

# Создание исходного материала яровой мягкой пшеницы для селекции на устойчивость к стеблевой ржавчине (*Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici*), в том числе и к расе Ug99, в России

И.Ф. Лапочкина<sup>1</sup>✉, О.А. Баранова<sup>2</sup>, В.П. Шаманин<sup>3</sup>, Г.В. Волкова<sup>4</sup>, Н.Р. Гайнуллин<sup>1</sup>, А.В. Анисимова<sup>2</sup>, Д.Н. Галингер<sup>1</sup>, Е.Н. Лазарева<sup>1</sup>, Е.В. Гладкова<sup>4</sup>, О.Ф. Ваганова<sup>4</sup>

<sup>1</sup> Московский научно-исследовательский институт сельского хозяйства «Немчиновка», Московская область, Россия

<sup>2</sup> Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Всероссийский институт защиты растений», Санкт-Петербург, Пушкин, Россия

<sup>3</sup> Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Омский государственный аграрный университет им. П.А. Столыпина», Омск, Россия

<sup>4</sup> Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Всероссийский научно-исследовательский институт биологической защиты растений», Краснодар, Россия

Доноры устойчивости мягкой пшеницы к расе Ug99 стеблевой ржавчины (селекционные линии GT 96/90, 113/00i-4 и 119/4-06rw) вовлечены в скрещивания между собой с использованием методов ступенчатых скрещиваний и беккроссирования. При создании гибридов с яровым образом жизни для беккроссирования использовали донор устойчивости 113/00i-4 (*Sr2*, *Sr36*, *Sr39*, *Sr40*, *Sr44*, *Sr47*) и образец 145/05i, устойчивый к бурой ржавчине, но восприимчивый к Ug99 в условиях Центрального региона России. Из полученных гибридных семей  $F_4$ - $F_5$  и беккроссного потомства  $BC_1F_3$ - $BC_2F_2$ - $BC_3F_2$  с использованием молекулярных маркеров было выделено 137 растений с гомозиготным состоянием аллелей 2–5 генов устойчивости к стеблевой ржавчине. Потомство этих индивидуальных растений в Северо-Кавказском и Западно-Сибирском регионах России оценено по устойчивости к природным популяциям стеблевой и бурой ржавчины, а в Центральном регионе – к мучнистой росе. Устойчивые к этим заболеваниям линии оценены по развитию других хозяйственно ценных признаков: высоте растения, числу дней до колошения, продуктивности колоса, массе 1000 зерен, содержанию белка и клейковины в зерне. Отобрана 71 линия яровой пшеницы с групповой устойчивостью к двум-трем болезням и лучшим развитием хозяйственно ценных признаков для Центрального региона и 20 линий для Западной Сибири с целью дальнейшего испытания конкурентоспособности с другими лучшими сортами и линиями в селекционных питомниках. В результате работы создан оригинальный исходный материал яровой пшеницы с несколькими генами устойчивости к расе Ug99 стеблевой ржавчины.

Ключевые слова: яровая мягкая пшеница; стеблевая ржавчина; молекулярные маркеры; гены устойчивости; доноры.

## The development of initial material of spring common wheat for breeding for resistance to stem rust (*Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici*), including race Ug99, in Russia

I.F. Lapochkina<sup>1</sup>✉, O.A. Baranova<sup>2</sup>, V.P. Shamanin<sup>3</sup>, G.V. Volkova<sup>4</sup>, N.R. Gainullin<sup>1</sup>, A.V. Anisimova<sup>2</sup>, D.N. Galinger<sup>1</sup>, E.N. Lazareva<sup>1</sup>, E.V. Gladkova<sup>4</sup>, O.F. Vaganova<sup>4</sup>

<sup>1</sup> Moscow Agricultural Research Institute «Nemchinovka», Moscow Oblast, Russia

<sup>2</sup> All-Russian Institute of Plant Protection, Saint-Petersburg, Pushkin, Russia

<sup>3</sup> Omsk State Agrarian University, Omsk, Russia

<sup>4</sup> All-Russian Research Institute of Plant Biological Protection, Krasnodar, Russia

Donors of resistance of common wheat to stem rust race Ug99 (breeding lines GT96/90, 113/00i-4 and 119/4-06rw) are involved in cross breeding with the use of the step crossing and backcrossing method. While developing hybrids with the spring mode of life, donor of resistance 113/00i-4 (*Sr2*, *Sr36*, *Sr39*, *Sr40*, *Sr44*, *Sr47*) and accession 145/05i, which is resistant to leaf rust under the conditions of the RF Central Region but susceptible to Ug99, were used for backcrossing, 137 individual plants with the homozygotic state of alleles of 2–5 genes of resistance to stem rust were selected from the obtained hybrid families  $F_4$ - $F_5$  and backcross progeny  $BC_1F_3$ - $BC_2F_2$ - $BC_3F_2$  by means of molecular markers. The progeny of these individual plants was tested in the North Caucasian and West Siberian regions of the RF for natural populations of stem and leaf rust and for powder mildew in the Central Region. The lines resistant to these diseases were estimated as to the other economically valuable features: plant height, number of days before heading, ear productivity, weight of 1,000 grains, protein and gluten content in grain, 71 spring wheat line with multiple resistance to two or three diseases and the development of best agronomic characters were

selected for the Central region and 20 lines were selected for West Siberia for further testing of their competitiveness with the best varieties and lines in the breeding nurseries. As a result of the work, original source material was developed with several spring wheat resistance genes to Ug99.

Key words: spring common wheat; stem rust; molecular markers; genes of resistance; donors.

#### КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Лапочкина И.Ф., Баранова О.А., Шаманин В.П., Волкова Г.В., Гайнуллин Н.Р., Анисимова А.В., Галингер Д.Н., Лазарева Е.Н., Гладкова Е.В., Ваганова О.Ф. Создание исходного материала яровой мягкой пшеницы для селекции на устойчивость к стеблевой ржавчине (*Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici*), в том числе и к расе Ug99, в России. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016;20(3):320-328. DOI 10.18699/VJ16.167

#### HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Lapochkina I.F., Baranova O.A., Shamanin V.P., Volkova G.V., Gainullin N.R., Anisimova A.V., Galinger D.N., Lazareva E.N., Gladkova E.V., Vaganova O.F. The development of initial material of spring common wheat for breeding for resistance to stem rust (*Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici*), including race Ug99, in Russia. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2016;20(3):320-328. DOI 10.18699/VJ16.167

Большинство современных сортов пшеницы восприимчивы к возбудителю стеблевой ржавчины (Волкова, Синяк, 2011а, Волкова, 2013), поэтому создание исходного материала для селекции на устойчивость к этой опасной болезни является острой необходимостью для России. Появление в 1999 г. в Уганде расы Ug99 стеблевой ржавчины вызвало поражение сортов пшеницы с геном *Sr31*, а позднее появились ее биотипы, поражающие сорта с генами *Sr24* и *Sr36* (Jin et al., 2008, 2009). Возможен занос этого карантинного заболевания через страны Ближнего и Среднего Востока и на территорию Российской Федерации. При создании сортов с длительной устойчивостью к ржавчинным грибам придерживаются общепринятой стратегии, которая включает комбинирование нескольких генов устойчивости в одном генотипе для уменьшения вероятности закрепления, распространения новых мутантных рас и использования APR-генов (генов устойчивости взрослого растения), таких как *Sr2*, *Lr34*, *Lr46*, *Lr67* и т. п. (Fetch, 2014). Применение надежной маркерной системы к генам устойчивости (MAS) позволяет значительно ускорить выделение растений с нужными свойствами. Сочетание устойчивости с признаком продуктивности является определяющим фактором для успешного создания новых селекционных линий и ускоренного выведения сортов мягкой пшеницы.

