

## ИДЕНТИФИКАЦИЯ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ЛОКУСОВ, АССОЦИИРОВАННЫХ С УСТОЙЧИВОСТЬЮ ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ (*T. aestivum* L.) К МУЧНИСТОЙ РОСЕ

© 2019 г. И. Н. Леонова\*

Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения  
Российской академии наук, Новосибирск, 630090 Россия

\*e-mail: leonova@bionet.nsc.ru

Поступила в редакцию 05.04.2019 г.

После доработки 13.05.2019 г.

Принята к публикации 29.05.2019 г.

Мучнистая роса, вызываемая грибным патогеном *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* (*Bgt*), является одним из вредоносных заболеваний мягкой пшеницы *T. aestivum* L. Выращивание сортов, характеризующихся генетической устойчивостью, – один из эффективных и экологически важных способов защиты от патогена. В работе было изучено генетическое разнообразие российских сортов яровой мягкой пшеницы по локусам устойчивости к мучнистой росе. Результаты фитопатологического скрининга 97 сортов показали, что не более 10% изученных образцов характеризуются низкой восприимчивостью к популяции *Bgt*, специфичной для региона Западной Сибири. С помощью ассоциативного картирования, выполненного на основании данных генотипирования маркерами SNP и фитопатологической оценки в течение трех полевых сезонов, были идентифицированы восемь локусов в хромосомах 1AL, 1DS, 2BL, 5AS, 5DS, 6AL, 6DL и 7AL. Высокий вклад в фенотипическое проявление признака установлен для генетических факторов, локализованных в хромосомах 5AS, 6AL и 6DL. В длинном плече хромосомы 6D картирован ген *Pm6Ai=2*, интродуцированный от пырея *Thinopyrum intermedium*, который обеспечивает эффективную защиту сортов от возбудителя мучнистой росы. На основании сравнительного анализа хромосомной локализации известных генов устойчивости и локусов, картированных в настоящей работе, было сделано предположение, что QTLs в хромосомах 1DS, 5AS, 6AL являются новыми, ранее неописанными локусами резистентности. Полученные результаты могут быть использованы для разработки молекулярных маркеров и отбора источников генетических локусов, определяющих устойчивость мягкой пшеницы к *Bgt*.

**Ключевые слова:** мягкая пшеница, мучнистая роса, гены *Pm*, ассоциативное картирование, GWAS, *Bgt*.

**DOI:** 10.1134/S0016675819110080

Мягкая пшеница (*T. aestivum* L.) является наиболее важной продовольственной культурой во всем мире и одним из основных источников белка и углеводов. Урожайность мягкой пшеницы в значительной степени зависит от устойчивости сортов к болезням. Мучнистая роса, вызываемая грибным патогеном *Blumeria graminis* (DC.) Speer f. sp. *tritici* Marchal (*Bgt*), входит в группу наиболее вредоносных болезней и встречается во всех регионах выращивания, включая Россию, Европу, Северную и Южную Америку, Австралию и Китай [1, 2]. По сравнению с другими грибными заболеваниями мучнистая роса появляется значительно раньше, влияет на фотосинтетическую активность листовой пластины, уменьшает размер зерна, что приводит к существенному снижению продуктивности.

До недавнего времени созданию сортов с генетической устойчивостью к мучнистой росе уделя-

лось меньше внимания по сравнению с устойчивостью к бурой и стеблевой ржавчине. Однако в последние годы наблюдается значительное повышение вредоносности патогена, симптомы заболевания которым регистрируются в регионах с менее увлажненным климатом [3, 4]. Поэтому проблема поиска источников генетических факторов, определяющих устойчивость к *Bgt*, становится все более актуальной.

В настоящее время в геном мягкой пшеницы перенесено более 80 генов ювенильной и возрастной устойчивости к мучнистой росе (символ *Pm*), более половины из которых имеют чужеродное происхождение [5]. Для генов *Pm1*, *Pm2*, *Pm3*, *Pm4*, *Pm5*, *Pm24*, локализованных в хромосомах 7AL, 5DS, 1AS, 2AL, 7BL и 1DS соответственно, выявлено от двух до шести аллелей, имеющих различное происхождение и различный защитный эффект по отношению к *Bgt* [6]. Для некоторых

генов, таких как *Pm8*, *Pm38*, *Pm39*, было показано, что они локализованы в группах сцепления, включающих локусы устойчивости к бурой, стеблевой и желтой ржавчинам, что обеспечивает комплексную устойчивость сортов к грибным патогенам [7–9]. Кроме генов с постоянными и временными символами были идентифицированы локусы количественных признаков (QTLs), для которых определена вероятность ассоциации с признаком и интервалы маркеров, включающие максимальное проявление признака [10].

Классические методы выявления генов *Pm* с использованием расоспецифических изолятов *Bgt* трудоемки и не всегда информативны, особенно при наличии в геноме нескольких генов или аллелей одного и того же гена. Использование диагностических молекулярных маркеров в сочетании с фитопатологическим тестированием — один из эффективных способов выявления локусов, определяющих устойчивость к патогену. Генетическое картирование проведено для большинства известных генов *Pm*, информация о хромосомной локализации генов и подобранных для их выявления маркерах представлена в ряде обзорных публикаций и на интернет-сайте, посвященном маркер-ориентированной селекции [5, 6, 11, 12, <https://maswheat.ucdavis.edu/>].

В настоящее время для изучения генетического разнообразия злаков по генам устойчивости к патогенам, изучения генетической архитектуры хозяйственно важных признаков, определения хромосомной локализации генов и QTLs применяется новый подход, основанный на полногеномном поиске ассоциаций (GWAS, genome-wide association study). Это стало возможным в результате создания платформ для высокопроизводительного генотипирования, включающих маркеры SNP [13, 14]. Для проведения GWAS могут быть использованы коллекции стародавних и современных сортов, наборы селекционных, интрогрессивных и рекомбинантных инбредных линий, которые отличаются гораздо большим генетическим разнообразием по сравнению с картирующими популяциями, полученными на основе двуродительских скрещиваний.

Для пшеницы большинство работ, в которых использован GWAS, сфокусировано на поиске новых локусов устойчивости к грибным заболеваниям. На данный момент при изучении образцов пшеницы различного географического происхождения выявлено большое число ассоциаций маркер—признак для устойчивости к бурой, стеблевой, желтой ржавчине, фузариозу колоса и септориозу [15–17]. Однако только ограниченное число работ проведено по ассоциативному картированию локусов устойчивости к *Bgt* [18, 19]. Информация по генам устойчивости к мучнистой росе в сортах пшеницы, рекомендованных для

выращивания в Российской Федерации, практически отсутствует. Целью данной работы была оценка разнообразия сортов яровой мягкой пшеницы российской селекции по генетическим локусам, ассоциированным с устойчивостью к *Bgt*.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использовали 97 сортов яровой мягкой пшеницы, созданных в различных селекционных центрах Российской Федерации и рекомендованных для выращивания в Поволжье, Уральском и Сибирском регионах России. Семенной материал получен из Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР, г. Санкт-Петербург), поддерживался и размножался в Федеральном исследовательском центре ИЦиГ СО РАН. Список использованных образцов представлен в табл. 1, более детальную информацию можно найти в Интернет-ресурсах GRIS (Genetic Resources Information System for Wheat and Triticale, <http://wheatpedigree.net>) и в разделе биоресурсных коллекций ИЦиГ СО РАН (<http://ckp.icgen.ru/plants/fond>).

Сорта выращивали на селекционном поле СибНИИРС-филиал ИЦиГ СО РАН (Новосибирская область) в течение трех полевых сезонов 2016–2018 гг. Образцы высевали рандомизированным методом в двух повторностях на делянках шириной 1 м, по 60 зерен в ряду. Восприимчивость к мучнистой росе оценивали на естественном инфекционном фоне в период от всходов до цветения, начиная с появления первых симптомов заболевания до полного развития болезни. Степень инфицирования определяли в баллах по шкале Саари и Прескотта [20]: 2-1 — устойчивый тип (слабая инфекция на нижних листьях); 4-3 — среднеустойчивый тип (растение поражено на одну треть, сильная инфекция на нижних листьях, умеренная — на вышерасположенных); 5 — средневосприимчивый тип (сильно поражены нижние листья; от умеренной до слабой инфекции до середины растения); 7-6 — восприимчивый тип (сильное поражение нижних и вышерасположенных листьев, инфекция доходит до флагового листа или частично его затрагивает); 9-8 — сильно восприимчивый тип (инфицирование флагового листа, иногда инфекция распространяется на колос).

