 | – | 234 | – | 250 | 200 | 238 | – | 117 | – |
| Л503/В3534//Л503 | – | – | 215 | – | 234 | – | – | – | 238 | 250 | – | 211 |
| Хакасская (контроль –) | – | – | – | 234 | 234 | – | – | – | 238 | – | – | – |
| Инна (контроль –) | – | – | – | – | – | 240 | 250 | – | 238 | 250 | – | – |

Примечание. «–» – отсутствие ампликона.

работе выявлялись два фрагмента, 238 и 250 п. о., так же, как у линии Л503/В3534//Л503. У линии W3534 были фрагменты 200 и 238 п. о. Однако следует отметить, что фрагмент 238 п. о. амплифицировался и у отрицательных контролей – сортов Хакасская и Инна. Амплификация диагностического фрагмента 238 п. о. для *Xcfa2019* показана и в работе (Olson et al., 2010), что не совпадает с данными (Haile et al., 2013).

Таким образом, у линии Л503/В3534//Л503 выявлены ампликоны по трем маркерам к *Sr22*: *Xbarc121*, *Xcfa2123*, *Xcfa2019*. Кроме того, эта линия была устойчива к изолятам *P. graminis*, PgtZ1 и PgtF18.6, авирулентным к линии с *Sr22* и вирулентным к линии с *Sr25*, а исходя из данных родословной и идентификации генов устойчивости, других *Sr*-генов в этой линии нет. Поэтому мы заключили, что линия Л503/В3534//Л503 содержит *Sr22*.

Ген *Sr35* был идентифицирован с помощью маркера *Xcfa2170* (рис. 2) у линии Л503/*Sr35*//Л503/3/Л503. В качестве контроля была родительская линия Marquis*5/G2919 (*Sr35*).

При идентификации *Sr35* с применением маркера *Xcfa2170* у положительных контролей был получен диагностический фрагмент размером 160 п. о., что совпадает с данными J.K. Haile с коллегами (2013). Кроме генов *Sr22* и *Sr35*, у линий Л503/В3534//Л503 и Л503/*Sr35*//Л503/3/Л503 с помощью маркера Gb также был идентифицирован *Sr25/Lr19*. Нужно отметить, что линия Л503/*Sr35*//Л503/3/Л503 была устойчива к расе Ug99 в Кении (Baranova et al., 2021).

Таким образом, доказано, что интрогрессивные линии Л503/В3534//Л503 и Л503/*Sr35*//Л503/3/Л503 несут комбинации генов *Sr22+Sr25* и *Sr35+Sr25*, следовательно, приводимые далее результаты фитопатологических и пребридинговых исследований являются корректными.

Фитопатологический анализ устойчивости к возбудителю стеблевой ржавчины

Анализ типа реакции к возбудителю стеблевой ржавчины проводили как в полевых условиях при естественных эпифитотиях болезни, так и в лабораторных – при искусственном инфицировании проростков. Как представили оценки устойчивости к *P. graminis* f. sp. *tritici* в условиях эпифитотий 2016–2020 гг., линия Л503/В3534//Л503

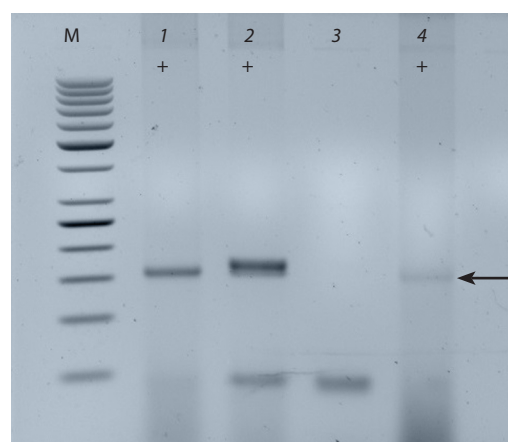


Рис. 2. Идентификация гена *Sr35* с использованием молекулярного маркера *Xcfa2170*.

М – маркер молекулярного веса 50 п. о. “Fermentas”, № 1 – линия Л503/*Sr35*//Л503/3/Л503; положительный контроль *Sr35*: 2 и 4 – линия Marquis*5/G2919 (*Sr35*); отрицательный контроль: 3 – сорт Хакасская. Стрелкой указан диагностический фрагмент с молекулярным весом 160 п. о.