Цель настоящей работы состояла в создании константных продуктивных селекционных линий яровой мягкой пшеницы с несколькими эффективными генами устойчивости *Sr* к расе стеблевой ржавчины Ug99 и популяциям патогена из Центрального, Северо-Кавказского и Западно-Сибирского регионов Российской Федерации. Такие яровые линии могут стать родоначальниками новых сортов или донорами устойчивости к стеблевой ржавчине для других регионов (например, в Северо-Кавказском регионе для улучшения озимой пшеницы по этому признаку).

В задачи исследования входило выделение индивидуальных растений яровой пшеницы с гомозиготным состоянием аллелей эффективных генов устойчивости к расе Ug99 из гибридного потомства, полученного от сложных ступенчатых скрещиваний доноров между собой; оценка выделенных растений по продуктивности и другим признакам (высоте, началу колошения, окраске зерна)

и отбор потомств для одновременного их испытания на устойчивость к стеблевой ржавчине в трех эколого-географических точках (Центральном, Западно-Сибирском и Северо-Кавказском регионах).

#### Материалы и методы

Для создания линий яровой мягкой пшеницы использовали доноры устойчивости к стеблевой ржавчине (раса Ug99), выделенные из коллекций ВИР и «Арсенал» (Анисимова и др., 2010), у которых идентифицировали эффективные гены устойчивости к этому заболеванию (Баранова и др., 2015, Baranova et al., 2016). Это яровая линия пшеницы 113/00i-4 с генами *Sr2*, *Sr36*, *Sr39*, *Sr40*, *Sr44*, *Sr47* и *Sr15* и озимая линия 119/4-06гw с генами *Sr22*, *Sr32*, *Sr44*, *Sr9a*, *Sr17*. У озимой линии GT 96/90 были идентифицированы гены *Sr24*, *Sr36*, *Sr40*, *Sr47*, а также *Sr31* и *Sr15*. В гибридизацию вовлекли также яровую линию пшеницы 145/05i, восприимчивую к расе Ug99, но устойчивую в условиях Центрального региона Российской Федерации к бурой и стеблевой ржавчине и формирующую продуктивный колос до 1,9 г и зерно хорошего качества.

Гибридизацию и выращивание растений F<sub>1</sub> проводили в сосудах в теплице. Начиная со второго поколения семена делили поровну и далее работу с яровыми и озимыми генотипами проводили отдельно. Одну часть высевали в полевых условиях весной, где выколашивались растения с яровым образом жизни (озимые растения оставались в фазе кущения). Яровые растения затем скрещивали с яровой линией 113/00i-4 или 145/05i. Вторую половину семян высевали в середине февраля на участки с подогретым грунтом, после всходов подогрев отключали, и растения проходили период яровизации в естественных условиях. В этом случае выколашивались озимые растения, а яровые погибали. Беккроссирование озимых растений проводили озимыми донорскими линиями GT 96/90, 119/4-06гw и сортом Донская полукарликовая. Отбор и беккроссирование растений рекуррентными родителями осуществляли на искусственном фоне бурой ржавчины, содержащем расы, характерные естественной популяции возбудителя Московской области. В гибридизацию вовлекли только устойчивые к этому заболеванию растения.

Степень поражения растений бурой и стеблевой ржавчиной в поле оценивали в фазу молочно-восковой спелости в процентах, а тип реакции – по Стекману (Stakman et al., 1962). Беккроссирование растений пшеницы донорскими образцами проводили в поле, а затем в теплице. Опыление проводили твел-методом на 4–5-й день после раскрытия цветков.

Посев линий и коллекций с известными генами *Sr* и *Lr* осуществляли вручную на метровых рядах. Высевали также стандарты устойчивости (Омская 37) и восприимчивости (Черныява 13 и линия Хакасская). Во время вегетации отмечали наличие/отсутствие маркерных морфологических признаков: воска на растении, остистости, антоциана на ушках, стебле и пыльниках и по этим признакам судили о наличии расщепления или выравнивания линии. Структурный анализ растений проводили по продуктивности колоса, массе 1 000 зерен и высоте. Статистические показатели и достоверность их различий в Центральном регионе определяли в сравнении со стандартным сортом Лада с использованием алгоритмов статистического анализа «Agros» (Мартынов, 1999).

Контроль передачи целевых генов *Sr* осуществляли с использованием маркеров, рекомендованных для MAS. В работе использовали молекулярные маркеры к 12 *Sr* генам: Xgwm533 – *Sr2* (Hayden et al., 2004); STS638 – *Sr15* (Neu et al., 2002); Wpt5343 – *Sr17* (Crossa et al., 2007); Xbarc121, Xcfa2123, Xcfa2019 – *Sr22* (Khan et al., 2005; Yu et al., 2010); Sr24#12, Sr24#50 – *Sr24/Lr24* (Mago et al., 2005); Scm9 – *Sr31* (Weng et al., 2007); Xbarc55, Xstm773 – *Sr32* (Yu et al., 2009; Dundas et al., 2007; Somers et al., 2004); Xwmc477, Xstm773-2 – *Sr36* (Tsilo et al., 2008); Sr39#22 – *Sr39* (Mago et al., 2009); Xgwm344 – *Sr40* (Wu et al., 2009); Wpt2565 – *Sr44* (Crossa et al., 2007); Xgwm501 – *Sr47* (Faris et al., 2008). Условия ПЦР приведены в оригинальных работах, но для каждого маркера подбирали наиболее оптимальные условия.

Иммунологическую оценку линий на устойчивость к стеблевой ржавчине в Центральном и Западно-Сибирском регионах проводили в полевых условиях к природной популяции гриба, а в Краснодарском крае – на искусственном инфекционном фоне развития стеблевой и бурой ржавчины. В последнем случае в качестве инфекционного материала использовали северокавказские популяции *Puccinia spp.* Учет пораженности растений проводили в период максимального развития заболеваний. В качестве критериев оценки служили тип реакции и степень поражения растений по шкале, рекомендуемой СИММИТ (Roelfs, Singh, 1992).

## Результаты и обсуждение

Первые скрещивания доноров между собой были проведены в 2010–2011 гг. в условиях теплицы. Из-за ранних сроков выколашивания сорта Донская полукарликовая и несовпадения сроков цветения с другими донорами были осуществлены только прямые и обратные скрещивания линий 113/00i-4 с GT 96/90, 113/00i-4 с 119/4-06gw, а также 119/4-06gw с GT 96/90 (рисунком).