Геномную ДНК выделяли из 5–7-дневных проростков как описано ранее [21]. Панель сортов была генотипирована с помощью Illumina Infinium 15K чип в компании TraitGenetics GmbH (Германия, [www.traitgenetics.de](http://www.traitgenetics.de)). Перед проведением GWAS выполняли фильтрацию: маркеры с частотой аллелей меньше 5% и маркеры, которые не амплифицировали фрагменты у 20% и более образцов, в анализ не включали. После фильтра-

**Таблица 1.** Устойчивость сортов и селекционных линий яровой мягкой пшеницы к мучнистой росе (2016–2018 гг., Новосибирская область)

№ п/п	Наименование сорта	Оригинатор	Год допуска	Устойчивость к <i>Bgt</i> (баллы по шкале иммунности)			Постулированные гены/QTL
				2016 г.	2017 г.	2018 г.	
1	Куйбышевская 2	НИИСХ, г. Самара	1988	9-8	7-6	7-6	
2	Лютесценс 101		1994	2-1	2-1	2-1	<i>Pm6Ai=2, QPm.icg-5A, QPm.icg-6A</i>
3	Лютесценс 840		1987	7-6	7-6	7-6	
4	Тулайковская белозерная		1995	5	5	7-6	<i>QPm.icg-2B, QPm.icg-7A</i>
5	Тулайковская степная		1998	5	5	5	<i>QPm.icg-2B, QPm.icg-7A</i>
6	Тулайковская золотистая		2006	2-1	2-1	2-1	<i>Pm6Ai=2, QPm.icg-5A, QPm.icg-6A</i>
7	Тулайковская 1		1994	4-3	4-3	2-1	<i>QPm.icg-1D, QPm.icg-5D</i>
8	Тулайковская 10		2003	2-1	2-1	2-1	<i>Pm6Ai=2, QPm.icg-5A, QPm.icg-6A</i>
9	Кинельская 40		1975	7-6	7-6	7-6	
10	Кинельская 60		1998	2-1	4-3	4-3	<i>QPm.icg-5A, QPm.icg-1D, QPm.icg-6A</i>
11	Волгоуральская		2001	5	5	5	<i>QPm.icg-1D, QPm.icg-7A</i>
12	Лютесценс 80	Алтайский НИИ земледелия и селекции, г. Барнаул	–	7-6	9-8	9-8	
13	Лютесценс 85		–	4-3	5	5	<i>QPm.icg-1A, QPm.icg-7A</i>
14	Лютесценс 148		–	7-6	7-6	7-6	
15	Алтайский простор		1997	7-6	7-6	9-8	
16	Алтайская 92		1997	7-6	7-6	7-6	
17	Алтайская 99		2005	7-6	7-6	7-6	
18	Алтайская 100		2005	7-6	9-8	9-8	
19	Алтайская 325		2004	7-6	7-6	9-8	
20	Алтайская 530		2007	7-6	7-6	9-8	
21	Эритроспермум 72		–	4-3	5	5	<i>QPm.icg-1D, QPm.icg-6A</i>
22	Сибирская 12	СибНИИРС, г. Новосибирск	2006	5	7-6	7-6	
23	Новосибирская 15		2003	7-6	7-6	7-6	
24	Новосибирская 22		1991	5	7-6	7-6	
25	Новосибирская 29		2003	7-6	7-6	7-6	
26	Новосибирская 67		1974	5	5	5	<i>QPm.icg-6A</i>
27	Новосибирская 81		1986	7-6	7-6	7-6	
28	Новосибирская 89		1993	5	7-6	7-6	
29	Новосибирская 91		2002	7-6	7-6	5	
30	Лютесценс 25		1990	7-6	9-8	7-6	
31	Обская 2		2014	5	5	5	<i>QPm.icg-1D</i>
32	Обская 14		1990	5	7-6	7-6	<i>QPm.icg-7A</i>
33	Кантегирская 89		1993	7-6	9-8	7-6	
34	Александрина		2007	7-6	9-8	7-6	
35	Удача		2006	7-6	7-6	9-8	
36	Полюшко		2008	7-6	9-8	9-8	
37	Баганская 93		1999	5	5	5	<i>QPm.icg-1A, QPm.icg-7A</i>

Таблица 1. Продолжение

№ п/п	Наименование сорта	Оригинатор	Год допуска	Устойчивость к <i>Bgt</i> (баллы по шкале иммунности)			Постулированные гены/QTL
				2016 г.	2017 г.	2018 г.	
38	Сирена	НИИСХ, г. Красноярск	1992	7-6	7-6	9-8	
39	Краса 2		2002	9-8	9-8	9-8	
40	Красноярская 90		1991	5	7-6	7-6	
41	Веснянка 8		1990	7-6	9-8	7-6	
42	Альбидум 73		1963	7-6	9-8	7-6	
43	Рыбинская 127		1990	5	5	5	<i>QPm.icg-1D, QPm.icg-7A</i>
44	Казачка		2001	7-6	7-6	7-6	
45	Ангарида		2002	7-6	9-8	7-6	
46	Мана 2		2005	7-6	9-8	9-8	
47	Тулеевская		НИИСХ, г. Кемерово	2002	4-3	4-3	4-3
48	Изида	2002		5	7-6	7-6	
49	Мария	1999		7-6	7-6	7-6	
50	АН-34	2002		5	5	5	<i>QPm.icg-1A, QPm.icg-7A</i>
51	Мариинка	2006		7-6	7-6	7-6	
52	Салимовка	2001		9-8	9-8	7-6	
53	Кийская	2001		5	7-6	7-6	
54	Ностальгия	2001		5	7-6	7-6	
55	Алешина	2003		7-6	7-6	7-6	
56	Дарница	2008		7-6	9-8	9-8	
57	Серебрина	НИИСХ Северного Зауралья, г. Тюмень	2000	7-6	7-6	7-6	
58	Речка		2000	7-6	7-6	9-8	
59	Лагона		2000	7-6	7-6	9-8	
60	Провинция		2002	9-8	9-8	9-8	
61	Бэль		2008	7-6	7-6	9-8	
62	Устя		1999	7-6	5	9-8	
63	Чернява 13		2000	5	7-6	9-8	
64	Златозара		1999	7-6	7-6	9-8	
65	Тюменская 99		2000	7-6	9-8	9-8	
66	Икар		2001	7-6	7-6	9-8	
67	Скэнт 1		1998	4-3	5	5	<i>QPm.icg-1D, QPm.icg-7A</i>
68	Ильинская		1997	7-6	7-6	9-8	
69	Туринская		1995	7-6	7-6	9-8	
70	Сурента 1		2000	7-6	7-6	7-6	
71	Сурента 4		2002	5	7-6	9-8	
72	Сурента 5		2002	7-6	9-8	9-8	
73	Сурента 6		2003	7-6	9-8	9-8	
74	Сурента 7		2003	7-6	7-6	9-8	

Таблица 1. Окончание

№ п/п	Наименование сорта	Оригинатор	Год допуска	Устойчивость к <i>Bgt</i> (баллы по шкале иммунности)			Постулированные гены/QTL
				2016 г.	2017 г.	2018 г.	
75	Диас 2	Сибирский НИИСХ, г. Омск	1992	7-6	7-6	9-8	<i>QPm.icg-6A</i>
76	Катюша		2008	5	5	5	
77	Тарская 6		2002	7-6	5	7-6	
78	Соната		2002	7-6	7-6	9-8	
79	Страда Сибири		2002	7-6	9-8	9-8	
80	Отрада Сибири		1998	7-6	7-6	9-8	
81	Терция		1995	7-6	9-8	9-8	
82	Прииртышская 86		1986	9-8	9-8	9-8	
83	Росинка 2		1999	7-6	9-8	9-8	
84	Омская 20		1993	5	7-6	9-8	
85	Омская 23		1997	7-6	9-8	9-8	
86	Омская 24		1996	9-8	9-8	9-8	
87	Омская 26		1998	9-8	9-8	9-8	
88	Омская 28		1997	7-6	7-6	9-8	
89	Омская 29		1999	7-6	7-6	7-6	
90	Омская 32		2001	7-6	7-6	9-8	
91	Омская 33		2002	7-6	7-6	9-8	
92	Омская 34		2001	7-6	7-6	9-8	
93	Омская 36		2007	7-6	7-6	7-6	
94	Саратовская 29		НИИСХ	1957	7-6	7-6	
95	Саратовская 42	Юго-Востока, г. Саратов	1973	7-6	7-6	9-8	
96	Лютесценс 62		1924	7-6	7-6	9-8	
97	Тулун 15	Тулунская государственная селекционная станция, г. Тулун	1998	9-8	9-8	9-8	

