


Характеристика генофонда яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) по устойчивости к пыльной головне в условиях лесостепи Западной Сибири

Е.А. Орлова , Н.П. Бехтольд

Сибирский научно-исследовательский институт растениеводства и селекции – филиал Федерального исследовательского центра Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

 e-mail: Orlova.Lena10@yandex.ru

Среди многочисленных болезней яровой пшеницы, вызываемых патогенными грибами, пыльная головня *Ustilago tritici* (Pers.) Jens. по-прежнему остается опасным заболеванием. На полях, где отсутствует контроль над проявлением и распространением болезни, недобор урожая может составлять до 10 %, а при возделывании высоковосприимчивых сортов достигать 40–50 %. С учетом возрастающей стоимости протравителей семян и их экологической небезопасности, самым доступным способом защиты растений, снижающим пестицидную нагрузку на агроценозы, является возделывание сортов, невосприимчивых к пыльной головне. Решающий момент в селекции на устойчивость – использование в качестве родительских форм сортов, резистентных к патогену. Целью наших исследований было выделение невосприимчивых к пыльной головне образцов яровой пшеницы на фоне искусственного заражения растений популяцией, специфичной для Западно-Сибирского региона. Приведены результаты многолетних исследований 350 генотипов яровой пшеницы различного эколого-географического происхождения на устойчивость к болезни. Физиологическую специализацию рас *U. tritici* осуществляли на дифференцирующем наборе, состоящем из шести сортов мягкой и трех сортов твердой яровой пшеницы. Полученные результаты в сочетании с литературными данными свидетельствуют об изменениях в расовом составе, произошедших в культуре патогена за последние 30–35 лет. Выделены сорта иностранной и отечественной селекции, резистентные к западносибирской популяции пыльной головни. На основе анализа родословных образцов, высоко- и практически устойчивых к головне, сделано предположение, что в селекции на иммунитет к *U. tritici* чаще всего используют одни и те же источники генов резистентности. Среди генофонда яровой пшеницы иностранной селекции наибольшее количество генотипов, резистентных к пыльной головне, выделяется в странах Североамериканской географической зоны (США, Канада, Мексика). В основном это образцы, несущие гены *Ut1*, гены от сорта пшеницы Thatcher и ее сестринской линии DC II-21-44. В сортах российской селекции прослеживаются гены от сортов Белотурка, Полтавка, Селивановский Русак (через Саратовскую 29 и ее производные), гены от пшенично-пырейных линий АГИС 1 и Грекум 114.

Ключевые слова: яровая мягкая пшеница; пыльная головня; источники устойчивости; расы; популяция.

Для цитирования: Орлова Е.А., Бехтольд Н.П. Характеристика генофонда яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) по устойчивости к пыльной головне в условиях лесостепи Западной Сибири. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2019;23(5):551-558. DOI 10.18699/VJ19.524

Characteristics of the gene pool of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) for resistance to loose smut in the forest-steppe of Western Siberia

Е.А. Orlova , N.P. Baechtold

Siberian Research Institute of Plant Production and Breeding – Branch of the Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia

 e-mail: Orlova.Lena10@yandex.ru

Among the many diseases of spring wheat caused by pathogenic fungi, loose smut *Ustilago tritici* (Pers.) Jens. remains to be a dangerous disease with a wide range of distribution. In fields where there is no control over the emergence and spread of the disease, the yield reduction can be up to 10 %, and in the case of highly susceptible varieties, up to 40–50 %. Taking into account the increasing cost of seed protectants and their environmental damage, the cultivation of varieties resistant to loose smut is still the most affordable way to protect plants, reducing the pesticide load on agroecosystems. The crucial point in breeding for resistance is the use of resistant varieties as parental forms. The aim of our research was to isolate samples of spring wheat that are immune to loose smut against the background of artificial infection of plants with a population specific to the West Siberian region. The article presents the results of long-lasting studies of 350 genotypes of spring wheat of different ecological and geographical origin for resistance to disease. Physiological specialization of races was carried out on the basis of a differentiating set consisting of six varieties of soft wheat and three varieties of durum spring wheat. The obtained results in combination with literature

data reveal changes in the racial composition of the pathogen population over the past 30–35 years. Varieties of foreign and domestic selection resistant to the West Siberian population of loose smut have been identified. Based on the analysis of pedigree samples, highly and practically resistant to loose smut, we concluded that in breeding for immunity to *U. tritici*, the same sources of resistance genes are most often used. Among the gene pool of spring wheat of foreign selection, the largest number of genotypes resistant to loose smut is assigned to the countries of the North American geographical zone (USA, Canada, Mexico). These are largely samples containing *Ut1* genes, genes from spring wheat 'Thatcher' and its sister line 'DC II-21-44'. Resistance genes in Russian wheat varieties can be traced from cultivars Beloturka, Poltavka, Selivanovsky Hare (using Saratovskaya 29 and its derivatives), and genes from wheat-grass lines AGIS 1 and Grecum 114.

Key words: spring soft wheat; loose smut; sources of stability; races; population.

For citation: Orlova E.A., Baechtold N.P. Characteristics of the gene pool of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) for resistance to loose smut in the forest-steppe of Western Siberia. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii* = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2019;23(5):551-558. DOI 10.18699/VJ19.524 (in Russian)

Введение

Среди многочисленных болезней яровой пшеницы, вызываемых патогенными грибами, опасным заболеванием, имеющим широкий ареал распространения, является пыльная головня. Несмотря на то что возбудитель не вызывает эпифитотий, потери урожая зерновых от головневых болезней могут широко варьировать. На полях, где отсутствует контроль над проявлением и распространением болезни, недобор урожая может достигать 10 %, а при возделывании высоковосприимчивых сортов – 40–50 % (Nielsen, Thomas, 1996). Кроме явных потерь, заключающихся в полном разрушении колоса, возбудители головневых вызывают и скрытые потери урожая. Угнетающее действие патогена проявляется на всех этапах развития растений: уменьшается количество взошедших растений, продуктивная кустистость, масса 1 000 зерен (Степановских, 1990; Nielsen, Thomas, 1996; Дружин, 2001; Орлова и др., 2015).

