

Генетические основы устойчивости, цитогенетические и биохимические маркеры

УДК 633.1:632.4:632.938.1:631.522/.524

doi: 10.15389/agrobiology.2016.3.299us

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ СОРТОВ ОЗИМОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ (*Triticum aestivum* L.) ПО УСТОЙЧИВОСТИ К НАИБОЛЕЕ ВРЕДНОСНЫМ ВОЗБУДИТЕЛЯМ ГРИБНЫХ БОЛЕЗНЕЙ

М.И. КИСЕЛЕВА¹, Т.М. КОЛОМИЕЦ¹, Е.В. ПАХОЛКОВА¹,
Н.С. ЖЕМЧУЖИНА¹, В.В. ЛЮБИЧ²

Генетическая однородность пшеницы с неэффективными генами распецифической устойчивости к микопатогенам в сочетании с характерной для последних способностью проявлять значительную варибельность вирулентности и высокую частоту изменчивости повсеместно приводит к увеличению потерь урожая этой культуры от грибных болезней. Поэтому главный элемент в стратегии интегрированной защиты растений, направленной на снижение риска загрязнения окружающей среды фунгицидами, — это создание сортов с высокой и длительно сохраняемой устойчивостью. Обновляемый набор таких сортов, сохраняющих эффективность в различных агросистемах, при территориальном планировании их размещения в посевах позволил бы эффективнее обеспечивать защиту от микопатогенов и максимально долго поддерживать условия, не благоприятствующие распространению новых генов патогенности. Мы впервые выполнили комплексную оценку устойчивости к основным грибным патогенам у образцов разного эколого-географического и селекционного происхождения из трех коллекций — мировой коллекции ВИР (Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова, г. Санкт-Петербург), Краснодарского НИИ сельского хозяйства (КНИИСХ, юг России) и Московского НИИ сельского хозяйства «Немчиновка» (МНИИСХ, средняя полоса России). Целью исследований было изучение образцов озимой пшеницы и отбор источников и доноров устойчивости к неблагоприятным биотическим факторам, в том числе к наиболее известным и вредоносным возбудителям бурой ржавчины (*Puccinia triticina* Eriks.), стеблевой ржавчины (*P. graminis* Pers.), мучнистой росы (*Blumeria graminis* (DC.) Speer f. sp. tritici Marchal.), септориоза (*Septoria tritici* Rob. et Desm. и *Stagonospora nodorum* Berk.) из коллекций ВИР, КНИИСХ и МНИИСХ. Из 158 коллекционных сортов озимой мягкой пшеницы (по 100 растений для каждого сорта) полевую устойчивость к бурой ржавчине проявили 8,9 %, к стеблевой ржавчине — 5,1 %, к септориозу — 1,3 %. Устойчивых к мучнистой росе образцов пшеницы выявлено не было. На основании оценки всходов на устойчивость к бурой ржавчине в контролируемых условиях камер искусственного климата и взрослых растений — в инфекционном питомнике определили образцы пшеницы с возрастной и ювенильной устойчивостью. Установлены различия в поражаемости сортов озимой пшеницы украинской селекции в зависимости от зоны возделывания. Особую ценность для селекции имеют сорта с устойчивостью к двум и более патогенам. Сорта Юнона, Тая (КНИИСХ), Богданка (Белгородская обл.) проявили устойчивость к бурой и стеблевой ржавчине. Сорта Borvij, Zagrava odes'ka (Украина), Catalus (Германия) проявили признаки частичной устойчивости к бурой ржавчине и умеренную восприимчивость к септориозу. Особый интерес в качестве источников генов устойчивости к *Septoria tritici* и *Stagonospora nodorum* представляют сорта Гуппузу Gjul' 1 (Азербайджан), Catalus (Германия). Образец KS 93450 (США) сочетал признаки частичной устойчивости к бурой ржавчине, умеренную восприимчивость к септориозу и устойчивость к стеблевой ржавчине. Указанные образцы могут быть рекомендованы для дальнейшего использования в селекции на устойчивость к перечисленным возбудителям.

Ключевые слова: мягкая пшеница (*Triticum aestivum* L.), сорт, патоген, *Puccinia triticina*, *Puccinia graminis*, *Blumeria graminis*, *Septoria tritici*, *Stagonospora nodorum*, селекция, распецифическая, частичная, возрастная устойчивость.

Грибные болезни, вызываемые возбудителями бурой ржавчины (*Puccinia triticina* Eriks.), стеблевой ржавчины (*P. graminis* Pers.), мучнистой росы (*Blumeria graminis* (DC.) Speer f. sp. tritici Marchal.), септориоза (*Septoria tritici* Rob. et Desm. и *Stagonospora nodorum* Berk.), считаются наиболее вредоносными для мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.). Потери, вызываемые этими патогенами, ежегодно составляют 10-40 %, а в годы сильных эпифитотий урожай может погибнуть полностью (1, 2).

Характерная особенность перечисленных патогенов заключается в

значительной вариабельности вирулентности и высокой частоте изменчивости, что приводит к появлению и накоплению в их естественных популяциях генов вирулентности, способных преодолевать эффективность генов устойчивости у пшеницы (3-5). Интенсивному развитию возбудителей ржавчины, септориоза и мучнистой росы способствуют также их высокая репродуктивная и миграционная активность (6, 7). Появление новых агрессивных рас бурой и стеблевой ржавчины и массовое возделывание восприимчивых сортов пшеницы закономерно приводит к увеличению потерь урожая культуры (8, 9).

В России наиболее распространена и вредоносна бурая ржавчина. При этом следует отметить, что на близкородственные сорта в ареалах пшеницы приходится более половины, они генетически однотипны, а генотип местных сортов, адаптированных к неблагоприятным биотическим и абиотическим факторам, обедняется и изменяется, что повышает восприимчивость культуры к патогену (10). Так, в Нечерноземной зоне России с увеличением посевных площадей под озимым сортом Московская 39 с геном расоспецифической устойчивости *Lr1* за несколько лет частота встречаемости расы возбудителя бурой ржавчины с геном вирулентности *p1* выросла с 40 % до 100 % (11). В Западной Сибири вследствие возделывания сортов яровой пшеницы омской селекции с эффективным геном *Lr9* на больших площадях были идентифицированы расы бурой ржавчины с геном *p9* (12). Ген устойчивости *Lr19* в отечественных сортах оставался эффективным против бурой ржавчины более 40 лет, но после начала его активного использования для создания новых сортов, получивших широкое распространение в Поволжье и на Урале, появились расы ржавчины с геном вирулентности *p19*. Впервые их обнаружили в 1997 году в Саратовской области на посевах сортов пшеницы Л 503 и Л 505 (12). Расы с геном *p19* быстро распространились на посевах пшеницы в Центрально-Черноземном, Центральном, Волго-Вятском и других районах европейской части России, а в 2000-2003 годах их обнаружили в Западной и Восточной Сибири и Приморском крае (13). Во всех перечисленных случаях основной причиной потери сортами пшеницы расоспецифической устойчивости к бурой ржавчине становилось увеличение посевных площадей под сортами.