(*Sr22+Sr25*) показала тип реакции на патоген R, в то время как у Л503/*Sr35*//Л503/3/Л503 (*Sr35+Sr25*) тип реакции R был при эпифитотиях 2016–2019 гг., а в 2020 г. – 20MS. При этом сорт-реципиент Л503 (*Sr25*) в 2016, 2017 и 2020 гг. – 25MS, 20MS, 30MS и в 2018, 2019 гг. – R, а сорт Фаворит (6D(6Agⁱ) *LrAgⁱ/SrAgⁱ*) в эпифитотиях *P. graminis* f. sp. *tritici* в 2016–2020 гг. тип реакции на патогена – 75S, 50S, 10S, исключение – 2019 г., когда наблюдали на части растений тип реакции 5S, а на части растений – R. Это было вызвано острой засухой и слабым развитием *P. graminis* f. sp. *tritici* в 2019 г. (табл. 3).

Результаты оценки устойчивости к возбудителю стеблевой ржавчины на проростках в лабораторных условиях приведены в табл. 4. Лабораторная оценка на проростках исследуемых линий показала устойчивый тип реакции на патоген у линии с комбинацией генов *Sr22+Sr25* и восприимчивый – у линии с комбинацией *Sr35+Sr25*. Необходимо отметить, что данные типы реакций были как к популяциям *P. graminis* f. sp. *tritici*, так и к изолятам PgtZ1 и PgtF18.6.

Таблица 3. Полевая оценка устойчивости к *P. graminis* f. sp. *tritici* интрогрессивных линий яровой мягкой пшеницы в 2016–2020 гг. (стадия «молочно-восковая спелость»)

| Сорт, линия | Полевая оценка устойчивости к болезни | | | | |
|--|---------------------------------------|---------|---------|---------|---------|
| | 2016 г. | 2017 г. | 2018 г. | 2019 г. | 2020 г. |
| Л503/W3534//Л503 (<i>Sr22+Sr25</i>) | R | R | R | R | R |
| Л503/ <i>Sr35</i> //Л503/3/Л503 (<i>Sr35+Sr25</i>) | R | R | R | R | 20MS |
| Л503 (<i>Sr25</i>) | 25MS | 20MS | R | R | 30MS |
| Фаворит (6D(6Ag) <i>LrAg/SrAg</i>) | 75S | 50S | 10S | 5S, R | 50S |

Таблица 4. Проростковая устойчивость интрогрессивных линий яровой мягкой пшеницы к *P. graminis* f. sp. *tritici*

| Сорт, линия | Тип реакции, балл | | | |
|--|--|----------------|--|----------------|
| | Популяции <i>P. graminis</i> f. sp. <i>tritici</i> | | Изоляты <i>P. graminis</i> f. sp. <i>tritici</i> | |
| | лысогорская | омская | PgtZ1 | PgtF18.6 |
| Л503/W3534//Л503 (<i>Sr22+Sr25</i>) | 1 ⁺ | 0; | 0; 1 | 2 |
| Л503/ <i>Sr35</i> //Л503/3/Л503 (<i>Sr35+Sr25</i>) | 3 ⁻ | 2 ⁺ | 3 ⁺ | 3 ⁻ |
| Хакасская (восприимчивый контроль) | 4 | 4 | 4 | 4 ⁺ |

Таким образом, фитопатологический анализ устойчивости к возбудителю стеблевой ржавчины интрогрессивных линий Л503/W3534//Л503 (*Sr22+Sr25*) и Л503/*Sr35*//Л503/3/Л503 (*Sr35+Sr25*) как при естественных эпифитотиях *P. graminis*, так и при искусственном инфицировании продемонстрировал высокую и эффективную устойчивость комбинации *Sr22+Sr25* и восприимчивость комбинации *Sr35+Sr25* при эпифитотии 2020 г. и лабораторной оценке.

Пребридинговые исследования интрогрессивных линий

Результаты изучения продуктивности зерна у интрогрессивных линий Л503/W3534//Л503 (*Sr22+Sr25*) и Л503/*Sr35*//Л503/3/Л503 (*Sr35+Sr25*) показали, что в среднем за период с 2018 по 2020 г. нет значимых различий по урожайности у линий по сравнению с сортом-реципиентом Л503 и сортом-стандартом Фаворит (табл. 5), что ожидаемо, так как показатели по продуктивности в 2020 г. в 2 раза превышают урожайность 2018 и 2019 гг. Тем не менее анализ продуктивности зерна по годам выявил, что в 2018 г. на фоне сильной засухи в течение всего вегетационного периода урожайность была наиболее высокой у линии с комбинацией *Sr35+Sr25* (значимое превышение сорта-реципиента Л503 и на уровне сорта-стандарта Фаворит). У этой же линии наблюдалось незначимое превышение по урожайности зерна сорта Л503 в вегетационный сезон 2019 г. при схожей засухе, как и в 2018 г. Однако линия с комбинацией *Sr35+Sr25* значительно уступила по продуктивности зерна в условиях вегетационного сезона 2020 г., который характеризовался избытком влаги и умеренной температурой воздуха от всходов до начала цветения, затем до полного созревания отмечалась засуха с высокими температурами.