Существует прямая корреляционная зависимость между эмбриональной инфекцией и проявлением пыльной головни в полевых условиях. Фунгицидное протравливание семян не снимает остроту этой проблемы, решение вопроса зараженности посевов головней по-прежнему остается актуальным. Так, по данным Россельхозцентра 2016 г., в посевах яровых зерновых культур по Сибирскому федеральному округу пыльная головня яровой пшеницы была зарегистрирована на 33.9 тыс. га, ячменя – 11.14 тыс. га. В сравнении с Кемеровской, Новосибирской и Омской областями развитие заболевания на посевах яровой пшеницы в большей степени проявилось в Алтайском крае (23.5 тыс. га). В Вологодской области головней заражено более 7 тыс. га посевов, в Уральском федеральном округе пыльная головня пшеницы отмечена на площади 16.9 тыс. га. По данным А.В. Хариной (2013), потери урожая пшеницы от пыльной головни в Кировской области составляют в среднем 28 %. С учетом все возрастающей стоимости протравителей семян и их экологической небезопасности, самый доступный, снижающий пестицидную нагрузку на агроценозы способ защиты растений – это возделывание сортов, устойчивых к пыльной головне. Таким образом, проблема изучения и выявления эффективных источников и доноров генов устойчивости яровой пшеницы к пыльной головне весьма актуальна.

В России и за рубежом многие годы ведутся фитопатологические исследования по изучению мировой коллекции пшеницы и выделению источников резистентности

к пыльной головне. Согласно литературным данным, существует достаточно большой набор источников устойчивости к головневым болезням, выделенных в различных эколого-географических районах мира. Так, в работе (Плахотник и др., 2014) отмечается высокая устойчивость в условиях Поволжья у образцов к-17146 (Сирия), к-33809 (Мексика), к-60584 (Канада), Прохоровка, Тамбовчанка, Мерцана и др. Выделены источники устойчивости к популяции пыльной головни, распространенной на территории Красноярского края; это сорта Жигулевская (Россия), Московская 21 (Россия), Димитровка 5-18, Димитровка 5-2 (Болгария), Suanders, Pembina, Monitau (Канада) (Сидоров, 2001; Нешумаева и др., 2016). J. Nielsen (1983), оценивая коллекцию мягкой яровой пшеницы, выделял иммунные сорта из Африки, Британии, США, Канады: Sterling, New Pusa 201, Dominator, Glenlea, H-44-24, Hore и др. Однако чаще всего выделенные сорта обладают расоспецифическим типом устойчивости, и варьирование этого признака в значительной мере зависит от того, какие расы использовали исследователи для фитопатологических оценок.

Впервые существование рас *Ustilago tritici* (Pers.) Jens. различной вирулентности убедительно доказал F. Grevel (1930). Используя сорта с неодинаковой степенью устойчивости к различным спорным образцам возбудителя, он идентифицировал 4 расы. В Северной Америке W. Hanna и W. Popp (1932) были первыми, кто продемонстрировал существование разных рас в популяциях *U. tritici*. Hanna (1937) удалось выделить четыре физиологические формы пыльной головни из коллекций, собранных в Манитобе, с использованием дифференцирующего набора, состоящего из 11 сортов пшеницы. W. Cherewick (1953) описал 10 рас *U. tritici* из коллекций, собранных в Канаде, с помощью аналогичного, но не идентичного набора дифференциаторов. J. Nielsen (1987) на тест-наборе из 19 сортов и линий пшениц дифференцировал у *U. tritici* 41 расу (Menziez et al., 2003).

В России исследования по определению рас пыльной головни ведутся на дифференцирующем наборе яровой пшеницы, предложенном В.И. Кривченко (1984). Набор включает 6 сортов мягкой и 3 сорта твердой яровой пшеницы (табл. 1). Это связано с физиологической специализацией возбудителя к видам пшеницы – мягкой и твердой. Расы, специализированные к сортам *T. aestivum*, авирулентны на сортах и образцах вида *T. durum*, и наоборот: специализированные только к сортам твердой пшеницы не вызывают заражения образцов *T. aestivum*. Встречаются

широко специализированные расы, вирулентные на сортах мягких и твердых пшениц. При этом дифференциаторы к пыльной головне – это не изогенные линии, различающиеся по генам устойчивости, а генотипы, показывающие дифференцирующую реакцию различных изолятов *U. tritici* к тест-сортам.

Основная работа по идентификации рас, многие из которых установлены В.И. Кривченко и Д.В. Мягковой, проводилась в ВИР (Санкт-Петербург). В разные годы исследованиями занимались А.П. Шестакова, А.Е. Дружин (в Поволжье), В.С. Пенчукова, В.В. Плахотник, Л.А. Троицкая (в Казахстане), А.Н. Силянова (в Рязанской области), А.А. Грязнов (в Кустанайской области), Л.Ф. Тымченко (в Московской области) и др.

В Восточной Сибири подробные исследования расового состава пыльной головки пшеницы проведены В.Д. Тихомировым (1981). Им установлено 18 рас, три из которых (48, 51 и 54) широко распространены в регионах Красноярского края. В Западной Сибири Ж.А. Бахарева (1978) зарегистрировано 17 рас, из них расы 61, 62, 63, 64, 66 и 67 могут паразитировать как на мягкой, так и на твердой пшенице. Всего на российском наборе дифференциаторов установлена 71 раса.

В патосистеме пшеница–*U. tritici* взаимодействие патогена и растения-хозяина подчиняется теории Флора «ген на ген». Опираясь на эту теорию, J. Nielsen (1977, 1982) определил основные гены устойчивости к пыльной головне, внесенные в каталог генных символов (McIntosh et al., 2013) (табл. 2).

В настоящее время каталог дополнен новыми генами: у сорта Glenlea были определены четыре гена устойчивости – *Ut4*, *Ut5*, *Ut6*, *Ut8*, которые обеспечивают резистентность к канадским расам T-2, T-9, T-15 и T-27, но не эффективны против рас T-19, T-39 и T-10 (Knox et al., 2014). Донорами гена *Ut6* являются сорта AC Foremost, AC Karma, AC Vista, Chinese Spring, Glenlea, Oasis, NY 320, ген *Utx* предложено использовать как синонимом гена *Ut5* (McIntosh et al., 2017).