Постоянные мутационные и рекомбинационные процессы в популяциях возбудителя стеблевой ржавчины также приводят к возникновению и быстрому распространению новых агрессивных и вирулентных рас гриба, которые вызывают сильные эпифитотии на посевах зерновых культур во многих странах (14, 15). Так, раса стеблевой ржавчины пшеницы UG 99, впервые идентифицированная в 1988 году в Уганде, распространилась в Восточной и Северной Африке, Передней Азии, вызывая опустошительные эпифитотии на посевах ранее устойчивых сортов в Кении, Эфиопии, Йемене, Судане и Иране. Вирулентная и агрессивная раса UG 99 оказалась способной быстро адаптироваться к широкому спектру температурных условий в странах на разных континентах (16). В связи с появлением расы стеблевой ржавчины UG 99 в Международном центре по улучшению кукурузы и пшеницы (International Maize and Wheat Improvement Center, CIMMYT) была принята Международная программа по выявлению новых потенциально опасных рас не только стеблевой, но и других видов ржавчины, организованы международные инфекционные питомники с сортами-дифференциаторами пшеницы — маркерами по устойчивости к популяциям грибов. Отбор сортов пшеницы, устойчивых к стеблевой ржавчине, предусматривал использование в разных комбинациях генов расоспецифической устойчивости, малых генов с эффектом длительной устойчи-

ности и гена *Sr 2*, обуславливающего замедленное развитие болезни. Однако оценка сортов и селекционных образцов пшеницы из 22 стран показала, что 80 % из них были восприимчивыми к UG 99 (16).

Мучнистая роса вызывает эпифитотии на пшенице гораздо реже, чем ржавчинные грибы. Развиваясь еще до колошения, болезнь приводит не только к ухудшению налива, но и к уменьшению толщины и длины (объема) зерновки, что в конечном итоге пагубно сказывается на урожае. Мучнистая роса резко снижает устойчивость растений к засухе, ускоряет отмирание листьев, поэтому наиболее вредоносна в засушливые годы (17, 18).

При септориозе пшеницы (возбудители *Septoria tritici* Rob. et Desm. и *Stagonospora nodorum* Berk.) поражаются главным образом листья и листовые влагалища, а также репродуктивные органы. Болезнь распространена повсеместно, но доминирует и наиболее вредоносна в Северо-Западном, Волго-Вятском, Северо-Кавказском регионах, на Урале, Восточной и Западной Сибири, Приморском крае Российской Федерации, странах Балтии, Белоруссии, Казахстане, Киргизии. Эпифитотии болезни регистрируются в среднем 4 раза в 10 лет. Основная причина большой вредоносности болезни — отсутствие устойчивых сортов (19).

Таким образом, создание устойчивых форм пшеницы, сохраняющих эффективность в различных агросистемах, в последние десятилетия приобретает большое значение. В этой связи важную роль при оценке генотипов играет корректное использование искусственных инфекционных фонов, которые должны включать все разнообразие возбудителя по свойствам вирулентности и агрессивности и в то же время сохранять благоприятные условия для развития болезни. Соблюдение этих условий позволяет объективно определять характер отношений в системе хозяин—патоген и выявлять типы устойчивости растений (11, 20, 21). За последние 10 лет в инфекционном питомнике Всероссийского НИИ фитопатологии проведена оценка более 5000 сортов озимой и яровой пшеницы из мировой коллекции ВИР (Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова, г. Санкт-Петербург), СИММУТ (Мексика), NSGC (National Small Grains Collection, США), КАСИБ (Казахстанско-Сибирская сеть по улучшению яровой пшеницы, г. Омск), коллекций российских селекционных центров. Набор образцов включал сорта из стран Северной и Южной Америки, Азии, Восточной и Западной Европы, Африки и Австралии. Наиболее широко были представлены сорта из США, Канады, Мексики, Аргентины, Китая (11, 22).

Для селекции отбираются образцы с разными типами устойчивости: ювенильной, возрастной, частичной, а также с сочетанием разных типов устойчивости. Значительный интерес представляют генотипы с возрастной и частичной устойчивостью, что обуславливает продолжительную защиту от болезней (23-25). Гены возрастной устойчивости способствуют более длительному сохранению устойчивости пшеницы вследствие сокращения периода селективного давления на популяцию гриба. Кроме того, этот тип устойчивости может легко комбинироваться с устойчивостью проростков, тем самым достигается длительная устойчивость пшеницы к бурой ржавчине и другим болезням (26-28).

Следует особо отметить значение совместных исследований и обмена материалом между СИММУТ и научными учреждениями Казахстана и Западной Сибири. Так называемая «челночная селекция» позволяет вовлекать в гибридизацию перспективные источники хозяйственно ценных признаков из мирового генофонда, создавать сорта с долговременной устойчивостью к болезням и засухе, эффективнее оценивать исходный мате-

риал в контрастных условиях стран Центральной Америки (Мексика), Африки (Кения) и Евразии (Казахстан, Россия), выявляя наиболее конкурентоспособные гибридные популяции, устойчивые к широкому спектру рас стеблевой и бурой ржавчины (29, 30).

Мы впервые выполнили комплексную оценку устойчивости к основным грибным патогенам у образцов разного эколого-географического и селекционного происхождения из трех коллекций — мировой коллекции ВИР (Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова, г. Санкт-Петербург), а также коллекций Краснодарского НИИ сельского хозяйства (КНИИСХ, юг России) и Московского НИИ сельского хозяйства «Немчиновка» (МНИИСХ, средняя полоса России).

Цель работы заключалась в изучении коллекционных и селекционных образцов озимой пшеницы и отборе источников и доноров устойчивости к наиболее распространенным и вредоносным грибным патогенам.