В целом за три года испытания по абсолютному показателю урожайности зерна Л503/*Sr35*//Л503/3/Л503

(*Sr35+Sr25*) равна сорту-реципиенту Л503. Линия Л503/W3534//Л503 (*Sr22+Sr25*) по урожайности зерна была на уровне сорта Л503 в 2018 г., превышала Л503 в 2019 г. и значительно уступила сортам Л503 и Фаворит в 2020 г. По абсолютным цифрам продуктивности зерна линия Л503/W3534//Л503 (*Sr22+Sr25*) уступает как Л503, так и Фавориту. При сравнении изучаемых линий между собой обнаружено, что более продуктивной линией (по абсолютным цифрам) является Л503/*Sr35*//Л503/3/Л503 (*Sr35+Sr25*).

В среднем за 2018–2020 гг. анализ массы 1000 зерен как одного из важных элементов продуктивности зерна показал значимое понижение у линий с комбинацией *Sr22+Sr25* (28.2 г) и *Sr35+Sr25* (30.1 г) по сравнению с сортом-реципиентом Л503 (31.3 г). Причем это понижение было большим у линии с *Sr22+Sr25*, которая значительно уступила *Sr35+Sr25*, при этом у сорта-стандарта Фаворит – 28.0 г при НСР₀₅ = 0.95 г и F* = 9.67. По показателю период «всходы–колошение» наблюдались значимые различия между сортом-реципиентом Л503 (44.3 сут) и линиями с комбинацией *Sr22+Sr25* (47.7 сут) и *Sr35+Sr25* (46.7 сут), между линиями различия были незначительными при НСР₀₅ = 1.0 сут и F* = 27.60. По высоте растений различий между исследуемыми линиями и сортами Л503 и Фаворит не было.

Важный этап в создании сортов мягкой пшеницы – качество конечной продукции – муки и хлеба. К сожалению, нередко вовлечение чужеродной генетической изменчивости в генофонд мягкой пшеницы ухудшает ряд показателей качества муки и хлеба. В течение исследований выявлено, что линии с комбинациями *Sr22+Sr25* и *Sr35+Sr25* и сорт-реципиент Л503 не имели значимых различий по содержанию белка, но превышали сорт-стандарт Фаворит (см. табл. 5). По содержанию и крепости клейковины, по показателям прибора ИДК-1, получены следующие результаты: линия с комбинацией *Sr35+Sr25* значительно снизила содержание клейковины, но была суще-

Таблица 5. Показатели продуктивности зерна у интрогрессивных линий яровой мягкой пшеницы с комбинацией генов *Sr22+Sr25* и *Sr35+Sr25* и сортов Л503 и Фаворит за 2018–2020 гг.

| Сорт, линия | Урожайность зерна, кг/га | | | | Белок, % |
|---|--------------------------|---------|--------|---------|----------|
| | 2018 | 2019 | 2020 | Среднее | 2020 |
| Л503 (<i>Lr19/Sr25</i>) | 616 a | 991 a | 2660 c | 1422 | 16.4 b |
| Л503/W3534//Л503 (<i>Lr19/Sr25+Sr22</i>) | 633 a | 1170 b | 1660 a | 1154 | 16.9 b |
| Л503/ <i>Sr35</i> //Л503/3/Л503 (<i>Lr19/Sr25+Sr35</i>) | 938 c | 1036 ab | 2388 b | 1454 | 16.9 b |
| Фаворит (стандарт) (<i>Lr/Sr6Agi</i>) | 852 bc | 1067 ab | 2743 c | 1554 | 15.5 a |
| НСР ₀₅ | 172 | 170 | 263 | NS | 0.5 |

Таблица 6. Показатели качества муки и хлеба у интрогрессивных линий яровой мягкой пшеницы с комбинацией генов *Sr22+Sr25* и *Sr35+Sr25* и сортов Л503 и Фаворит в среднем за 2018–2020 гг.

| Сорт, линия | Клейковина | | Альвеограф* | | Хлеб** | | | |
|---------------------------------|------------|-------|-------------|-------|-----------|--------------------|------------------|-------------|
| | % | ИДК1 | P, мм | P/L | W, ед. а. | V, см ³ | Пористость, балл | Цвет мякиша |
| Л503 | 38.0 b | 84 bc | 68 a | 1.2 a | 164 b | 770 bc | 4.9 b | Желтый |
| Л503/W3534//Л503 | 38.0 b | 90 c | 68 a | 2.2 b | 98 a | 680 a | 4.3 a | |
| Л503/ <i>Sr35</i> //Л503/3/Л503 | 31.6 a | 73 a | 103 b | 3.0 c | 187 b | 690 a | 4.9 b | |
| Фаворит (стандарт) | 32.1 a | 75 a | 69 a | 1.0 a | 173 b | 800 c | 4.8 b | Кремовый |