Во всем мире селекционные программы, направленные на получение генотипов, не восприимчивых к болезням, опираются на генетический контроль растений к патогенам. Резистентность растений к возбудителям пыльной головки не является исключением, при этом многие сорта, тестируемые в одних зонах как устойчивые, другими исследователями могут идентифицироваться как восприимчивые. По словам В.И. Кривченко (1984), «продолжительность “полезной жизни” гена устойчивости в сорте в значительной мере зависит от состава популяций возбудителя болезни на определенной площади, и значение одного и того же гена устойчивости может быть неодинаково в различных зонах». Поэтому, изучая резистентность сортов к пыльной головне, в первую очередь необходимо знать патотипный состав популяции, ее стабильность или изменчивость. Понимание генетики устойчивости растения-хозяина в контексте с вирулентностью патогена позволяет выявить эффективные гены резистентности к доминирующим в определенной зоне расам.

Целью наших исследований было выделение среди генетического разнообразия яровой пшеницы невосприимчивых к пыльной головне образцов на фоне искусствен-

Таблица 1. Сорта яровой пшеницы, используемые для дифференциации рас *Ustilago tritici* (Pers.) Jens. (набор ВИР)

| Номер по каталогу ВИР | Сорт | Страна-оригинатор |
|-----------------------|------------------|-------------------|
| Мягкая пшеница | | |
| 38519 | Московка | Россия |
| 14924 | Kota | США |
| 8091 | Preston | Канада |
| 31238 | Rümkers Dickkopf | Германия |
| 8097 | Reward | Канада |
| 25019 | Diamant | Швеция |
| Твердая пшеница | | |
| 39781 | Акмолинка 5 | Казахстан |
| 5971 | Mindum | США |
| 38514 | Народная | Украина |

Таблица 2. Гены устойчивости к пыльной головне пшеницы

| Ген | Доноры гена |
|------------|------------------------------------|
| <i>Ut1</i> | Florence/Aurore, Renfrew, Red Bobs |
| <i>Ut2</i> | Kota, Little Club |
| <i>Ut3</i> | Carma |
| <i>Ut4</i> | Thatcher/Regent |
| <i>Ut6</i> | D93213, P9163-BJ08*B, VIR 51658 |
| <i>Utx</i> | Biggar |

ного заражения растений популяцией, специфичной для Западно-Сибирского региона.

Материалы и методы

Материалом исследований служили 350 генотипов яровой пшеницы различного эколого-географического происхождения из мировой коллекции ВИР (Санкт-Петербург), образцы с идентифицированными генами устойчивости, а также сорта, районированные по Западно-Сибирскому региону (Приложение 1)¹. Изучение сортообразцов проводилось в период с 2011 по 2016 г. на искусственном инфекционном фоне фитопатологического участка СибНИИРС – филиала ИЦиГ СО РАН, расположенного в лесостепи Приобья.

Исследования по пыльной головне осложняются биологией гриба. В первый год растения, зараженные спорами гриба, формируют нормальное зерно. При этом мицелий гриба локализуется в щитке зародыша. И только на следующий год из зараженного зерна формируется поврежденный колос.

Инфицирование сортообразцов яровой пшеницы осуществляли вакуумным методом по методике ВИР. В качестве инокулюма использовали синтетическую популяцию патогена, которую создавали путем сбора телиоспор с зараженных колосков. Суспензию готовили непосредствен-

¹ Приложения 1–3 см. по адресу: <http://www.bionet.nsc.ru/vogis/download/pict-2019-23/appx9.pdf>

но перед заражением, оптимальная инфекционная нагрузка 1–1.5 г телиоспор на 1 л воды. Растения яровой пшеницы инокулировали в период цветения, когда пыльники цветка в середине колоса желтого цвета. Зараженные растения отмечали этикетками. После созревания зараженные колосья обмолачивали на колосковой молотилке МКС-1.

Посев инокулированных семян пшеницы проводили в оптимальные для культуры сроки (вторая декада мая) в количестве 100 зерен на один метровый рядок. Высевали 200–300 зерен каждого образца. Учет осуществляли путем подсчета больных и здоровых колосьев с вычислением процента поражения.

Для классификации устойчивости использовали шкалу ВИР (1981): 0 – высокая устойчивость, поражение отсутствует; I – практическая устойчивость, поражение не превышает 5 %; II – слабая восприимчивость, поражение не превышает 25 %; III – средняя восприимчивость, поражение не превышает 50 %; IV – сильная восприимчивость, поражение более 50 % (Кривченко и др., 1987).

Сорта с поражением выше 25 % браковали в первый год изучения, устойчивые и слабо восприимчивые изучали в течение двух-трех лет. Об устойчивости сорта судили по максимальному поражению образца за годы исследований. В качестве восприимчивого стандарта были использованы сорта Скала и Сибирская 12.

Изучение физиологических рас возбудителя пыльной головни яровой пшеницы проводили согласно методическим рекомендациям ВИР. Специализацию рас *U. tritici* осуществляли на наборе сортов-дифференциаторов, который включал 6 сортов мягкой и 3 сорта твердой яровой пшеницы (см. табл. 1). Дифференциацию по устойчивости проводили по шкале: 0 – поражение отсутствует; 1 – поражение до 10 %; 2 – поражение свыше 10 %. Полученные результаты сравнивали с ключом для определения физиологических рас.

Результаты

Для пыльной головни характерен цветковый тип заражения. Возбудитель поражает растение в период цветения, и немаловажным фактором, оказывающим влияние на качество инокуляции, является окружающая среда. Несмотря на то что метеоусловия вегетационного периода за годы исследований различались по тепло- и влагообеспеченности, в целом для инфицирования растений складывались благоприятные условия. Исключение составил 2012 г., вегетационный период которого характеризовался как засушливый, с высокими температурами почвы и воздуха (табл. 3). Высокие температуры 2012 г. способствовали более быстрому прохождению растениями фаз развития и более короткому периоду, благоприятному для заражения. Для 2013 г. были характерны пониженные среднесуточные температуры воздуха (в среднем на 2–3 °С) и обилие осадков в виде проливных дождей начиная со второй декады июля, что также снизило качество инокуляции.

