

**Л.Г. Тырышкин, доктор биологических наук, профессор**  
 ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР)  
 РФ, 190000, г. Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42–44  
**С.К. Темирбекова, доктор биологических наук, профессор**  
 Всероссийский научно-исследовательский институт фитопатологии  
 РФ, 143050, Московская обл., Одинцовский р-н, Большие Вяземы  
**Е.Ю. Кудрявцева**  
**Е.В. Зуев, кандидат сельскохозяйственных наук**  
 ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР)  
 E-mail: sul20@yandex.ru

УДК: 633.11:632.938

DOI:10.30850/vrsn/2021/3/18-23

## ЭФФЕКТИВНАЯ ЮВЕНИЛЬНАЯ УСТОЙЧИВОСТЬ ОБРАЗЦОВ ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ ИЗ КОЛЛЕКЦИИ ВИР К ЛИСТОВОЙ РЖАВЧИНЕ И ТЕМНО-БУРОЙ ЛИСТОВОЙ ПЯТНИСТОСТИ

*В работе представлены результаты изучения ювенильной устойчивости к листовой ржавчине (*Puccinia triticina* Erikss.) и темно-бурой листовой пятнистости (*Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) у 3949 образцов яровой мягкой пшеницы из Мировой коллекции Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР) происхождения из 81 страны. Материал был представлен: местными (ландрасы) и селекционными сортами, селекционными и генетическими линиями. Интактные проростки и отрезки листьев на воде в лабораторных условиях заражали сборной популяцией *P. triticina* и смесью изолятов *B. sorokiniana*. К листовой ржавчине были высокоустойчивы 84 образца, причем 60 из регионов Российской Федерации. Для 52 образцов постулированы гены устойчивости к листовой ржавчине на основе фитопатологического теста с использованием клонов патогена, маркированных вирулентностью к эффективным генам устойчивости Lr9, 19, 24, 41 и 47: Lr9 идентифицирован у 26 образцов, Lr24 – 13, Lr19 – 13. Гены Lr41 и Lr47 не определены у изучаемых образцов. Высокий уровень ювенильной устойчивости к пятнистости выявлен только у линий ЛТ-5 и ЛТ-6, созданных в ВИРе на основе индукции соматональной изменчивости.*

**Ключевые слова:** яровая мягкая пшеница, коллекция ВИР, листовая ржавчина, темно-бурая листовая пятнистость, ювенильная устойчивость, гены устойчивости, источники устойчивости.

**L.G. Tyryshkin, Grand PhD in Biological sciences, Professor**  
*N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR)*  
 RF, 190000, Sankt- Peterburg, ul. Bolshaya Morskaya, 42–44  
**S.K. Temirbekova, Grand PhD in Biological sciences, Professor**  
*All-Russian Research Institute of Phytopathology*  
 RF, 143050, Moscovskaya obl., Odintsovskiy r-nt, Bolshye Vyaz'my  
**E.Yu. Kudryavtseva**  
**E.V. Zuev, PhD in Agricultural sciences**  
*N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR)*  
 E-mail: sul20@yandex.ru

## EFFECTIVE JUVENILE RESISTANCE OF SPRING SOFT WHEAT SAMPLES FROM THE VIR COLLECTION TO LEAF RUST AND DARK BROWN LEAF SPOT

*The article presents the results of studying juvenile resistance to leaf rust (*Puccinia triticina* Erikss.) and dark-brown leaf spot blotch (*Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) in 3949 samples of spring bread wheat from the World collection of the Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR) originating from 81 countries. According to the status of the samples, the material was represented by: local varieties (landraces), breeding varieties, breeding and genetic lines. Under laboratory conditions, intact seedlings and leaf segments on water were infected with a complex population of *P. triticina* and a mixture of *B. sorokiniana* isolates. 84 samples were highly resistant to leaf rust, 60 of them originating from regions of the Russian Federation. For 52 samples, genes for resistance to leaf rust were postulated with phytopathological test, using the pathogen clones marked with virulence to effective resistance genes Lr9, 19, 24, 41 and 47: Lr9 was identified in 26 samples, Lr24 – 13, Lr19 – in 13 ones. Genes Lr41 and Lr47 were not found in the studied samples. A high level of juvenile resistance to dark-brown leaf spot blotch was revealed only in lines LT-5 and LT-6, developed in VIR on the base of somaclonal variability induction.*

**Key words:** spring bread wheat, VIR collection, leaf rust, dark-brown leaf spot blotch, juvenile resistance, resistance genes, sources of resistance.