Семена, собранные с растений первого поколения, были разделены на две части и высеяны: 1) в феврале – на делянках с подогретым грунтом, на которых выжили

только озимые растения, и 2) весной – в поле, где выколосились только яровые растения. Выколосившиеся яровые растения F<sub>2</sub> беккроссировали донорской линией 113/00i-4, а в отдельных случаях линией 145/05i. Процесс беккроссирования был продолжен в 2012–2014 гг. Были также проведены отборы устойчивых к бурой ржавчине рекомбинантных растений из F<sub>2</sub>, F<sub>3</sub>, F<sub>4</sub>, F<sub>5</sub> с яровым образом жизни.

У двухсот растений этих беккроссных потомств и гибридов идентифицированы гены *Sr* и выделены индивидуальные растения с гомозиготным состоянием эффективных генов устойчивости к расе Ug99 стеблевой ржавчины (Доп. материалы<sup>1</sup> 3–7).

Частота встречаемости целевых генов устойчивости, передаваемых от донора 113/00i-4 и находящихся в гомозиготном состоянии у беккроссного потомства BC<sub>1</sub>F<sub>3</sub> и BC<sub>2</sub>F<sub>2</sub>, составила для генов *Sr2* и *Sr44* 71 и 89 % соответственно. С высокой частотой в потомстве встречался ген *Sr36* (этот ген имели 78 % проанализированных растений). Ген *Sr40* в гомозиготном состоянии встречался в беккроссном и самоопыленном потомствах с частотой до 26 %. Чаще всего (в 72 % случаев) этот ген находился в гетерозиготном состоянии. Низкая частота передачи обнаружена для генов *Sr39* (4,4 %) и *Sr47* (1,4 %). Ген *Sr24*, идентифицированный у озимой линии мягкой пшеницы GT 96/90, в потомстве яровых растений пшеницы обнаружен не был. Ген *Sr22* идентифицировали с использованием двух маркеров, bark121 и cfa2123. Его идентифицировали у озимой линии 119/4-06gw и выявляли в потомстве яровых растений BC<sub>1</sub>F<sub>3</sub> с частотой 20 % в том случае, если родитель использовался для беккросса, а полученное потомство самоопылялось. Ген *Sr32* также идентифицировали с использованием маркеров bark55 и STM773 у доноров 119/4-06gw и 145/05i, и впоследствии он был обнаружен у 7 яровых растений.

Для дальнейших испытаний отобрано 137 индивидуальных растений с наличием нескольких генов *Sr* в гомозиготном состоянии, а именно: с двумя генами устойчивости – 54 растения, с тремя – 64, с четырьмя – 15, с пятью – 4. Разнообразие сочетания генов у растений представлено в табл. 1.

Сочетание генов *Sr36* и *Sr44* обнаружено у половины растений, имеющих два гена устойчивости. Группа растений с 3 целевыми генами устойчивости *Sr* в генотипе представлена 64 растениями. Часто растения имели четвертый ген устойчивости, но в гетерозиготном состоянии.

Пятнадцать растений оказались гомозиготными по 4 генам устойчивости. Десять растений с сочетанием генов *Sr2*, *Sr36*, *Sr40*, *Sr44* были выделены из прямой и обратной комбинаций скрещивания двух доноров (113/00i-4 × GT 96/90). К сожалению, большинство этих растений имели низкую продуктивность колоса (≤ 1 г), но были обнаружены два растения с высокими продуктивностью колоса и массой 1 000 зерен. Это растение № 83, отобранное из комбинации F<sub>2</sub> [(113/00i-4 × GT 96/90) × 145/05i], с продуктивностью колоса 1,8 г и массой 1 000 зерен 51,0 г, а также № 160, выделенное из F<sub>4</sub> (GT 96/90 × 113/00i-4), с продуктивностью колоса 1,7 г и массой 1 000 зерен 45,0 г.

<sup>1</sup> Дополнительные материалы см. в Приложении 1 по адресу: <http://www.bionet.nsc.ru/vogis/download/pict-2016-20/appx2.pdf>

Оценка коллекционного материала, отбор устойчивых образцов из коллекций ВИР и «Арсенал», идентификация генов устойчивости *Sr* с использованием STS-маркеров

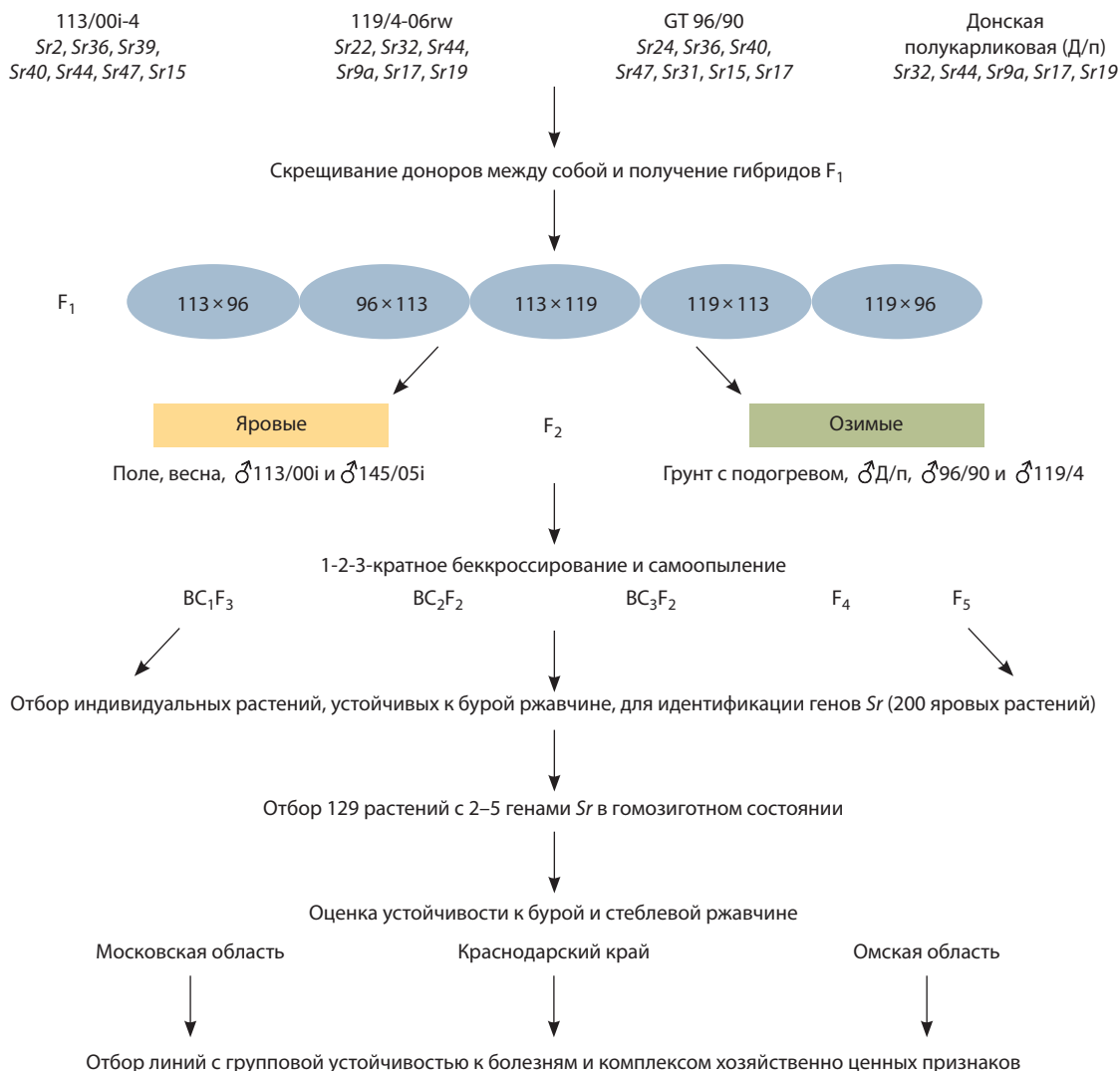


Схема создания линий яровой мягкой пшеницы с несколькими генами устойчивости *Sr*.