За 2012–2016 гг. в популяции пыльной головни идентифицировано 6 рас: расы 12, 23, 40, 53, 65 и 66 (табл. 4). В 2012, 2014 и 2016 гг. по реакции сортов-дифференциаторов зарегистрирована раса 12. Она не поражает сорта Московка и Preston, но вирулентна к Rümkers Dickkopf, Reward и Diamant. Сходную с ней реакцию показывает

раса 40, идентифицированная в 2015 г. и отличающаяся от расы 12 тем, что незначительно поражает сорт Московка (не более 5 %). Для расы 65, выделенной в 2013 г., характерны проявление слабой реакции на дифференциаторах Московка, Kota, Reward и неспособность к заражению сортов Preston и Rümkers Dickkopf. Раса 53, зарегистрированная в 2014 и 2016 гг., обладает вирулентностью к сортам Kota и Reward, не поражает дифференциатор Preston. В 2015 и 2016 гг. идентифицированы расы 23 и 66. Из дифференциаторов к ним восприимчивы Kota, Reward, Diamant. Поражение сортов Московка, Preston, Rümkers Dickkopf при инокуляции расой 23 не превышало 10 %. Раса 66 не поражает Московку и Preston, но вирулентна к Rümkers Dickkopf. Все расы обладают четко выраженной специализацией к сортам *T. aestivum* и не поражают сорта твердых пшениц Акмолинка 5, Народная и Mindum.

На основе анализа реакции дифференциаторов на инокуляцию возбудителем *U. tritici* В.И. Кривченко (1984) объединил все зарегистрированные расы в девять групп. Первые шесть групп поражают сорта мягких пшениц, седьмая и восьмая группы вирулентны для твердых, а девятая группа объединяет расы, специализированные к мягким и твердым пшеницам.

Идентифицированные нами расы 12 и 40 вошли во вторую группу, их объединяет то, что они агрессивны на средне- и сильновосприимчивых дифференцирующих образцах Rümkers Dickkopf, Reward, Diamant. Расы 23, 53 и 66 вошли в третью группу, у них четко выражена агрессивность к сорту Kota, и они, как правило, поражают сорта Rümkers Dickkopf, Reward и Diamant. Раса 65 входит в шестую группу, представляет собой при сравнительной вирулентности обладает слабой агрессивностью.

Из табл. 4 видно, что высокий иммунитет к западносибирской популяции пыльной головни сохраняет сорт Preston, который, по данным В.И. Кривченко (1984), несет два гена устойчивости, условно обозначенные им как *R1R2*. В отдельные годы отмечается незначительное поражение сорта Московка, одним из родителей которого является Тулун 70 – отбор сорта Preston. Московка, как и Preston, обладает двумя доминантными генами устойчивости. Поражение сортов Kota с геном устойчивости *Ut2* и Rümkers Dickkopf, несущего один доминантный ген, колеблется по годам от слабо восприимчивых до восприимчивых. Сорта Reward и Diamant неустойчивы к местной популяции.

Известно, что генотип сорта в значительной мере оказывает влияние на расовый состав патогена. Это, в частности, подтверждается сравнительным анализом данных, полученных Ж.А. Бахарева (1978), с результатами современных исследований. Если в 1976–1978 гг. на территории Новосибирской области наиболее распространенными были расы 12, 23, 54, 61, 64, то в настоящее время – 12, 23, 40, 53, 65, 66. Интересно отметить, что расы 12 и 23 сохраняются в природе уже более 40 лет.

Для выявления эффективности генов *Ut* к западносибирской популяции было проведено изучение сортов с идентифицированными генами устойчивости, внесенных в Международные каталоги генных символов. Ген *Ut1* контролирует устойчивость ко всем расам, присутствующим в западносибирской популяции пыльной головни. За годы исследований образцы Renfrew, Florence/Aurore,

Таблица 3. Метеорологические условия в период инокуляции колосьев растений (данные метеостанции Огурцово)

| Год | Кол-во дней от посева до заражения | Температура в июле, °С | | | | Кол-во осадков в июле, мм | | | |
|------|------------------------------------|------------------------|------------|---------------------|------------|---------------------------|------------|---------------------|------------|
| | | 1-я декада | 2-я декада | Средние многолетние | | 1-я декада | 2-я декада | Средние многолетние | |
| | | | | 1-я декада | 2-я декада | | | 1-я декада | 2-я декада |
| 2011 | 41 | 16.0 | 19.2 | 19.3 | 19.7 | 21.0 | 13.0 | 16.0 | 19.0 |
| 2012 | 38 | 20.6 | 22.5 | 19.3 | 19.7 | 3.7 | 0 | 16.0 | 19.0 |
| 2013 | 51 | 16.7 | 20.6 | 19.3 | 19.7 | 11.3 | 30.6 | 16.0 | 19.0 |
| 2014 | 50 | 21.3 | 20.7 | 19.4 | 19.7 | 12.3 | 37.0 | 16.0 | 19.0 |
| 2015 | 43 | 18.0 | 21.0 | 19.3 | 19.6 | 61.0 | 4.8 | 15.0 | 19.0 |
| 2016 | 41 | 19.9 | 21.0 | 19.3 | 19.6 | 46.7 | 15.6 | 16.0 | 19.0 |

Таблица 4. Реакция сортов-дифференциаторов ВИР на заражение *U. tritici* (2012–2016 гг.)

| Раса | Московка | Kota | Preston | Rümkers Dickkopf | Reward | Diamant | Акмолинка 5 | Mindum | Народная | Годы |
|------|----------|------|---------|------------------|--------|---------|-------------|--------|----------|------------------|
| 12 | 0 | 1 | 0 | 1–2 | 2 | 1–2 | 0 | 0 | 0 | 2012, 2014, 2016 |
| 23 | 1 | 2 | 1 | 1 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 2015, 2016 |
| 40 | 1 | 1 | 0 | 2 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 2015 |
| 65 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 2013 |
| 53 | 1 | 2 | 0 | 1 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2014, 2016 |
| 66 | 0 | 2 | 0 | 2 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 2015, 2016 |

Red Bobs (*Ut1*) не поражались пыльной головней. Раса 66 обладает вирулентностью к сортам Kota (*Ut2*), Thatcher/Regent (*Ut4*), Carma (*Ut3*) и Biggar (*Utx*). Максимальное поражение сортов за годы исследований составило 100, 20, 62.5 и 83.3 % соответственно. Сорт Carma неустойчив к расе 53.