* Показатели альвеографа: P – упругость теста; P/L – отношение упругости теста к растяжимости, W – сила муки;

** Показатели оценки хлеба: V – объем хлеба, пористость.

ственно большей крепости по отношению к сорту Л503, а линия с комбинацией *Sr22+Sr25* по этим параметрам не отличалась от сорта-реципиента Л503. Значения показателей упругости теста и отношения упругости теста к растяжимости (P/L) распределились следующим образом: более высокие – у комбинации *Sr35+Sr25*, а комбинация *Sr22+Sr25* по упругости не отличалась от сорта Л503, но имела более высокое отношение упругости теста к растяжимости (P/L). Линия с комбинацией *Sr22+Sr25* значительно снизила силу муки, пористость мякиша и объем хлеба по отношению к сорту-реципиенту Л503. В то же время линия с комбинацией *Sr35+Sr25* имела несущественное повышение силы муки, снизила объем хлеба, но высокий равный балл пористости хлеба по отношению к Л503.

В целом можно сделать вывод, что на показатели муки и хлеба (кроме содержания клейковины) меньшее влияние оказала комбинация *Sr35+Sr25* (табл. 6).

Обсуждение

Как отмечено выше, все три изучаемых гена, *Sr22*, *Sr25*, *Sr35*, эффективны против биотипов расы *P. graminis* f. sp. *tritici* Ug99 (http://rusttracker.cimmyt.org/?page_id=22). Однако наши исследования продемонстрировали, что высокую эффективность к болезни показывает лишь комбинация генов устойчивости *Sr22+Sr25*. Эти результаты были неожиданными, так как гены *Sr25* и *Sr22* не эффективны против саратовской популяции *P. graminis* f. sp. *tritici* (О.А. Баранова, неопубликованные данные).

Есть основание предположить, что в данном случае проявляется аддитивный эффект, или так называемая запретная комбинация.

В то же время при лабораторной оценке ген *Sr35* в отдельности эффективен против саратовской популяции 2016, 2017 и 2020 гг. и лысогогорской популяции Саратовской области 2018 и 2019 гг. (О.А. Баранова, неопубликованные данные). Однако комбинация генов *Sr35+Sr25* у линии Л503/*Sr35*//Л503/3/Л503 показала восприимчивость к возбудителю стеблевой ржавчины. Объяснений этому явлению может быть несколько. Во-первых, в лабораторных исследованиях инфицировали проростки, а в полевых условиях при эпифитотиях патогена оценивали взрослые растения в стадиях «начало налива зерна» или «молочно-восковая спелость». Возможно, ген *Sr35* имеет только проростковую устойчивость к данному набору популяций *P. graminis* f. sp. *tritici*. Во-вторых, может быть, экспрессия гена *Sr35* подавляется генами супрессорами сорта Л503. Похожие случаи наблюдались при экспрессии гена *Sr21*, также перенесенного от *T. monococtum* L. (The, Baker, 1975; по: Леонова, 2018).

При анализе влияния комбинаций генов *Sr22+Sr25* и *Sr35+Sr25* на агрономические показатели, в первую очередь продуктивность зерна и качество муки и хлеба, необходимо учитывать известные индивидуальные эффекты изучаемых генов устойчивости к возбудителю стеблевой ржавчины. Ген *Sr25* был перенесен в мягкую пшеницу в составе транслокации 7DS-7DL-7Ae#1L от хро-

мосомы 7Ae#1 пырея удлиненного, в которой определен следующий порядок расположения генов (от центромеры к теломерному концу): *Sd1-Xpsr165-Xpsr105-aAmy-D2-Xpsr129-Lr19-Wsp-D1-Sr25-Y-Ep-D1* (Prins et al., 1996). Без сомнений, влияние на агрономические показатели оказывает вся транслокация.

Наши ранние исследования показали, что эта транслокация нейтральна по отношению к урожайности зерна, значимо увеличивает количество клейковины, не изменяя ее качество, и не влияет на упругость теста, отношение упругости к растяжению теста и силу муки, однако значимо понижает объем хлебцев при одинаковой пористости. 7DS-7DL-7Ae#1L транслокация не влияла на период «всходы–колошение» и высоту растений (Сибикеев и др., 2018). Таким образом, данная транслокация не ухудшает агрономические показатели.