Методика. Устойчивость 158 образцов озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.), полученных из трех коллекций, к возбудителям бурой ржавчины *Puccinia triticina* Eriks., стеблевой ржавчины *P. graminis* Pers., мучнистой росы *Blumeria graminis* (DC.) Speer f. sp. *tritici* Marchal., септориоза *Septoria tritici* Rob. et Desm. и *Stagonospora nodorum* Berk. в полевых условиях изучали в 2015 году в инфекционном питомнике (Московская обл.) (посев не менее 700 зерен/м² проводили 8 сентября 2014 года). Устойчивость сортов озимой пшеницы к мучнистой росе и стеблевой ржавчине определяли на естественном, к бурой ржавчине и септориозу — на искусственном инфекционном фоне. Стандартом по восприимчивости и накопителем бурой ржавчины и мучнистой росы в инфекционном питомнике была линия Хакасская, семенами которой весной обсеивали опытные делянки.

Инфекционным материалом бурой ржавчины служила смесь спор изолятов из природной популяции гриба (Московская обл.) с генами вирулентности *p1*, *p2a*, *p2b*, *p2c*, *p3a*, *p3ka*, *p3bg*, *p9*, *p10*, *p11*, *p14a*, *p14b*, *p15*, *p16*, *p17*, *p18*, *p19*, *p20*, *p21*, *p23*, *p25*, *p26*, *p27+31*, *p28*, *p30*, *p32*, *p33*, *p36*, *p39*, *p40*, *p46*, *pV*. В III декаде мая сорта озимой пшеницы в фазу окончания выхода в трубку—начала колошения заражали смесью спор гриба с тальком в соотношении 1:100 (нагрузка — 15 мг спор/м² посева). Заражение проводили в вечерние часы (время выпадения росы), когда относительная влажность воздуха составляла 90 % при температуре 20 °С. С 10-х сут после инокуляции посеvy осматривали один раз в 5-7 сут. Развитие болезни описывали по модифицированной шкале Кобба, учитывающей одновременно количественные (интенсивность поражения, %) и качественные (тип реакции, балл) показатели (31).

Для оценки ювенильной устойчивости к бурой ржавчине в условиях камер искусственного климата всходы в возрасте 5 сут заражали смесью патотипов местной популяции *P. triticina*. Тип реакции растений определяли на 12-е сут по шкале E.V. Mains и H.S. Jackson (32) («0», «0», «1», «2», «X» — устойчивость, «3», «4», «X+» — восприимчивость).

Наблюдения за развитием возбудителей мучнистой росы и стеблевой ржавчины вели на естественном фоне одновременно с учетом поражения бурой ржавчиной. Степень поражения мучнистой росой определяли по модифицированной шкале E.E. Saari и J.M. Prescott (33), стеблевой ржавчиной — по шкалам R.F. Peterson с соавт. (31) и R.A. McIntosh с соавт. (34).

Устойчивость к септориозу определяли в полевых условиях на искусственном инфекционном фоне, для создания которого использовали смеси агрессивных штаммов (отдельно для *Stagonospora nodorum* и *Septoria tritici*), собранных в Московской области. Суспензию спор *S. nodorum* го-

товили из расчета 10^6 конидий/мл, *S. tritici* — 10^7 конидий/мл. Инокулюм наносили на растения пшеницы ручным опрыскивателем (100 мл/м^2). Инокуляцию осуществляли в два этапа (21 мая — заражение *Septoria tritici*, 9 июня — *Stagonospora nodorum*). Степень поражения септориозом определяли по шкале Е.Е. Saari и J.M. Prescott (33). С 10-х сут после инокуляции учеты проводили через каждые 5-7 сут.

Оценку хозяйственно ценных признаков и устойчивости к болезням в условиях питомника Уманского государственного университета (Украина) проводили в 2011-2012 годах.

Интенсивность поражения определяли не менее чем для 100 растений сорта. Статистическую обработку данных по урожайности с использованием НСР₀₅ выполняли в программе Microsoft Excel.

Результаты. Перезимовка тестируемых образцов прошла удовлетворительно, несмотря на частые оттепели в весенне-зимний период. Инокуляцию возбудителем бурой ржавчины провели в III декаде мая, но первые признаки поражения появились на восприимчивых сортах только в III декаде июня. Возможно, это объяснялось низкой относительной влажностью воздуха (54 % против средней нормы по декаде 69 %) и отсутствием осадков (0 мм против 22,0 мм) в конце мая—начале июня.

Со II декады июня погода благоприятствовала развитию инфекции на растениях. Количество выпавших осадков во II и III декадах июня превысило средние многолетние показатели (соответственно 40,1 и 50,7 мм при норме 21,7 и 24,3 мм). Во II и III декадах июня относительная влажность воздуха практически соответствовала норме (62 и 73 %), а температуры (16,9 и 18,1 °С при норме 16,2 и 17,1 °С) были благоприятными для развития гриба. Первые признаки заражения отметили на листьях нижних ярусов у растений сорта Хакасская 20 июня в фазу цветения (интенсивность поражения листьев 10-15 %). На некоторых образцах признаки поражения *P. triticina* отмечали через 4 сут (интенсивность поражения — 5-40 %), а у сорта Хакасская с 20 по 24 июня она выросла с 15 до 60 %.

В I декаде июля инфекция приобрела массовый характер. На сорте Хакасская она достигла максимума 1 июля, на других сортах — 8 июля (фаза молочно-восковой спелости), то есть от появления первых признаков до максимального поражения прошло 2 нед. Образцы озимой пшеницы из изученных коллекций значительно различались по типам устойчивости к патогену (табл. 1), причем большинство сортов проявили восприимчивость при интенсивности поражения листьев 60-100 %.

1. Характеристика сортов озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) из изученных коллекций по типам устойчивости и интенсивности поражения возбудителем бурой ржавчины (*Puccinia triticina* Eriks.) (на 8 июля 2015 года; инфекционный питомник, искусственный фон, Московская обл.)