Проведенные на фоне искусственного заражения исследования 350 коллекционных образцов яровой мягкой пшеницы позволили выделить генотипы, устойчивые к западносибирской популяции пыльной головни. Среди генофонда иностранной селекции наибольшее количество резистентных сортов выделяется в странах Североамериканской географической зоны (США, Канада, Мексика) (табл. 5).

Особый интерес представляют сорта Thatcher, DC II-21-44, Red Bobs, Renfrew, Preston, Fox, SWS “A” N80, AC Glenavon, AC Drummonga, Hoffman, Hope/Thatcher, Mercury, Neerawa, AC Minto, Rick, которые вошли в группу высоко- и практически устойчивых.

Сорта Marquis, Red Bobs, Renfrew, Preston – производные от сорта Red Fife, который, по одним источникам, был выделен из украинского сорта как Halychanka, по другим – Ostka Galicyjska. Этот сорт попал в Канаду из Гданьска (Польша), где в 1842 г. был переименован в сорт Red Fife (Maat, 2001).

R.D. McIntosh для сортов Renfrew и Red Bobs (производных Red Fife) определил ген устойчивости *Ut1* (McIntosh et al., 1998). Сорт Preston обладает двумя доминантными генами устойчивости, одним из которых является ген *Ut1* (Кривченко, 1984). Можно предположить наличие этого гена и у сорта Marquis, участвовавшего в создании сортов Hope, Kitchener, Thatcher (Symko, 1999) (Прил. 2). Сорт

Thatcher и его сестринская линия DC II-21-44 довольно часто вовлекались в селекцию при создании резистентных к пыльной головне сортов. Полученные от гибридной комбинации с участием Marquis и итальянского сорта твердой пшеницы Iumillo (Maat, 2001; McCallum, DePaum, 2008), эти образцы могут нести ген *Ut4* (Дружин, Крупнов, 2008). Другие исследователи (Сюков, Поротькин, 2014) предполагают, что сорта группы Thatcher, возможно, имеют ген устойчивости *UtTh*, идентичный, аллельный или тесно сцепленный с *Ut1*.

Общностью происхождения с Thatcher связаны сорта Neerawa, AC Glenavon, AC Barrie, BW-90 (Lupton, 1987; McCallum, DePaum, 2008). СОРТУ Hope устойчивость передана от российской полбы Yaroslav Emmer (Мартынов, Добротворская, 2003).

Сорта яровых пшениц немецкой селекции генетически базировались на озимых с использованием французского сорта Noe. Источником устойчивости и качества у них служил Heine Kolben, выделенный в XIX в. из французского сорта Saumur de Mars. Этот образец участвовал в родословной многих немецких сортов, в том числе Carma, несущего ген устойчивости *Ut3*, однако для условий Новосибирской области этот ген не эффективен. Кроме Heine Kolben, в качестве источников устойчивости к болезням в немецких сортах часто использовали канадские образцы Garnet и Thatcher (Lupton, 1987).

В сортах индийского происхождения, по данным С.П. Мартынова и Т.В. Добротворской (2003), основными источниками к пыльной головне были сорта Ostka Galicyjska, Thatcher и их производные.

Родоначальниками шведских сортов пшеницы были сорта Zeeuwse White и английский сорт Red Squarehead.

Таблица 5. Сорты яровой мягкой пшеницы иностранной селекции, устойчивые к пыльной головне (2012–2016 гг.)

| Эколого-географическая зона | Страна | Резистентные сорта |
|-----------------------------|------------|--|
| Североамериканская | США | Cadet, DC II-21-44, H-44-24, Hope, Hope/Thatcher, Thatcher, k 31224, Mercury, Morris, Russell, Rick, Fox |
| | Канада | AC Barrie, Biggar, BW-90, Cuttler, AC Drummonga, Hoffman, Garnet, AC Glenavon, Kitchener, AC Minto, Marquis, Neepawa, Park, Preston, Red Bobs 222, Renfrew, RL 4277, Roblin, SWS "A" N80, Wisc 245 |
| | Мексика | CBRD, k 31470, k 34636 |
| Южноамериканская | Чили | CBP 566, k 34452 |
| | Перу | La Molina 82 |
| Западноевропейская | Германия | Cardinal, Claudius, Diablon, Gzenos, Kvintus, Melissos, Probat, Sertori, Thasa, Sonet, Nachzos |
| | Швейцария | Calanda |
| | Нидерланды | Blonda, Bastion |
| Североевропейская | Швеция | WWW Algot, Canon, WWW Sober |
| Восточноевропейская | Белоруссия | Белорусская 928 |
| | Украина | Кардинал, Харьковская 18, Харьковская 22 |
| Южноазиатская | Индия | Giriza, NP 790 |
| Восточноазиатская | Китай | Dong nong, PS-65, PS-87, PS-89, PS-90, Xing mai, Zong chin |
| Центральноазиатская | Казахстан | Карагандинская 2, Карагандинская 29 |
| Австралийская | Австралия | Cunningham, Gabo, Yarralinka, Nardo, RAC-610, Stiletto |

В австралийских сортах первоисточниками в селекции пшеницы являлись Fife из Канады и сорта из Индии. В результате их скрещивания был получен сорт Yandillac, который вместе с Purple Straw вошел в родословную сорта Federation. Этот сорт долгое время возделывался в производстве и использовался в селекции пшениц разных стран (Maat, 2001; Genetic Resources Information System for Wheat and Triticale GRIS).

В сортах украинской и белорусской селекции резистентность к пыльной головне возможна от твердой пшеницы Белотурка, российской полбы Yaroslav Emmer и мягкой пшеницы Полтавка через сорт Саратовская 29. Также в селекции на устойчивость участвовали американские источники: Thatcher и ее сестринская линия DC II-21-44 (через сорт Безенчукская 98), Red river 68, Hope, Marquis, Selkirk (Rabinovich et al., 1996; Мартынов, Добротворская, 2003).

