

РАСШИРЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ СОРТОВ ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ ПО УСТОЙЧИВОСТИ К БУРОЙ РЖАВЧИНЕ (*Puccinia triticina* Eriks.) В НИЖНЕМ ПОВОЛЖЬЕ*

Е.И. ГУЛЬТЯЕВА¹, С.Н. СИБИКЕЕВ², А.Е. ДРУЖИН², Е.Л. ШАЙДАЮК¹

Буряя (листовая) ржавчина (возбудитель *Puccinia triticina* Erikss.) — значимое заболевание озимой и яровой пшеницы в Российской Федерации и других странах. Успешная защита пшеницы от бурой ржавчины возможна только за счет увеличения генетического разнообразия создаваемых сортов. Оно может быть достигнуто посредством эффективного комбинирования известных генов устойчивости или использования в гибридизации доноров новых генов устойчивости (*Lr*-генов), источниками которых служат виды родов *Triticum* и *Aegilops*. В НИИ сельского хозяйства Юго-Востока традиционно проводятся работы в этом направлении. На основе высокопродуктивных сортов яровой мягкой пшеницы собственной селекции (Прохоровка, Саратовская 29, Саратовская 55, Саратовская 68, Саратовская 70, Саратовская 73, Саратовская 74, Л503, Л505, Добрыня, Фаворит, Беянка, Воевода) создан перспективный селекционный материал, высокоустойчивый к бурой ржавчине. В представленном исследовании впервые рассмотрено генетическое разнообразие перспективных линий яровой мягкой пшеницы по генам устойчивости в условиях Нижнего Поволжья. Цель работы заключалась в изучении генетической детерминации признака устойчивости к бурой ржавчине у новых перспективных интрогрессивных линий яровой мягкой пшеницы, выявлении изменений в составе современных популяций возбудителя бурой ржавчины и определении перспективности использования имеющегося набора *Lr*-линий для селекции на устойчивость к бурой ржавчине в Поволжье. Материалом служили 42 интрогрессивные линии, полученные на основе высокоадаптивных сортов саратовской селекции (НИИ сельского хозяйства Юго-Востока) и родственных мягкой пшенице видов. Донорами *Lr*-генов были линии Thahcher с генами *Lr24*, *Lr29*, *Lr36*, сорта с *Lr37* и образцы видов *Triticum dicoccut*, *T. kiharae*, *T. timopheevii*, *T. durum*, *T. petropavloskyi*, *T. persicum*, *Aegilops tauschii*, *Secale cereale* и *Agropyron elongatum*. Идентификацию генов устойчивости к бурой ржавчине проводили с использованием фитопатологического метода и ДНК маркеров. Изученные линии яровой мягкой пшеницы характеризовались высоким генетическим разнообразием по устойчивости к бурой ржавчине. Среди них присутствовали носители известных *Lr*-генов, ранее не использованных в селекции яровой пшеницы в России (*Lr4* — *Lr29*), и носители предположительно новых *Lr*-генов, переданных от *T. durum* (*Lr8*, *Lr39* — *Lr19* + *LrTdur*, *Lr25*, *Lr19*, *Lr11* — *Lr10* + *Lr19* + *LrTdur*), *T. persicum* (*Lr38* — *Lr19* + *LrTpers*), *T. timopheevi* (*Lr49* — *Lr10* + *LrTtim*), *Ae. tauschii* (*Lr6* — *Lr19* + *LrAtau*) и *T. kiharae* (*Lr33* — *Lr3* + *Lr19* + *LrTkh*). У *Lr10*, *Lr13*, *Lr46*, *Lr24*, *Lr48*, *Lr5* и *Lr9* определена эффективная комбинация генов *Lr19* + *Lr26*; у *Lr2*, *Lr28*, *Lr29* — *Lr10* + *Lr19* + *Lr26*; *Lr42* — *Lr19* + *Lr37*; *Lr44* — *Lr19* + *Lr26* + *Lr39*; *Lr3* — *Lr19* + *Lr37* + *Lr6Agi*; *Lr4* — *Lr19* + *Lr6Agi*; *Lr7* — *Lr10* + *Lr26* + *Lr6Agi*; *Lr45* — *Lr10* + *Lr19* + *Lr39* + *Lr6Agi*; *Lr40* — *Lr10* + *Lr39* + *Lr6Agi*. Успех селекции пшеницы на устойчивость к бурой ржавчине невозможен без изучения генетического состава популяции патогена по признаку вирулентности. Мы охарактеризовали вирулентность саратовской популяции *P. triticina* в 2017 и 2018 годах. Инфекционный материал был собран с растений восприимчивых сортов пшеницы, произрастающих в общем посеве с изучаемым набором линий. Высокой эффективностью обладали гены *Lr9*, *Lr24*, *Lr28*, *Lr29*, *Lr39*, *Lr42*, *Lr45*, *Lr47*, *Lr50*, *Lr51*, *Lr53*, *Lr6Agi* (тип реакции 0 и 0). Линии с *Lr28*, *Lr29*, *Lr39*, *Lr51*, *Lr6Agi* также характеризовались высокой устойчивостью в полевых условиях. Следовательно, весь набор этих генов может представлять интерес для расширения генетического разнообразия выращиваемых в Поволжье сортов пшеницы. Изоляты, вирулентные для линии *TcLr19*, имели умеренную представленность (в 2017 году — 16 %, в 2018 году — 20 %). Все изоляты, вирулентные для носителей *Lr19*, оказались авирулентными к *Lr26*, что подтверждает эффективность этой комбинации генов в защите пшеницы от бурой ржавчины. Таким образом, создан новый селекционный материал, сочетающий устойчивость к бурой ржавчине с адаптивностью к неблагоприятным факторам среды, продуктивностью и высоким качеством зерна. Выявлены линии с эффективными комбинациями известных *Lr*-генов, а также комбинациями известных *Lr*-генов с предположительно новыми чужеродными генами.

Ключевые слова: *Puccinia triticina*, вирулентность, авирулентность, *Triticum aestivum*, интрогрессивные линии, *Lr*-гены.

Буряя (листовая) ржавчина (возбудитель *Puccinia triticina* Erikss.) —

* Исследования выполнены при финансовой поддержке проекта РФФИ № 18-016-00170.

экономически значимое заболевание мягкой пшеницы во многих странах мира, в том числе в Российской Федерации. В Поволжье болезнь проявляется практически ежегодно. Эпифитотии наблюдаются в среднем один раз в три-четыре года. Потери урожая могут достигать 20-30 %, при орошении — 35 %, при этом значительно снижается содержание в зерне белка и клейковины (1-3). Анализ хронологии эпифитотий патогена свидетельствует о том, что в Поволжье ущерб от листовой ржавчины в последние время стал сильнее, чем в первой половине XX века (4). Защита сортов мягкой пшеницы от этого заболевания становится приоритетной. Защита сортов мягкой пшеницы от этого заболевания становится приоритетной. При этом основное направление — увеличение генетического разнообразия высокопродуктивных и адаптированных к условиям юго-востока России сортов яровой мягкой пшеницы местной селекции с использованием видов рода *Triticum* или *Aegilops* либо посредством эффективного сочетания известных *Lr*-генов.

Первые попытки создания интрогрессивных сортов пшеницы с использованием близкородственных видов предпринимались еще в первой половине XX века, когда проводились скрещивания мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) с *Triticum durum* Desf. (5). В результате получили сорта яровой мягкой пшеницы Сарроза, Саррубра, Альбосар, Блансар; сорт Саррубра был районирован в 1931 году и занимал в начале 1940-х годов около 1,3 млн га (6). Позднее для расширения регионального генетического разнообразия сортов мягкой пшеницы в условиях Поволжья привлекались виды родов *Triticum* — *T. durum*, *T. dicoccon* Schuebl., *T. dicocoides* (Koern. ex Aschers. et Graebn) Schweinf. и *Agropyron* — *Ag. intermedium* (Host.) Beauv., *Ag. elongatum* (Host.) P.B., а также *Secale cereale* L. В результате были получены сорта Л503, Л505, Добрыня (с генетическим материалом от *Ag. elongatum*), Белянка (*Ag. intermedium*), Фаворит, Воевода (сочетание генетического материала от *Ag. intermedium* и сорта твердой пшеницы Краснокутка 10), Лебёдушка (присутствует генетический материал от *Ag. elongatum* и *Ag. intermedium*), Прохоровка, Юго-Восточная 2 (*Secale cereale*) (6).

Совершенствование генетической защиты посредством увеличения разнообразия выращиваемых высокопродуктивных сортов пшеницы с использованием доноров новых *Lr*-генов или эффективным сочетанием известных *Lr*-генов позволяет стабилизировать эпифитотийную ситуацию с бурой ржавчиной (2). В результате был получен перспективный селекционный материал яровой мягкой пшеницы с высокой устойчивостью к бурой ржавчине, в связи с чем крайне актуально изучение его генетического разнообразия по *Lr*-генам.

Изучение генетического состава популяции патогена по признаку вирулентности составляет одну из основ опережающей селекции культур на резистентность. Оно позволяет корректировать стратегии использования новых доноров устойчивости для стабилизации фитосанитарной обстановки (2, 3). Исследования вирулентности *P. triticina* в Поволжье проводятся с 1970 года (7). Многолетние наблюдения показывают, что нижневолжская популяция возбудителя бурой ржавчины эволюционно активна, и ее вирулентность возрастает (8, 9). В первую очередь это обусловлено использованием новых генетически защищенных сортов пшеницы, а также тем, что территория Нижнего Поволжья подвергается заносу инокулюма с Северного Кавказа, из Западной Европы и Средней Азии (10).

В настоящей работе впервые рассмотрено генетическое разнообразие перспективных линий яровой мягкой пшеницы по генам устойчивости в условиях Нижнего Поволжья. Определены эффективные комбинации

генов резистентности, линии-носители новых не идентифицированных *Lr*-генов, интрогрессированных из сортов твердой пшеницы, а также состав популяции возбудителя бурой ржавчины в Саратовской области.

Цель работы — изучение генетической детерминации признака устойчивости к бурой ржавчине у новых интрогрессивных линий яровой мягкой пшеницы, выявление изменений в составе популяций возбудителя бурой ржавчины на современном этапе и определение перспективности использования имеющегося набора *Lr*-линий для селекции на устойчивость к бурой ржавчине в Поволжье.

Методика. Материалом служили 42 перспективные интрогрессивные линии мягкой пшеницы, которые показали высокую устойчивость к бурой ржавчине в условиях Нижнего Поволжья в 2014–2018 годах. В качестве рекуррентных родителей при создании линий служили широко возделываемые в Нижнем Поволжье сорта яровой мягкой пшеницы Саратовская 68, Саратовская 70, Саратовская 73, Саратовская 74, Фаворит, Добрыня, Беянка, Воевода, Л503, Л505, Прохоровка. Для расширения генетического разнообразия по устойчивости к бурой ржавчине они были скрещены с носителями чужеродных эффективных генов (*Lr24*, *Lr29*, *Lr36*, *Lr37* и др.), с устойчивыми к бурой ржавчине образцами видов *T. durum*, *T. dicoccum* (Schrank) Schuebl., *T. persicum* (Percival) Vavilov., *T. timopheevii* Zhuk., *T. kiharae* Dorof. et Migusch., *Aegilops squarrosa* L. (= *Ae. tauschii* L.) (11, 12) и с восприимчивым образцом *T. petropavloskyi* Udacz et. Migusch.