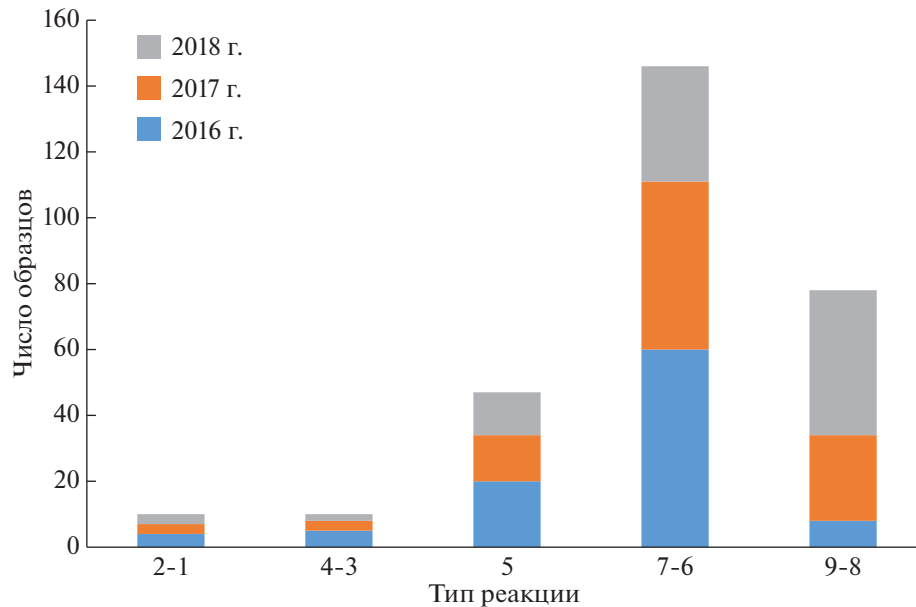
ции число использованных маркеров составило 9285. Ассоциации маркер–признак (MTAs, marker-trait association) определяли с помощью программы TASSEL v. 5.2.24 [22], структура популяции (*Q*-матрикс) и генетическое родство (*K*-матрикс) были использованы в качестве ковариаты. *Q*-матрикс рассчитывали исходя из результатов генотипирования по 5950 SNP с помощью Байесовского алгоритма, реализованного в программе STRUCTURE 2.3.4 [23]. Вероятное число субкластеров подсчитано на основании  $\Delta K$  статистики [24] с помощью web-программы Structure Harvester [25]. *K*-матрикс рассчитан в программе TASSEL v. 5.2.24. Для кластерного анализа использован метод ближайших соседей, реализованный в программе PAST v. 3.15 [26]. Для выявления достоверных ассоциаций использовали два критерия: критерий множественных сравнений Бонферрони с  $\alpha = 0.1$ , что соответствовало величине  $p < 1.06 \times 10^{-5}$ , и FDR-контроль при  $p < 0.001$ . Предполагаемую генетическую локализацию ло-

кусов, ассоциированных с устойчивостью к мучнистой росе, определяли с помощью консенсусных карт хромосом гексаплоидной пшеницы, представленных в работе Ванга с соавт. [13].

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### *Оценка устойчивости образцов мягкой пшеницы к мучнистой росе*

Погодные условия в регионе в 2016–2018 гг. благоприятствовали развитию инфицирования растений патогеном мучнистой росы, при этом инфекционный фон в 2016 г. был ниже, чем в остальные годы. Количество выпавших осадков в третьей декаде мая и июне 2016 и 2017 гг. было сравнимо со среднегодовалными показателями, условия 2018 г. отличались существенным переувлажнением. Гидротермический коэффициент по Селянину в 2018 г. составил 3.1, что в 3 раза превышало среднегодовые показатели для региона.



**Рис. 1.** Диаграмма, иллюстрирующая распределение образцов мягкой пшеницы по восприимчивости к мучнистой росе в полевые сезоны 2016–2018 гг.

Скрининг сортов по степени инфицирования возбудителем мучнистой росы, проведенный в течение трех полевых сезонов, показал, что для большинства из них характерен восприимчивый тип реакции (балл 7-6 по шкале иммунности) (табл. 1). Из рис. 1 видно, что распределение сортов имеет отклонение в сторону восприимчивости. Фенотипическая оценка также указывает на то, что для сортов Тулайковская золотистая, Тулайковская 1, Тулайковская 10, Кинельская 60, Лютесценс 101 и Тулеевская был характерен высоко- и среднеустойчивый тип реакции во все сезоны вегетации. 11 сортов (Тулайковская степная, Волгоуральская, Лютесценс 85, Эритроспермум 72, Новосибирская 67, Обская 2, Баганская 93, Рыбинская 127, АН-34, Скэнт 1, Катюша) показали среднюю восприимчивость (балл 5). Поражение остальных сортов варьировало в зависимости от сезона вегетации, при этом следует отметить, что в 2018 г. увеличилось число образцов, у которых наблюдался высокочувствительный тип реакции (рис. 1).

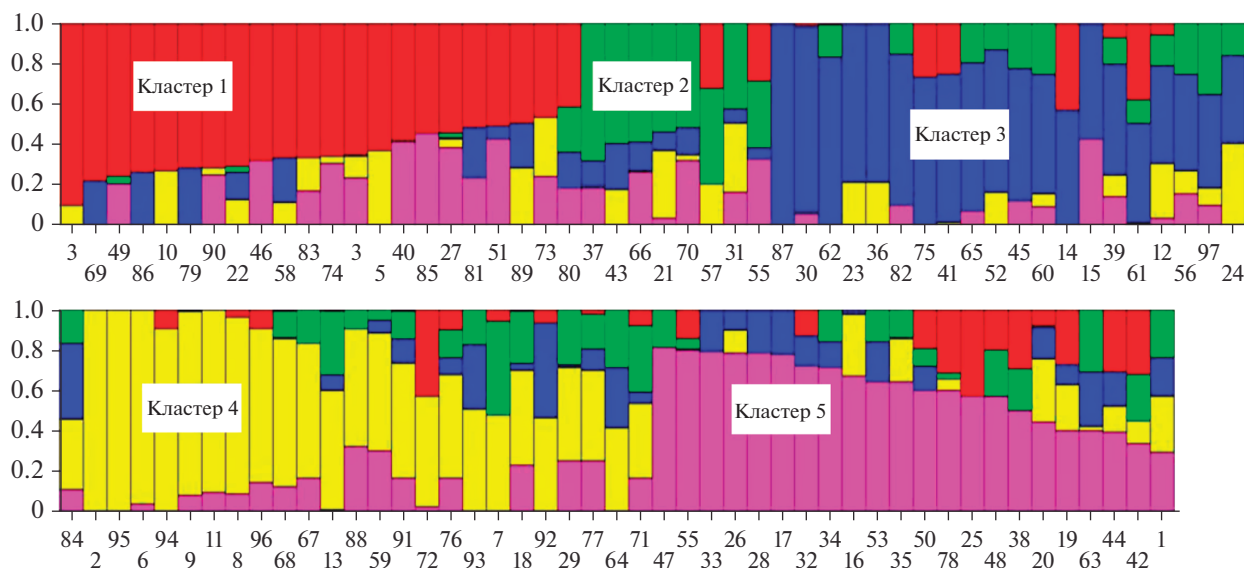
#### Полногеномный поиск ассоциаций

Для анализа структуры популяции было использовано 5950 маркеров SNP, представляющих все хромосомы мягкой пшеницы. На основании  $\Delta K$  статистики число постулируемых субкластеров составило пять (рис. 2). Для уточнения генетических взаимосвязей был проведен кластерный анализ, для которого использовано 9285 маркеров SNP (рис. 3). Состав субкластеров и группировка сортов на дендрограмме генетического

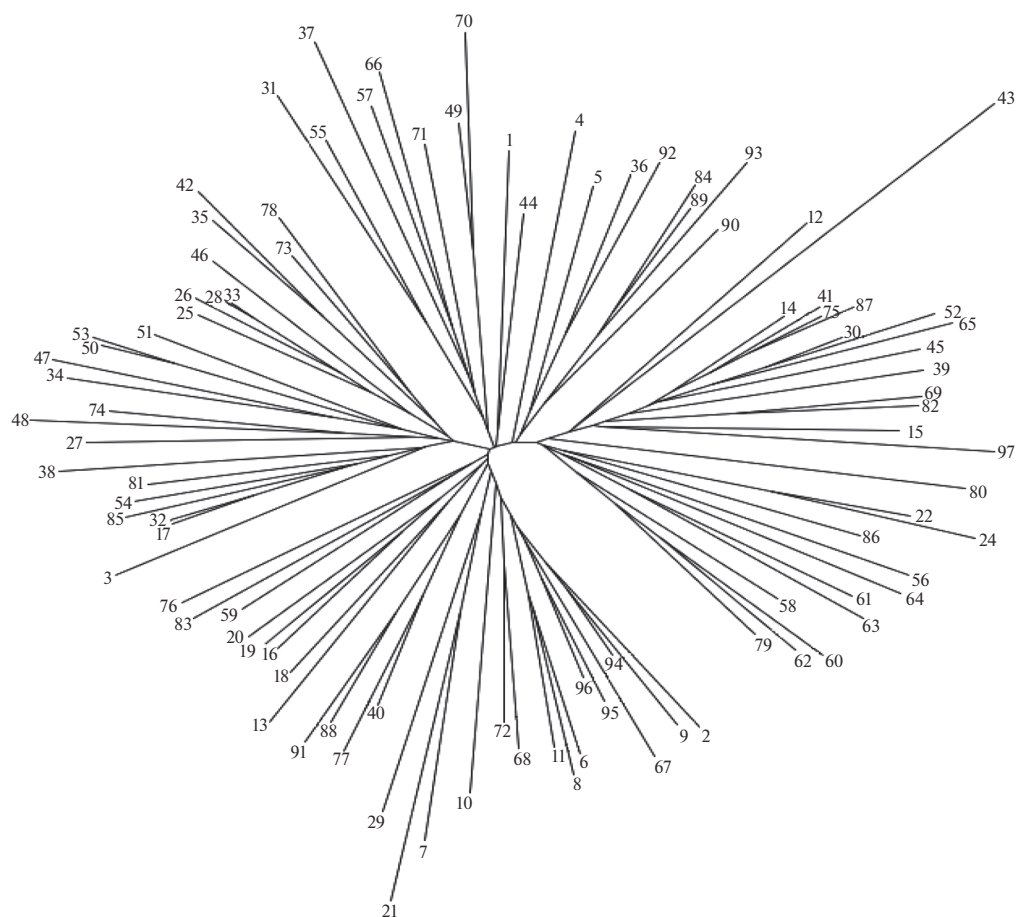
сходства свидетельствуют об отсутствии четкого разделения сортов по группам согласно их происхождению из различных селекционных институтов.