По результатам фитопатологической оценки широкий набор резистентных генотипов к западносибирской популяции пыльной головки был выделен среди образцов отечественной селекции. В группы с высокой и практической устойчивостью к патогену вошли сорта: Московка (Немчиновка), Ленинградка, ГДС-24 (Северо-Западный НИИСХ), сорта самарской селекции – Тулайковская 5, Тулайковская 100, Тулайковская 10, Куйбышевская 1, Пирамида; Юлия (Пензенский НИИСХ); Саратовская 74, Фаворит, Юго-Восточная 2 (НИИСХ Юго-Востока); Воронежская 8, Воронежская 16 (НИИСХ ЦЧП им. В.В. Докучаева); Маргарита (Ульяновский НИИСХ), Кинельская нива (Поволжский НИИСХ им. Н.П. Константинова).

Проведенный С.П. Мартыновым и Т.В. Добротворской (2003) анализ родословных российских сортов позволил сделать вывод, что устойчивость к пыльной головне во многие отечественные сорта передана от стародавних об-

разцов Селивановский Русак, Полтавка (мягкая пшеница) и Белотурка (твердая пшеница) через сорт Саратовская 29, который прослеживается в генеалогии большинства российских сортов. Кроме того, в отечественной селекции использовались канадские источники. Так, в сорте Московка можно предположить наличие генов от Red Fife, полученных через канадские сорта Preston и Kitchener (селекция от Marquis). Сорт Ленинградка выведен с участием сирийского сорта Хоранка. В сортах ульяновской селекции в качестве источников резистентности были использованы канадские Pembina, DC II-21-44 и Red river (Genetic Resources Information System for Wheat and Triticale; Госреестр..., 2016).

Практическую устойчивость к пыльной головне самарские сорта Тулайковская 5 (происхождение – Эритросперум 865 (изогенная линия Саратовской 29)/АГИС 1) и ее производные Тулайковская 100 и Тулайковская 10 несут от *Ag. intermedium* через пшенично-пырейную замещенную линию Агис 1 (Мартынов и др., 2016).

В основе саратовских сортов лежит генетический материал от межвидовых скрещиваний твердой и мягкой пшениц Белотурка и Полтавка. Сорт Фаворит, являясь производной от Беянки, несет замещенную пырейную хромосому 6D/6Ai, не идентичную Тулайковской 5 и ее производным (Сибикеев, Дружин, 2017).

Сибирский генофонд яровых мягких пшениц включает также большое количество образцов, высокоустойчивых к местным расам пыльной головки. Это сорта Новосибирская 15, Памяти Вавенкова, Новосибирская 29, Новосибирская 22, Новосибирская 44, Баганская 95. Среди образцов омской селекции – Омская 20, Омская 29, Омская 33, Омская 36, Омская краса, Мелодия, Казанская юбилейная; сорта алтайской селекции – Алтайская 325, Алтайская 110, Алтайская жница, Сибирский альянс,

Алтайская 530; Памяти Афродиты (Кемерово), Минуса (Красноярск).

Устойчивость к пыльной головне в сорта Новосибирская 15 и Новосибирская 44 передана от DC II-21-44 (сестринская линия Thatcher) через Безенчукскую 98. Практическая устойчивость сортов Новосибирская 22 и Новосибирская 29, по-видимому, получена от сорта Красноярская, который в своей родословной также несет генетический материал от Thatcher через сорт Saunders. Кроме того, Новосибирская 29 несет гены устойчивости от Грекум 114. Резистентность к пыльной головне в сорт Памяти Вавенкова передана от итальянского Funello, несущего один доминантный и один рецессивный ген или два гена, взаимодействующих по типу доминантного эпистаза (Бахарева, Христов, 2003). Это сорт устойчив к расам пыльной головни 21, 37 и 38 (Дружин, Крупнов, 2008).

Близки по происхождению сорта омской селекции, выделившиеся по устойчивости. Основным источником устойчивости у них является пшенично-пырейный гибрид Грекум 114, донор генов пырея *Ag. intermedium* (Першина и др., 2013).

У резистентных сортов алтайской селекции в качестве источника использовалась селекционная линия Лютеценс 281, имеющая происхождение Грекум 114/Лют. 1210//Катерва (Коробейников и др., 2006).

Кемеровский сорт яровой мягкой пшеницы Памяти Афродиты несет гены от Саратовской 29 (через Кантегирскую 89) и от Грекум 114 (через Омскую 24). В родословной красноярского сорта Минуса присутствуют источники Красноярская и Грекум 114 (Нешумаева и др., 2016) (Прил. 3).

Заключение

В результате проведенных на искусственном инфекционном фоне исследований была получена информация об устойчивости 350 генотипов яровой пшеницы к возбудителю пыльной головни. Анализ родословной резистентных образцов позволил сделать вывод, что, несмотря на большое количество источников устойчивости, состав генов, определяющий признак невосприимчивости к патогену, небольшой. Эффективную защиту к местной популяции обеспечивают сорта, несущие гены *U1*, гены от Thatcher и ее сестринской линии DC II-21-44. В сортах российской селекции прослеживаются гены резистентности от Белотурки, Полтавки, Селивановского Русака (через Саратовскую 29 и ее производные), гены от пшенично-пырейных линий АГИС 1 и Грекум 114. Они контролируют признак резистентности к большинству рас патогена, распространенных в Западно-Сибирском регионе.

Сужение генотипического разнообразия вызывает необходимость поиска источников с новыми факторами устойчивости, так как массовое использование одних и тех же генов приводит к возникновению и накоплению в популяции вирулентных форм гриба, способных преодолевать устойчивость сортов.

Список литературы / References

Бахарева Ж.А. Изучение расового состава головневых заболеваний зерновых культур в Западной Сибири. Проблемы селекции и семеноводства полевых культур в Сибири: Сб. науч. тр. ВАСХНИЛ. Новосибирск, 1978;3-96.

[Bakhareva J.A. Study of the racial composition of smut diseases of grain crops in West Siberia. In: Problems of Breeding and Seed Production of Field Crops in Siberia: SB. science. Proceedings of the Lenin All-Union Academy of Agricultural Sciences. Novosibirsk, 1978;3-96. (in Russian)]

Бахарева Ж.А., Христов Ю.А. Создание сортов зерновых культур, устойчивых к головневым заболеваниям в Западной Сибири. Новосибирск: РАСХН. Сиб. отд-ние, 2003.