Известно, что ген *Sr22* был интрогрессирован в мягкую пшеницу из двух диплоидных видов, несущих геном А, – *T. boeoticum* Boiss., источника G-21 (Gerechter-Amati et al., 1971), и *T. monocosmum*, источника RL5244 (Kerber, Dyck, 1973). Переносы от этих двух источников включают различное количество интрогрессированного хроматина. Перенос из *T. boeoticum* содержит почти полностью длинное плечо и часть короткого плеча 7A^m (сорт Steinwedel), а из *T. monocosmum* – дистальную часть 7A^mL (сорт Marquis) (Kerber, Dyck, 1973; Paull et al., 1994).

Так как рекомбинация между геномом А мягкой пшеницы и геномами А^m *T. boeoticum* и *T. monocosmum* ограничена из-за действия системы генов *Ph* (pairing homeologous) (Luo et al., 2000), интрогрессивный материал с геном *Sr22* в большинстве случаев наследуется как единый блок. Как показали исследования J.G. Paull с коллегами (1994), интрогрессии с геном *Sr22* понижали урожай зерна, увеличивали период «всходы–колошение». В то же время исследования Т.Т. The с коллегами (1988) выявили незначительное понижение продуктивности зерна, зависящего от генотипа-реципиента (в пределах 10 %). Предпринимались успешные попытки уменьшения интрогрессивного материала с геном *Sr22* от *T. boeoticum* для возможного улучшения агрономических признаков (Olson et al., 2010). Из доступных источников не известно об изучении влияния комбинации *Sr22+Sr25* на агрономические признаки и качество муки и хлеба. Кроме того, в наших исследованиях была взята почти изогенная линия сорта Marquis с геном *Sr22* от *T. monocosmum* (W3534), которая несет меньший блок интрогрессивного материала от 7A^m.

По урожайности зерна из трех лет изучения один год (2019 г.) было значимое превышение сорта-реципиента Л503, но один год (2020 г.) – значимое понижение, в целом отличий не было, но по абсолютным цифрам отмечается снижение продуктивности (1154 кг/га у интрогрессивной линии с *Sr22+Sr25* и 1422 кг/га у Л503). По периоду «всходы–колошение» так же, как в предыдущих исследованиях, наблюдалось увеличение этого периода у линии с *Sr22+Sr25* на четыре дня, в то же время отмечалось понижение массы 1000 зерен, а по высоте растений различий не было.

В наших исследованиях установлено, что у линии с *Sr22+Sr25* более низкое качество муки и хлеба по сравне-

нию с сортом-реципиентом Л503, в основном за счет пониженной силы муки, более грубой пористости и меньшего объема хлеба, в то же время отмечено высокое содержание белка в зерне: 16.9 против 16.4 % у Л503.

При анализе комбинации генов *Sr35+Sr25* необходимо отметить, что ген *Sr35* локализован в хромосоме 3AL в 41.5 См от центромеры (McIntosh et al., 1995) и детально изучен по структуре и регуляции (Zhang et al., 2010; Saintelac et al., 2013), но, к сожалению, в доступных источниках не удалось найти сведений о его влиянии на агрономические признаки. Однако отсутствие коммерческих сортов мягкой пшеницы с этим геном указывает на негативное влияние на хозяйственную ценность (McIntosh et al., 2013).

В наших исследованиях выявлено, что линия с комбинацией генов *Sr35+Sr25* из трех лет изучения по урожайности зерна уступила только в 2020 г. и превысила в 2018 г. В целом значимых отличий не было, по абсолютным цифрам продуктивность зерна за период 2018–2020 гг. у линии с комбинацией генов *Sr35+Sr25* – 1454 кг/га, а у сорта Л503 – 1422 кг/га. По периоду «всходы–колошение» линия с комбинацией генов *Sr35+Sr25* колосится на два дня позже, чем сорт Л503, по массе 1000 зерен отмечено значимое снижение, а по высоте растений различий с сортом-реципиентом Л503 не было. По качеству муки и хлеба линия с комбинацией генов *Sr35+Sr25* почти не отличалась от сорта Л503, кроме значимого снижения объема хлеба. По содержанию белка в зерне линия с комбинацией генов *Sr35+Sr25* незначительно превышала Л503 – 16.9 и 16.4 % соответственно.

Заключение

В целом по всему изучаемому комплексу хозяйственно ценных признаков сочетание генов *Sr35+Sr25* представляется более эффективным, чем линия с комбинацией генов *Sr22+Sr25*. Исследование показало, что сочетание генов *Sr35+Sr25* не ухудшает агрономические показатели пшеницы, однако возможно, что экспрессия гена *Sr35* в линии Л503/*Sr35*//Л503/3/Л503 подавляется генами-супрессорами сорта Л503. Необходимы дальнейшее исследование экспрессии гена *Sr35* в сочетании с другими генами устойчивости, такими как *Sr31*, и использование его в российских селекционных программах.