Оптимальная модель для проведения GWAS была выбрана на основании квантиль-квантиль (QQ) графика, построенного с использованием фенотипических оценок признака и данных генотипирования, который демонстрирует соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми величинами (рис. 4). Были проверены две модели: обобщенная линейная модель (GLM), где в качестве ковариаты использовались данные по структуре популяции ( $Q$ -матрикс), и смешанная линейная модель (MLM). Исходя из QQ-графика, модель MLM, учитывающая кроме  $Q$ -матрикса генетическое родство ( $K$ -матрикс), оказалась более оптимальной, чем GLM, и была использована для проведения GWAS.

Полногеномный поиск выявил 33 маркера SNP, ассоциированных с устойчивостью к *Bgt*, при этом для 25 маркеров установлены значимые ассоциации во все три года проведения фитопатологических оценок (табл. 2). Согласно консенсусным генетическим картам мягкой пшеницы [13] маркеры локализованы в хромосомах 1A, 1D, 2B, 5A, 5D, 6A, 6D и 7A. Наиболее высокие MTA были обнаружены для десяти SNP короткого плеча хромосомы 5A. Маркеры находятся в районе 35.38–36.95 cM, что предполагает их принадлежность к одному локусу (рис. 5). В хромосоме 6AS выявлено шесть информативных SNPs, картированных в диапазоне 0.5 cM (табл. 2). Три значимых MTA идентифицированы в хромосоме 6DL.



**Рис. 2.** Популяционная структура сортов яровой мягкой пшеницы, рассчитанная на основании генотипирования с помощью 5950 маркеров SNP. На вертикальной оси обозначены коэффициенты принадлежности образца к субкластеру. Столбцы и цифры под ними соответствуют нумерации сортов пшеницы, представленной в табл. 1.



**Рис. 3.** Дендрограмма генетического сходства сортов яровой мягкой пшеницы, построенная методом ближайших соседей на основании данных генотипирования маркерами SNP. Нумерация сортов соответствует нумерации, представленной в табл. 1.

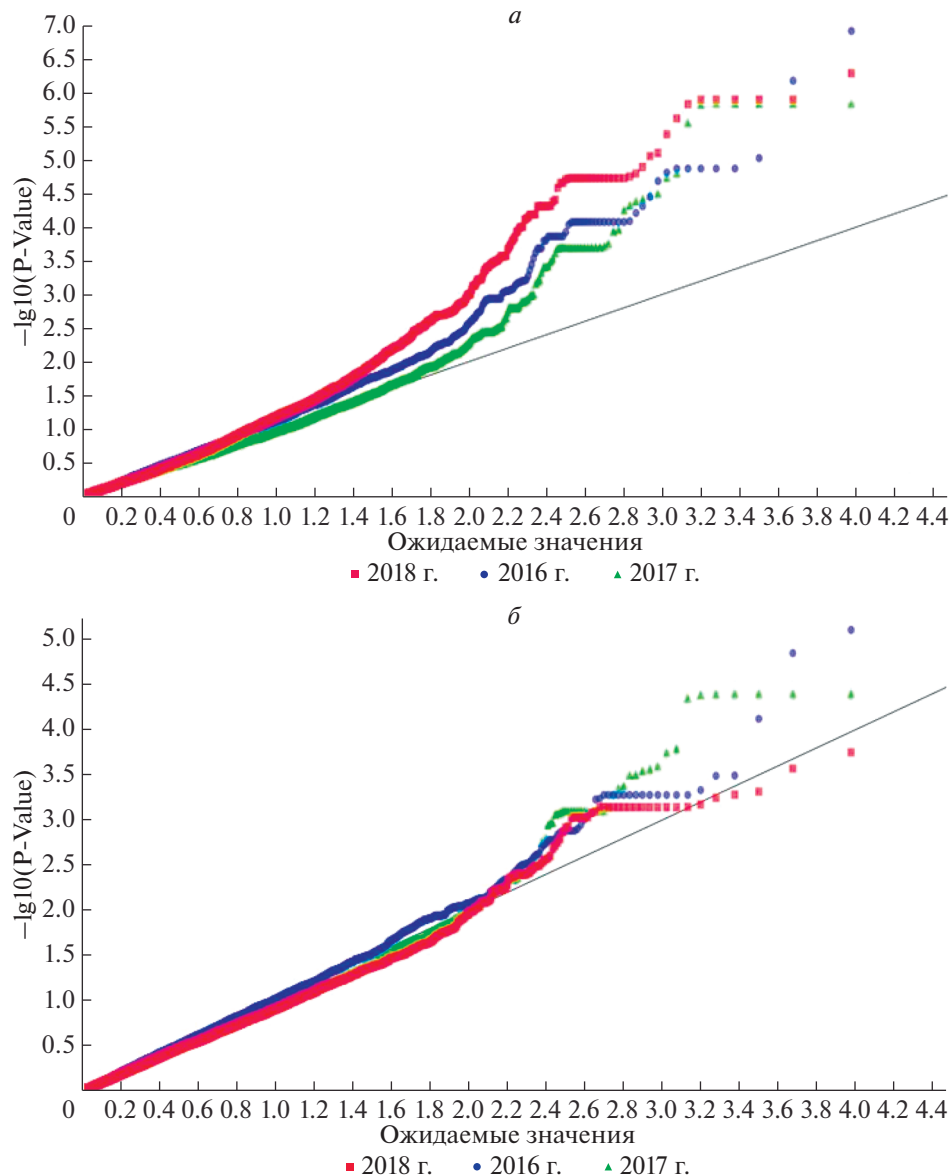


Рис. 4. График квантиль-квантиль (QQ) для моделей GLM (а) и MLM (б).

Для BS00063175\_51 показано, что маркер находится в районе 84.54 сМ. Для маркеров RAC875\_c7178\_404 и GENE-4008\_395 данные по локализации на хромосомах консенсусных карт отсутствуют.

Пять минорных QTLs с вероятностью  $p < 0.001$ – $0.00001$  обнаружены в хромосомах 1DS, 1AL, 2BL, 5DL и 7AL, при этом следует отметить, что все маркеры были определены по результатам не менее двух полевых сезонов. Наибольшее число ассоциаций установлено в хромосоме 1DS, из которых четыре наиболее значимых SNP локализируются в районе 67.72 сМ (табл. 2).

В хромосоме 5DL в районе 67.49 сМ по данным 2017 и 2018 гг. идентифицированы маркеры

IAAV2115, Ra\_c70331\_779 и RAC875\_rep\_c70595\_321, проявляющие ассоциации с вероятностью 0.000042. Для ассоциаций, относящихся к хромосомам 1AL, 2BL и 7AL, было детектировано по два маркера, при этом SNPs в хромосоме 1AL расположены в пределах одного локуса в диапазоне 0.4 сМ.

Полученные результаты также свидетельствуют, что благоприятные аллели пяти маркеров, локализованных в хромосомах 5AS (BS00100185\_51, Excalibur\_rep\_c115510\_314, Kukri\_c8835\_112, BS00094095\_51) и 6DL (BS00063175\_51), выявляются только у средне- и высокоустойчивых сортов, что означает наличие в данных районах хромосом эффективных локусов резистентности (табл. 1). Дан-



**Таблица 2.** Маркеры SNP, ассоциированные с устойчивостью сортов мягкой пшеницы к *Bgt*, их хромосомная локализация и вклад в фенотипическое проявление признака