Коллекция	Число образцов	Устойчивый тип		Умеренный тип		Восприимчивый тип	
		с поражением 0-10 %		с поражением 25-40 %		с поражением 60-100 %	
		всего	доля, %	всего	доля, %	всего	доля, %
ВИР	110	4	3,6	16	14,4	90	82,0
КНИИСХ	34	10	29,4	11	32,4	13	38,2
МНИИСХ	14	0	0	3	21,4	11	78,6
Всего	158	14	8,9	30	18,9	114	72,2

Примечание. Изучены коллекции Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР, г. Санкт-Петербург), Краснодарского НИИ сельского хозяйства (КНИИСХ) и Московского НИИ сельского хозяйства «Немчиновка» (МНИИСХ).

К устойчивым относились сорта озимой пшеницы Айвина, Батько, Лига 1, Краля, Зимница, Зитра, Юнона, Таня, Творец, Фишт из коллекции КНИИСХ, где образцы этого типа наиболее многочисленны. Есть основание полагать, что эти сорта обладали расоспецифической устойчиво-

стью к бурой ржавчине, так как не проявляли признаков поражения ни в камере искусственного климата в фазу всходов, ни при вегетации в поле (табл. 2). В коллекции ВИР сорта KS 96 WOKC39 (Канада), Богданка (Белгородская обл.), Uzhynok (Украина) обладали расоспецифической, Batis (Германия) — возрастной устойчивостью (проявил умеренную восприимчивость к бурой ржавчине в фазу всходов, но был устойчивым на стадии появления флагового листа в полевых условиях) (см. табл. 2).

У образцов с умеренным типом поражения (всего 30, или от 14,4 до 32,4 % коллекций) развитие болезни было замедленным (к концу вегетации интенсивность поражения не превышала 25-40 %).

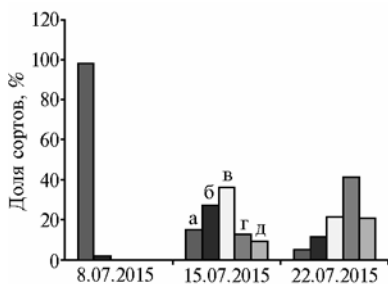
2. Характеристика некоторых изученных сортов озимой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) разного происхождения по устойчивости к бурой ржавчине (БР), стеблевой ржавчине (СР) и мучнистой росе (МР)

Сорт (номер по каталогу ВИР)	Разновидность	Происхождение	БР			МР	СР
			реакция всходов, балл ¹	интенсивность поражения флагового листа, % ²	тип	интенсивность поражения, %	
Айвина	Мягкая	КНИИСХ	0; 1	0	С	40	10
Батько	Мягкая	КНИИСХ	0; 1	0	С	40	10
Бригада	Мягкая	КНИИСХ	X+	25	Ч	40	10
Лига 1	Мягкая	КНИИСХ	0; 1	0	С	40	23
Зимница	Мягкая	КНИИСХ	0; 1	0	С	40	40
Зитра	Мягкая	КНИИСХ	0; 1	0	С	40	10
Крала	Мягкая	КНИИСХ	0; 1	0	С	40	40
Таня	Мягкая	КНИИСХ	0; 1	0	С	40	0
Творец	Мягкая	КНИИСХ	0; 1	0	С	40	10
Фишт	Мягкая	КНИИСХ	0; 1	0	С	20	25
Юмпа	Мягкая	КНИИСХ	X+	25	Ч	40	40
Юнона	Мягкая	КНИИСХ	0; 1	0	С	40	0
Память	Мягкая	КНИИСХ	X+	40	Ч	40	80
Этнос	Мягкая	КНИИСХ	X+	25	Ч	60	25
Васса	Мягкая	КНИИСХ	3, 4	25	Ч	60	10
Восторг	Мягкая	КНИИСХ	3, 4	25	Ч	40	25
Дмитрий	Мягкая	КНИИСХ	3, 4	40	Ч	20	60
Нота	Мягкая	КНИИСХ	3, 4	40	Ч	40	10
Прогон	Мягкая	КНИИСХ	X+	25	Ч	40	80
Сила	Мягкая	КНИИСХ	3, 4	25	Ч	40	80
Табор	Мягкая	КНИИСХ	3, 4	40	Ч	40	40
Афина	Мягкая	КНИИСХ	4	60	ВС	40	0
Intrada (к-65397)	<i>graecum</i>	США	1, 2	40	Ч	40	10
KS 96 WOKC39 (к-65393)	<i>leniginum</i>	Канада	0; 1	0	С	40	10
Богданка (к-65078)	<i>erythrosperrum</i>	Белгородская обл.	; 1, 2	0	С	40	0
Uzhynok (к-60517)	<i>erythrosperrum</i>	Украина	; 1-	0	С	60	40
Batis (к-65428)	<i>lutescens</i>	Германия	3	10	В	20	10
Macllyarka (к-65358)	<i>lutescens</i>	Украина	2, 3	40	Ч	20	10
Odes'ka 200 (к-65366)	<i>erythrosperrum</i>	Украина	3, 4	40	Ч	20	10
Amigo (к-65405)	<i>erythrosperrum</i>	США	3, 4	25	Ч	60	25
Yumar (к-65400)	<i>ferrugineum</i>	США	3, 4	25	Ч	40	10
Ugur (к-65418)	<i>lutescens</i>	Азербайджан	3	25	Ч	40	10
Дон 95 (к-64622)	<i>lutescens</i>	Ростовская обл.	X+	10	Ч	40	10
Kalita (к-65071)	<i>erythrosperrum</i>	Украина	4	40	Ч	40	25
Akord (к-65296)	<i>lutescens</i>	Украина	3, 4	25	Ч	40	40
Borvij (к-65298)	<i>erythrosperrum</i>	Украина	X+	40	Ч	40	60
Vidrada (к-65299)	<i>erythrosperrum</i>	Украина	X+	40	Ч	40	60
Zagrava odes'ka (к-65304)	<i>erythrosperrum</i>	Украина	3	40	Ч	40	60
Catalus (к-65324)	<i>lutescens</i>	Германия	3, 4	25	Ч	40	10
Perfect (к-65326)	<i>lutescens</i>	Германия	3, 4	25	Ч	40	40
Samurai (к-65328)	<i>lutescens</i>	Германия	3, 4	40	Ч	60	0
Emmit (к-65330)	<i>lutescens</i>	Германия	3, 4	25	Ч	40	0
Донщина	Нет данных	Украина	3, 4	40	Ч	60	40
Snizhana	Нет данных	Украина	3, 4	40	Ч	40	0
KS 93450	Нет данных	США	3, 4	40	Ч	40	0

Примечание. ВИР — Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (г. Санкт-Петербург); 1 — камера искусственного климата, 2 — полевые условия (инфекционный питомник Всероссийского НИИ фитопатологии, 2015 год). Балльная оценка по шкале Е.В. Mains, H.S. Jackson (см. раздел «Методика»). С — специфическая, Ч — частичная, В — возрастная устойчивость; ВС — восприимчивый тип.