Из комбинаций  $BC_1F_3$  и  $F_4$  ( $113/00i-4 \times 119/4-06rw$ ) выделены три растения с сочетанием генов *Sr2*, *Sr32*, *Sr40*, *Sr44* и одно растение с генами *Sr2*, *Sr22*, *Sr40*, *Sr44*. Редкое сочетание генов *Sr2*, *Sr22*, *Sr39*, *Sr44* обнаружено у растения, отобранного из комбинации  $\{[(113/00i-4 \times 119/4-06rw) \times 145/05i]\} \times 113/00i-4$ , полученной с участием трех линий.

Из комбинаций скрещивания с участием линий  $113/00i-4$  и  $119/4-06rw$  в  $BC_1F_3$  было выделено 2 растения с пятью генами устойчивости, *Sr2*, *Sr36*, *Sr39*, *Sr44* и *Sr47*, а также 2 растения с генами *Sr2*, *Sr22*, *Sr32*, *Sr40* и *Sr44*. Одно из растений (№ 102) имело продуктивность колоса 1,9 г и массу 1000 зерен 47,0 г.

Отобрано около 20 продуктивных (1,9–3,0 г зерна с колоса) крупнозерных генотипов (масса 1000 зерен от 40 до 52 г), превышающих показатели стандартного сорта Лада (1,4 г зерна с колоса, масса 1000 зерен 40,0 г).

Отличительной особенностью большинства яровых растений были повышенная кустистость и наличие анто-

циана на пыльниках, стебле и перикарпе зерна. Семена от индивидуальных растений с идентифицированными генами устойчивости *Sr* из  $BC_1F_3$  и  $BC_2F_2$  и потомство рекомбинантных продуктивных растений, отобранных из  $F_2$ – $F_4$ , были поделены на три части для эколого-географического испытания в трех точках (Московская область, Омская и Краснодарский край). Всего для испытания в Московской области было отобрано 217 продуктивных линий, в Краснодарском крае – 189 и в Западной Сибири – 190.

**Фитопатологическая ситуация в Центральном регионе и результаты испытания линий яровой пшеницы в Московской области**

В условиях Центрального региона России эпифитотийного или сильного развития стеблевой ржавчины не наблюдали более 27 лет (с 1983 по 2010 гг.). Появление вновь этого опасного патогена на селекционных посевах Московского НИИСХ «Немчиновка» было зафиксировано



в жарком 2010 г. Согласно данным, полученным в 2013 г. при оценке коллекции линий с известными генами *Sr*, эффективными генами устойчивости к стеблевой ржавчине в Центральном регионе России являются *Sr2*, *Sr9e*, *Sr13*, *Sr25*, *Sr26*, *Sr31*, *Sr32*, *Sr36*, *Sr44*, *SrWld* и сочетание генов *Sr17 + Sr13*, *Sr31 + Sr38*. Надо отметить, что согласно данным Е. Сколотневой с соавторами (Skolotneva et al., 2013) гены устойчивости *Sr9e* и *Sr36* в 2009 г. были неэффективны в Центральном регионе России. Такое несоответствие с нашими данными, вероятно, связано с изменением состава популяции патогена. Так, в той же работе Сколотневой отмечено изменение процента изолятов гриба, вирулентных к гену *Sr17*, от 92,5 % в 2000 г. до 0 % в 2008 г., а гены *Sr31* и *Sr24* пока остаются эффективными против всех местных рас стеблевой ржавчины.

На посевах пшеницы на опытных полях Московского НИИСХ «Немчиновка» в 2015 г. поражение бурой и стеблевой ржавчиной не наблюдали. Была предпринята попытка создать инфекционный фон бурой ржавчины с использованием рас, характерных для Московской области, однако погодные условия (низкая влажность воздуха, отсутствие росы и сильный ветер) не способствовали заражению даже сильно восприимчивой линии Хакасская. В условиях Подмоскovie линии яровой и озимой пшеницы оценены на устойчивость к мучнистой росе, и по результатам оценок в Краснодаре и Омске отобраны генотипы с групповой устойчивостью к трем грибным болезням: мучнистой росе (0–10 % поражения), бурой ржавчине (0R–10R), стеблевой ржавчине (0R).

Среди устойчивых генотипов яровой пшеницы провели отбор линий по комплексу хозяйственно ценных признаков. При отборе руководствовались такими признаками, как более раннее (43–46 дней) или одновременное со стандартным яровым сортом Лада выколашивание, оптимальная высота растения (до 100 см), масса зерна с колоса (1,6–2,6 г), масса 1000 зерен (45–50 г). У продуктивных крупнозерных линий определили содержание белка и клейковины в зерне. Характеристика линий различного происхождения по комплексу хозяйственно ценных признаков приведена в таблицах 2, 3.

В качестве примера приведена линия № 12-15 с четырьмя генами устойчивости к стеблевой ржавчине, *Sr2 + Sr36 + Sr40 + Sr44*, отобранная из комбинации  $F_3 [(96/90 \times 113/00i-4) \times 145/05i]$ . Линия проявляет групповую устойчивость к ржавчинным грибам и в Омске, и в Краснодаре. В Московском регионе она устойчива к мучнистой росе (< 7 % поражения), формирует продуктивный колос (2,2 г), имеет высокую массу 1000 зерен (50 г) и выколашивается на три дня раньше сорта Лада. Линии № 45-15 (гены *Sr2 + Sr36*) и № 63-15 (гены *Sr2 + Sr36 + Sr40 + Sr44*) также сочетают групповую устойчивость к грибным болезням с высокой продуктивностью.