Наименование маркера	Индекс SNP	Хромосома	Позиция на хромосоме*	Аллель**	<i>p</i>	<i>R</i> <sup>2</sup>
tplb0041a22_935	IWB74701	1AL	71.09	A/G	1.10E-05	0.19
Excalibur_c15098_591 <sup>16, 18***</sup>	IWB22559	1AL	71.47	T/C	4.28E-05	0.05
JD_c3737_285	IWB37391	1DS	67.72	A/G	1.28E-05	0.16
BS00095225_51	IWB11921	1DS	67.72	T/G	1.90E-05	0.18
IACX589	IWB36051	1DS	67.72	G/A	2.20E-05	0.18
BS00012936_51	IWB6579	1DS	67.72	T/C	4.89E-05	0.16
Kukri_c5113_1082 <sup>16, 18</sup>	IWB46138	1DS	71.47	C/T	4.85E-04	0.05
RAC875_c3752_890	IWB57293	2BL	97.69	A/G	6.47E-05	0.16
w SNP_Ex_c41558_48356814	IWA3785	2BL	103.34	G/A	3.62E-05	0.03
BS00100185_51	IWB12123	5AS	–	T/C	1.21E-07	0.16
Excalibur_rep_c115510_314	IWB30698	5AS	35.38	C/T	2.42E-06	0.22
BS00099700_51	IWB12084	5AS	36.58	A/C	5.15E-07	0.22
Kukri_c8835_112	IWB48151	5AS	36.58	T/C	1.27E-06	0.22
w SNP_CAP7_c2282_1107112	IWA1062	5AS	35.95	T/C	1.27E-06	0.22
TA002772-0920	IWB65602	5AS	35.95	G/A	1.60E-05	0.16
w SNP_Ex_rep_c69526_68472787	IWA5615	5AS	35.95	T/G	1.27E-06	0.18
GENE-3321_201	IWB33331	5AS	36.73	A/C	1.27E-06	0.22
BS00094095_51	IWB11853	5AS	36.87	T/C	1.27E-06	0.18
BobWhite_rep_c50145_387	IWB4848	5AS	36.87	G/T	1.48E-06	0.22
IAAV2115 <sup>17,18</sup>	IWB34503	5DL	67.49	G/T	4.21E-05	0.17
Ra_c70331_779 <sup>17,18</sup>	IWB52508	5DL	67.49	C/T	4.21E-05	0.17
RAC875_rep_c70595_321	IWB62708	5DL	67.49	A/G	4.21E-05	0.17
Kukri_rep_c68344_627	IWB49782	6AS	71.24	C/T	6.63E-07	0.20
w SNP_CAP7_c1839_908011	IWA1049	6AS	71.24	A/G	4.13E-06	0.18
Kukri_c19338_413	IWB42115	6AS	71.24	G/A	9.42E-06	0.17
BS00021747_51	IWB6752	6AS	71.24	T/G	1.87E-05	0.18
BS00023847_51	IWB7511	6AS	71.24	G/A	1.87E-05	0.18
BS00021999_51	IWB6851	6AS	71.73	G/A	6.15E-05	0.13
BS00063175_51	IWB9015	6DL	84.54	G/A	1.83E-06	0.26
RAC875_c7178_404 <sup>16, 18</sup>	IWB60307	6DL	–	T/C	6.30E-06	0.24
GENE-4008_395 <sup>17, 18</sup>	IWB33728	6DL	–	C/A	1.94E-05	0.18
RAC875_c37085_317 <sup>16, 18</sup>	IWB57246	7AL	152.76	A/G	2.41E-04	0.13
RAC875_c11283_722 <sup>16, 18</sup>	IWB53301	7AL	–	A/G	7.43E-04	0.13

\* Позиция на хромосоме указана в сМ согласно консенсусным картам мягкой пшеницы [13].

\*\* Полужирным шрифтом отмечен благоприятный аллель.

\*\*\* Отмечены годы, для которых выявлены значимые ассоциации.

ные маркеры могут быть использованы для диагностики локусов устойчивости к *Bgt*.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты оценки восприимчивости сортов мягкой яровой пшеницы к мучнистой росе, представленные в настоящей работе, свидетельствуют о том, что только шесть сортов из 97 имеют высо-

ко- и среднустойчивый статус по отношению к популяции *Bgt* Западносибирского региона (табл. 1). Восприимчивость остальных варьирует по годам в зависимости от погодных условий и инфекционной нагрузки. Особенно это характерно для высоковосприимчивых сортов (балл 9–8 по шкале иммунности), число которых увеличилось от 8 в 2016 г. до 44 в 2018 г., когда наблюдался более высокий инфекционный фон. Эти результаты поз-

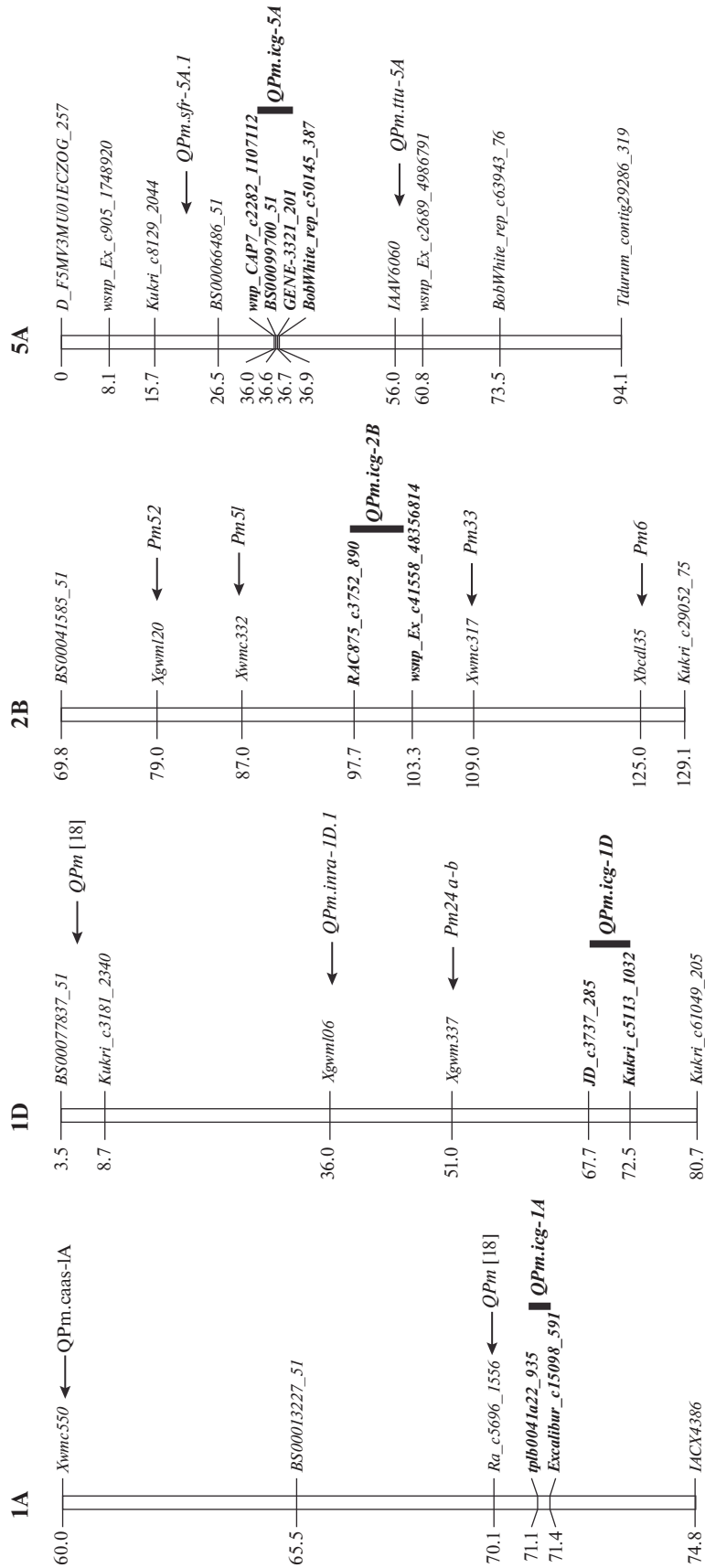


Рис. 5. Схематическая иллюстрация локализации локусов, определяющих устойчивость мягкой пшеницы к *Bgt*, в хромосомах 1A, 1D, 2B, 5A, 5D, 6A, 6D и 7A. Полуширинным шрифтом обозначены маркеры и QTLs, идентифицированные в настоящей работе. Порядок маркеров соответствует консенсусным картам хромосом для маркеров SNP [18] и SSR [29].