В I декаде июля средняя температура воздуха составила 19,4 °С при

норме 17,8 °С, что способствовало появлению стеблевой ржавчины. Первые признаки поражения отмечали 8 июля (фаза восковой спелости) на сортах Ермак и Зарница, а также Хакасская (редкие, мелкие, незрелые пустулы гриба на нижних частях стеблей). Позднее (15 и 22 июля) число сортов, пораженных стеблевой ржавчиной, увеличилось (рис.). Одновременно возросла интенсивность поражения растений (на дату последнего учета растения сортов Ермак и Зарница были поражены на 100 %). Колонии гриба заселили стебли, листья, активно развивались даже на колосьях. Из-за естественной гибели растений дальнейший учет был нецелесообразен.



Динамика распределения 158 изученных образцов озимой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) по проявлению иммунитета (а), устойчивости (б), умеренной устойчивости (в), умеренной восприимчивости (г) и восприимчивости (д) к стеблевой ржавчине (инфекционный питомник, Московская обл.).

Таким образом, устойчивость к стеблевой ржавчине в полевых условиях (2015 год) проявили восемь сортов озимой мягкой пшеницы: Афина, Юнона, Таня (КНИИСХ), Богданка (Белгородская обл.), Snizhana (Украина), Samurai, Emmitt (Германия), KS 93450 (США) (см. табл. 2).

Появлению мучнистой росы на посевах озимой мягкой пшеницы к середине III декады июня благоприятствовали обильные осадки. Первые признаки болезни наблюдали на листьях нижних ярусов, а к I декаде июля интенсивность развития гриба на флаговых листьях у всех образцов достигла 40-80 % (на некоторых болезнях фиксировали на стеблях и колосьях). Сильное развитие ржавчинных грибов и естественное отмирание листьев по мере созревания зерна затрудняли дальнейшие учеты.

Погода была благоприятной и для развития септориоза. Растения инокулировали патогенами отдельно с разницей 20 сут — в фазы, когда они наиболее уязвимы соответственно для *Septoria tritici* и *Stagonosporum nodorum* (выход в трубку и колошение), оценивая устойчивость по совокупному поражению (поскольку указанные виды естественно сосуществуют на посевах и инокулом представлял собой смесь местных изолятов, это, по нашему мнению, обеспечивало соответствие фона инфекции естественному). Сильное (до 80 %) поражение *Septoria tritici* на листьях нижних ярусов выявили уже в фазу колошения (10 июня), максимальное — в фазу цветения (III декада июня). На флаговых листьях оно проявилось примерно на половине тестируемых сортов при интенсивности поражения 5-40 %. После заражения изолятами *Stagonosporum nodorum* по колосу (9 июня) проявление болезни отмечали только на флаговых листьях и колосьях. Первые незначительные признаки развития *Septoria* spp. становились заметными на колосьях у некоторых сортов пшеницы в I декаде июля. Максимальную интенсивность поражения флаговых листьев отмечали 8 июля (80-100 %), колосьев — 27 июля (65 %). Большинство сортов озимой пшеницы из разных генетических коллекций проявили восприимчивость и сильную восприимчивость к септориозу (площадь поражения на листьях достигала 65-100 %). Слабую восприимчивость продемонстрировали сорта Carifen (Чили) и Gyrgyz Gjul' 1 (Азербайджан).

Отметим, что устойчивость к септориозу у сортов более четко дифференцировалась только по поражению колоса (табл. 3). Из 108 сортов из коллекции ВИР лишь у 12 его не наблюдали. Сорта Gyrgyz Gjul' 1 (Азербайджан) и Catalus (Германия) представляют особый интерес как источники генов устойчивости к септориозу. Слабо поражались септориозом

сорта Hospodynja, Borvij, Vil'shana, Epokha odes'ka, Zagrava odes'ka, Sagajdak, Актонівка (Украина), Carifen (Чили), Finch, KS 93450 (США).

3. Характеристика коллекций сортов озимой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) по устойчивости к септориозу (оценка по колосу, инфекционный питомник Всероссийского НИИ фитопатологии, 2015 год)

Коллекция	Число образцов	R		M		S		SS	
		всего	доля, %	всего	доля, %	всего	доля, %	всего	доля, %
ВИР	108	2	1,9	10	9,3	89	82,4	7	6,4
КНИИСХ, МНИИСХ	42	0	0	0	0	35	83,3	7	16,7
Всего	150	2	1,3	10	6,7	124	82,7	14	9,3

Примечание. Изучены коллекции Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР, г. Санкт-Петербург), Краснодарского НИИ сельского хозяйства (КНИИСХ) и Московского НИИ сельского хозяйства «Немчиновка» (МНИИСХ). R — устойчивый, M — умеренно восприимчивый, S — восприимчивый и SS — высоковосприимчивый.

4. Урожайность образцов озимой пшеницы украинской селекции (питомник Уманского государственного университета садоводства, Украина)