Из комбинации скрещивания  $BC_1F_4 [(113/00i-4 \times 119/04-06gw) \times 113/00i-4]$  выделена линия № 77-15 с пятью *Sr* генами устойчивости (*Sr2 + Sr36 + Sr39 + Sr44 + Sr47*) к северокавказской и западносибирской популяциям стеблевой и бурой ржавчины. Высота и продуктивность этой линии находятся на уровне стандартного сорта Лада. Данная линия с уникальной пирамидой генов устойчивости к стеблевой ржавчине и групповой устойчивостью

**Таблица 1.** Число яровых растений с гомозиготным состоянием нескольких генов устойчивости *Sr*, выделенных из беккроссного и самоопыленного потомства

Комбинация генов	Число растений
<b>2 гена</b>	
<i>Sr2, Sr36</i>	10
<i>Sr2, Sr44</i>	15
<i>Sr36, Sr44</i>	27
<i>Sr40, Sr44</i>	1
<i>Sr32, Sr44</i>	1
<b>3 гена</b>	
<i>Sr2, Sr36, Sr44</i>	41
<i>Sr36, Sr40, Sr44</i>	11
<i>Sr2, Sr36, Sr40</i>	5
<i>Sr2, Sr40, Sr44</i>	3
<i>Sr2, Sr39, Sr44</i>	2
<i>Sr2, Sr22, Sr40</i>	1
<i>Sr2, Sr32, Sr40</i>	1
<b>4 гена</b>	
<i>Sr2, Sr36, Sr40, Sr44</i>	10
<i>Sr2, Sr32, S40, Sr44</i>	3
<i>Sr2, Sr22, Sr40, Sr44</i>	1
<i>Sr2, Sr22, Sr39, Sr44</i>	1
<b>5 генов</b>	
<i>Sr2, Sr36, Sr39, Sr44, Sr47</i>	2
<i>Sr2, Sr22, Sr32, Sr40, Sr44</i>	2

к бурой и стеблевой ржавчине, как и вышеуказанные линии 12-15, 45-15 и 63-15, является ценным источником эффективных генов *Sr* для гибридизации с реестровыми сортами в регионах России.

В некоторых случаях, например в потомстве от скрещиваний  $BC_2F_3 [(119/4-06gw \times 113/00i-4) \times 113 \times 113]$  и  $BC_2F_3 [(119/4-06gw \times GT 96/90) \times 113 \times 113 \times 113]$ , выделены линии № 194a-15 и № 178-15 с хорошими показателями продуктивности и устойчивости, но у них не проводили идентификацию генов устойчивости. Направление использования таких линий будет определено после идентификации у них генов устойчивости.

Содержание белка и клейковины в зерне у большинства протестированных линий яровой пшеницы было ниже, чем у сорта Лада (15,4 % и 32 %), но обнаружены линии и с повышенными показателями белка и клейковины в зерне (до 18 и 35 % соответственно).

По результатам комплексных оценок из 5 комбинаций скрещивания (213 генотипов) отобрана 71 линия яровой пшеницы с групповой устойчивостью к 2–3 болезням и лучшим развитием хозяйственно ценных признаков для Центрального региона России. Предполагается продолжить изучение лучших номеров в Центральном регионе в селекционном питомнике первого года в сравнении со

**Таблица 2.** Характеристика некоторых лучших по продуктивности и устойчивости к грибным болезням линий яровой мягкой пшеницы, отобранных в 2015 г. на основе прямых и обратных скрещиваний линий GT 96/90 и 113/00i-4

Линия	Родословная	Гены Sr	Возбудители болезней, %/тип поражения					Хозяйственно ценные признаки						
			мучнистая роса		бурая ржавчина		стеблевая ржавчина		дней до колошения	высота, см	масса зерна с колоса, г	масса 1000 зерен, г	белок в зерне, %	клейковина в зерне, %
			Москва	Краснодар	Омск	Краснодар	Омск							
1	BC <sub>1</sub> F <sub>2</sub> (96×113)×145×113	2, 36, 44	0	0	R	0	R	44	123	1,2	43	10,2	18,6	
9	F <sub>3</sub> (96×113)×145	2, 36, 44	10	5R	R	0	R	45	123	1,6	44	12,2	22,9	
12	F <sub>3</sub> (96×113)×145	2, 36, 40, 44	7	1R	R	0	R	45	120	2,2	50*	11,7	22,5	
101	F <sub>5</sub> (96×113)	36, 40, 44	0	0	–	0	–	50	110	1,4*	40	18,0	35,0	
123	F <sub>5</sub> (96×113)	2, 36	1	10R	R	0	R	48	108*	1,9	43	9,1	15,2	
134	F <sub>5</sub> (96×113)	2, 36, 40	1	1R	R	0	R	45	95*	1,9	39	11,3	19,3	
139	F <sub>5</sub> (96×113)	2, 36, 40	15	0	R	0	R	45	98*	1,6	41	13,5	25,5	
153	F <sub>5</sub> (96×113)	2, 36, 40, 44	7	0	R	0	R	46	95	1,9	45	8,6	15,7	
157	F <sub>5</sub> (96×113)	2, 36	10	0	R	0	R	46	85*	1,5	39	13,7	27,6	
177	BC <sub>2</sub> F <sub>4</sub> (96×113)×113×113	–	15	5R	R	0	R	45	115	1,6	42	13,2	25,2	
	Лада (St)	–	25	30S	MR	90S	25S	48	118	2,1	40	15,4	32,3	
HCP <sub>05</sub>								–	–	8,6	0,65	6,9		
42	BC <sub>1</sub> F <sub>4</sub> (113×96)×113	2, 36	15	10R	R	0	R	45	120	1,5	44	12,0	22,3	
43	BC <sub>1</sub> F <sub>4</sub> (113×96)×113	2, 36, 44	15	10R	R	0	R	43	115	1,6	46	12,2	22,4	
45	BC <sub>2</sub> F <sub>3</sub> (113×96)×113×113	2, 36	7	5R	R	0	R	44	123	1,5	51*	11,4	23,9	
62	F <sub>3</sub> (113×96)×145	2, 36, 44	5	10MR	R	0	R	48	118	1,5	50	16,1	33,8	
63	F <sub>3</sub> (113×96)×145	2, 36, 40, 44	1	20MR	MR	0	R	44	120	1,8	51*	12,4	25,4	
64	F <sub>3</sub> (113×96)×145	2, 36, 44	5	10MR	R	0	R	44	135	1,4	50	13,7	26,6	
187	BC <sub>3</sub> F <sub>3</sub> (113×96)×113×113×113	–	1	10R	R	0	R	45	105*	1,4	39	12,6	27,2	
	Лада (St)		25	30S	MR	90S	25S	48	118	2,1	40	15,4	32,3	
HCP <sub>05</sub>										11,5	0,6	8,8		

\* Здесь и в табл. 3 достоверное отклонение значений признака от стандартного сорта; OR – высокая устойчивость к заражению; R – устойчивая реакция; MR – средняя устойчивость; MS – средняя восприимчивость; S – восприимчивая реакция.

стандартными сортами с целью отбора конкурентоспособных селекционных линий (прототипов нового сорта).

### Фитопатологическая ситуация на Северном Кавказе и результаты испытания линий яровой пшеницы в Краснодарском крае

На Северном Кавказе районами постоянного развития стеблевой ржавчины являются Георгиевский, Кировский, Предгорный в Ставропольском крае, Усть-Джегутинский в Карачаево-Черкессии, Наурский в Чечне, Горный и Баксайский в Кабардино-Балкарии. В этих районах на барбарисе развивается эцидиальная стадия, а при развитии урединиостадии ареал расширяется. Однако в связи с поздним появлением инфекции на посевах пшеницы степень поражения растений носит очаговый характер. Исследования, проведенные в период 2009–2015 гг., подтверждают очаговое наличие патогена в южных предгорных районах Ставропольского края с развитием от 1 до

5 % (Волкова, Сняк, 2011б; Сняк и др., 2013). При этом отдельные сорта (Аксинит, Золушка, Крупинка и др.) проявляют поражение свыше 10 % с типом реакции 3, 4 балла.