[Bakhareva J.A., Khristov Yu.A. Creating Varieties of Grain Crops Resistant to Loose Smut Diseases in West Siberia. Novosibirsk: Siberian Branch of RAAS, 2003. (in Russian)]

Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. 2016. <http://reestr.gossort.com>

[State Register of Breeding Achievements Admitted to Use. 2016. Available at: <http://reestr.gossort.com> (in Russian)]

Дружин А.Е. Влияние пыльной головни на хозяйственно полезные признаки яровой мягкой пшеницы. Селекция и семеноводство полевых культур: Сб. материалов Всерос. науч.-практ. конф. Пенза, 2001;24-26.

[Druzhin A.E. Influence of loose smut on commercially valuable traits of spring soft wheat. In: Breeding and Seed Industry of Field Crops: Proc. of the All-Russia scientific and practical conference. Penza, 2001;24-26. (in Russian)]

Дружин А.Е., Крупнов В.А. Пшеница и пыльная головня. Саратов, 2008.

[Druzhin A.E., Krupnov V.A. Wheat and Loose Smut. Saratov, 2008. (in Russian)]

Кривченко В.И. Устойчивость зерновых колосовых к возбудителям головневых болезней. М., 1984.

[Krivchenko V.I. The Resistance of Cereals to Agents of Loose Smut Diseases. Moscow, 1984. (in Russian)]

Кривченко В.И., Мягкова Д.В., Жукова А.Н., Хохлова А.П. Методические указания по изучению головнеустойчивости зерновых колосовых культур. Л., 1987.

[Krivchenko V.I., Myagkova D.V., Zhukova A.N., Khokhlova A.P. Guidelines for the Study of Resistance to Smut in Cereal Crops. Leningrad, 1987. (in Russian)]

Коробейников Н.И., Розова М.А., Кривогаарницын Б.И., Бородулина В.А. Принципы и результаты селекции зерновых культур на устойчивость к грибным заболеваниям на Алтае. Селекция на устойчивость растений к биотическим и абиотическим факторам среды: Материалы науч.-метод. конф. Новосибирск, 2006;41-59.

[Korobeynikov N.I., Rozova M.A., Krivogarnitsyn B.I., Borodulina V.A. Principles and results of breeding of cereals for resistance to fungal diseases in Altay. In: Breeding for Plant Resistance to Biotic and Abiotic Factors in the Environment: Proc. sci.-meth. conf. Novosibirsk, 2006;41-59. (in Russian)]

Мартынов С.П., Добротворская Т.В. Сравнительный анализ устойчивости яровой мягкой пшеницы к пыльной головне, основанный на генеалогическом подходе. Генетика. 2003;39(7):956-968.

[Martynov S.P., Dobrotvorskaya T.V. Genealogy-based comparison of loose smut resistance for spring common wheat cultivars. Russ. J. Genet. 2003;39(7):799-810. DOI 10.1023/A:1024757205050.]

Мартынов С.П., Добротворская Т.В., Крупнов В.А. Генеалогический анализ использования двух видов пырея (*Agropyron*) в селекции мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) на устойчивость к болезням. Генетика. 2016;52(2):179-188.

[Martynov S.P., Dobrotvorskaya T.V., Krupnov V.A. Genealogical analysis of the use of two wheatgrass (*Agropyron*) species in common wheat (*Triticum aestivum* L.) breeding for disease resistance. Russ. J. Genet. 2016;52(2):154-163. DOI 10.1134/S1022795416020071.]

Нешумаева Н.А., Сидоров А.В., Голубев С.С. Селекция яровой пшеницы на устойчивость к пыльной головне. Достижения науки и техники АПК. 2016;30(6):22-24.

[Nechumaeva N.A., Sidorov A.V., Golubev S.S. Breeding of spring wheat for resistance to loose smut. Dostizheniya Nauki i Tekhniki APK = Achievements of Science and Technology of AIC. 2016; 30(6):22-24. (in Russian)]