Список литературы / References

- Баранова О.А. Молекулярная идентификация генов устойчивости к стеблевой ржавчине у новых допущенных к использованию сортов пшеницы. *Вестн. защиты растений*. 2020;103(2):113-118. DOI 10.31993/2308-6459-2020-103-2-4936.
- [Baranova O.A. Molecular identification of stem rust resistance genes in new regional wheat varieties. *Vestnik Zashchity Rasteniy = Plant Protection News*. 2020;103(2):113-118. DOI 10.31993/2308-6459-2020-103-2-4936. (in Russian)]
- Гультяева Е.И., Сибикеев С.Н., Дружин А.Е., Шайдаюк Е.Л. Расширение генетического разнообразия сортов яровой мягкой пшеницы по устойчивости к бурой ржавчине (*Puccinia triticina* Eriks.) в Нижнем Поволжье. *С.-х. биология*. 2020;55(1):27-44. DOI 10.15389/agrobiology.2020.1.27rus.
- [Gulyaeva E.I., Sibikeev S.N., Druzhin A.E., Shaydayuk E.L. Enlargement of genetic diversity of spring bread wheat resistance to leaf rust (*Puccinia triticina* Eriks.) in Lower Volga region. *Selskhozaystvennaya Biologiya = Agricultural Biology*. 2020;55(1):27-44. DOI 10.15389/agrobiology.2020.1.27rus. (in Russian)]