Результаты многолетних исследований (2011–2014 гг.) на фоне искусственно созданного эпифитотийного развития стеблевой ржавчины показали, что высокоэффективными на Северном Кавказе являются гены *Sr 5* и *31*; эффективными – гены *Sr 1, 6, 9a, 9e, 13, 24, 27, 32, 35, 36*; умеренно эффективными – *Sr 7a, 8b, 11, 20, 23, 25, 37, WLD* и неэффективными – *Sr 8a, 9b, 9d, 9f, 9g, 10, 12, 14, 16, 17, 19, 21, 22, 26, 29, 30, 33, Dp2* (Волкова, Сняк, 2011а; Волкова и др., 2014). Эти результаты свидетельствуют, что на юге России подавляющее большинство известных генов устойчивости неэффективны против возбудителя стеблевой ржавчины пшеницы. Однако три гена проявляют устойчивость к патогену в онтогенезе. Это гены, переданные от других видов: *Sr31* – от *S. cereale*, *Sr32* – от *T. speltoides* и *Sr35* – от *T. monococcum*.

**Таблица 3.** Характеристика некоторых лучших линий, отобранных из комбинаций, полученных от прямых и обратных скрещиваний линий 113/00i-4 и 119/4-06rw и в комбинации скрещивания (119/4-06rw × GT 96/90) в 2015 г.

Линия	Родословная	Гены <i>Sr</i>	Возбудители болезней, % / тип поражения						Хозяйственно ценные признаки					
			мучнистая роса		бурая ржавчина		стеблевая ржавчина		дней до колошения	высота, см	масса зерна с колоса, г	масса 1000 зерен, г	белок в зерне, %	клейковина в зерне, %
			Москва	Краснодар	Омск	Краснодар	Омск							
77	BC <sub>1</sub> F <sub>4</sub> (113×119)×113	2, 36, 39, 44, 47	10	1R	R	0	R	46	103*	1,7	40	-	-	
83	BC <sub>1</sub> F <sub>4</sub> (113×119)×113	2, 32, 40, 44	0	10R	-	30S	-	48	118	1,9	42	-	-	
91	BC <sub>1</sub> F <sub>4</sub> (113×119)×113	2, 36, 44	1	5MS	-	0	-	57	115	1,0	37	10,2	19,5	
94	BC <sub>1</sub> F <sub>4</sub> (113×119)×113	2, 22, 44	10	5R	R	0	5S	45	120	1,5	50	13,4	26,6	
171	F <sub>2</sub> (113×119)×145	-	< 10	10R	R	20S	R	50	115	1,9	44	16,6	30,7	
184	F <sub>2</sub> (113×119)×113×145	-	5	1R	R	30S	5S	48	130	2,0	41	11,1	22,2	
195	BC <sub>2</sub> F <sub>4</sub> (113×119)×119×113×113	-	0	1R	R	0	R	59	148*	1,1	35	-	21,2	
HCP <sub>05</sub>									17,3	0,96	9,9			
194	BC <sub>2</sub> F <sub>3</sub> (119×113)×113×113	-	< 10	5R	-	20S	-	52	128	1,2	38	12,2	22,8	
194a	BC <sub>2</sub> F <sub>3</sub> (119×113)×113×113	-	7	-	R	-	5MS	47	128	2,0	55*	10,1	17,0	
HCP <sub>05</sub>									20,0	1,3	6,1			
105	F <sub>3</sub> (119×96)×113	2, 36, 44	1	5R	-	0	-	48	95	1,3*	41	-	-	
118	F <sub>3</sub> (119×96)×113	2, 32, 44	1	10R	R	70S	R	47	123	1,4*	34	-	-	
178	BC <sub>2</sub> F <sub>3</sub> (119×96)×113×113×113	-	0	1R	R	0	R	48	123	1,5	42	11,6	22,4	
	Лада (St)		25	30S	MR	90S	25S	48	118	2,1	40	15,4	32,3	
HCP <sub>05</sub>									10,8	0,6	7,2			

Погодные условия вегетационного сезона 2015 г. складывались благоприятно для развития стеблевой ржавчины пшеницы. В результате фитопатологической оценки 198 линий яровой пшеницы, полученных из Московского НИИСХ, было установлено, что 158 образцов (или 81,0 % от числа изученных) проявили высокую устойчивость к заражению (OR). Устойчивую реакцию (R) (тип реакции 1, 2 балла и поражение до 5–10 %) проявили 3 образца (1,5 %), среднюю устойчивость (MR) (тип реакции 1, 2, 3 балла и поражение не более 10–30 %) – 4 образца (2,1 %), среднюю восприимчивость (MS) (тип реакции 2, 3 балла, поражение до 40–50 %) – 5 образцов (2,6 %). Восприимчивую реакцию (S) (тип реакции 3, 4 балла, поражение до 75–100 %) имели 25 линий (12,8 %). Стандартные сорта Челябин 13 и Лада были поражены на 90 % и имели тип реакции на заражение 3, 4 балла (S), сорт Омская 37 поражен на 50 % и имел тип реакции 1, 2 балла (MR).

Учет поражения бурой ржавчиной в период массового развития заболевания показал, что 42 линии (или 21,5 % от числа изученных образцов) были высокоустойчивыми к *P. triticulturae*, 118 линий (60,5 %) – устойчивыми, 14 (7,2 %) – среднеустойчивыми, 14 (7,2 %) – средневосприимчивыми и 7 образцов (3,6 %) – восприимчивыми. Стандартные сорта Челябин 13 и Лада были поражены северокавказской популяцией возбудителя бурой ржавчины на 30–50 %, имели тип реакции на заражение 3,

4 балла (S), сорт Омская 37 проявил иммунную реакцию на заражение (OR).

На фоне эпифитотийного развития *P. graminis* и *P. triticulturae* отобрано 37 (19,0 %) генотипов с групповой высокой устойчивостью (OR) к патогенам и 115 (59,0 %) – с групповой устойчивостью (R), они являются ценным материалом для селекции пшеницы на устойчивость к ржавчине не только в Северо-Кавказском регионе, но и других регионах страны.

#### Фитопатологическая ситуация в Западной Сибири и результаты испытания линий яровой пшеницы в Омском государственном аграрном университете

В результате многолетних (2009–2011 гг.) исследований коллекции пшеницы с известными генами устойчивости *Sr* на опытном поле Омского ГАУ выделены иммунные линии к местной популяции рас стеблевой ржавчины с генами устойчивости *Sr9e*, *Sr24*, *Sr25*, *Sr26*, *Sr2*, *Sr31*, *Sr33*, *SrDP-2*, *Sr35*, *Sr36*, *Sr38* и линии с пирамидой генов *Sr7a* + *Sr12* + *Sr6* (Шаманин и др., 2015). Фитопатологическая ситуация в 2015 г. отличалась от таковой в предыдущие годы. Коллекция изогенных линий и сортообразцов с известными генами устойчивости *Sr* к стеблевой ржавчине проявила дифференциацию только при проведении первой оценки поражения (04.08.2015 г.). Последующие две оценки, проведенные 10.08.2015 и 14.08.2015, обезличили

дифференциацию сортообразцов по степени поражения (40–80 %) и его типу (отмечали только восприимчивый тип реакции «S») к проникновению патогена, в том числе и для линий с геном *Sr31*. Умеренную восприимчивость (1MS-5MS-10S) проявили образцы с генами *Sr13*, *Sr27*, *Sr35*, *Sr9e*, *Sr9g*, *SrWST*, *Sr37TT2* и стандарт устойчивости сорт Омская 37. Такая сложная эпифитотийная ситуация в регионе может свидетельствовать или о проникновении на территорию РФ расы стеблевой ржавчины Ug99 (ген *Sr31* преодолена), или о наличии в регионе иных агрессивных рас с широким спектром генов вирулентности. Имеются данные (Рсалиев, 2008) о высоковирулентных патотипах (TFK/R, TKT/C, TPS/H, TKN/RS, TDT/HS, TTH/KQ) стеблевой ржавчины в Северном Казахстане, сходных с патотипом Ug99 (TTKS) из Африки, которые, возможно, достигли Западной Сибири. Отсюда вытекает необходимость привлечения фитопатологов к срочному мониторингу популяции стеблевой ржавчины по генам вирулентности.