Устойчивость интрогрессивных линий к бурой ржавчине оценивали в лабораторных (в фазу проростков, 1-го листа) и полевых (в фазу молочной и молочно-восковой спелости; селекционный посев НИИ сельского хозяйства Юго-Востока — НИИСХ ЮВ, естественный инфекционный фон) условиях. В фазу проростков растения инокулировали четырьмя географически отдаленными популяциями *P. triticina* (саратовская, челябинская, краснодарская, дагестанская), собранными в 2018 году, и тремя тест-клонами, маркированными вирулентностью для носителей *Lr9*, *Lr19* и *Lr26*.

Изучаемые линии пшеницы высевали в вегетационные сосуды с почвой. В фазу 1-го листа (10–14-е сут) проростки инокулировали водной суспензией спор патогена (1×10^6 /мл) с добавлением детергента Tween 80. Зараженные растения помещали во влажную камеру в темноту на 12–14 ч, после чего переносили в камеру искусственного климата Versatille Environmental Test Chamber MLR-352H («SANYO Electric Co., Ltd», Япония) (температура 22 °С, влажность 75 %). Результаты учитывали на 10-е сут по шкале Е.В. Mains и Н.С. Jackson (13): 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 — разные типы пустул на одном листе, присутствуют хлорозы и некрозы. Растения с типом реакции 0, 0;, 1, 2 относили к устойчивым, 3, 4, X — к восприимчивым.

С использованием молекулярных маркеров проводили идентификацию 22 *Lr*-генов: *Lr1* (маркер WR003) (14), *Lr3* (Xmwg798) (15), *Lr9* (SCS5) (16), *Lr10* (Fi.2245/*Lr10-6/r2*) (17), *Lr19* (SCS265) (18), *Lr20* (STS638) (19), *Lr21* (*Lr21L/R*) (<https://maswheat.ucdavis.edu/protocols/Lr21/index.htm>), *Lr22a* (WMS296) (20), *Lr24* (Sr24#12, Sr24#50) (21), *Lr25* (*Lr25F20/R19*) (<https://maswheat.ucdavis.edu/protocols/Lr25/index.htm>), *Lr26* (SCM9) (22), *Lr28* (SCS421) (23), *Lr29* (*Lr29F24*) (24), *Lr34* (csLV34) (25), *Lr35* (Sr39=22) (26), *Lr37* (*Ventriup/LN2*) (27), *Lr41* (GDM35) (28), *Lr47* (29), *Lr50* (WMS382, GDM87) (<https://maswheat.ucdavis.edu/protocols/Lr50/index.htm>), *Lr53* (cfd1)

(30), *Lr66* (S13-R16) (31), *LrAgi* (J09/1_pr1,4a) (32, 33). ДНК из растений пшеницы выделяли по методике Д.Б. Дорохова и Э. Клоке (34).

Вирулентность саратовской популяции анализировали в 2017–2018 годах. Инфекционный материал *P. triticina* был собран на селекционном посеве НИИСХ ЮВ. Размножение образцов популяций и получение монопустульных изолятов выполняли по методу лабораторного культивирования патогена (35). Вирулентность патогена и устойчивость линий к бурой ржавчине изучали на проростках пшеницы (фаза 1-го листа) согласно ранее описанной методике (36). У 35 изогенных линий Thatcher и сортов пшеницы с генами *Lr1*, *Lr2a*, *Lr2b*, *Lr2c*, *Lr3a*, *Lr3bg*, *Lr3ka*, *Lr9*, *Lr10*, *Lr11*, *Lr14a*, *Lr14b*, *Lr15*, *Lr16*, *Lr17*, *Lr18*, *Lr19*, *Lr20*, *Lr21*, *Lr24*, *Lr26*, *Lr28*, *Lr29*, *Lr30*, *Lr39(=41)*, *Lr42*, *Lr44*, *Lr45*, *Lr47*, *Lr48*, *Lr49*, *Lr51*, *Lr53*, *Lr57* и *Lr6Agi* оценили устойчивость к сборной саратовской популяции патогена. Расовый состав патогена и частоту вирулентности в отношении 20 линий-дифференциаторов определяли с использованием монопустульных изолятов. Фенотипы обозначали по североамериканской номенклатуре (37), основанной на определении вирулентности для групп *TcLr*-линий. В представленном исследовании была использована следующая последовательность *TcLr*-линий (по набору *Lr*-генов): 1 — *Lr1*, *Lr2a*, *Lr2c*, *Lr3a*; 2 — *Lr9*, *Lr16*, *Lr24*, *Lr26*; 3 — *Lr3ka*, *Lr11*, *Lr17*, *Lr30*; 4 — *Lr2b*, *Lr3bg*, *Lr14a*, *Lr14b*; 5 — *Lr15*, *Lr18*, *Lr19*, *Lr20*. Буквенный код фенотипов и частоты вирулентности получали с использованием пакета программ Virulence Analysis Tool (VAT) (<https://en-lifesci.tau.ac.il/profile/kosman/vat>).

Результаты. Характеристика вирулентности используемого инфекционного материала представлена в таблице 1, список маркеров для идентификации генов устойчивости к патогену — в таблице 2.

1. Характеристика вирулентности для линий Thatcher у популяций и клонов *Puccinia triticina* Erikss., использованных при анализе резистентности к патогену у изучаемых интрогрессивных линий яровой мягкой пшеницы

Популяции и изоляты	Происхождение	Вирулентность	
		для линий Thatcher с генами <i>Lr</i>	
Тест-клон1	Челябинская обл., 2017 год	<i>Lr1</i> , <i>Lr2a</i> , <i>Lr2b</i> , <i>Lr2c</i> , <i>Lr3a</i> , <i>Lr3bg</i> , <i>Lr3ka</i> , <i>Lr9</i> , <i>Lr10</i> , <i>Lr11</i> , <i>Lr14a</i> , <i>Lr14b</i> , <i>Lr15</i> , <i>Lr16</i> , <i>Lr28</i> , <i>Lr29</i> , <i>Lr44</i> <i>Lr17</i> , <i>Lr18</i> , <i>Lr20</i> , <i>Lr30</i>	
Тест-клон2	Тамбовская обл., 2016 год	<i>Lr1</i> , <i>Lr2a</i> , <i>Lr2b</i> , <i>Lr2c</i> , <i>Lr3a</i> , <i>Lr3bg</i> , <i>Lr3ka</i> , <i>Lr9</i> , <i>Lr11</i> , <i>Lr16</i> , <i>Lr23</i> , <i>Lr10</i> , <i>Lr14a</i> , <i>Lr14b</i> , <i>Lr15</i> , <i>Lr17</i> , <i>Lr18</i> , <i>Lr24</i> , <i>Lr26</i> , <i>Lr28</i> , <i>Lr29</i> <i>Lr19</i> , <i>Lr20</i> , <i>Lr30</i> , <i>Lr44</i>	
Тест-клон3	Краснодарский край, 2017 год	<i>Lr1</i> , <i>Lr2a</i> , <i>Lr2b</i> , <i>Lr2c</i> , <i>Lr3a</i> , <i>Lr3bg</i> , <i>Lr3ka</i> , <i>Lr9</i> , <i>Lr16</i> , <i>Lr19</i> , <i>Lr24</i> , <i>Lr10</i> , <i>Lr11</i> , <i>Lr14a</i> , <i>Lr14b</i> , <i>Lr15</i> , <i>Lr17</i> , <i>Lr28</i> , <i>Lr29</i> <i>Lr18</i> , <i>Lr20</i> , <i>Lr23</i> , <i>Lr6</i> , <i>Lr30</i> , <i>Lr44</i>	
Поп_Сар	Саратовская обл., 2018 год	<i>Lr1</i> , <i>Lr2a</i> , <i>Lr2b</i> , <i>Lr2c</i> , <i>Lr3a</i> , <i>Lr3bg</i> , <i>Lr3ka</i> , <i>Lr9</i> , <i>Lr24</i> , <i>Lr28</i> , <i>Lr29</i> , <i>Lr10</i> , <i>Lr11</i> , <i>Lr14a</i> , <i>Lr14b</i> , <i>Lr15</i> , <i>Lr14b</i> , <i>Lr44</i> <i>Lr15</i> , <i>Lr19</i> , <i>Lr20</i> , <i>Lr23</i> , <i>Lr26</i> , <i>Lr30</i>	
Поп_Кр	Краснодарский край, 2018 год	<i>Lr1</i> , <i>Lr2b</i> , <i>Lr2c</i> , <i>Lr3a</i> , <i>Lr3bg</i> , <i>Lr3ka</i> , <i>Lr10</i> , <i>Lr9</i> , <i>Lr2a</i> , <i>Lr15</i> , <i>Lr19</i> , <i>Lr11</i> , <i>Lr14a</i> , <i>Lr14b</i> , <i>Lr16</i> , <i>Lr17</i> , <i>Lr18</i> , <i>Lr20</i> , <i>Lr24</i> , <i>Lr28</i> , <i>Lr29</i> <i>Lr23</i> , <i>Lr26</i> , <i>Lr30</i> , <i>Lr44</i>	
Поп_Чел	Челябинская обл., 2018 год	<i>Lr1</i> , <i>Lr2a</i> , <i>Lr2b</i> , <i>Lr2c</i> , <i>Lr3a</i> , <i>Lr3bg</i> , <i>Lr3ka</i> , <i>Lr19</i> , <i>Lr23</i> , <i>Lr24</i> , <i>Lr26</i> , <i>Lr9</i> , <i>Lr10</i> , <i>Lr11</i> , <i>Lr14a</i> , <i>Lr14b</i> , <i>Lr15</i> , <i>Lr16</i> , <i>Lr28</i> , <i>Lr29</i> , <i>Lr44</i> <i>Lr17</i> , <i>Lr18</i> , <i>Lr20</i> , <i>Lr30</i>	
Поп_Даг	Республика Дагестан, 2018 год	<i>Lr1</i> , <i>Lr2a</i> , <i>Lr2b</i> , <i>Lr2c</i> , <i>Lr3a</i> , <i>Lr3bg</i> , <i>Lr3ka</i> , <i>Lr9</i> , <i>Lr19</i> , <i>Lr24</i> , <i>Lr28</i> , <i>Lr10</i> , <i>Lr11</i> , <i>Lr14a</i> , <i>Lr14b</i> , <i>Lr15</i> , <i>Lr16</i> , <i>Lr29</i> <i>Lr17</i> , <i>Lr18</i> , <i>Lr20</i> , <i>Lr23</i> , <i>Lr26</i> , <i>Lr30</i> , <i>Lr44</i>	

2. ПЦР маркеры, использованные для идентификации *Lr*-генов

Ген	Маркер	Нуклеотидная последовательность 5'→3'	Размер, п.н.	Источник
<i>Lr1</i>	WR003F	GGGACAGAGACCTTGGTGGA	760	Qiu et al., 2007
	WR003R	GACGATGATGATTGCTGCTGG		
<i>Lr3</i>	Xmwig798F	GGCTGTCTACATCTTGCA	365	Herrera-Foessel et al., 2007
	Xmwig798R	CAAGTGTTGAGAAGGAGAGT		