Номер по каталогу ВИР	Сорт	Разновидность	Урожайность, ц/га	
			2011 год	2012 год
к-65342	Remeslivna	<i>lutescens</i>	62,1	65,3
к-65344	Demetra	<i>lutescens</i>	63,2	73,7
к-65346	Bagira	<i>lutescens</i>	97,3	95,7
к-65347	Podolyanka	<i>lutescens</i>	91,2	84,1
к-65350	Khurtovyna	<i>erythrosperrum</i>	72,4	76,9
к-65363	Hospodynja	<i>erythrosperrum</i>	88,7	92,3
к-65364	Zustrich	<i>erythrosperrum</i>	60,1	62,7
к-65367	Syrena	<i>erythrosperrum</i>	89,1	84,2
к-65071	Kalita	<i>erythrosperrum</i>	77,5	83,6
к-63297	Barvina	<i>erythrosperrum</i>	79,8	84,3
к-65298	Borvij	<i>erythrosperrum</i>	72,4	70,5
к-65299	Vidrada	<i>erythrosperrum</i>	79,4	76,0
к-65300	Vil'shana	<i>erythrosperrum</i>	73,7	68,0
к-65301	Gerta	<i>lutescens</i>	63,7	60,2
к-65302	Epokha odes'ka	<i>erythrosperrum</i>	77,5	75,1
к-65304	Zagrava odes'ka	<i>erythrosperrum</i>	70,3	68,6
к-65305	Istyna odes'ka	<i>lutescens</i>	100,1	95,6
к-65308	Myroniv's'ka storichna	<i>lutescens</i>	101,2	97,8
к-65309	Naysel	<i>erythrosperrum</i>	109,9	110,8
к-65311	Pochayivka	<i>erythrosperrum</i>	96,0	93,4
к-65313	Roksolana	<i>erythrosperrum</i>	80,3	78,9
к-65314	Sagajdak	<i>erythrosperrum</i>	94,7	91,4
к-65315	Sydor Kovpak	<i>erythrosperrum</i>	86,5	80,6
к-65316	Slavna	<i>erythrosperrum</i>	110,2	108,9
к-60517	Uzhynok	<i>erythrosperrum</i>	110,8	109,4
к-65320	Khorevytsya	<i>ferrugineum</i>	97,8	102,5
к-65321	Yaroslavna	<i>lutescens</i>	92,2	89,7
НСР ₀₅			10,1	13,6

Примечание. ВИР — Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (г. Санкт-Петербург).

Как оказалось, среди отобранных нами источников и доноров устойчивости озимой пшеницы к болезням более 25 % — сорта украинской селекции. В этой связи интересно сравнить полученные данные с результатами изучения устойчивости и хозяйственно ценных признаков таких сортов в условиях питомника Уманского государственного университета садоводства (Украина) (табл. 4). Сорта, адаптированные к возделыванию в условиях лесостепи Правобережной Украины, характеризовались высокой и достаточно стабильной урожайностью. В период вегетации на естественном инфекционном фоне на растениях фиксировали развитие инфекций, однако проявление бурой ржавчины в оба года исследований было незначительным (немногочисленные пустулы в конце фазы молочной спелости зерна). Развитие *Septoria tritici* наблюдали только на листьях в фазу кушения, но в фазу выхода растений в трубку, колошения и молочной спелости симптомов поражения не отмечали. Тем не менее, в Московской области степень поражения этих сор-

тов оказалась высокой — вероятно, вследствие различий агроклиматических условий, погодных факторов, влияющих на сроки развития у грибов и смену фаз у растений, а также наборов генов вирулентности в популяциях *Puccinia triticina* и *Septoria tritici* в Нечерноземье и в Украине.

О связи между чувствительностью сорта пшеницы и потенциалом вирулентности возбудителя бурой ржавчины сообщают многие исследователи (8, 12, 13, 35–37). Из 20 моногенных по устойчивости линий пшеницы только 11 (с генами *Lr2a*, *Lr3ka*, *Lr9*, *Lr11*, *Lr14b*, *Lr16*, *Lr18*, *Lr20*, *Lr24*, *Lr26*, *Lr28*) не поражались украинской популяцией патогена, а остальные (с генами *Lr1*, *Lr2c*, *Lr3a*, *Lr3bg*, *Lr10*, *Lr14a*, *Lr17*, *Lr30*, *LrB*) оказались восприимчивыми (35). Гены этих 9 линий-тестеров не используются в селекции на устойчивость (20, 22). Комплементарные им гены вирулентности патогена в России, на Украине и в по всему миру встречаются с частотой 80–100 %. В Центральной России степень проявления устойчивости изменялась: линии пшеницы с генами *Lr2a*, *Lr26* и *Lr28* поражались изолятами *P. triticina* с частотой 7–28 %, а линии *Lr3ka*, *Lr11*, *Lr14b*, *Lr16*, *Lr18* — с частотой 71–100 % (13, 38). Мы в инфекционном питомнике использовали популяцию возбудителя более чем с 30 генами вирулентности, и восприимчивость сортов озимой пшеницы украинской селекции могла быть обусловлена геном, комплементарным гену вирулентности в искусственной популяции гриба.

Итак, на искусственном и естественном инфекционном фоне выявлены 13 сортов озимой пшеницы с расоспецифической, 30 — с частичной и 1 — с возрастной устойчивостью к бурой ржавчине, 8 устойчивых к стеблевой ржавчине и 12 — к септориозу. Особое значение имеют сорта с устойчивостью к двум и более патогенам. Сорта Юнона, Таня (Краснодарский НИИ сельского хозяйства), Богданка (Белгородская обл.) проявили устойчивость к бурой и стеблевой ржавчине. Сорта Vorvij, Zagrava odes'ka (Украина), Catalus (Германия) обладали частичной устойчивостью к бурой ржавчине и умеренной восприимчивостью к септориозу. Образец KS 93450 (США) сочетал признаки частичной устойчивости к бурой ржавчине, умеренную восприимчивость к септориозу и устойчивость к стеблевой ржавчине. Указанные образцы могут быть рекомендованы для дальнейшего использования в селекции на устойчивость к этим возбудителям.

¹ФГБНУ Всероссийский НИИ фитопатологии,
143050 Россия, Московская обл., Одинцовский р-н,
пос. Большие Вяземы, ул. Институт, вл. 5,
e-mail: kiseleva@vniif.ru, kolomiets@vniif.ru, pakholkova@vniif.ru,
zhemch@mail.ru;

²Уманський національний університет садівництва,
вул. Інститутська, 1, м. Умань, Черкаська обл., Україна 20305,
e-mail: lyubichv@gmail.com

Поступила в редакцию
26 февраля 2016 года

Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology], 2016, V. 51, № 3, pp. 299–309

THE DIFFERENTIATION OF WINTER WHEAT (*Triticum aestivum* L.) CULTIVARS FOR RESISTANCE TO THE MOST HARMFUL FUNGAL PATHOGENS

M.I. Kiseleva¹, T.M. Kolomiets¹, E.V. Pakholkova¹, N.S. Zhemchuzhina¹, V.V. Lubich²

¹All-Russian Research Institute of Phytopathology, Federal Agency of Scientific Organizations, 5, ul. Institute, pos. Bol'shie Vyazemy, Odintsovskii Region, Moscow Province, 143050 Russia, e-mail kiseleva@vniif.ru, kolomiets@vniif.ru, pakholkova@vniif.ru, zhemch@mail.ru;