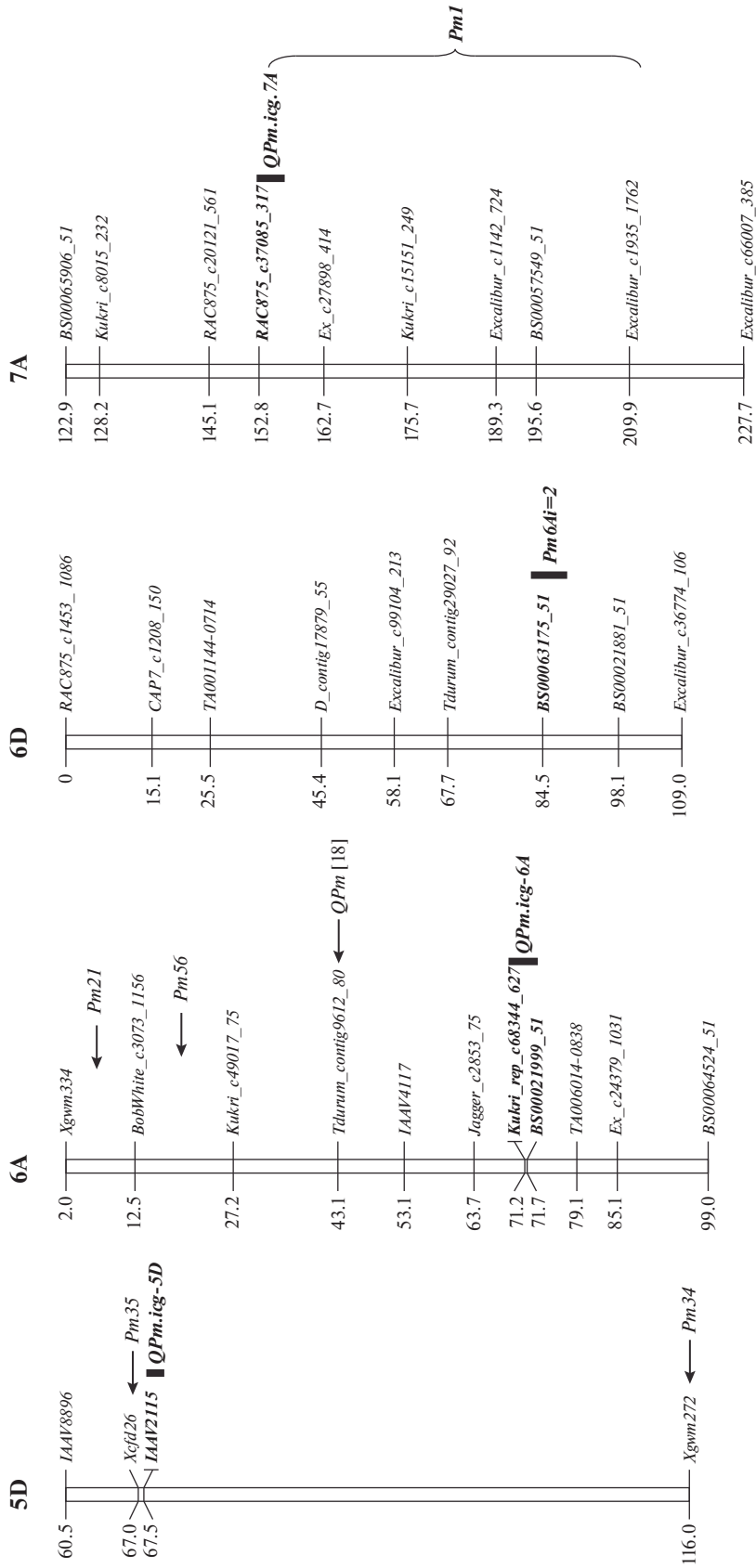


Рис. 5. Окончание.

воляют предположить, что большинство изученных сортов не содержат эффективных генов устойчивости к *Bgt*. Аналогичные результаты были получены при изучении образцов мягкой пшеницы из коллекции ВИР им. Н.И. Вавилова [27, 28]. Проверка восприимчивости более чем 800 образцов яровой и озимой мягкой пшеницы различного географического происхождения в условиях Ленинградской области свидетельствует, что только 10% образцов не поражались *Bgt*, при этом основная часть устойчивых сортообразцов происходила из США, Австралии, Аргентины и стран Европы. Наиболее впечатляющие результаты получены М.И. Киселевой с соавт. [2], которые при изучении 158 коллекционных образцов озимой пшеницы в полевых условиях Московской области не выявили ни одного образца с устойчивостью.

Для анализа генетических локусов устойчивости к *Bgt* в настоящей работе был использован GWAS, с помощью которого идентифицированы восемь локусов в хромосомах 1A, 1D, 2B, 5A, 5D, 6A, 6D и 7A. Наиболее значимые ассоциации были установлены для маркеров, локализованных в хромосомах 5A, 6A и 6D. Для постуляции генов устойчивости результаты GWAS были сопоставлены с литературными данными по хромосомной локализации известных генов/QTL (рис. 5). Позицию локусов устанавливали согласно консенсусным картам хромосом гексаплоидной пшеницы для SNP и SSR маркеров [13, 29].

В длинном плече хромосомы 6D значимые ассоциации показаны для трех маркеров, один из которых (BS00063175\_51) локализован в районе 84.54 сМ. Ранее нами было установлено, что сорта Тулайковская 5 и Тулайковская 10 содержат замещение хромосомы 6D на хромосому пырея 6Ai = 2 с геном устойчивости к бурой ржавчине от *Thinopyrum intermedium* [30, 31]. Поскольку многолетние испытания свидетельствуют, что эти сорта характеризуются высоким уровнем устойчивости к грибным болезням, можно предположить, что хромосома пырея 6Ai = 2 несет комплекс генов устойчивости, в том числе ген *Pm6Ai = 2*, определяющий резистентность к *Bgt*. На данный момент в хромосоме 6DL известна только одна транслокация T6DL.6VS, полученная с участием *Hau-naldia villosa*, содержащая предположительно ген *Pm21* [32].

Шесть значимых SNPs детектированы в коротком плече хромосомы 6A. В хромосому 6AS интродуцированы гены *Pm21* от *H. villosa* (транслокация T6AL.6VS) и *Pm56* от *Secale cereale* (транслокация T6RS.6AL) [33, 34]. С использованием панели сортов озимой мягкой пшеницы в 6AS локализован QTL в районе 43.1 сМ [18]. Однако локус *QPm.icg-6A*, картированный в настоящей работе, по всей видимости, является новым,

так как его локализация не совпадает с этими генами/QTLs.

Десять достоверных MTA показаны для SNP, локализованных в хромосоме 5AS в районе 35.38–36.87 сМ (табл. 2, рис. 5). Локус *QPm.sfr-5A.1*, унаследованный от мягкой пшеницы, и *QPm.ttu-5A* от *Triticum militinae* были картированы ранее [35, 36] в диапазоне 16–26 и 55–60 сМ соответственно, что отличается от локализации локуса *QPm.icg-5A*, установленной в нашей работе. Полученные результаты указывают на то, что *QPm.icg-5A* является ранее неописанным локусом устойчивости к *Bgt*.

В длинное плечо хромосомы 5DL мягкой пшеницы интродуцированы гены *Pm34* и *Pm35*, происходящие из генома *Ae. tauschii*, и *Pm55* от *Dasyphyrum villosum* [37, 38]. *Pm34* находится в теломерной области длинного плеча вблизи маркера *Xgwm272*, тогда как *Pm35* картирован на расстоянии 11.9 сМ дистальнее *Xcfd26*, что соответствует дистанции 67 сМ на генетической карте хромосом мягкой пшеницы для маркеров SSR. Хромосомная локализация локуса *QPm.icg-5D*, выявленного в нашей работе, совпадает с локализацией гена *Pm35*, поэтому нельзя исключить, что *QPm.icg-5D* является его аллелем.

В хромосому 1DS перенесены два аллеля гена *Pm24*, происходящие от китайских сортов пшеницы Chiyaaso и Baihulu [5]. *Pm24a* и *Pm24b* картированы в интервале SSR-маркеров *Xgwm1291* и *Xgwm337*, что соответствует области 51 сМ на консенсусной карте [6, 39]. Три высокоинформативных SNPs были выявлены в районе локализации гена *Pm24* у коллекции сортов озимой мягкой пшеницы при проведении GWAS [18]. Дополнительно к этому в районе 36 сМ (маркер *Xgwm106*) идентифицирован локус *QPm.inra-1D.1* [10]. *QPm.icg-1D*, картированный нами, расположен на расстоянии не менее 16 сМ от упомянутых выше генов/QTLs, что позволяет считать его новым не описанным ранее локусом.

Три минорных локуса *QPm.icg-1A*, *QPm.icg-2B* и *QPm.icg-7A* были идентифицированы в хромосомах 1AL, 2BL и 7AL на основании результатов двух полевых сезонов. На данный момент имеется информация всего о двух QTLs, картированных в хромосоме 1A. Один из них *QPm.caas-1A* [40], тесно сцепленный с *Xwmc550*, находится на расстоянии 10 сМ от *QPm.icg-1A* (рис. 5). Второй локус был выявлен у озимых сортов мягкой пшеницы методом GWAS [18] и его положение на генетической карте совпадает с локализацией *QPm.icg-1A*.

В хромосому 2BL перенесено несколько чужеродных генов: *Pm6* от *Triticum timopheevii* [5], *Pm33* от *Triticum carthlicum* [41], *Pm51* от *Thinopyrum ponticum* [42], *Pm57* от *Ae. searsii* [43] и ген *Pm52* от мягкой пшеницы [44]. Исходя из хромосомной ло-

кализации генов/QTLs, а также их происхождения локус *Q<sub>Pm</sub>.icg-2B* нельзя отнести ни к одному из известных на данный момент генов (рис. 5). В хромосоме 7A1 картирован ген *Pm1*, для которого на данный момент известно пять аллелей, происходящих от *T. aestivum*, *T. monococcum* и *T. spelta* [5]. *Pm1* находится в дистальном районе длинного плеча в комплексе с генами устойчивости к бурой и стеблевой ржавчине — *Lr20*, *Sr15* вблизи SSR и SNP маркеров *Xsfr325-7A* и *wsnp\_JD\_c1219\_1766041* соответственно [45, 46]. Поскольку локализация ранее опубликованных локусов по литературным данным варьирует в диапазоне 150–200 сМ на референсных картах хромосом мягкой пшеницы, можно предположить, что локус *Q<sub>Pm</sub>.icg-7A* является аллелем гена *Pm1*.