<i>Lr9</i>	SCS5F SCS5R	TGCGCCCTTCAAAGGAAG TGCGCCCTTCTGAACGTAT	550	Gupta et al., 2005
<i>Lr10</i>	Fi.2245 Lr10-6/r2	GTGTAATGCATGCAGGTTCC AGGTGTGAGTGAGTTATGTT	310	Chelkowski et al., 2008
<i>Lr19</i>	SCS265 F SCS265 R	GGCGGATAAGCAGAGCAGAG GGCGGATAAGTGGGTTATGG	512	Gupta et al., 2006
<i>Lr20</i>	STS638-L STS638-R	ACAGCGATGAAGCAATGAAA GTCACGTTGGTTGATGGAAT	542	Neu et al., 2002
<i>Lr21</i>	Lr21L Lr21R	CGCTTTTACCGAGATTGGTC TCTGGTATCTCACGAAGCCTT	669	https://maswheat.ucdavis.edu/
<i>Lr22a</i>	WMS296F WMS296R	AATTCAACCTACCAATCTCTG GCCTAATAAACTGAAAACGAG	131 121	Hiebert et al., 2007
<i>Lr24</i>	Sr24 12F Sr24 12R	CACCCGTGACATGCTCGTA AACAGGAAATGAGCAACGATGT	550	Mago et al., 2005
<i>Lr25</i>	Lr25F20 Lr25R19	CCACCCAGAGTATACCAGAG CCACCCAGAGCTCATAGAA	1800	https://maswheat.ucdavis.edu/
<i>Lr28</i>	SCS421F SCS421R	ACAAGGTAAGTCTCCAACCA AGTCGACCG AGATTTTAACC	570	Cherukuri et al., 2005
<i>Lr29</i>	Lr29F24F Lr29F24R	GTGACCTCAGGCAATGCACACAGT GTGACCTCAGAACCGATGTCCATC	900	Procunier et al., 1995
	SCM9F SCM9R	TGACAACCC CCTTTCCTCGT TCATCGACGCTAAGGAGGACCC	207	Weng et al., 2007
<i>Lr34</i>	esLV34F esLV34R	GTTGGTAAAGACTGGTGATGG TGCTTGCTATTGCTGAATAGT	150	Lagudah et al., 2006
<i>Lr35</i>	Sr39=22F Sr39=22R	AGAGAAGATAAGCAGTAAACATG TGCTGTGATGAGAGGAACCTG	800	Mago et al., 2009
<i>Lr37</i>	Venttriuip LN2	AGGGGCTACTGACCAAGGCT TGACGTACAGCAGTATGTACACAAAA	259	Helguera et al., 2003
<i>Lr39=Lr41</i>	GDM 35F GDM 35R	CCTGCTCTGCCCTAGATACG ATGTGAATGTGATGCATGCA	190	Pestsova et al., 2000
<i>Lr47</i>	PS10F PS10R	GCTGATGACCCTGACCCGG TCTTCATGCCCGGTCGGGT	282	Helguera et al., 2000
	WMS382-F WMS382-R	GTACGATAACGCCGTCCAAT STACGTGCACCACCATTTTG	139	https://maswheat.ucdavis.edu/protocols/Lr50/index.htm
<i>Lr50</i>	GDM87F GDM87R	AATAATGTGGCAGACAGTCTGG CCAAGCCCCAATCTCTCTCT	110	
<i>Lr53</i>	cd1F cd1R	ACCAAAGAACTTGCCTGGTG AAGCCTGACCTAGCCCAAT	225	Dadkhodaie et al., 2010
<i>Lr66</i>	S13-R16F S13-R16R	GGTGAACGCTAAACCCAGGTAACC CAACCTGGGAAGATGCTGAG	695	Marais et al., 2010
<i>LrAgi</i>	J09/1 Pr1, 4a	TCTAGTCTGTACATGGGGGC Конфиденциальная информация		Schachermayr et al., 1995 Сибикеев с соавт., 2018

Особенность саратовской селекции при создании сортов пшеницы состоит в преимущественности и улучшении местного высокоадаптированного генофонда новым генетическим материалом (38). Сорты яровой мягкой пшеницы, использованные нами в качестве рекуррентного родителя, относятся к группе высокопродуктивных и широко возделываемых в Нижнем Поволжье и других регионах России (39). Они существенно различаются между собой по степени устойчивости к бурой ржавчине. Группа сортов бренда Саратовская (Саратовская 29, Саратовская 55, Саратовская 68, Саратовская 70, Саратовская 73, Саратовская 74) и сорт Прохоровка относятся к высоковосприимчивым. ПЦР-анализ показал наличие у большинства из них малоэффективного гена *Lr10* (за исключением сортов Саратовская 55 и Саратовская 70). У сорта Прохоровка дополнительно был идентифицирован ген *Lr26* (табл. 3).

Сорта Л503, Л505 и Добрыня защищены геном *Lr19*. У сортов Л503 и Л505 также был идентифицирован ген *Lr10*. Проростки и взрослые растения этих сортов показывали устойчивость к популяциям патогена, авирулентным в отношении линий и сортов с *Lr19*, и восприимчивость — к вирулентным (см. табл. 3). Степень их поражения в полевых условиях Нижнего Поволжья варьировала от 0 до 20 %, что было обусловлено разной представленностью изолятов, вирулентных для растений с геном *Lr19*, так как площади под сортами — носителями этого гена устойчиво-

3. Устойчивость интрогрессивных линий яровой мягкой пшеницы, созданных в НИИ сельского хозяйства Юго-Востока, к бурой ржавчине и идентифицированные у них *Lr*-гены (экспериментальное поле НИИСХ ЮВ, г. Саратов, 2016-2018 годы)

Линия	Родословная	ВГ	ППН, %/тип реакции, балл	Тип реакции в фазу проростков, балл							<i>Lr</i> -гены
				1	2	3	4	5	6	7	
I группа											
Л3	Milan/Prinia*4//Добр/3/Фав	<i>Aegilops ventricosa</i>	0/0;	0	0	0	0	0	0	0	<i>Lr19 + Lr37 + Lr6Agi</i>
Л42	Добр/Trident//Добр/3/Добр/4/Добр	<i>Aegilops ventricosa</i>	0/0;	0	0	2-	0	3	0	0	1-2; <i>Lr19 + Lr37</i>
Л10	Л164/Прох//Л164/Добр <i>Lr9</i>	<i>Ae. umbellulata</i>	0/0;	0	0	0	0	0	0	0	<i>Lr19 + Lr26</i>
Л4	Добр*2//Л2033/Бел/3/Добр <i>Lr24</i>	<i>Ag. elongatum</i>	0/0;	0	0	0	0	0	0	0	<i>Lr19 + Lr6Agi</i>
Л52	С70/Тс <i>Lr29*4</i> //С70	<i>Ag. elongatum</i>	0-2/0; и 1	0	0	0	0	0	0	0	<i>Lr29</i>
Л30	Л503 Тс <i>Lr36</i> //Л503/3/Л503	<i>Ae. speltoides</i>	0-2/1	0	3	0-1;	0	0	0	0	<i>Lr10 + Lr19</i>
II группа											
Л8	Л164/Сар. зол//С68	<i>Triticum durum</i>	0-5/0 и 3	0	0	0	0	0	0	0	<i>Lr19 + LrTdur</i>
Л25	С58*2//Зол. волна/3/С68	<i>Triticum durum</i>	0/0;	0	0	0	0	0	0	0	<i>Lr10 + Lr19 + LrTdur</i>
Л39	Добр/Зол. волна//Добр/3/Добр	<i>Triticum durum</i>	0/0;	0	0-1	0	0	0	0	0	<i>Lr19 + LrTdur</i>
Л43	Добр*4/Ник	<i>Triticum durum</i>	0/0;	0	3	0	0	0	0	0	<i>Lr19</i>
Л13	Добр*3/Ник	<i>Triticum durum</i>	0/0;	0	0	0	0	0	0	0	<i>Lr19 + Lr26</i>
Л19	Добр*4/Ник/Грекум С2193 Л1314/2 16	<i>Triticum durum</i>	0-5/0; и 3	0	0	0	0	0	0	0	<i>Lr10 + Lr19 + LrTdur</i>
Л2	Л505/Л164/4/Л503//Тар#1/Bow/3/Л503/5/Л505/6/Ал32	<i>Triticum durum</i>	0/0;	0	0	0-1;	0	0	0	0	<i>Lr10 + Lr19 + Lr26</i>
Л11	Л505/Л164//Прох	<i>Triticum durum</i>	0/0;	0	0-1;	0	0	0	0	0	<i>Lr10 + Lr19 + LrTdur</i>
Л46	Прох/Л164//Прох/3/Л164/4/Л164	<i>Triticum durum</i>	0/0;	0	0	0	0	0	0	0	<i>Lr19 + Lr26</i>
Л38	Добр/ <i>T. persicum</i> //Добр	<i>T. persicum</i>	0/0;	0	0-1	0	0	0	0	0	<i>Lr19 + LrTpers</i>
Л24	С74/ <i>T. dicoccum</i> k7507//С73	<i>T. dicoccum</i>	0/0;	0	0	0	0	0	0	0	<i>Lr19 + Lr26</i>
Л28	С74/ <i>T. dicoccum</i> k7507//С73/3/С73 Л1504/2 16	<i>T. dicoccum</i>	0-5/0 и 3	0	0	1-2;	0	0	0	0	0-1-2; <i>Lr10 + Lr19 + Lr26</i>
Л29	С74/ <i>T. dicoccum</i> k7507//С73/3/С73	<i>T. dicoccum</i>	0/0;	0	0-1	0	0	0	0	0	0-1 <i>Lr10 + Lr19 + Lr26</i>
Л47	С74/ <i>T. dicoccum</i> k7507//С73/3/С73	<i>T. dicoccum</i>	0/0;	0	0	3	0	0-2	0	3	<i>Lr10 + Lr26</i>
Л48	С74/ <i>T. dicoccum</i> k7507//С73/3/С73	<i>T. dicoccum</i>	0/0;	0	0	0	0	0	0	0	<i>Lr19 + Lr26</i>
Л15	С55*5/ <i>T. dicoccoides</i> // Добр <i>Lr9</i>	<i>T. dicoccoides + Lr9</i>	0/0;	0	0	0	0	0	0	0	<i>Lr19 + Lr26</i>
Л49	С68/ <i>T. timopheevii</i> *4//Добр	<i>T. timopheevii</i>	0/0;	0	0	0	0	0	0	0	<i>Lr10 + Lr28=LrTim?</i>
III группа											
Л6	Сроч/ <i>Ae. squarrosa</i> (205)//Weaver/3/*3 Л505	<i>Ae. tauschii</i> (= <i>Ae. squarrosa</i>)	0/0;	0	0;	0	0	0	0	0	<i>Lr19 + LrAtau?</i>
Л7	Бел/3/Сроч/ <i>Ae. squarrosa</i> (205)//Weaver/4/Бел	<i>Ae. tauschii</i> (= <i>Ae. squarrosa</i>)	0/0;	0	0	0	0	0	0	0	<i>Lr10 + Lr26 + Lr6Agi</i>
Л9	Сроч/ <i>Ae. squarrosa</i> //Weaver/3/*3 Л505	<i>Ae. tauschii</i> (= <i>Ae. squarrosa</i>)	0/0;	0	0	0	0	0	0	0	<i>Lr19 + Lr26</i>
Л20	Сроч/ <i>Ae. squarrosa</i> (205)//Weaver/3/Л505/4/Бел/5/Фав/6/С74	<i>Ae. tauschii</i> (= <i>Ae. squarrosa</i>)	0/0;	0	0	0	0	0	0	0	<i>Lr10 + Lr6Agi</i>
Л40	Добр/3/Сроч/ <i>Ae. squarrosa</i> (205)//Weaver/4/Добр	<i>Ae. tauschii</i> (= <i>Ae. squarrosa</i>)	0/0;	0	0	0	0	0	0	0	<i>Lr10 + Lr39 + Lr6Agi</i>
Л44	Л505/3/Сроч/ <i>Ae. squarrosa</i> (205)//Weaver/4/Л505/5/С68	<i>Ae. tauschii</i> (= <i>Ae. squarrosa</i>)	0/0;	0	0	0	0	0	0	0	<i>Lr19 + Lr26 + Lr39</i>