- Леонова И.Н. Влияние чужеродного генетического материала на проявление хозяйственно важных признаков мягкой пшеницы (*T. aestivum* L.). *Вавилоский журнал генетики и селекции*. 2018; 22(3):321-328. DOI 10.18699/VJ18.367.
[Leonova I.N. Influence of alien genetic material on the manifestation of agronomically important traits of common wheat (*T. aestivum* L.). *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2018;22(3):321-328. DOI 10.18699/VJ18.367. (in Russian)]
- Сибикеев С.Н., Друзин А.Е., Андреева Л.В. Анализ влияния комбинации 7DS-7DL-7AE#1L+1BL-1RS транслокаций на продуктивность и качество зерна яровой мягкой пшеницы. *Усп. соврем. естествознания*. 2018;6:49-53. DOI 10.17513/use.36780.
[Sibikeev S.N., Druzhin A.E., Andreeva L.V. Influence analysis of combination 7DS-7DL-7AE#1L+1BL-1RS translocations on spring wheat yield and grain quality. *Uspekhi Sovremennogo Estestvoznaniya = Advances in Current Natural Sciences*. 2018;6:49-53. DOI 10.17513/use.36780. (in Russian)]
- Сибикеев С.Н., Конькова Э.А., Салмова М.Ф. Характеристика вирулентности возбудителя бурой ржавчины мягкой пшеницы в условиях саратовской области. *Аграр. науч. журнал*. 2020;9:40-44. DOI 10.28983/asj.y2020i9pp40-44.
[Sibikeev S.N., Konkova E.A., Salmova M.F. Characteristic of the bread wheat leaf rust pathogen virulence in the Saratov region conditions. *Agrarnyy Nautchnyy Zhurnal = Agrarian Scientific Journal*. 2020;9:40-44. DOI 10.28983/asj.y2020i9pp40-44. (in Russian)]
- Badaeva E.D., Ruban A.S., Shishkina A.A., Sibikeev S.N., Druzhin A.E., Surzhikov S.A., Dragovich A.Yu. Genetic classification of *Aegilops columnaris* Zhuk. ($2n = 4x = 28$, UeUeXcXc) chromosomes based on FISH analysis and substitution patterns in common wheat *Ae. columnaris* introgression lines. *Genome*. 2018;61(2):131-143.
- Baranova O.A., Sibikeev S.N., Druzhin A.E. Molecular identification of the stem rust resistance genes in the introgression lines of spring bread wheat. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2019;23(3):296-303. DOI 10.18699/VJ19.494.
- Baranova O.A., Sibikeev S.N., Druzhin A.E., Gulyaeva E.I. Resistance of spring bread wheat lines developed by ARISER to abiotic stress and rust pathogens. In: Kochetov A.V., Salina E.A. (Ed.). *Plant Genetics, Genomics, Bioinformatics and Biotechnology*. The 6th Intern. Scientific Conf. 14-18 June 2021. Novosibirsk. Novosibirsk, 2021. DOI 10.18699/PlantGen2021-016.
- Gerechter-Amati Z.K., Wahl I., Vardi A., Zohary D. Transfer of stem rust seedling resistance from wild diploid einkorn to tetraploid durum wheat by means of a triploid hybrid bridge. *Euphytica*. 1971; 20:281-285.
- Gulyaeva E., Sibikeev S., Druzhin A., Shaydayuk E.L. Leaf rust resistance genes identification in the spring bread wheat breeding material of the Agricultural Research Institute for South-East Regions of Russia. *Ratar. Povrt*. 2019;56(2):34-40. DOI 10.5937/ratpov56-20733.
- Haile J.K., Hammer K., Badebo A., Singh R.P., Röder M.S. Haplotype analysis of molecular markers linked to stem rust resistance genes in Ethiopian improved durum wheat varieties and tetraploid wheat landraces. *Genet. Resour. Crop. Evol.* 2013;60:853-864. DOI 10.1007/s10722-012-9880-0.
- Jin Y., Singh R.P., Ward R.W., Wanyera R., Kinyua M., Njau P., Fetch T., Pretorius Z.A., Yahyaoui A. Characterization of seedling infection types and adult plant infection responses of monogenic *Sr* gene lines to race TTKS of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*. *Plant Dis.* 2007;91:1096-1099.
- Kerber E.R., Dyck P.L. Inheritance of stem rust resistance transferred from diploid wheat (*Triticum monococcum*) to tetraploid and hexaploid wheat and chromosome location of gene involved. *Can. J. Genet. Cytol.* 1973;15:397-409.
- Khan R., Bariana H., Dholakia B., Naik S., Lagu M., Rathjen A., Bhavani S., Gupta V. Molecular mapping of stem and leaf rust resistance in wheat. *Theor. Appl. Genet.* 2005;111:846-850. DOI 10.1007/s00122-005-0005-4.
- Luo M.C., Yang Z.L., Kota R.S., Dvorak J. Recombination of chromosomes 3A(m) and 5A(m) of *Triticum monococcum* with homeologous chromosomes 3A and 5A of wheat: The distribution of recombination across chromosomes. *Genetics*. 2000;154:1301-1308.
- McIntosh R.A. Preemptive breeding to control wheat rusts. *Euphytica*. 1992;63:103-113.
- McIntosh R.A., Brown G.N. Anticipatory breeding for resistance to rust diseases in wheat. *Annu. Rev. Phytopathol.* 1997;35:311-326.
- McIntosh R.A., Dubcovsky J., Rogers W.J., Morris C., Appels R., Xia X.C. Catalogue of Gene Symbols for Wheat: 2015-2016 Supplement. *Annual Wheat Newsletter*. (KSU, USA). 2016;62:102-115.
- McIntosh R.A., Dubcovsky J., Rogers W.J., Xia X.C., Raupp W.J. Catalogue of Gene Symbols for Wheat: 2018 Supplement. *Annual Wheat Newsletter*. (KSU, USA). 2018;64:73-93.
- McIntosh R.A., Dubcovsky J., Rogers W.J., Xia X.C., Raupp W.J. Catalogue of Gene Symbols for Wheat: 2020 Supplement. *Annual Wheat Newsletter*. (KSU, USA). 2020;66:109-128.
- McIntosh R.A., Wellings C.R., Park R.F. Wheat Rusts: An Atlas of Resistance Genes. Melbourne: CSIRO Publ., 1995. DOI 10.1007/978-94-011-0083-0.
- McIntosh R.A., Yamazaki Y., Dubcovsky J., Rogers W.J., Morris C., Appels R., Xia X.C. Catalogue of gene symbols for wheat. In: 12th Int. Wheat Genet. Symp., 8-13 September. 2013. Yokohama, Japan. 2013;29-30.
- Miralles D.J., Resnicoff E., Carrtero R. Yield improvement associated with *Lr19* translocation in wheat: which plant attributes are modified? In: Spiertz J.H.J., Struik P.C., van Laar H.H. (Eds.). *Scale and Complexity in Plant Systems Research: Gene-Plant-Crop Relations*. Dordrecht: Springer, 2007;169-176.
- Olson E.L., Brown-Guedira G., Marshall D., Stack E., Bowden R.L., Jin Y., Rouse M., Pumphrey M.O. Development of wheat lines having a small introgressed segment carrying stem rust resistance gene *Sr22*. *Crop Sci.* 2010;50:1823-1830. DOI 10.2135/cropsci2009.11.0652.
- Paull J.G., Pallotta M.A., Langridge P. The T.T. RFLP markers associated with *Sr22* and recombination between chromosome 7A of bread wheat and the diploid species *Triticum boeoticum*. *Theor. Appl. Genet.* 1994;89:1039-1045. DOI 10.1007/BF00224536.
- Peterson R.F., Campbell A.B., Hannah A.E. A diagrammatic scale for estimating rust intensity on leaves and stems of cereals. *Can. J. Res.* 1948;26(5):496-500. DOI 10.1139/cjr48c-033.
- Prins R., Groenewald J.Z., Marais G.F., Snape J.W., Koebner R.M.D. AFLP and STS tagging of *Lr19*, a gene conferring resistance to leaf rust in wheat. *Theor. Appl. Genet.* 2001;103(4):618-624. DOI 10.1007/PL00002918.
- Prins R., Marais G.F., Janse B.J.H., Pretorius Z.A., Marais A.S. A physical map of the *Thinopyrum* – derived *Lr19* translocation. *Genome*. 1996;39:1013-1019. DOI 10.1139/g96-126.
- Roelfs A.P., Singh R.P., Saaru E.E. Rust Diseases of Wheat: Concepts and Methods of Disease Management. Mexico, D.F.: CIMMYT, 1992.
- Saintenac C., Zhang W., Salcedo A., Rouse M.N., Trick H.N., Akhunov E., Dubcovsky J. Identification of wheat gene *Sr35* that confers resistance to Ug99 stem rust race group. *Science*. 2013;341(6147):783-786. DOI 10.1126/science.1239022.
- Sibikeev S.N., Druzhin A.E. Prebreeding research of near-isogenic lines of spring bread wheat with a combination of translocations from *Agropyron elongatum* (Host.) P.B. and *Aegilops ventricosa* Tausch. *Russ. J. Genet. Appl. Res.* 2016;6:338-343. DOI 10.1134/S2079059716030126.
- Sibikeev S.N., Druzhin A.E., Badaeva E.D., Shishkina A.A., Dragovich A.Y., Gulyaeva E.I., Kroupin P.Y., Karlov G.I., Khuat T.M., Divashuk M.G. Comparative analysis of *Agropyron intermedium* (Host) Beauv 6Agi and 6Agi2 chromosomes in bread wheat cultivars and lines with wheat-wheatgrass substitutions. *Russ. J. Genet.* 2017;53(3):314-324. DOI 10.1134/S1022795417030115.