²Uman State University of Horticulture, vul. Institut'ska, 1, Uman, Cherkaska obl., Ukraine 20305, e-mail lyubichv@gmail.com

Received February 26, 2016

doi: 10.15389/agrobiol.2016.3.299eng

Abstract

Genetic homogeneity of wheat crops possessing inefficient resistance genes, together with

large variability in the mycopathogen virulence result in increasing losses of the harvest from fungal diseases worldwide. Therefore, the persistent long-term resistance varieties are the main element in the strategy of integrated plant protection aimed at reducing risk of environmental pollution by fungicides. Updating the set of such varieties preserving efficiency in different agricultural systems, the regional planning of their placement in crops would be more effective to provide protection against mycopathogens and to constrict the spread of new virulence genes. We first performed a comprehensive assessment of resistance to major fungal pathogens for winter wheat varieties of different ecogeographical and breeding origin from the VIR World Collection (N. I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg), the collections of Krasnodar Research Institute of Agriculture (KNIISH, South of Russia) and Nemchinovka Moscow Research Institute of Agriculture (MRIA, Central Russia). The goal was to select the donors of resistance to adverse biotic factors, including the most harmful diseases: brown rust (*Puccinia triticina* Eriks.), stem rust (*P. graminis* Pers.), powdery mildew (*Blumeria graminis* (DC.) Speer f. sp. *tritici* Marchal.), Septoria (*Septoria tritici* Rob. et Desm. and *Stagonospora nodorum* Berk.) from the collections of VIR, KNIISH and MRJA. Among 158 winter wheat cultivars the field resistance to leaf rust has been showed in 8.9 %, to stem rust in 5.1 %, and to *Septoria* spp. in 1.3 %. No wheat cultivars were resistant to powdery mildew. Evaluation of wheat seedling resistance to leaf rust in a climatic chambers allowed to identify samples with adult and race-specific resistance. The Ukrainian varieties differed geographically in resistance to the leaf rust. The varieties resistant to two or more pathogens were the most important. Cultivars Junona, Tanya (KNIISH), Bogdanka (derived from Belgorod region.) have been possessed the resistance to leaf and stem rust. Cultivars Borvij, Zagrava odes'ka (Ukraine), Catalus (Germany) were partial resistant to leaf rust and moderate susceptible to *Septoria* spp. Cultivars Gyrgyzy Gjul' 1 (Azerbaijan), Catalus (Germany) were important due to their combined resistance to *Septoria tritici* and *Stagonospora nodorum*. KS 93450 (USA) has combined partial resistance to leaf rust, moderate susceptibility to *Septoria* spp. and stem rust resistance. These samples can be further used in breeding.

Keywords: winter wheat, *Triticum aestivum* L., cultivar, pathogen, *Puccinia triticina*, *Puccinia graminis*, *Blumeria graminis*, *Septoria tritici*, *Stagonospora nodorum*, selection, race-specific, partial, adult plant resistance.

REFERENCES

- Sanin S.S. *Zashchita i karantin rastenii*, 2010, 5: 22-24 (in Russ.).
- Sanin S.S., Nazarova L.N., Strizhekozin Yu.A., Korneva L.G., Zhokhova T.P., Polyakova T.M., Koporova T.I. *Zashchita i karantin rastenii*, 2010, 2: 69-80 (in Russ.).
- Novozhilov K.V., Zakharenko V.A. *Urovni i tendentsii izmeneniya vidovogo sostava i vnutripopulyatsionnoi struktury, arealy kompleksov vrednykh i poleznykh organizmov i prognoz opasnykh fitosanitarnykh situatsii po zonam strany* [Levels and trends in changes of species composition and intra-population structure, the areas of harmful and useful organisms' complexes and regional forecast of dangerous phytosanitary]. St. Petersburg, 2000 (in Russ.).
- Nelson R.R. Genetics of horizontal resistance to plant diseases. *Ann. Rev. Phytopathol.*, 1978, 16: 359-378 (doi: 10.1146/annurev.py.16.090178.002043).
- Park R.F., Jahoor A., Felsenstein F.G. Population structure of *Puccinia recondita* in Western Europe during 1995, as assessed by variability in pathogenicity and molecular markers. *J. Phytopathol.*, 2000, 148: 169-179 (doi: 10.1046/j.1439-0434.2000.00458.x).
- Smirnova L.A., Zhemchuzhina A.I., Babayants L.T., Kuptsova V.P. *Selektsiya i semenovodstvo*, 1991, 5: 2-4 (in Russ.).
- Odintsova I.G., Shelomova L.F. *Trudy po prikladnoi botanike, genetike i selektsii*, 1977, 58(3): 41-44 (in Russ.).
- Kosman E., Ben-Yehuda P., Manisterski J. Diversity of virulence phenotypes among annual populations of wheat leaf rust in Israel from 1993 to 2008. *Plant Pathol.*, 2014, 63: 563-571 (doi: 10.1111/ppa.12117).
- Long D.L., Leonard K.T., Roberts J.J. Virulence and diversity of wheat leaf rust in United States in 1993 to 1995. *Plant Dis.*, 1998, 82(12): 1391-1400 (doi: 10.1094/PDIS.1998.82.12.1391).
- Martynov S.P., Dobrotvorskaya T.V., Pukhal'skii V.A. *Genetika*, 2006, 42(10): 1359-1370 (in Russ.).
- Kovalenko E.D., Kolomiets T.M., Kiseleva M.I., Zhemchuzhina A.I., Smirnova L.A., Shcherbik A.A. *Metody otsenki i otbora iskhodnogo materiala pri sozdanii sortov pshenitsy ustoychivyykh k buroi rzhavchine* [Methods of evaluation and selection of the parental forms to create wheat varieties resistant to leaf rust]. Moscow, 2012: 1-93 (in Russ.).
- Markelova T.S. *Agro XXI*, 2007, 4-6: 37-39 (in Russ.).
- Kovalenko E.D., Zhemchuzhina A.I., Kiseleva M.I., Kolomiets T.M., Lapochkina I.F., Khudokormova Zh.N., Bokkel'man Kh. *Materialy Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii, posvyashchennoi 125-letiyu so dnya rozhdeniya N.I. Vavilova* [Proc. Int. Conf. dedicated to 125 anniversary of N.I. Vavilov]. St. Petersburg, 2012: 69-74 (in Russ.).