Продолжение таблицы 3

Л45	Добр/3/Срос/ <i>Ae. squarrosa</i> (205)//Weaver/4/Добр/5/Добр	<i>Ae. tauschii</i> (= <i>Ae. squarrosa</i>)	0/0;	0	0	0	0	0	0	0	0	0	<i>Lr10 + Lr19 + Lr39 + Lr6Agi</i>
Л51	Срос/ <i>Ae. squarrosa</i> (205)//Weaver/3/Л505/4/Бел/5/Фав/6/Фав	<i>Ae. tauschii</i> (= <i>Ae. squarrosa</i>)	0/0;	0	0	0	0	0	0	0	0	0	<i>Lr6Agi</i>
				IV группа									
Л21	Воев/ <i>T. petropavloskyi</i> //Воев	<i>T. petropavloskyi</i>	50/3	2-3	0	3	3-	3	3	3	3	3	<i>Lr10</i>
Л31	Воев/ <i>T. petropavloskyi</i> *3//Воев	<i>T. petropavloskyi</i>	0/0;	0	0	0	0	0	0	0	0	0	<i>Lr6Agi</i>
				V группа									
Л17	С70/ <i>T. kiharae</i> //Добр/3/Добр	<i>T. kiharae</i>	15/1 и 3	0	3	0	0	0	0	0	0	0	<i>Lr19</i>
Л18	С68/ <i>T. kiharae</i> //Л503	<i>T. kiharae</i>	0/0;	0	0-1	0	0	0	0	0-1;	0	0	<i>Lr19 + Lr28=LrTkh?</i>
Л22	С68/ <i>T. kiharae</i> //С70/3/С68/4/С68	<i>T. kiharae</i>	0/0;	0	0-2, 3	0	0	0	0	0	1-2;	0	<i>Lr10 + Lr19</i>
Л32	С68/ <i>T. kiharae</i> //С70/3/С70/4/С70	<i>T. kiharae</i>	0/0;	0	3	0	0	0	0	0	0	0	<i>Lr19</i>
Л33	С68/ <i>T. kiharae</i> //Добр/3/Добр	<i>T. kiharae</i>	0/0;	0	0	0	0	0	0	0	0	0	<i>Lr3 + Lr19 + Lr28=LrTkh?</i>
Л53	С68/ <i>T. kiharae</i> //Добр/3/Добр/4/Добр	<i>T. kiharae</i>	0/0;	0	3	0	0	0	0	0;	0	0	<i>Lr3 + Lr19</i>
Л56	Виктория 95/№ 1	<i>T. miguschovae</i>	0/0;	0	-	0	0-1;	2-3	0-1;	0	0	0	<i>Lr1 + Lr3 + Lr34</i>
Л57	Виктория 95/№ 1	<i>T. miguschovae</i>	0-5/0; и 1	0-1	0-1;	0-1;	0-1;	3	3	3	3	3	<i>Lr1 + Lr3 + Lr34</i>
Л58	Виктория 95/№ 1	<i>T. miguschovae</i>	0-20/0; и 3	0	0	3-	0-1;	3	3	3	3	3	
Сорта яровой мягкой пшеницы селекции НИИСХ ЮВ													
Саратовская 29			70/3-4	3-4	3-4	3-4	3-4	3-4	3-4	3-4	3-4	3-4	<i>Lr10</i>
Саратовская 55			70/3-4	3	3	3	3-4	-	-	-	-	-	
Саратовская 68			40/3	3-4	3-4	3-4	3-4	-	-	-	-	-	<i>Lr10</i>
Саратовская 70			70/3-4	3-4	3-4	3-4	3-4	-	-	-	-	-	
Саратовская 73			50/3	3	3	2	3	-	-	-	-	-	<i>Lr10</i>
Саратовская 74			60/3	3	3	3	3	-	-	-	-	-	<i>Lr10</i>
Фаворит		<i>Agropyron intermedium</i>	0/0;	0	0	0	0	0	0	0	0	0	<i>Lr6Agi</i>
Воевода		<i>Ag. intermedium</i>	0/0;	0	0	0	0	0	0	0	0	0	<i>Lr6Agi</i>
Белянка		<i>Ag. intermedium</i>	0/0;	0	0	0	0	0	0	0	0	0	<i>Lr6Agi</i>
Добрыня		<i>Ag. elongatum</i>	15/2-3	0	3	0	0	0	0	0	0	0	<i>Lr19</i>
Л503		<i>Ag. elongatum</i>	15/2-3	0	3	0	0	0	0	0	0	0	<i>Lr10 Lr19</i>
Л505		<i>Ag. elongatum</i>	15/2-3	0	3	0	0	0	0	0	0	0	<i>Lr10 Lr19</i>
Прохоровка		<i>Secale sereale</i>	30/3	0	0	3	0 и 3	0	0	3	3	3	<i>Lr10 Lr26</i>

Примечание. ВГ — виды, используемые в гибридизации, ППУ — пораженность в полевых условиях; популяции и изоляты: 1 — Тест-клон1, 2 — Тест-клон2, 3 — Тест-клон3, 4 — Поп_Сар, 5 — Поп_Кр, 6 — Поп_Чел, 7 — Поп_Даг (описание популяций и изолятов *Puccinia triticina* Erikss. см. в таблице 1). С29 — Саратовская 29, С68 — Саратовская 68, С70 — Саратовская 70, С73 — Саратовская 73, С74 — Саратовская 74, Фав — Фаворит, Добр — Добрыня, Бел — Белянка, Воев — Воевода, Прох — Прохоровка, Сар. зол — Саратовская золотистая, Зол. волна — Золотая волна. Тип реакции: 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. Растения с типом реакции 0, 0; , 1, 2 относятся к устойчивым, 3, 4 — к восприимчивым (13). Прочерки в таблице означают, что соответствующие образцы не анализировали.

сти сокращаются. В России первые сорта с геном *Lr19* стали возделывать с конца 1980-х годов в Поволжье. Когда их посевные площади в середине 1990-х годов превысили 100 тыс. га, защитный эффект *Lr19* был преодолен (4). В настоящее время вирулентность в отношении носителей этого гена регистрируется как в регионах возделывания сортов с *Lr19*, так и за их пределами (40, 41).

Сорта Белянка, Воевода, Фаворит — носители гена *Lr6Agi*, переданного от пырея промежуточного и не идентичного включенным в каталог генных символов. Эти сорта характеризуются высокой ювенильной устойчивостью в течение длительного периода их районирования (32).

К настоящему времени во всем мире идентифицировано 77 *Lr*-генов и свыше 50 % из них относятся к чужеродными (42). Их источники — виды *Ae. tauschii* (*Lr21*(=*Lr40*), *Lr22a*, *Lr32*, *Lr39*(=*Lr41*)), *Ae. umbellulata* (*Lr9*, *Lr76*), *Ae. speltoides* (*Lr28*, *Lr35*, *Lr36*, *Lr47*, *Lr51*, *Lr66*), *Ae. ventricosa* (*Lr37*), *Ae. kotschyi* (*Lr54*), *Ae. sharonensis* (*Lr56*), *Ae. geniculata* (*Lr57*), *Ae. triuncialis* (*Lr58*), *Ae. peregrina* (*Lr59*), *Ae. neglecta* (*Lr62*), *T. spelta* (*Lr44*, *Lr71*), *S. cereale* (*Lr25*, *Lr26*, *Lr45*), *T. timopheevii* (*Lr18*, *Lr50*), *Ag. elongatum* (*Lr19*, *Lr24*, *Lr29*), *Ag. intermedium* (*Lr38*), *T. dicoccoides* (*Lr33*, *Lr53*, *Lr64*), *T. durum* (*Lr23*, *Lr61*) и *T. monococcum* (*Lr63*). В коммерческие сорта мягкой пшеницы переданы гены *Lr9*, *Lr19*, *Lr21*, *Lr23*, *Lr24*, *Lr26*, *Lr28*, *Lr37* и *Lr39* (43, 44). Некоторые из этих образцов (линии Thatcher с генами *Lr9*, *Lr24*, *Lr36*; сорта Trident, Milan с *Lr37*) были использованы в наших исследованиях для расширения генетического разнообразия высокопродуктивных сортов яровой мягкой пшеницы, выращиваемых в Нижнем Поволжье. Наряду с известными *Lr*-генами были использованы образцы чужеродных видов, предположительно несущие новые гены устойчивости (10, 11).

Группа линий I. Линии Л3 и Л42 (*Lr37*), Л52 (*Lr29*), Л4 (*Lr24*), Л10 (*Lr9*) и Л30(*Lr36*) получены с привлечением доноров известных *Lr*-генов (см. табл. 3). С использованием молекулярных маркеров наличие гена устойчивости взрослых растений *Lr37* было подтверждено у линий Л3 и Л42, созданных с участием сортов Milan и Trident — доноров этого гена. Также у этих линий идентифицировали ген *Lr19*, перенесенный от сорта Добрыня, а у Л3 — дополнительный ген *Lr6Agi* от сорта Фаворит. Обе линии характеризовались высокой устойчивостью в полевых условиях Саратовской области. В фазу проростков тип реакции у линии Л3, несущей три гена *Lr19 + Lr37 + Lr6Agi*, был существенно выше (балл 0), чем у линии Л42 (*Lr19 + Lr37*) с восприимчивым типом реакции при инокуляции клоном № 2, вирулентным относительно *Lr19* (см. табл. 3), и умеренно устойчивый (балл 1-2) при инокуляции дагестанской популяцией и клоном № 3, вирулентным по отношению к *Lr26*.

У линии Л52, полученной на основе восприимчивого к бурой ржавчине сорта Саратовская 70 и линии Тс*Lr29*, был идентифицирован только ген *Lr29*. Линия Л52, как и исходная изогенная линия Тс*Lr29*, в фазу проростков оказалась высокоустойчива ко всем географическим популяциям и клонам возбудителя (тип реакции 0). В полевых условиях их тип реакции варьировал от 0; до 1. До настоящего времени *Lr29*, источником которого служит *Ag. elongatum*, в российской и зарубежной селекции не использовали (12, 42).

У линий Л4 и Л10, в создании которых участвовали линии Тс*Lr24* и Тс*Lr9*, этих генов мы не выявили. С помощью молекулярного анализа у них был определен *Lr19*, унаследованный от сорта Добрыня и Л503. У линии Л10 обнаружился дополнительный ген *Lr26*, переданный от сорта Прохоровка, у Л4 — *Lr6Agi* от сорта Белянка. Высокая устойчивость Л4 и

Л10 в фазу проростков и взрослых растений указывает на эффективность сочетания генов *Lr19 + Lr26* и *Lr19 + Lr6Agi* при защите от бурой ржавчины в условиях Поволжья.

Линия Л30, созданная с участием *TcLr36*, показала восприимчивый тип реакции в фазу проростков при заражении тест-клоном № 2, вирулентным для носителей *Lr19*. С использованием молекулярных маркеров у нее идентифицировали гены *Lr19 + Lr10*. В полевых условиях у Л30 тип реакции составлял 1 балл и был ниже, чем у *TcLr19*, но выше, чем у *TcLr36*, что может быть обусловлено аддитивным взаимодействием генов *Lr10*, *Lr19* и *Lr36*.

Группа линий II. Считается, что тетраплоидные виды пшеницы характеризуются более высокой устойчивостью к бурой ржавчине, чем диплоидные и гексаплоидные (45). При этом лишь несколько *Lr*-генов перенесено от них в мягкую пшеницу. Наиболее представлен из них *Lr23*, интродуцированный от *T. durum* (12). Ген *Lr23* потерял свою эффективность в Поволжье в конце 1990-х годов. Однако сорта мягкой пшеницы с этим геном в полевых условиях характеризуются разным остаточным эффектом устойчивости. Сорта твердой пшеницы Саратовская золотистая, Золотая волна, Ник, использованные при создании Л8, Л25, Л13, Л19, Л39 и Л43, в условиях Нижнего Поволжья обладают устойчивостью к бурой ржавчине (46). Генетический контроль их устойчивости к этой болезни неизвестен. Однако в родословных сортов Золотая волна и Ник присутствует сорт Саратовская золотистая с типом реакции на возбудителя листовая ржавчины 1,1+.