Результаты оценок новых сортов яровой пшеницы по устойчивости к стеблевой ржавчине, проведенных на Москаленском ГСУ (южная лесостепь) в 2015 г., показали, что из 57 сортов только 4 проявили высокую устойчивость к стеблевой ржавчине в условиях естественного фона. Среди них Сигма – 10MR, Уралосибирская – 5MR (оригинаторы – Кургансемена и СибНИИСХ) и Элемент 22 – MR (оригинатор ОмГАУ). Высокая устойчивость сортов СибНИИСХ (Сигма, Уралосибирская и Омская 37) обусловлена пшенично-ржаной транслокацией 1RS.1BL; у сортов Омская 38 и Сигма 2 – сочетанием генов *Sr31* + *Sr25* от пшенично-ржаной транслокации 1RS.1BL и пшенично-пырейной 7DL-7A1 (Белан и др., 2012; Belan et al., 2014), а у сорта Элемент 22 идентифицирован ген *Sr35*.

Учитывая, что целенаправленную селекцию пшеницы на устойчивость к стеблевой ржавчине не проводили более 30 последних лет, необходимо возрождать это актуальное направление, создавать исходный материал с различными эффективными генами устойчивости и проводить отборы на инфекционном фоне.

В условиях Западной Сибири (г. Омск, Омский ГАУ) из 190 линий яровой пшеницы, полученных из Московского НИИСХ «Немчиновка», при специальном позднем весеннем посеве (поздние посевы поражаются в большей степени, чем посеянные в оптимальные сроки) выжило 167 образцов. Из них на естественном фоне стеблевой ржавчины устойчивыми оказались 111 линий (66,5 %), и почти все линии (98 %) были устойчивы к бурой ржавчине. На фоне такой эпифитотийной ситуации отобраны 111 рекомбинантных яровых линий с групповой устойчивостью к стеблевой и бурой ржавчине являются ценным исходным материалом для селекции яровой пшеницы в этом регионе.

Структурный анализ, проведенный у 167 образцов в сравнении со стандартным сортом Омская 37, позволил отобрать 20 линий с наименьшим снижением анализируемых показателей в неблагоприятных засушливых условиях 2015 г. Из них 7 линий были отобраны и в Московской области (12-15, 64-15, 77-15, 134-15, 184-15, 194а-15 и 195-15), что в определенной мере свидетельствует об

адаптивности этих генотипов. Выделенные линии с групповой устойчивостью к западносибирской популяции стеблевой и бурой ржавчины в 2016 г. пройдут дальнейшее сравнительное испытание в селекционном питомнике второго года и будут вовлечены в скрещивания с лучшими сортами, возделываемыми в условиях Западной Сибири.

Генетическое разнообразие созданных селекционных линий яровой мягкой пшеницы, прошедших оценку на устойчивость к популяциям стеблевой и бурой ржавчины на Северном Кавказе и в Западной Сибири, по спектру генов устойчивости отличается от такового у сортов, выводимых в этих регионах. Его использование может привести к качественному прорыву в селекции на устойчивость к стеблевой ржавчине в России. Учитывая тот факт, что созданные линии пшеницы имеют гены устойчивости, эффективные к расе Ug99 (сочетая ген возрастной устойчивости *Sr2* с другими эффективными генами, полученными от сородичей пшеницы), они могут иметь селекционное значение для регионов, в которых раса Ug99 уже получила распространение. Интенсивное использование такого исходного материала в селекционных центрах РФ и создание новых сортов с расширенной генетической основой по генам *Sr* смогут обезопасить производственные посевы от этого карантинного заболевания в будущем.

## Благодарности

Данное исследование проведено при частичной поддержке РФФИ (проект № 13-04-00922).

## Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

## Список литературы

- Анисимова А.В., Стеффенсон Б., Митрофанова О.П., Лапочкина И.Ф., Афанасенко О.С. Устойчивость соргмента пшеницы и образцов эгиплоса из коллекции ВИР к расе стеблевой ржавчины Ug99 (TTKSK). Технологии создания и использования сортов и гибридов с групповой и комплексной устойчивостью к вредным организмам в защите растений. СПб, 2010.
- Баранова О.А., Лапочкина И.Ф., Анисимова А.В., Гайнуллин Н.Р., Иорданская И.В., Макарова И.Ю. Идентификация генов *Sr* у новых источников устойчивости мягкой пшеницы к расе стеблевой ржавчины Ug99 с использованием молекулярных маркеров. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2015;19(3): 316-322.
- Белан И.А., Россеева Л.П., Россеев В.М., Бадаева Е.Д., Зеленский Ю.И., Блохина Н.П., Шепелев С.С., Першина Л.А. Изучение хозяйственно ценных и адаптивных признаков у линий сорта яровой мягкой пшеницы Омская 37, несущих транслокации 1RS.1BL и 7DL-7A1. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2012;16(1):178-186.
- Волкова Г.В. Научно обоснованные принципы создания и использования устойчивых к вредоносным болезням сортов пшеницы для стабилизации фитосанитарного состояния агроценозов на юге России. Научный журнал КубГАУ, 2013. Режим доступа: <http://ej.kubagro.ru/2013/07/pdf/111.pdf>
- Волкова Г.В., Сinya Е.В. Эффективные гены устойчивости пшеницы к возбудителю стеблевой ржавчины пшеницы на юге России. Наука Кубани. 2011а;2:34-36.
- Волкова Г.В., Сinya Е.В. Стеблевая ржавчина пшеницы. Защита и карантин растений. 2011б;11:14-16.
- Волкова Г.В., Шумилов Ю.В., Ваганова О.Ф., Сinya Е.В., Кремнева О.Ю. Изучение взаимодействия в патосистеме «*Triticum aestivum*-*Puccinia* spp.». Наука Кубани. 2014;1:26-32.