14. Singh R.P., Huerta-Espino J., William H.M. Genetics and breeding for durable resistance to leaf and stripe rusts in wheat. *Turk. J. Agric. For.*, 2005, 29: 121-127.
15. Lekomtseva S.N., Volkova V.T., Zaitseva L.G., Skolotneva E.S., Chaika M.N. *Mikologiya i fitopatologiya*, 2007, 41(6): 554-563 (in Russ.).
16. Singh R., Hodson D., Jin Y., Huerta-Espino J., Kinyua M., Wanyera R., Njau P., Ward R. Current status, likely migration and strategies to mitigate the threat to wheat production from race Ug99 (TTKS) of stem rust pathogen. *CAB Reviews: Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources*, 2006, 1: 54.
17. Bennett A.G.A. Resistance to powdery mildew in wheat: a review of its use in culture and breeding programs. *Plant Pathol.*, 1984, 33: 279-300 (doi: 10.1111/j.1365-3059.1984.tb01324.x).
18. Zeller F.J., Hsam S.L.K. Progress in breeding for resistance to powdery mildew in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Proc. 9th Int. Wheat Genet. Symp.* University Extension Press, University of Saskatchewan, Saskatoon, Canada, 1998: 178-181.
19. McCartney C.A., Brule-Babel A.L., Lamari L. Inheritance of race-specific resistance to *Mycosphaerella graminicola* in wheat. *Phytopathology*, 2002, 92: 138-144 (doi: org/10.1094/PHYTO.2002.92.2.138).
20. Kovalenko E.D., Kiseleva M.I., Kolomiets T.M., Zhemchuzhina A.I. *Materialy 6-i Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii «Biologicheskaya zashchita rastenii kak osnova ekologicheskogo zemledeliya i fitosanitarnoi stabilizatsii agroekosistem»* [Proc. 6th Int. Conf. «Biocontrol in plant protection as the basic approach in ecological agriculture and phytosanitary agroecosystem stabilization»]. Krasnodar, 2010: 594-596 (in Russ.).
21. Kolmer J.A. Genetics of resistance to wheat leaf rust. *Annu. Rev. Phytopatol.*, 1996, 34: 435-455.
22. Kovalenko E.D., Zhemchuzhina A.I., Kiseleva M.I., Kolomiets T.M., Shcherbik A.A. *Zashchita i karantin rastenii*, 2012, 9: 19-22 (in Russ.).
23. Kolmer J.A., Liu J.Q. Virulence and molecular polymorphism in international collections of the wheat leaf rust fungus *Puccinia triticina*. *Phytopathology*, 2000, 90: 427-436 (doi: 10.1094/PHYTO.2000.90.4.427).
24. German S.E., Kolmer J.A. Leaf rust resistance in selected Uruguayan common wheat cultivars with early maturity. *Crop Sci.*, 2012, 52: 601-608 (doi: 10.2135/cropsci2011.06.0335).
25. Kolmer J.A. Virulence in *Puccinia recondite* f. sp. *tritici* isolates from Canada to genes for adult plant resistance to wheat leaf rust. *Plant Dis.*, 1997, 81(3): 267-271.
26. Huerta-Espino J., Singh R.P. Effect of leaf rust resistance gene *Lr34* on components of slow rusting at seven growth stages in wheat. *Euphytica*, 2003, 129: 371-376.
27. German S.E., Kolmer J.A. Effect of gene *Lr34* in enhancement of resistance to leaf rust of wheat. *Theor. Appl. Genet.*, 1992, 84: 97-105 (doi: 10.1007/BF00223987).
28. Singh D., Park R.F., McIntosh R.A. Genetic relationship between the adult plant resistance gene *Lr12* and complementary gene *Lr31* for seedling resistance to leaf rust in common wheat. *Plant Pathol.*, 1999, 48(5): 567-573 (doi: 10.1046/j.1365-3059.1999.00391.x).
29. Tretovan R., Morgunov A., Zelenskii Yu., Lage Ya. *Chelnochnaya selektsiya mezhdru Meksikoi i Kazakhstanom: rezul'taty, podrobnosti, perspektivy* [Mexico—Kazakhstan «shuttle breeding»: results, details, perspective]. Almaty, 2006: 23-27 (in Russ.).
30. Shamanin V.P., Morgunov A.I., Manes Ya., Zelenskii Yu.I., Chursin A.S., Levshunov M.A., Pototskaya I.V., Likhenko I.E., Man'ko T.A., Karakoz I.I., Tabachenko A.V., Petukhovskii S.L. *Vavilovskii zhurnal genetiki i selektsii*, 2012, 16(1): 21-32 (in Russ.).
31. Peterson R.F., Campbell A.B., Hannah A.E. A diagrammatic scale for estimating rust intensity of leaves and stem of cereals. *Can. J. Res. Sect.*, 1948, 26: 496-500.
32. Mains E.B., Jackson H.S. Physiologic specialization in the leaf rust of wheat, *Puccinia triticea* Erikss. *Phytopathology*, 1926, 16: 89-120.
33. Saari E.E., Prescott J.M. *World distribution in relation to economic losses. The cereal rusts: diseases, distribution, epidemiology, and control*. Academic Press, Orlando, FL, USA, 1985: 259-298.
34. McIntosh R.A., Wellings C.R., Park R.F. Wheat rusts. In: *Atlas of resistance genes*. CSIRO, Australia, 1995: 29-82.
35. Kolmer J.A., Hanzalova A., Goyeau H., Bayles R., Morgunov A. Genetic differentiation of the wheat leaf rust fungus *Puccinia triticina* in Europe. *Plant Pathol.*, 2013, 62(1): 21-31 (doi: 10.1111/j.1365-3059.2012.02626.x).
36. Hanzalova A., Huzar J., Bartos P., Herzova E. Occurrence of wheat leaf rust (*Puccinia triticina*) races and virulence changes in Slovakia in 1994 to 2004. *Biologia*, 2008, 63(2): 171-174.
37. Kolmer J.A. Physiologic specialization of *Puccinia triticina* in Canada in 1998. *Plant Dis.*, 2001, 85(2): 155-158 (doi: 10.1094/PDIS.2001.85.2.155).
38. Kovalenko E.D., Zhemchuzhina A.I., Kryateva N.N. *Agro XXI*, 2000, 4: 14-15 (in Russ.).