В нашем исследовании большинство интрогрессивных линий, созданных с участием сортов твердой пшеницы, характеризовались высокой устойчивостью в фазу проростков и взрослых растений. Исключение составила линия Л43, которая оказалась поражена клоном патогена № 2, вирулентным относительно *Lr19*. Для Л8 и Л19 отмечали расщепление по устойчивости к болезни в полевых условиях, что указывает на гетерогенность этих линий и необходимость проведения дальнейших отборов.

У всех линий, полученных на основе сорта Добрыня (Л13, Л39, Л43, Л19) и сортов *T. durum* Золотая волна и Ник, выявили ген *Lr19* (см. табл. 3). У Л13 был также определен ген *Lr26*, сочетание которого с *Lr19* может обуславливать высокую устойчивость этой линии. У Л19 идентифицировали малоэффективный ген *Lr10*. У Л25 также был обнаружен ген *Lr19*, при этом его доноры в родословной отсутствовали. Кроме того, у этой линии выявили ген *Lr10*, источником которого был сорт Саратовская 68. Высокая степень устойчивости в фазу проростков и взрослых растений у линий Л39, Л19 и Л25 указывает на наличие дополнительного генетического материала от *T. durum* наряду с транслокацией от *Ag. elongatum*.

Линии Л2, Л8, Л11 и Л46 получили с участием Л164 = Л504/Саратовская 57//Л504. Генетический материал твердой пшеницы у них мог быть передан от Л164, в родословной которой имеется сорт Саратовская 57, устойчивый к бурой ржавчине. У всех линий этой группы выявили *Lr19*, что согласуется с анализом родословной для Л2 и Л11, при создании которых использовалась линия Л505. У Л11 и Л2 идентифицировали *Lr10*. Ген *Lr26* от сорта Прохоровка линия Л11 не унаследовала. Ее высокая устойчивость в фазу проростков и взрослых растений предполагает наличие дополнительного *Lr*-гена от сорта твердой пшеницы Саратовская 57. У Л2 был определен ген *Lr26* от линии Trap#1/Bow, полученной из CIMMYT (International Maize and Wheat Improvement Center).

Сочетание трех генов *Lr10 + Lr19 + Lr26* у линии Л2 обуславливает

высокую ювенильную и взрослую устойчивость к бурой ржавчине. Как уже отмечалось, у Л8 и Л46 был идентифицирован ген *Lr19*, но его происхождение, исходя из родословных, не ясно. Тем не менее у Л46, согласно родословной, возможно наличие *Lr26* от сорта Прохоровка, что и подтвердилось при молекулярном анализе. Следовательно, Л46 несет комбинацию *Lr19* + *Lr26*. У Л8 наблюдалась высокая устойчивость ко всем образцам листовой ржавчины, что не может быть обусловлено наличием только *Lr19*, поэтому есть основание предположить у нее дополнительные гены от твердой пшеницы (*LrTdur*) сортов Золотая волна и Саратовская 57 (имеет в родословной Л164). Ранее у Л164 идентифицированы два рецессивных гена устойчивости к бурой ржавчине, переданных от сорта твердой пшеницы Саратовская 57 (47).

Наряду с твердой пшеницей, для расширения генетического разнообразия саратовских сортов яровой пшеницы были использованы образцы сходных по геномному составу (A^uA^uBB) тетраплоидных видов *T. persicum*, *T. dicoccoides*, *T. dicoccum*, а также *T. timopheevii* (GGA^A). У линии Л38, созданной на основе сорта Добрыня и образца *T. persicum*, с использованием ДНК маркеров установили наличие одного гена *Lr19*. При этом она характеризовалась высокой устойчивостью на протяжении всего вегетационного сезона, что указывает на присутствие дополнительного *Lr*-гена от *T. persicum*. В каталоге генных символов (42) нет информации о генах, перенесенных в мягкую пшеницу от этого вида, поэтому можно предположить наличие у линии Л38 нового *Lr*-гена, который в сочетании с *Lr19* обеспечивает высокую степень защиты от бурой ржавчины.

У большинства линий (Л24, Л29, Л47, Л48), созданных на основе восприимчивых сортов Саратовская 74 и Саратовская 73 и образца *T. dicoccum* к-7507 (Иран), выявляли сочетание генов *Lr19* и *Lr26*. Аналогичное сочетание было идентифицировано у линии Л5, полученной с участием *T. dicoccoides*. Линия Л28 гетерогенна по *Lr19*, что, вероятно, и обусловило ее расщепление по устойчивости к бурой ржавчине в полевых условиях. У Л28 и Л29 был также определен ген *Lr10*. Линия Л47 отличалась от них восприимчивостью к тест-клону № 3, вирулентному для образцов с *Lr26*. С использованием молекулярных маркеров у этой линии выявили сочетание двух малоэффективных генов *Lr10* + *Lr26*. При этом она, как и другие линии с участием *T. dicoccum*, характеризовалась высокой устойчивостью в полевых условиях, что указывает на наличие дополнительных *Lr*-генов. Ранее было показано, что устойчивость к бурой ржавчине у образца к-7507 *T. dicoccum* контролируется одним доминантным *Lr*-геном (10). Причина наличия у этого материала генов от пырея удлиненного (*Lr19*) и ржи посевной (*Lr26*) неясна, однако сочетание *Lr*-генов может обуславливать высокую степень устойчивости.

В каталоге генных символов (42) описаны два гена, переданных мягкой пшенице от *T. dicoccum*, — *Lr53* и *Lr64*. Линия с *Lr53* в наших многолетних исследованиях характеризовалась высокой ювенильной устойчивостью ко всем российским популяциям *P. triticina*, в том числе к саратовской (балл 0, 0; 1). При использовании маркера *cd1* у положительного контроля с геном *Lr53* амплифицировались 2 аллеля (320 и 375 п.н.) (рис. 1), а у линий Л5, Л24, Л29, Л47 и Л48 — один аллель (275 п.н.), что указывает на отсутствие у них гена *Lr53* (29).

Линия Л49 получили с использованием *T. timopheevii* и сортов мягкой пшеницы Саратовская 68 (*Lr10*) и Добрыня (*Lr19*). В результате молекулярного анализа у нее были найдены гены *Lr10* и *Lr28*. Ген *Lr19* от сорта Добрыня не выявили. Обнаружение маркера гена SCS421, по нашему

мнению, указывает на наличие у образца генетического материала *T. timopheevii* (*LrTtim*). Ранее мы показали (48), что этот маркер не строго специфичен для определения гена *Lr28*, переданного от *Ae. speltooides*, и присутствует также у образцов *T. timopheevii*.

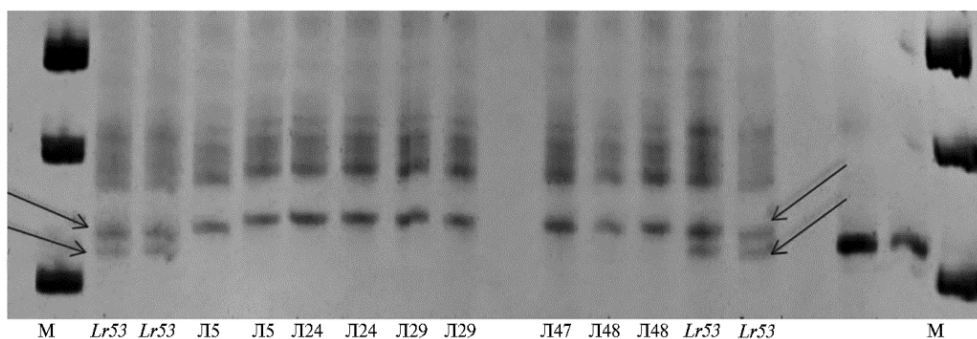


Рис. 1. ПЦР-идентификация маркера *cfd1* гена *Lr53* у интрогрессивных линий (Л) яровой мягкой пшеницы, созданных в НИИ сельского хозяйства Юго-Востока: М — маркер молекулярных масс (Маркер длин ДНК, 50 п.н., «Диаэм», Россия), *Lr53* — положительный контроль (линия *TcLr53*). Стрелками отмечены продукты амплификации размером 320 п.н. и 375 п.н.

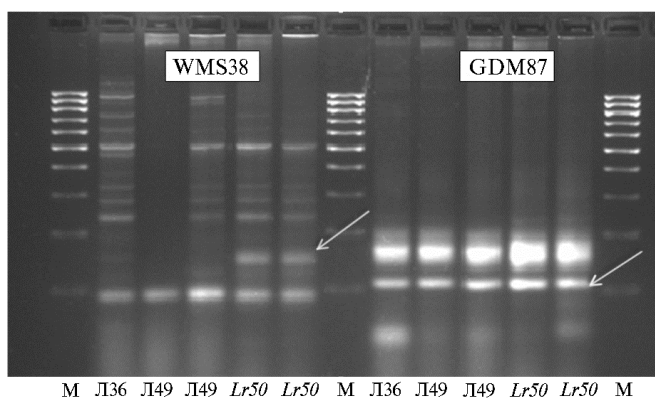


Рис. 2. ПЦР-идентификация микросателлитных маркеров WMS382 и GDM87 гена *Lr50* у интрогрессивных линий (Л) яровой мягкой пшеницы, созданных в НИИ сельского хозяйства Юго-Востока: М — маркер молекулярных масс (Маркер длин ДНК, 100 п.н. «Диаэм», Россия), *Lr50* — положительный контроль (линия KS96WGRC36). Стрелками отмечены продукты амплификации размером 139 п.н. (маркер WMS382) и 110 п.н. (GDM87).

Маркер WMS382 гена *Lr50* более тесно сцеплен с этим геном (6,7 сМ), чем GDM87 (9,4 сМ). Полученный нами электрофоретический профиль указывал на отсутствие *Lr50* у этой линии (рис. 2). Результаты с маркером GDM87, который выявляли у линии Л49 и дополнительно включенной в анализ линии Л36, оказались ложноположительными. Подобные случаи неэффективности использования этого маркера для скрининга гена *Lr50* широко обсуждаются в литературе (<https://maswheat.ucdavis.edu/protocols/Lr50/index.htm>), в связи с чем он рекомендуется к использованию в маркер-вспомогательной селекции (MAC, marker-assisted selection, MAS) как дополнительный к WMS382.

Группа линий III. Диплоидный вид *Ae. tauschii* широко используется для переноса устойчивости к болезням и других хозяйственно ценных признаков во всем мире. В нашей работе для создания линий Л6,

В каталоге генных символов (42) представлены два гена, переданных мягкой пшенице от *T. timopheevii*, — *Lr18* и *Lr50*. Ген *Lr18* относится к группе неэффективных в условиях Поволжья. В фазу проростков линия с этим геном показала восприимчивый тип реакции (балл 3-4). Тип реакции линии с *Lr50* при инокуляции саратовской популяцией возбудителя бурой ржавчины варьировал от 0-1 до 2+ баллов и отличался от такового у Л49.