- Орлова Е.А., Бехтольд Н.П., Лихенко И.Е. Влияние возбудителя твердой головни ячменя на хозяйственно-полезные признаки растений. Достижения науки и техники АПК. 2015;29(3):4-6. [Orlova E.A., Bechtold N.P., Lihenko I.E. The influence of the causative agent of covered smut of barley on the economic-useful signs of the plants. Dostizheniya Nauki i Tekhniki APK = Achievements of Science and Technology of AIC. 2015;29(3):4-6. (in Russian)]
- Першина Л.А., Осадчая Т.С., Бадаева Е.Д., Белан И.А., Россева Л.П. Изучение особенностей андрогенеза в культуре пыльников сортов и перспективной формы яровой мягкой пшеницы западносибирской селекции, различающихся наличием или отсутствием пшенично-чужеродных транслокаций. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2013;17(1):40-49. [Perшина L.A., Osadchaya T.S., Badaeva E.D., Belan I.A., Rosseeva L.P. Features of androgenesis in anther cultures of varieties and a promising accession of spring common wheat bred in Western Siberia differing in the presence or absence of wheat-alien translocations. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2013;17(1):40-49. (in Russian)]
- Плахотник В.В., Зеленева Ю.В., Судникова В.П. Источники и высокоэффективные доноры для селекции яровой пшеницы на устойчивость к стрессовым факторам среды. Вopr. соврем. науки и практики. 2014;1(50):109-113. [Plakhotnik V.V., Zeleneva U.V., Sudnikova V.P. Sources and high-performance donors for spring wheat breeding to increase resistance to ambient stress factors. Voprosy Sovremennoi Nauki i Praktiki = Issues of Modern Science and Practice. 2014;1(50):109-113. (in Russian)]
- Россельхозцентр. <http://rosselhocenter.com/2016-02-06-19-01-37> [Russian Agricultural Center. <http://rosselhocenter.com/2016-02-06-19-01-37>]
- Сибикеев С.Н., Друзин А.Е. Влияние замещения 6AG¹ (6D)-хромосомы Агропугоп интермедиум на хозяйственно ценные и адаптивные признаки у линий яровой мягкой пшеницы. Успехи соврем. естествознания. 2017;11:43-48. [Sibikeev S.N., Druzhin A.E. Effect of the substitution of 6AG¹ (6D) chromosome from Agropyron intermedium on agronomically valuable and adaptive traits in lines of spring bread wheat. Uspekhi Sovremenogo Estestvoznaniya = Advances in Modern Natural Science. 2017;11:43-48. (in Russian)]
- Сидоров А.В. Селекция яровой пшеницы на устойчивость к грибным болезням. Селекция и семеноводство. 2001;3:20-23. [Sidorov A.V. Breeding of spring wheat for resistance to fungal diseases. Seleksiya i Semenovodstvo = Breeding and Seed Production. 2001;3:20-23. (in Russian)]
- Степановских А.С. Головные болезни ячменя. Челябинск, 1990. [Stepanovskiyh A.S. Smut Disease of Barley. Chelyabinsk, 1990. (in Russian)]
- Сюков В.В., Поротькин С.Е. Генетика устойчивости мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) к пыльной головне (*Ustilago tritici* (Pers.) Jens.). Вавиловский журнал генетики и селекции. 2014;18(3):517-522. [Syukov V.V., Porotkin S.E. Genetics of common wheat (*Triticum aestivum* L.) resistance to loose smut (*Ustilago tritici* (Pers.) Jens.). Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2014;18(3):517-522. (in Russian)]
- Тихомиров В.Т. Расы пыльной головни *Ustilago tritici* (Pers.) Jens. в Красноярском крае. Сиб. вестн. с.-х. науки. 1981;1:36-40. [Tikhomirov V.T. Races of loose smut *Ustilago tritici* (Pers.) Jens. in the Krasnoyarsk region. Sibirskiy Vestnik Selskokhozyaystvennoy Nauki = Siberian Herald of Agricultural Sciences. 1981;1:36-40. (in Russian)]
- Харина А.В. Головные болезни яровой мягкой пшеницы в условиях Евро-Северо-Востока. Аграр. наука Евро-Северо-Востока. 2013;1:15-18. [Harina A.V. Bunt diseases of spring soft wheat under conditions of Euro-North-East. Agrarnaya Nauka Evro-Severo-Vostoka = Agricultural Science of the Euro-North-East. 2013;1:15-18. (in Russian)]
- Cherewick W.J. Smut Diseases of Cultivated Plants in Canada. Ottawa, Canada: Dept. of Agriculture, 1953.
- Hanna W.F. Physiologic forms of loose smut of wheat. Can. J. Res. 1937;15(4):141-153.
- Hanna W.F., Popp W. Physiologic forms of loose smut of wheat. Phytopathology. 1932;22(1):141.
- Genetic Resources Information System for Wheat and Triticale GRIS. Available at: <http://wheatpedigree.net>
- Grevel F.K. Untersuchungen über das Vorhandensein biologischer Rassen des Flugbrandes des Weizens (*Ustilago tritici*). Phytopathologische Zeitschrift. 1930;2(3):209-234.
- Knox R.E., Campbell H.L., Clarke F.R., Menzies J.G., Popovic Z., Procuinier J.D., Clarke J.M., Depauw R.M., Cuthber R.D., Somers D.J. Quantitative trait loci for resistance in wheat (*Triticum aestivum*) to *Ustilago tritici*. Can. J. Plant Pathol. 2014;36(2):187-201.
- Lupton F. Wheat Breeding: Its scientific basis. Dordrecht, Netherlands: Springer, 1987.
- Maat H. A History of Agricultural Science in the Netherland and its Colonies, 1863–1986. Kluwer Acad. Publ., 2001.
- McCallum B.D., DePaum R.M. A review of wheat cultivars grown in the Canadian prairies. Can. J. Plant Sci. 2008;88(4):649-665.
- McIntosh R.A., Dubcovsky J., Rogers W.J., Morris C., Xia X.C. Catalog of Gene Symbols for Wheat: 2017 Supplement. 12th Int. Wheat Genetics Symp, Yokohama, Japan, 2017.
- McIntosh R.A., Hart C.E., Devos K.M., Gale M.D., Rogers W.J. Catalogue of Gene Symbols for Wheat. Proc. 9 Int. Wheat Genet. Symp., Saskatchewan, Canada, 1998;5.
- McIntosh R.A., Yamazaki Y., Dubcovsky J., Rogers J., Morris C., Appels R., Xia X.C. Catalogue of Gene Symbols for Wheat. 12th Int. Wheat Genet. Symp., Sept. 8–13, 2013;195.
- Menzies J.G., Knox R.E., Nielsen J., Thomas P.L. Virulence of Canadian isolates of *Ustilago tritici*: 1964–1998, and the use of the geometric rule in understanding host differential complexity. Can. J. Plant Pathol. 2003;25:62-72.
- Nielsen J. Inheritance of virulence of loose smut of wheat *Ustilago tritici* on the differential cultivars Renfrew, Florence × Aurore, Kota and Little Club. Can. J. Bot. 1977;55:260-263.
- Nielsen J. Inheritance of virulence of loose smut of wheat *Ustilago tritici* on the differential cultivars Carma, Red Bobs, and derivative of the cross Thatcher × Regent. Can. J. Bot. 1982;60:1191-1193.
- Nielsen J. Spring wheat's immune or Highly resistant to *Ustilago tritici*. Plant Dis. 1983;67(8):860-863. DOI 10.1094/PD-67-860.
- Nielsen J. Races of *Ustilago tritici* and techniques for their study. Can. J. Plant Pathol. 1987;9:91-105.
- Nielsen J., Thomas P., Loose smut. In: Wilcoxson R.D., Saari E.E. (Eds.) Bunt and Smut Diseases of Wheat: Concepts and methods of disease management. Mexico, CIMMYT, 1996;33-47.
- Rabinovich S.V., Chernyaeva I.N., Afonskaya E.J., Dolgova E.M. Genetic basis of loose smut resistance in Ukrainian, Russian, and U.S. winter and spring wheats. Ann. Wheat Newslett. 1996;42: 210-212.
- Symko S. From a Single Seed: Tracing the Marquis wheat success story in Canada to its roots in the Ukraine. Canada: Agriculture and Agri-Food Canada Publ., 1999.

ORCID ID

Е.А. Орлова orcid.org/0000-0001-5084-375X

Благодарности. Работа поддержана бюджетным проектом ИЦиГ СО РАН № 0324-2019-0039.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 05.04.2019. После доработки 25.04.2019. Принята к публикации 06.05.2019.