Несмотря на большое число известных генов *Pm*, только ограниченная их часть используется в селекции. В основном это гены *Pm2*, *Pm3*, *Pm4a*, *Pm4b*, *Pm6*, *Pm8*, *Pm13*, *Pm21* и *Pm24* [12]. Согласно литературным данным в популяции *Bgt*, специфичной для европейской части РФ и Республики Беларусь, присутствуют клоны, вирулентные к генам *Pm1a*, *Pm2*, *Pm3a,b,c*, *Pm4a*, *Pm5*, *Pm6*, *Pm7*, *Pm8*, *Pm9*, *Pm16*, *Pm17*, *Pm19* [27, 28, 47]. Показано, что защитный эффект генов *Pm1a*, *Pm2*, *Pm3a-c*, *Pm4b*, *Pm5*, *Pm6*, *Pm8* преодолен во многих европейских странах, в США и Китае, начиная с конца 20 в. [48].

Оценка степени восприимчивости сортов и изогенных линий мягкой пшеницы к полевой популяции *Bgt* Западносибирского региона показывает, что гены *Pm1*, *Pm2*, *Pm3b*, *Pm4b* слабо защищают сорта от патогена. Эффективность сохраняют гены *Pm5*, *Pm3d* и ген *Pm*, интродуцированный от пырея *Agropyron intermedium* [49]. Также следует отметить значительный сдерживающий эффект пирамид, состоящих из нескольких генов устойчивости — *Pm6 + Pm3d + Pm1*, *Pm6 + Pm4b + Pm3d + Pm2*, *Pm4b + Pm5 + Pm1*, *Pm4b + Pm5*, *Pm4b + Pm3d* [50]. Это подтверждается результатами GWAS, при использовании которого нами не было выявлено значимых ассоциаций в районах локализации *Pm5* (7BS) и *Pm3d* (1AS). Высокую степень устойчивости к *Bgt* имеют сорта Тулайковская золотистая, Тулайковская 10 и Лютеценс 101, защищенные генами *Pm6Ai = 2* от пырея среднего (табл. 1). Наличие нескольких минорных QTLs в геномах сортов Лютеценс 85, Тулайковская белозерная, Тулайковская степная, Волгоуральская, Эритроспермум 72, Баганская 93, Рыбинская 127, АН-34 и Скэнт 1 снижает восприимчивость к патогену.

Таким образом, несмотря на то, что большая часть изученных сортов была восприимчивой к мучнистой росе, тем не менее полногеномный поиск ассоциаций позволил выявить ряд генетических факторов с различным вкладом в фенотипическое проявление признака. Результаты, полу-

ченные в настоящей работе, могут быть использованы для отбора источников целевых локусов при создании новых линий пшеницы и для разработки молекулярных маркеров к локусам *Pm*.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФ 16-16-00011-П. Размножение и культивирование коллекции сортов яровой мягкой пшеницы проводились в рамках проекта Минобрнауки РФ № 0324-2019-0039.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием в качестве объекта животных.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием в качестве объекта людей.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Cunfer B.M.* Powdery mildew // Bread Wheat: Improvement and Production. Italy: FAO, 2002. P. 317–330.
2. *Киселева М.И., Коломиец Т.М., Пахолкова Е.В. и др.* Дифференциация сортов озимой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) по устойчивости к наиболее вредоносным возбудителям грибных болезней // С.-х. биология. 2016. Т. 51. № 3. С. 299–309. <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2016.3.299rus>
3. *Санин С.С., Назарова А.Н.* Фитосанитарная обстановка на посевах пшеницы в Российской Федерации (1991–2008 гг.) // Защита и карантин растений. 2010. № 2. С. 70–78.
4. *Теплякова О.И., Тепляков В.И.* Локальный мониторинг болезней листьев яровой пшеницы в Сибири // Защита и карантин растений. 2011. № 6. С. 39–41.
5. *McIntosh R.A., Yamazaki Y., Dubcovsky J. et al.* Catalogue of Gene Symbols for Wheat, 2013. Suppl. 2014–2017. Available at: [www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/](http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/).
6. *Huang X.O., Röder M.S.* Molecular mapping of powdery mildew resistance genes in wheat: A review // Euphytica. 2004. V. 137. P. 203–223. <https://doi.org/10.1023/B:EUPH.0000041576.74566.d7>
7. *Mohler V., Hsam S.L.K., Zeller F.J., Wenzel G.* An STS marker distinguishing the rye-derived powdery mildew resistance alleles at the *Pm8/Pm17* locus of common wheat // Plant Breeding. 2001. V. 120. P. 448–450. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0523.2001.00622.x>
8. *Spielmeyer W., McIntosh R.A., Kolmer J., Lagudah E.* Powdery mildew resistance and *Lr34/Yr18* genes for durable resistance to leaf and stripe rust co-segregate at a locus on the short arm of chromosome 7D of wheat // Theor. Appl. Genet. 2005. V. 111. P. 731–735. <https://doi.org/10.1007/s00122-005-2058-9>
9. *Lillemo M., Asalf B., Singh R.P. et al.* The adult plant rust resistance loci *Lr34/Yr18* and *Lr46/Yr29* are important determinants of partial resistance to powdery mildew in bread wheat line Saar // Theor. Appl. Genet. 2005. V. 116. P. 1155–1166. <https://doi.org/10.1007/s00122-008-0743-1>
10. *Li Z., Lan C., He Z. et al.* Overview and application of QTL for adult plant resistance to leaf rust and powdery