Л7, Л9, Л20, Л40, Л44, Л45 и Л51 привлекался синтетический амфидиплоид *Croc/Ae. squarrosa* (205)//Weaver, полученный в СИММУТ; он обладает комплексом хозяйственно ценных признаков и включен в селекционный процесс во многих странах (49, 50). У этой группы линий не было генов *Lr21* и *Lr22a*, переданных от *Ae. tauschii*, но у линий Л40, Л44 и Л45 обнаружен *Lr39*(=*Lr41*) (рис. 3). Ген *Lr19* был унаследован линиями Л6, Л9, Л44, Л45 и отсутствовал у Л20, Л40 и Л51, несмотря на то, что в родословных каждой из них присутствовали сорта с этим геном. Ген *Lr6Agi* был определен у линий Л7 и Л20, созданных с участием сортов Фаворит и Беянка, а также у Л40 и Л45, в родословной которых указанные сорта отсутствовали.

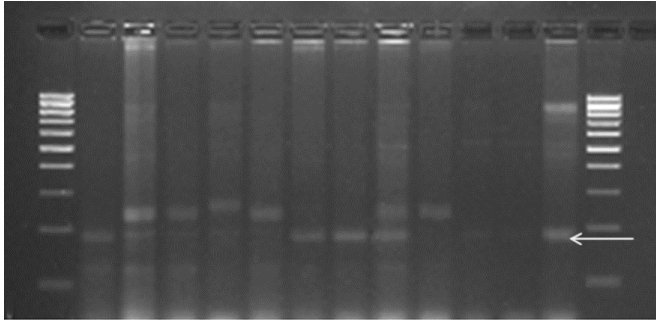


Рис. 3. ПЦР-идентификация микросателлитного маркера GDM35 гена *Lr39*(=*Lr41*) у интрогрессивных линий (Л) яровой мягкой пшеницы, созданных в НИИ сельского хозяйства Юго-Востока: М — маркер молекулярной массы (Маркер длин ДНК, 100 п.н., «Диаэм», Россия), *Lr41* — положительный контроль (линия KS-90-WGRC-10). Стрелкой отмечен продукт амплификации размером 180 п.н.

линий Л7, Л9 и Л44 идентифицировали дополнительный ген *Lr26*, вероятным источником которого была линия Weaver, входящая в родословную синтетика.

Все линии, созданные с использованием синтетического амфидиплоида, характеризовались высокой устойчивостью. Для Л9 (*Lr19* + *Lr26*), Л44 (*Lr19* + *Lr26* + *Lr39*), Л7 (*Lr10* + *Lr26* + *Lr6Agi*), Л20 (*Lr10* + *Lr6Agi*), Л40 (*Lr10* + *Lr39* + *Lr6Agi*), Л45 (*Lr10* + *Lr19* + *Lr39* + *Lr6Agi*) и Л51 (*Lr6Agi*) это согласуется с полученными данными по их генетическому контролю. У Л6 можно предположить наличие еще одного гена, поскольку при инокуляции клоном № 2, вирулентным для носителей *Lr19*, наблюдали реакцию устойчивости (см. табл. 1).

Группа линий IV. Линии Л21 и Л31 были получены с участием восприимчивого образца гексаплоидного вида *T. petropavloskyi* и устойчивого сорта Воевода. Линия Л21 характеризовалась восприимчивостью в фазу проростков и взрослых растений, что указывает на отсутствие у нее генетического материала от сорта Воевода. Это подтверждает и молекулярный анализ. У Л21 не были выявлены маркеры гена *Lr6Agi*, но обнаружен малоэффективный ген *Lr10*. У высокоустойчивой линии Л31 выявили ген *Lr6Agi*, который, вероятно, и обуславливает ее устойчивость.

В целом вид *T. petropavloskyi* характеризуется как высоковосприимчивый к грибным болезням (45). Однако он представляет интерес для селекции в качестве донора других хозяйственно-биологических признаков. Для оценки наличия генетического материала *T. petropavloskyi* у линий указанной группы необходим цитологический анализ.

При анализе линии Л40 по растениям (выделение ДНК не из нескольких растений, а из каждого), выявили расщепление по гену *Lr6Agi*, а для Л45 — стабильность. Для окончательного подтверждения наличия этого гена необходимо провести дополнительные цитогенетические анализы или молекулярный анализ с использованием маркеров PLUG (PCR-based landmark unique gene) (51, 52). У

Группа линий V. Линии, включенные в эту группу, были созданы с участием гексаплоидных видов *T. kiharae* и *T. miguschovae*. *T. kiharae* — гомолог *T. spelta* L., а *T. miguschovae* создавался как гомолог *T. aestivum*. Эти виды имеют значимость для селекции мягкой пшеницы как доноры высокой продуктивности (53). Используемый при создании линий Л17, Л18, Л22, Л32, Л33 и Л53 образец *T. kiharae* характеризовался устойчивостью к бурой ржавчине и в предварительных исследованиях у него был выявлен один доминантный ген (12).

У всех линий этой группы обнаружен ген *Lr19* по отдельности (Л17, Л32) или в сочетании с другими генами (Л18 — *Lr19* + *Lr28*; Л22 — *Lr10* + *Lr19*; Л33 — *Lr3* + *Lr19* + *Lr28*; Л53 — *Lr3* + *Lr19*). Для линий Л17, Л22 и Л32 эти результаты подтверждены фитопатологическим тестом (восприимчивость к клону № 2). Согласно родословной линий Л17, Л18, Л33, Л53, источником *Lr19* у них могли быть сорта Добрыня и Л503, при этом Л22 и Л32 созданы на основе сортов Саратовская 68 и Саратовская 70, у которых этот ген отсутствует.

У линий Л18 и Л33 имелся маркер SCS421, сцепленный с *Lr28* (22). Как было показано выше, он не строго специфичен для гена *Lr28*, переданного от *Ae. speltooides*, и выявляется у образцов, полученных с участием *T. timopheevii* (48). Гипотетически можно предположить, что проявление указанного маркера у Л18 и Л33 указывает на наличие у них генетического материала *T. kiharae*. Подтверждением этому служит высокая степень устойчивости к болезни в полевых и лабораторных условиях. Поскольку среди известных *Lr*-генов отсутствуют переданные от этого вида (42), можно предположить, что они являются новыми и не идентичными известным эффективным (*LrTkh*).

У линий Л56, Л57, Л58, полученных с участием *T. miguschovae*, тип устойчивости варьировал при заражении популяциями и клонами в фазу проростков. В фазу взрослых растений высокой устойчивостью обладала линия Л56, а у двух других отмечали расщепление по устойчивости. С использованием молекулярного маркера у Л56 и Л57 были выявлены неэффективные гены *Lr3* и *Lr1* и ген частичной устойчивости *Lr34* (partial resistance gene). При этом у сходной по происхождению линии Л58 этих генов не обнаружили.

Анализ 42 перспективных линий пшеницы показал высокое генетическое разнообразие по устойчивости к бурой ржавчине. Среди них присутствовали носители известных *Lr*-генов, ранее не использованных в селекции яровой пшеницы в России (Л4 — *Lr29*), и носители предположительно новых *Lr*-генов, переданных от *T. durum* (Л8, Л39 — *Lr19* + *LrTdur*, Л25, Л19, Л11 — *Lr10* + *Lr19* + *LrTdur*), *T. persicum* (Л38 — *Lr19* + *LrTpers*), *T. timopheevii* (Л49 — *Lr10* + *LrTtim*), *Ae. tauschii* (Л6 — *Lr19* + *LrAtau*), *T. kiharae* (Л33 — *Lr3* + *Lr19* + *LrTkh*). Кроме того, нами идентифицированы носители эффективных сочетаний *Lr*-генов: *Lr19* + *Lr26* (Л10, Л13, Л46, Л24, Л48, Л5, Л9), *Lr19* + *Lr37* (Л42), *Lr10* + *Lr19* + *Lr26* (Л2, Л28, Л29), *Lr19* + *Lr26* + *Lr39* (Л44), *Lr19* + *Lr37* + *Lr6Agi* (Л3), *Lr19* + *Lr6Agi* (Л4), *Lr10* + *Lr26* + *Lr6Agi* (Л7), *Lr10* + *Lr39* + *Lr6Agi* (Л40), а также *Lr10* + *Lr19* + *Lr39* + *Lr6Agi* (Л45) и *Lr1* + *Lr3* + *Lr34* (Л56, Л57).

Большинство идентифицированных чужеродных *Lr*-генов находятся в группах сцепления с эффективными генами устойчивости к другим болезням. В одной транслокации с *Lr19* присутствует высокоэффективный ген устойчивости к стеблевой ржавчине *Sr25*. Ржаная транслокация 1BL.1RS наряду с геном *Lr26* содержит гены устойчивости к мучнистой росе (*Pm8*), стеблевой (*Sr31*) и желтой (*Yr9*) ржавчине, а транслокация с

геном *Lr37*, переданная от *Ae. ventricosa*, — гены устойчивости к стеблевой (*Sr38*) и желтой (*Yr17*) ржавчине, церкоспореллезной корневой гнили (*Pch2*) и злаковой цистообразующей нематоды (*Cre5*). Ген *Lr34* тесно сцеплен с генами устойчивости к мучнистой росе (*Pm38*), стеблевой ржавчине (*Sr57*) и желтой ржавчине (*Yr18*) (12, 42). Линии с этими транслокациями будут иметь групповую устойчивость к нескольким болезням.

Изучение вирулентности патогена. Наряду с иммунологическими исследованиями интрогрессивных линий яровой пшеницы, в 2017 и 2018 годах мы провели мониторинг вирулентности саратовской популяции *P. triticina*. Инфекционный материал был собран с восприимчивых сортов, произрастающих в общем посеве с изучаемым набором линий. При инокуляции тестерных *Lr*-линий сборной популяцией *P. triticina* в оба года исследований высокой эффективностью обладали гены *Lr9*, *Lr24*, *Lr28*, *Lr29*, *Lr39*(=*Lr41*), *Lr42*, *Lr45*, *Lr47*, *Lr50*, *Lr51*, *Lr53*, *Lr6Agi* (тип реакции 0 и 0;). Линии с *Lr28*, *Lr29*, *Lr39*, *Lr51*, *Lr6Agi* также характеризовались высокой устойчивостью в полевых условиях. Весь набор этих генов может представлять интерес для селекции в Поволжье и расширения генетического разнообразия выращиваемых сортов пшеницы. На линиях Thatcher с генами *Lr44*, *Lr57* наблюдали умеренно устойчивый тип реакции 2, 2++ . Все остальные линии показали восприимчивость при разной интенсивности поражения.

В 2017 году на 20 изогенных *Lr*-линиях было изучено 45 монопустьельных изолятов патогена, в 2018 году — 35 изолятов. Изоляты, вирулентные для линии Tc*Lr19*, имели умеренную представленность (2017 год — 16 %, 2018 год — 20 %). Частота вирулентности патогена для линии Tc*Lr26* была высокой (2017 год — 80 %, 2018 год — 77 %). Все изоляты, вирулентные в отношении *Lr19*, оказались авирулентными в случае *Lr26*. Вероятно, эта комбинация генов является «запретной» для патогена. Подтверждением этому могут быть результаты иммунологических исследований и высокая устойчивость интрогрессивных линий Л10, Л13, Л28, Л46 и других, несущих сочетание *Lr19* + *Lr26*. Существенное варьирование частот патогена по годам наблюдалось на линиях с генами *Lr2a*, *Lr2b*, *Lr2c*, *Lr15* (2017 год — 20 %, 2018 год — 100 %). Частоты вирулентности патогена на линиях с генами *Lr1*, *Lr3a*, *Lr3bg*, *Lr3ka*, *Lr10*, *Lr11*, *Lr14a*, *Lr14b*, *Lr16*, *Lr17*, *Lr18*, *Lr20* и *Lr30* были стабильно высокими в оба года исследований (100 %). Этим объясняется высокое поражение сортов и линии Л10 с геном *Lr10* в фазы проростков и взрослых растений. Однако вышеперечисленные *Lr*-гены могут показывать аддитивный эффект в сочетании с геном возрастной устойчивости *Lr34* в повышении полевой устойчивости. Такие факты описаны в литературе (54) и отмечены в нашем исследовании для линий Л56 и Л57. В 2017 году изученная саратовская популяция, собранная на селекционном посеве НИИСХ ЮВ, была представлена тремя фенотипами вирулентности (расами) патогена (МНТКН, ТГТТТ, ТНТТТ), а в 2018 году — двумя (ТГТТТ и ТНТТТ).