- Singh D., Park R.F., McIntosh R.A., Bariana H.S. Characterisation of stem rust and stripe rust seedling resistance genes in selected wheat cultivars from the United Kingdom. *J. Plant Pathol.* 2008;90(3): 553-562.
- Singh R.P., Huerta-Espino J., Rajaram S., Crossa J. Agronomic effects from chromosome translocations 7DL.7AG and 1BL.1RS in spring wheat. *Crop Sci.* 1998;38:27-33. DOI 10.2135/cropsci1998.0011183X003800010005x.
- Stakman E.C., Stewart D.M., Loegering W.Q. Identification of physiologic races of *Puccinia graminis* var. *tritici*. *U. S. Dept. Agric. Res. Serv.* 1962;E-617 (rev.):1-53.
- The T.T., Latter B.D.H., McIntosh R.A., Ellison F.W., Brennan P.S., Fisher J., Hollamby G.J., Rathjen A.J., Wilson R.E. Grain yields of near-isogenic lines with added genes for stem rust resistance. In: Miller T.E., Koebner R.M.D. (Eds.) Proc. 7th Int. Wheat Genet. Symp. Cambridge, UK. 13–19 July. 1988. Cambridge: Inst. Plant Sci. Res., 1988;901-906.
- Yu L.X., Liu S., Anderson J.A., Singh R.P., Jin Y., Dubcovsky J., Brown-Guidera G., Bhavani S., Morgounov A., He Z., Huerta-Espino J., Sorrells M.E. Haplotype diversity of stem rust resistance loci in uncharacterized wheat lines. *Mol. Breed.* 2010;26:667-680. DOI 10.1007/s11032-010-9403-7.
- Zhang W., Olson E., Saintenac C., Rouse M., Abate Z., Jin Y., Akhunov E., Pumphrey M., Dubcovsky J. Genetic maps of stem rust resistance gene *Sr35* in diploid and hexaploid wheat. *Crop Sci.* 2010; 50:2464-2474. DOI 10.2135/cropsci2010.04.0202/.

ORCID ID

S.N. Sibikeev orcid.org/0000-0001-8324-9765
O.A. Baranova orcid.org/0000-0001-9439-2102
A.E. Druzhin orcid.org/0000-0002-3968-2470

Благодарности. Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 18-016-00170 а.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 15.02.2021. После доработки 08.07.2021. Принята к публикации 08.07.2021.