- mildew in wheat // *Crop Sci.* 2014. V. 54. P. 1907–1925.  
<https://doi.org/10.2135/cropsci2014.02.0162>
11. Alam Md., Xue F., Wang C., Ji W. Powdery mildew resistance genes in wheat: identification and genetic analysis // *J. Mol. Biol. Res.* 2011. V. 1. P. 20–39.  
<https://doi.org/10.5538/jmbr.v1n1p20>
  12. Shah L., Rehman S., Ali A. et al. Genes responsible for powdery mildew resistance and improvement in wheat using molecular marker-assisted selection // *J. Plant Disease Protection.* 2018. V. 125. P. 145–158.  
<https://doi.org/10.1007/s41348-017-0132-6>
  13. Wang S., Wong D., Forrest K. et al. Characterization of polyploid wheat genomic diversity using a high-density 90000 single nucleotide polymorphism array // *Plant Biotechnology J.* 2014. V. 12. P. 787–796.  
<https://doi.org/10.1111/pbi.12183>
  14. Maccaferri M., Ricci A., Salvi S. et al. A high-density, SNP-based consensus map of tetraploid wheat as a bridge to integrate durum and bread wheat genomics and breeding // *Plant Biotechnology J.* 2015. V. 13. P. 648–663.  
<https://doi.org/10.1111/pbi.12288>
  15. Gerard G.S., Börner A., Lohwasser U. et al. Genome-wide association mapping of genetic factors controlling *Septoria tritici* blotch resistance and their association with plant height and heading date in wheat // *Euphytica.* 2017. V. 213. P. 27–41.  
<https://doi.org/10.1007/s10681-016-1920-1>
  16. Kankwatsa P., Singh D., Thomson P.C. et al. Characterization and genome-wide association mapping of resistance to leaf rust, stem rust and stripe rust in a geographically diverse collection of spring wheat landraces // *Mol. Breeding.* 2017. V. 37. P. 113–136.  
<https://doi.org/10.1007/s11032-017-0707-8>
  17. Tessmann E.W., Van Sanford D.A. GWAS for Fusarium Head Blight related traits in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) in an artificially warmed treatment // *Agronomy.* 2018. V. 8. Article № 68.  
<https://doi.org/10.3390/agronomy8050068>
  18. Liu N., Bai G., Lin M. et al. Genome-wide association analysis of powdery mildew resistance in U.S. winter wheat // *Sci. Reports.* 2017. V. 7. Article No. 11743.  
<https://doi.org/10.1038/s41598-017-11230-z>
  19. Ren Y., Hou W., Lan C. et al. QTL analysis and nested association mapping for adult plant resistance to powdery mildew in two bread wheat populations // *Front. Plant Sci.* 2017. V. 8. Article No. 1212.  
<https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01212>
  20. Saari E.E., Prescott J.M. A scale for appraising the foliar intensity of wheat diseases // *Plant Disease Rep.* 1975. V. 59. P. 377–380.
  21. Леонова И.Н., Добровольская О.Б., Каминская Л.Н. и др. Молекулярный анализ линий тритикале, содержащих различные системы *Vrn*-генов, с помощью микросателлитных маркеров и гибридизации *in situ* // *Генетика.* 2005. Т. 41. № 9. С. 1236–1243.
  22. Bradbury P.J., Zhang Z., Kroon D.E. et al. TASSEL: Software for association mapping of complex traits in diverse samples // *Bioinformatics.* 2007. V. 23. P. 2633–2635.  
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btm308>
  23. Pritchard J., Stephens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data // *Genetics.* 2000. V. 155. P. 945–959.
  24. Evanno G., Regnaut S., Goudet J. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study // *Mol. Ecol.* 2005. V. 14. P. 2611–2620.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x>
  25. Earl D.A., vonHoldt B.M. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method // *Conserv. Genet. Resour.* 2012. V. 4. P. 359–361.  
<https://doi.org/10.1007/s12686-011-9548-7>
  26. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // *Palaeontologia Electronica.* 2001. V. 4. P. 1–9.
  27. Лебедева Т.В. Генетическое разнообразие мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. по устойчивости к *Blumeria graminis* DC. f. sp. *tritici* Golovin // *Информ. вестник ВОГиС.* 2008. Т. 12. С. 685–690.
  28. Лебедева Т.В., Зуев Е.В., Брыкова А.Н. Проявление устойчивости к мучнистой росе у образцов яровой мягкой пшеницы из коллекций генетических ресурсов растений ВИР // *Тр. по прикладной ботанике и селекции.* 2018. Т. 179. № 3. С. 272–277.  
<https://doi.org/10.30901/2227-8834-2018-3-272-277>
  29. Somers D.J., Isaac P., Edwards K. A high-density microsatellite consensus map for bread wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Theor. Appl. Genet.* 2004. V. 109. P. 1105–1114.  
<https://doi.org/10.1007/s00122-004-1740-7>
  30. Salina E.A., Adonina I.G., Badaeva E.D. et al. A *Thinopyrum intermedium* chromosome in bread wheat cultivars as a source of genes conferring resistance to fungal diseases // *Euphytica.* 2015. V. 204. P. 91–101.  
<https://doi.org/10.1007/s10681-014-1344-5>
  31. Leonova I.N., Stasyuk A.I., Skolotneva E.S., Salina E.A. Enhancement of leaf rust resistance of Siberian winter wheat varieties by marker-assisted selection // *Cereal Res. Commun.* 2017. V. 45. P. 621–632.  
<https://doi.org/10.1556/0806.45.2017.048>
  32. Li H., Chen X., Xin Z.Y. et al. Development and identification of wheat-*Haynaldia villosa* 6DL.6VS chromosome translocation lines conferring resistance to powdery mildew // *Plant Breeding.* 2005. V. 124. P. 203–205.  
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2004.01062.x>
  33. Qi L.L., Chen P.D., Liu D.J. et al. The gene *Pm21* – a new source of resistance to wheat powdery mildew // *Acta Agriculture Sinica.* 1995. V. 21. P. 257–261.
  34. Hao M., Liu M., Luo J. et al. Introgression of powdery mildew resistance gene *Pm56* on rye chromosome arm 6RS into wheat // *Front. Plant Sci.* 2018. V. 9. Article No. 1040.  
<https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01040>
  35. Keller M., Keller B., Schachermayr G. et al. Quantitative trait loci for resistance against powdery mildew in a segregating wheat x spelt population // *Theor. Appl. Genet.* 1999. V. 98. P. 903–912.  
<https://doi.org/10.1007/s001220051149>
  36. Jakobson I., Peusha H., Timofejeva L., Jarve K. Adult plant and seedling resistance to powdery mildew in a *Triticum aestivum* × *Triticum militinae* hybrid line // *Theor. Appl. Genet.* 2006. V. 112. P. 760–769.  
<https://doi.org/10.1007/s00122-005-0181-2>
  37. Miranda L.M., Murphy J.P., Marshall D. et al. *Pm34*: a new powdery mildew resistance gene transferred from *Aegilops tauschii* Coss. to common wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Genetics.* 2010. V. 185. P. 1033–1043.  
<https://doi.org/10.1534/genetics.110.123456>

- tivum* L.) // Theor. Appl. Genet. 2006. V. 113. P. 1497–1504.  
<https://doi.org/10.1007/s00122-006-0397-9>
38. Zhang R., Sun B., Chen J. et al. *Pm55*, a developmental-stage and tissue-specific powdery mildew resistance gene introgressed from *Dasyphyrum villosum* into common wheat // Theor. Appl. Genet. 2016. V. 129. P. 1975–1985.  
<https://doi.org/10.1007/s00122-016-2753-8>
39. Xue F., Wang C., Li C. et al. Molecular mapping of a powdery mildew resistance gene in common wheat landrace Baihulu and its allelism with *Pm24* // Theor. Appl. Genet. 2012. V. 125. P. 1425–1432.  
<https://doi.org/10.1007/s00122-012-1923-6>
40. Lan C., Liang S., Wang Z. et al. Quantitative trait loci mapping for adult-plant resistance to powdery mildew in Chinese wheat cultivar Bainong 64 // Phytopathology. 2009. V. 99. P. 1121–1126.  
<https://doi.org/10.1094/PHYTO-99-10-1121>
41. Zhu Z., Zhou R., Kong X. et al. Microsatellite markers linked to 2 powdery mildew resistance genes introgressed from *Triticum carthlicum* accession PS5 into common wheat // Genome. 2005. V. 48. P. 585–590.  
<https://doi.org/10.1139/g05-016>
42. Zhan H., Li G., Zhang X. et al. Chromosomal location and comparative genomics analysis of powdery mildew resistance gene *Pm51* in a putative wheat-*Thinopyrum ponticum* introgression line // PLoS One. 2014. V. 9. Article No. e113455.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0113455>
43. Liu W., Koo D.H., Xia Q. et al. Homoeologous recombination-based transfer and molecular cytogenetic mapping of powdery mildew-resistant gene *Pm57* from *Aegilops searsii* into wheat // Theor. Appl. Genet. 2017. V. 130. P. 841–848.  
<https://doi.org/10.1007/s00122-017-2855-y>
44. Zhao Z., Sun Y., Song W. et al. Genetic analysis and detection of the gene MILX99 on chromosome 2BL conferring resistance to powdery mildew in the wheat cultivar Liangxing 99 // Theor. Appl. Genet. 2013. V. 126. P. 3081–3089.  
<https://doi.org/10.1007/s00122-013-2194-6>
45. 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. V. 45. P. 737–744.  
<https://doi.org/10.1139/g02-040>
46. Aoun M., Breiland B., Turner M.K. et al. Genome-wide association mapping of leaf rust response in a durum wheat worldwide germplasm collection // Plant Genome. 2016. V. 9. № 3. P. 1–24.  
<https://doi.org/10.3835/plantgenome2016.01.0008>
47. Булойчик А.А., Борзяк В.С. Встречаемость генов вирулентности в белорусской популяции *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* // Микология и фитопатология. 2013. Т. 47. С. 405–409.
48. Cowger C., Mehra L., Arellano C. et al. Virulence differences in *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* from the Central and Eastern United States // Phytopathology. 2018. V. 108. P. 402–411.  
<https://doi.org/10.1094/PHYTO-06-17-0211-R>
49. Сочалова Л.П., Лухенко И.Е. Изучение устойчивости пшеницы к листовым патогенам в условиях Западной Сибири // Сиб. вестник с.-х. науки. 2011. № 1. С. 18–25.
50. Сочалова Л.П., Пискарев В.В. Устойчивость сортов яровой мягкой пшеницы к возбудителям инфекционных заболеваний в условиях изменяющегося климата Западной Сибири // Достижения науки и техники АПК. 2017. Т. 31. № 2. С. 21–25.

## Genome-Wide Association Study of Powdery Mildew Resistance in Russian Spring Wheat Varieties (*T. aestivum* L.)

I. N. Leonova\*

Federal Research Center Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630090 Russia

\*e-mail: leonova@bionet.nsc.ru

Powdery mildew, caused by the fungal pathogen *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* (*Bgt*), is one of the economically important disease of common wheat *T. aestivum* L. One of the most effective and environmentally important ways of wheat protection against *Bgt* is cultivation of the varieties with genetic resistance. The aim of this work was to study the genetic diversity of Russian spring wheat varieties on the powdery mildew resistance loci. Phytopathological evaluation of 97 wheat varieties showed that no more than 10% of the varieties have low level of susceptibility to the population of *Bgt*, specific to the Western Siberian region. Association mapping, performed on the basis of SNP genotyping and phytopathological testing during three environmental seasons identified eight loci in chromosomes 1AL, 1DS, 2BL, 5AS, 5DS, 6AL, 6DL and 7AL. A high impact to the phenotypic manifestation of the trait was established for genetic factors localized in chromosomes 5AS, 6AL and 6DL. The long arm of chromosome 6D contains *Pm6Ai=2* gene, introduced from the wheatgrass *Thinopyrum intermedium*, which provides effective protection from powdery mildew pathogen. Based on comparative analysis of the chromosomal localization of the known *Pm* resistance genes and loci mapped in this work, an assumption was made that the QTLs on chromosomes 1DS, 5AS, 6AL are new, not previously described resistance loci. The obtained results can be used in breeding programs for selection of target loci and for development of molecular markers specific for *Bgt* resistance loci.

**Keywords:** common wheat, powdery mildew, *Pm* genes, association mapping, GWAS, *Bgt*.