Фенотип ТНТТТ относится к группе широко распространенных по всей территории России и обнаруживается практически ежегодно. Все устойчивые линии в нашем исследовании характеризовались иммунитетом к этому фенотипу. Фенотип ТГТТТ наиболее приурочен к поволжским популяциям, при этом он отмечен также в других российских регионах (55). Его неодинаковая представленность в саратовской популяции по годам исследований может служить объяснением варьирования степени пораженности сортов и линий с геном *Lr19* в разные годы.

Таким образом, нами охарактеризован генетический контроль ус-

тойчивости к бурой ржавчине (возбудитель *Puccinia triticina* Erikss.) у нового перспективного селекционного материала, сочетающего устойчивость к листовой ржавчине с адаптивностью к неблагоприятным факторам среды, продуктивностью и качеством зерна. Его отличительная особенность заключается в широком использовании генов устойчивости к листовой ржавчине от родственных видов. Определены линии с эффективными в условиях Нижнего Поволжья генами устойчивости (*Lr29*), мало используемые в селекции на территории России. Выявлены линии с эффективными комбинациям известных *Lr*-генов и с комбинациями известных *Lr*-генов с предположительно новыми чужеродными генами. Чужеродные гены перенесены из сортов твердой пшеницы, *Triticum persicum*, *T. timopheevii* и *T. kiharae*, то есть как из первичного, так и из вторичного генпула мягкой пшеницы. Использование в эффективных комбинациях генов *Lr19*, *Lr26*, *Lr34*, *Lr37*, сцепленных с эффективными генами устойчивости к другим болезням, будет определять устойчивость новых линий к комплексу заболеваний, что повышает ценность таких комбинаций. Определен состав популяции возбудителя бурой ржавчины в Саратовской области и показаны его изменения в течение 2017–2018 годов. Эта информация станет ключевой для планирования и проведения работ по опережающей селекции на устойчивость к бурой ржавчине.

¹ФГБНУ Всероссийский НИИ защиты растений,
196608 Россия, г. Санкт-Петербург—Пушкин, ш. Подбельского, 3,
e-mail: eigulyaeva@gmail.com ✉, eshaydayuk@bk.ru;

Поступила в редакцию
3 сентября 2019 года

²ФГБНУ НИИ сельского хозяйства Юго-Востока,
410010 Россия, г. Саратов, ул. Тулайкова, 7,
e-mail: sibikeev_sergey@mail.ru, alex_druzhin@mail.ru

Sel'skokhozyaystvennaya biologiya [Agricultural Biology], 2020, V. 55, № 1, pp. 27–44

ENLARGEMENT OF GENETIC DIVERSITY OF SPRING BREAD WHEAT RESISTANCE TO LEAF RUST (*Puccinia triticina* Eriks.) IN LOWER VOLGA REGION

E.I. Gulyaeva¹, S.N. Sibikeev², A.E. Druzhin², E.L. Shaydayuk¹

¹All-Russian Research Institute of Plant Protection, 3, sh. Podbel'skogo, St. Petersburg, 196608 Russia, e-mail eigulyaeva@gmail.com (✉ corresponding author), eshaydayuk@bk.ru;

²Agricultural Research Institute for South-East Regions, 7, ul. Tulaikova, Saratov 410010 Russia, e-mail sibikeev_sergey@mail.ru, alex_druzhin@mail.ru

ORCID:

Gulyaeva E.I. orcid.org/0000-0001-7948-0307

Sibikeev S.N. orcid.org/0000-0001-8324-9765

Druzhin A.E. orcid.org/0000-0002-3968-2470

Shaydayuk E.L. orcid.org/0000-0003-3266-6272

The authors declare no conflict of interests

Acknowledgements:

Supported financially by the Russian Foundation for Basic Research, project No. 18-016-00170

Received September 3, 2019

doi: 10.15389/agrobiology.2020.1.27eng

Abstract

Leaf rust (*Puccinia triticina* Eriks.) is the significant disease of winter and spring wheat in Russia. In the Volga region, the epiphytotic of this disease are observed on average once per three to four years. The genetic protection of wheat from leaf rust is a priority. Its successful practical implementation is possible only by the increasing of the genetic diversity of the commercial wheat cultivars, particularly by effective combinations of the known genes for resistance or use in the hybridization donors of new *Lr*-genes, from species of genera *Triticum* and *Aegilops*. On the basis of highly productive and adaptive spring bread wheat cultivars (Prokhorovka, Saratovskaya 29, Saratovskaya 55, Saratovskaya 68, Saratovskaya 70, Saratovskaya 73, Saratovskaya 74, L503, L505, Dobrynya, Favorite, Belyanka, Voevoda of Saratov Breeding Center) and alien species the introgression lines are derived which possess high resistance to leaf rust and are promising as breeding material. It was of interest to study the genetic determination of leaf rust resistance in these new lines and to evaluate their effect on the variability of *P. triticina* population for virulence in Saratov region. A

total of 42 introgression lines were investigated. Donors of alien *Lr*-genes were the lines of cultivar Thahcher with *Lr24*, *Lr29*, *Lr36* genes, and cultivars with *Lr37* gene, and also species *Triticum dicoccum*, *T. kiharae*, *T. timopheevii*, *T. durum*, *T. petropavloskyi*, *T. persicum*, *Aegilops tauschii*, *Secale cereale* and *Agropyron elongatum*. Leaf rust resistance genes (*Lr*-genes) were identified by phytopathological tests and DNA markers. The studied lines of spring bread wheat showed high genetic diversity for leaf rust resistance. Among them, we have identified the carriers of known *Lr*-genes which have not yet been used in breeding of spring bread wheat in Russia (L4 with *Lr29*), and also the carriers of presumably new *Lr*-genes transferred from *T. durum* (L8, L39 for *Lr19* + *LrTdur*, L25, L19, L11 for *Lr10* + *Lr19* + *LrTdur*), *T. persicum* (L38 for *Lr19* + *LrT.pers*), *T. timopheevii* (L49 for *Lr10* + *LrT.tim*), *Ae. tauschii* (L6 for *Lr19* + *LrA.tau*), and *T. kiharae* (L33 for *Lr3* + *Lr19* + *LrT.kh*). Lines L10, L13, L46, L24, L48, L5 and L9 have the effective combination of *Lr19* + *Lr26* genes, L2, L28 L29 of *Lr10* + *Lr19* + *Lr26*, L42 of *Lr19* + *Lr37*, L44 of *Lr19* + *Lr26* + *Lr39*, L3 of *Lr19* + *Lr37* + *Lr6Agi*, L4 of *Lr19* + *Lr6Agi*, L7 of *Lr10* + *Lr26* + *Lr6Agi*, L45 of *Lr10* + *Lr19* + *Lr39* + *Lr6Agi*, and L40 of *Lr10* + *Lr39* + *Lr6Agi*. The virulence of the pathogen of the Saratov population was characterized in 2017 and 2018. The samples were collected from susceptible wheat cultivars which grew together with the studied introgression lines. The *Lr9*, *Lr24*, *Lr28*, *Lr29*, *Lr41*, *Lr42*, *Lr45*, *Lr47*, *Lr50*, *Lr51*, *Lr53*, and *Lr6Agi* genes (infection type 0 and 0_i) were highly effective. Lines with *Lr28*, *Lr29*, *Lr41*, *Lr51*, and *Lr6Agi* genes also showed high resistance under field conditions. Thus, all these genes are perspective for breeding in the Volga region to expand genetic diversity of wheat cultivars. The presence of the isolates virulent to Tc*Lr19* lines was moderate, 16 % in 2017 and 20 % in 2018. All isolates virulent to *Lr19* were avirulent to *Lr26*, which confirms the effectiveness of this combination of *Lr*-genes in plant protection from leaf rust. This research resulted in a novel breeding material that combines resistance to leaf rust with adaptability to environmental factors, productivity and grain quality. Its distinctive feature is new donors of resistance involved from related species. Among tested lines there are donors which effectively combine either known *Lr*-genes or known and supposedly new alien *Lr*-genes. The linkage of *Lr19*, *Lr26*, *Lr34*, *Lr37* genes with effective genes for resistance to other diseases, in particular to stem rust, will determine the resistance of new lines to a complex of diseases.

Keywords: *Puccinia triticina*, virulence, avirulence, *Triticum aestivum*, introgression lines, *Lr*-genes.

REFERENCES

1. Lebedev V.B. *Rzhavchina pshenitsy v Nizhnem Povolzh'e* [Rust of wheats in the Lower Volga region]. Saratov, 1998 (in Russ.).
2. Krupnov V.A. *Vestnik RASKHN*, 1997, 6: 12-15 (in Russ.).
3. Syukov V.V. *Listovaya buraya rzhavchina: fitopatologicheskie i selekcionno-geneticheskie aspekty* [Brown leaf rust: phytopathological and selection and genetic aspects]. Samara, 2016 (in Russ.).
4. Sibikeev S.N., Krupnov V.A. *Vestnik Saratovskogo gosagrouniversiteta im. N.I.Vavilova*, 2007, spetsvypusk: 92-94 (in Russ.).
5. Shekhurdin A.P. *Selektsiya i semenovodstvo yarovoi pshenitsy na Yugo-Vostoke. Izbrannye Trudy* [Breeding and seed production of spring wheat in the Southeast. Selected Works]. Moscow, 1961 (in Russ.).
6. Druzhin A.E., Sibikeev S.N., Krupnov V.A. *Vestnik Saratovskogo gosagrouniversiteta im. N.I.Vavilova*, 2012, 10: 33-38 (in Russ.).
7. Markelova T.S. *Agro XXI*, 2007, 4-6: 37-39 (in Russ.).
8. Ivanova O.V., Markelova T.S. *Zashchita i karantin rastenii*, 2011, 9: 20-21 (in Russ.).
9. Kon'kova E.A. *Vestnik zashchity rastenii*, 2018, 4(98): 44-49 (doi: 10.31993/2308-6459-2018-4(98)-44-49) (in Russ.).
10. Mikhailova L.A. *Genetika vzaimootnoshenii vozbuditelya buroi rzhavchiny i pshenitsy* [Genetics of the relationship of the causative agent of brown rust and wheat]. St. Petersburg, 2006 (in Russ.).
11. Sibikeev S.N., Druzhin A.E. The genetic control of leaf rust resistance in the new spring bread wheat introgression lines. *Annual Wheat Newsletter*, 2014, 60: 121.
12. Sibikeev S.N., Druzhin A.E., Badaeva E.D., Rouban A.S. Using of the gene pool of bread wheat wild relatives for production of collection of newly identified introgressive spring bread wheat lines resistant to the main pathogens. *Annual Wheat Newsletter*, 2016, 62: 53.
13. *Wheat rusts. An atlas of resistance genes*. R.A. McIntosh., C.R. Wellings, R.F. Park (eds.). CSIRO Publications, Australia, 1995.
14. Qiu J.W., Schürch A.C., Yahiaoui N., Dong L.L., Fan H.J., Zhang Z.J., Keller B., Ling H.Q. Physical mapping and identification of a candidate for the leaf rust resistance gene *Lr1* of wheat. *Theor. Appl. Genet.*, 2007, 115(2): 159-168 (doi: 10.1007/s00122-007-0551-z).
15. Herrera-Foessel S.A., Singh R.P., Huerta-Espino J., William M., Rosewarne G., Djurle A., Yuen J. Identification and mapping of *Lr3* and a linked leaf rust resistance gene in durum wheat. *Crop Science*, 2007, 47(4): 1459-1466 (doi: 10.2135/cropsci2006.10.0663).