- Мартынов С.П. Статистический и биометрико-генетический анализ в растениеводстве и селекции. Пакет программ AGROS, версия 2.09. Тверь, 1999.
- Рсалиев Ш.С. Вирулентность новых патотипов стеблевой ржавчины в Казахстане. Вторая Всерос. конф. Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам. Санкт-Петербург, 2008:87-90.
- Синяк Е.В., Волкова Г.В., Надыкта В.Д. Характеристика популяции *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* по вирулентности в Северо-Кавказском регионе России. Доклады РАСХН. 2013;6:27-30.
- Шаманин В.П., Моргунов А.И., Петуховский С.Л., Лихенко И.Е., Левшунов М.А., Салина Е.А., Потоцкая И.В., Трущенко А.Ю. Селекция яровой мягкой пшеницы на устойчивость к стеблевой ржавчине в Западной Сибири. М-во сел. хоз-ва РФ, ОмГАУ. Омск: Изд-во ФГБОУ ВПО ОмГАУ им. П.А. Столыпина, 2015.
- Baranova O.A., Lapochkina I.F., Anisimova A.V., Gaynullin N.R., Iordanskaya I.V., Makarova I.Yu Identification of Sr genes in new common wheat sources of resistance to stem rust race Ug99 using molecular markers. Russ. J. Genet.: Appl. Res. 2016;6(3):344-350. DOI 10.1134/S2079059716030011
- Belan I.A., Rosseeva L.P., Rosseev V.M., Badaeva E.D., Zelenskiy Yu.I., Blohina N.P., Shepelev S.S., Pershina L.A. Study of adaptive and agronomic characters in lines of common wheat Omskaya 37 carrying 1RS.1BL and 7DL-7A*i* translocations. Russ. J. Genet.: Appl. Res. 2014;5(1):41-47. DOI 10.1134/S2079059715010037
- Crossa J., Burgueño, J., Dreisigacker S., Vargas M., Herrera-Foessel S.A., Lillemo M., Singh R.P., Trethowan R., Warburton M., Franco J., Reynolds M., Crouch J.H., Ortiz R. Association analysis of historical bread wheat germplasm using additive genetic covariance of relatives and population structure. Genetics. 2007;177:1889-1913. DOI 10.1534/genetics.107.078659
- Dundas I.S., Anugrahwati D.R., Verlin D.C., Park R.F., Bariana H.S., Mago R., Islam A.K.M.R. New sources of rust resistance from alien species: Meliorating linked defects and discovery. Aust. J. Agric. Res. 2007;58:545-549. DOI 10.1071/AR07056
- Faris J.D., Xu S.S., Cai X., Friesen T.L., Jin Y. Molecular and cytogenetic characterization of a durum wheat-*Aegilops speltoides* chromosome translocation conferring resistance to stem rust. Chromosome Res. 2008;16:1097-1105. DOI 10.1007/s10577-008-1261-3
- Fetch T. Surveillance of Ug99 stem rust and the search for new resistance genes. 2014. Available at: <http://www.globalrust.org/presentations-2014-rust-surveillance-workshop-brazil>
- Hayden M.J., Kuchel H., Chalmers K.J. Sequence tagged microsatellites for the Xgwm533 locus provide new diagnostic markers to select for the presence of stem rust resistance gene *Sr2* in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). Theor. Appl. Genet. 2004;109:1641-1647. DOI 10.1007/s00122-004-1787-5
- Jin Y., Szabo L.J., Pretorius Z.A., Singh R.P., Ward R., Fetch T. Detection of virulence to resistance gene *Sr24* within race TTKS of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*. Plant Dis. 2008;92:923-926. DOI 10.1094/PDIS-92-6-0923
- Jin Y., Szabo L.J., Rouse M.N., Fetch T., Jr., Pretorius Z.A., Wan- yera R., Njau P. Detection of virulence to resistance gene *Sr36* within the TTKS race lineage of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*. Plant Dis. 2009;93:367-370. DOI 10.1094/PDIS-93-4-0367
- Khan R.R., Bariana H.S., Dholakia B.B., Naik S.V., Lagu M.D., Rathjen A.J., Bhavani S., Gupta V.S. Molecular mapping of stem and leaf rust resistance in wheat. Theor. Appl. Genet. 2005;111:846-850. DOI 10.1007/s00122-005-0005-4
- Mago R., Zhang P., Bariana H.S., Verlin D.C., Bansal U.K., Ellis J.G., Dundas I.S. Development of wheat lines carrying stem rust resistance gene *Sr39* with reduced *Aegilops speltoides* chromatin and simple PCR markers for marker assisted selection. Theor. Appl. Genet. 2009;119:1441-1450. DOI 10.1007/s00122-009-1146-7
- Mago R., Bariana H.S., Dundas I.S., Spielmeier W., Lawrence G.J., Pryor A.J., Ellis J.G. Development of PCR markers for the selection of wheat stem rust resistance genes *Sr24* and *Sr26* in diverse wheat germplasm. Theor. Appl. Genet. 2005;111(3):496-504. DOI 10.1007/s00122-005-2039-z
- Neu C.H., Stein N., Keller B. Genetic mapping of the Lr20-Pm1 resistance locus reveals suppressed recombinations on chromosome arm 7AL in hexaploid wheat. Genome. 2002;45:737-744. DOI 10.1139/G02-040
- Roelfs A.P., Singh R.P. Rust diseases of wheat concepts and methods of management. Mexico: CIMMIT, 1992.
- Skolotneva E.S., Lekomtseva S.N., Kosman E. The wheat stem rust pathogen in the Central Region of the Russian Federation. Plant Pathology. 2013;62(5):1003-1010. DOI 10.1111/ppa.12019
- Somers D.J., Isaac P., Edwards K. A high-density microsatellite consensus map for bread wheat (*Triticum aestivum* L.). Theor. Appl. Genet. 2004;109:1105-1114. DOI 10.1007/s00122-004-1740-7
- Stakman E.C., Stewart D.M., Loegering W.Q. Identification of physiologic races of *Puccinia graminis* var. *tritici*. U.S. Agr. Res. Serv., ARS. 1962;E617:1-53.
- Tsilo T.J., Jin Y., Anderson J.A. Diagnostic microsatellite markers for detection of stem rust resistance gene *Sr36* in diverse genetic backgrounds of wheat. Crop Sci. 2008;48:253-261. DOI 10.2135/cropsci2007.04.0204
- Weng Y., Azhaguvel P., Devkota R.N., Rudd J.C. PCR-Based Markers for Detection of Different Sources of 1AL.1RS and 1BL.1RS Wheat-Rye Translocations in Wheat Background. Plant Breeding. 2007;126:482-486. DOI 10.1111/j.1439-0523.2007.01331.x
- Wu S., Pumphrey M., Bai G. Molecular mapping of stem-rust- resistance gene *Sr40* in wheat. Crop Sci. 2009;49:1681-1686. DOI 10.2135/cropsci2008.11.0666
- Yu G.T., Zhang Q., Klindworth D.L., Friesen T.L., Knox R., Jin Y., Zhong S., Cai X., Xu S.S. Molecular and cytogenetic characterization of wheat introgression lines carrying the stem rust resistance gene *Sr39*. Crop Sci. 2010;50:1393-1400. DOI 10.2135/cropsci2009.10.0633
- Yu L.X., Abate Z., Anderson J.A., Bansal U.K., Bariana H.S., Bhavani S., Dubcovsky J., Lagudah E.S., Liu S.X., Sambasivam P.K., Singh R.P., Sorrells M.E. Developing and optimizing markers for stem rust resistance in wheat. Ed. R.A. McIntosh. BGRI Technical Workshop, Borlaug Global Rust Initiative, Cd. Obregón, Sonora, Mexico, 2009:117-130.