16. Gupta S.K., Charpe A., Koul S., Prabhu K.V., Haq Q.M. Development and validation of molecular markers linked to an *Aegilops umbellulata*-derived leaf rust resistance gene, *Lr9*, for marker-assisted selection in bread wheat. *Genome*, 2005, 48(5): 823-830 (doi: 10.1139/G05-051).
17. Cheekowski J., Golka L., Stepien L. Application of STS markers for leaf rust resistance genes in near-isogenic lines of spring wheat cv. Thatcher. *J. Appl. Genet.*, 2003, 44(3): 323-338.
18. Gupta S.K., Charpe A., Prabhu K.W., Haque O.M.R. Identification and validation of molecular markers linked to the leaf rust resistance gene *Lr19* in wheat. *Theor. Appl. Genet.*, 2006, 113(6): 1027-1036 (doi: 10.1007/s00122-006-0362-7).
19. Neu C., Stein N., Keller B. Genetic mapping of the *Lr20-Pm1* resistance locus reveals suppressed recombination on chromosome arm 7AL in hexaploid wheat. *Genome*, 2002, 45(4): 737-744 (doi: 10.1139/g02-040).
20. Hiebert C.W., Thomas J.B., Somers D.J., McCallum B.D., Fox S.L. Microsatellite mapping of adult-plant leaf rust resistance gene *Lr22a* in wheat. *Theor. Appl. Genet.*, 2007, 115(6): 877-884 (doi: 10.1007/s00122-007-0604-3).
21. 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(8): 1441-1450 (doi: 10.1007/s00122-009-1146-7).
22. Weng Y., Azhaguel 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 Breed.*, 2007, 126(5): 482-486 (doi: 10.1111/j.1439-0523.2007.01331.x).
23. Cherukuri D.P., Gupta S.K., Charpe A., Koul S., Prabhu K.V., Singh R.B., Haq Q.M.R. Molecular mapping of *Aegilops speltoides* derived leaf rust resistance gene *Lr28* in wheat. *Euphytica*, 2005, 143(1): 19-26 (doi: 10.1007/s10681-005-1680-6).
24. Procunier J.D., Townley-Smith T.F., Fox S., Prashar S., Gray M., Kim W.K., Czarniecki E., Dyck P.L. PCR-based RAPD/DGGE markers linked to leaf rust resistance genes *Lr29* and *Lr25* in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Genetics and Breeding*, 1995, 49(1): 87-91.
25. Lagudah E.S., McFadden H., Singh R.P., Huerta-Espino J., Bariana H.S., Spielmeier W. Molecular genetic characterization of the *Lr34/Yr18* slow rusting resistance gene region in wheat. *Theor. Appl. Genet.*, 2006, 114(1): 21-30 (doi: 10.1007/s00122-006-0406-z).
26. Mago R., Bariana H.S., Dundas I.S. 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).
27. Helguera M., Khan I. A., Kolmer J., Lijavetzky D., Zhong-qi L., Dubcovsky J. PCR assays for the *Lr37-Yr17-Sr38* cluster of rust resistance genes and their use to develop isogenic hard red spring wheat lines. *Crop Science*, 2003, 43(5): 1839-1847 (doi: 10.2135/cropsci2003.1839).
28. Pestsova E., Ganal M.W., Röder, M.S. Isolation and mapping of microsatellite markers specific for the D genome of bread wheat. *Genome*, 2000, 43(4): 689-697 (doi: 10.1139/g00-042).
29. Helguera M., Khan I.A., Dubcovsky J. Development of PCR markers for wheat leaf rust resistance gene *Lr47*. *Theor. Appl. Genet.*, 2000, 100(7): 1137-1143 (doi: 10.1007/s001220051397).
30. Dadkhodaie N.A., Karaoglou H., Wellings C.R., Park R.F. Mapping genes *Lr53* and *Yr35* on the short arm of chromosome 6B of common wheat with microsatellite markers and studies of their association with *Lr36*. *Theor. Appl. Genet.*, 2011, 122(3): 479-87 (doi: 10.1007/s00122-010-1462-y).
31. Marais G.F., Bekker T.A., Eksteen A., McCallum B., Fetch T., Marais A.S. Attempts to remove gametocidal genes co-transferred to common wheat with rust resistance from *Aegilops speltoides*. *Euphytica*, 2010, 171(1): 71-85 (doi: 10.1007/s10681-009-9996-2).
32. Schachermayr G.M., Messemer M.M., Feuillet C., Winzeler H., Winzeler M., Keller B. Identification of molecular markers linked to the *Agropyron elongatum*-derived leaf rust resistance gene *Lr24* in wheat. *Theor. Appl. Genet.*, 1995, 90(7-8): 982-990 (doi: 10.1007/BF00222911).
33. Sibikeev S.N., Badaeva E.D., Gul'tyaeva E.I., Druzhin L.E., Shishkina A.A., Dragovich A.Yu., Krupin P.Yu., Karlov G.I., Tkhi Mai Kkhuat, Divashuk M.G. *Genetika*, 2017, 53(3): 298-310 (doi: 10.7868/S0016675817030110) (in Russ.).
34. Dorokhov D.B., Kloke E. *Genetika*, 1997, 33(4): 443-450 (in Russ.).
35. Mikhailova L.A., Gul'tyaeva E.I., Mironenko N.V. *Sbornik metodicheskikh rekomendatsii po zashchite rastenii* [Collection of guidelines for plant protection]. St. Petersburg, 1998: 105-126 (in Russ.).
36. Gul'tyaeva E.I., Shaidayuk E.L., Shamanin V.P., Akhmetova A.K., Tyunin V.A., Shreider E.R., Kashina I.V., Eroshenko L.A., Sereda G.A., Morgunov A.I. Genetic structure of russian and kazakhstanian leaf rust causative agent *Puccinia triticina* Erikss. Populations as assessed by virulence profiles and SSR markers. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology]*, 2018, 53(1): 85-95 (doi: 10.15389/agrobiology.2018.1.85eng).
37. Long D.L., Kolmer J.A. A North American system of nomenclature for *Puccinia recondita* f. sp. *tritici*. *Phytopathology*, 1989, 79(5): 525-529.
38. Il'ina L.G. *Selektsiya saratovskikh yarovykh pshenits* [Selection of Saratov spring wheat]. Saratov, 1996 (in Russ.).

39. Lepekhov S.B. *Vavilovskii zhurnal genetiki i selektsii*, 2016, 20(3): 337-343 (doi: 10.18699/VJ16.114) (in Russ.).
40. Gul'tyaeva E.I., Baranova O.A., Dmitriev A.P. *Vestnik zashchity rastenii*, 2009, 4: 33-38 (in Russ.).
41. Zhemchuzhina A., Kurkova N. Structure of population of *Puccinia triticina* in various regions of Russia in 2006-2008. *Proc. of the BGRI Technical Workshop*. St. Petersburg, 2010: 27.
42. McIntosh R.A., Dubcovsky J., Rogers W.J., Morris C., Xia X.C. *Catalogue of gene symbols for wheat: 2017 supplement*. Available: <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2017.pdf>. Accessed: 25.07.2019.
43. Leonova I.N. *Vavilovskii zhurnal genetiki i selektsii*, 2018, 22(3): 321-328 (doi: 10.18699/VJ18.367) (in Russ.).
44. Aktar-Uz-Zaman M., Tuhina-Khatun M., Hanafi M.M., Sahebi M. Genetic analysis of rust resistance genes in global wheat cultivars: an overview. *Biotechnology & Biotechnological Equipment*, 2017, 31(3): 431-445 (doi: 10.1080/13102818.2017.1304180).
45. Berlyand-Kozhevnikov V.M., Dmitriev A.P., Budashkina E.B., Shitova I.P., Reiter B.G. *Ustoichivost' pshenitsy k buroi rzhavchine (geneticheskoe raznoobrazie populyatsii griba i rasteniya-khozyaina)* [Resistance of wheat to brown rust (genetic diversity of populations of the fungus and host plant)]. Novosibirsk, 1978 (in Russ.).
46. Vasil'chuk N.S., Gaponov S.N., Eremenko L.V., Parshikova T.M., Popova V.M., Tsetva N.M., Shutareva G.I. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK*, 2010, 5: 22-24 (in Russ.).
47. Sibikeev S.N. *Chuzherodnye geny v selektsii yarovoi myagkoi pshenitsy na ustoichivost' k listovoi rzhavchine. Doktorskaya dissertatsiya* [Alien genes in the selection of spring soft wheat for resistance to leaf rust. DSc Thesis]. Saratov, 2002 (in Russ.).
48. Gul'tyaeva E.I., Orina A.S., Gannibal F.B., Mitrofanova O.P., Odintsova I.G., Laikova L.I. *Genetika*, 2014, 50(2): 147-156 (doi: 10.7868/S0016675814020064) (in Russ.).
49. Nicol J.M., Bolat N., Bagci A., Trethowan R.T., William M., Hekimhan H., Yidirim A.F., Sahin E., Eleckcioglu H., Toktay H., Tunali B., Hede A., Taner S., Braun H.J., Payne T., Ginkel M., Keser M., Arisoy Z., Yorgancilar A., Tulek A., Erdurmus D., Buyuk O., Aydogdu M. CIMMYT and Turkey's international shuttle breeding program to develop wheat lines with fusarium crown rot and other soil borne pathogen resistances. In: *The global fusarium initiative for international collaboration*. T. Ban, J.M. Lewis, E.E. Phipps (eds.). Mexico, El Batán, 2006: 110-116.
50. Sharma S., Ghimire S.K., Niroula R.K., Ojha B.R., Thapa D.B. Marker assisted screening of Nepalese wheat genotypes and advanced lines for resistance to different races of wheat rust species. *J. Inst. Agric. Anim. Sci.*, 2015, 33-34: 165-175 (doi: 10.3126/jiaas.v33i0.20700).
51. Ishikawa G., Nakamura T., Ashida T., Saito M., Nasuda S., Endo T.R., Wu J., Matsumoto T. Localization of anchor loci representing five hundred annotated rice genes to wheat chromosomes using PLUG markers. *Theor. Appl. Genet.*, 2009, 118(3): 499-514 (doi: 10.1007/s00122-008-0916-y).
52. Salina E.A., Adonina I.G., Badaeva E.D., Kroupin P.Yu., Stasyuk A.I., Leonova I.N., Shishkina A.A., Divashuk M.G., Starikova E.V., Khuat T.M.L., Syukov V.V., Karlov G.I. *Thinopyrum intermedium* chromosome in bread wheat cultivars as a source of gene conferring resistance to fungal diseases. *Euphytica*, 2015, 204(1): 91-101 (doi: 10.1007/s10681-014-1344-5).
53. Romanov B.V., Avdeenko A.P. *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya*, 2012, 1 (in Russ.).
54. Dakouri A., McCallum B.D., Radovanovic N., Cloutier S. Molecular and phenotypic characterization of seedling and adult plant leaf rust resistance in a world wheat collection. *Mol. Breeding*, 2013, 32(3): 663-677 (doi: 10.1007/s11032-013-9899-8).
55. Gul'tyaeva E.I., Aristova M.K., Shaidayuk E.L., Mironenko N.V., Kazartsev I.A., Akhmetova A., Kosman E. *Genetika*, 2017, 53(9): 1053-1060 (doi: 10.7868/S0016675817070037) (in Russ.).