Мягкая пшеница (*T. Aestivum* L.) – важнейшая зерновая культура в Российской Федерации. [8] Существенный фактор, влияющий на урожайность возделываемых сортов и снижение качества семян - заражение листьев грибными болезнями. Листовая ржавчина (*Puccinia triticina* Erikss.) поражает пшеницу

во всех регионах ее выращивания. Эпифитотии наблюдаются каждые два-три года, средние потери урожая в России составляют 10...30 %, а в эпифитотийные годы достигают 40 % и более.

Темно-бурая листовая пятнистость (*Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoemaker, телеоморфа

*Cochliobolus sativus* (Ito et Kurib.) обычно рассматривается как крайне вредоносная болезнь мягкой пшеницы в, так называемых, нетрадиционных регионах ее возделывания с высокой температурой и влажностью. [16–18] В последнее время сильное развитие заболевания отмечали в Северо-Западном регионе России [9] и Татарстане. [1] Средние потери урожая пшеницы в России оцениваются в 10...30 %, в годы эпифитотийного развития болезни в благоприятных условиях могут достигать 100 %. [16]

Общепризнано, что лучший из методов борьбы с этими болезнями как с точки зрения экономической эффективности, так и воздействия на окружающую среду – выведение устойчивых сортов. Для чего необходимы новые источники. Ранее выявленные и созданные доноры эффективной резистентности могут потерять признак как из-за процессов микроэволюции в популяциях фитопатогенов по признаку вирулентности и агрессивности, так и в результате глобальных климатических изменений в основных регионах выращивания пшеницы.

Согласно современным научным представлениям, в Мировой коллекции Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова присутствует большое количество образцов мягкой пшеницы, обладающих новыми эффективными генами устойчивости к листовой ржавчине [5, 7, 19, 20] и более 100 источников, устойчивых к темно-бурой листовой пятнистости. [6, 10] В то же время, нашими более ранними исследованиями установлено, что генофонд коллекции мягкой пшеницы ВИР крайне беден по генам эффективной проростковой и взрослой устойчивости к листовой ржавчине и темно-бурой листовой пятнистости. [15]

Цель работы – изучить ювенильную устойчивость к указанным заболеваниям образцов яровой мягкой пшеницы из коллекции ВИР.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

С 1999 по 2019 год на ювенильную устойчивость к листовой ржавчине и темно-бурой листовой пятнистости изучено 3949 образцов из 81 страны (см. таблицу). В большей степени были представлены сорта и линии из России, Казахстана, Индии, Китая, Пакистана, Австралии, США, единичные образцы из Австрии, Бангладеш, Боливии, Венгрии, Гватемалы, Мавритании, Новой Зеландии, Норвегии, Парагвая, Румынии, Уругвая.

По статусу образца - местные сорта (ландрасы) – 2243, селекционные сорта – 1150, селекционные линии – 444, генетические линии – 96, для 16 образцов статус не был определен.

Устойчивость образцов яровой мягкой пшеницы к двум болезням выявляли в отделе генетики ВИР.

Семена высевали на смоченные водой ватные валики в кюветы. Кюветы с проросшими семенами помещали на светоустановку (20...22 °С, постоянное освещение 2500 лк). Отрезки листьев на смоченной водой вате и интактные проростки в стадии одного-двух листьев, расположенные в кюветах горизонтально, опрыскивали из пульверизатора водными суспензиями спор возбудителей болезней. При оценке устойчивости к листовой ржавчине в качестве инокулюма использовали сборную попу-

### Происхождение образцов яровой мягкой пшеницы, изученных на проростковую устойчивость к листовой ржавчине и темно-бурой листовой пятнистости

Происхождение	Количество образцов	Происхождение	Количество образцов
Австралия	99	Мексика	51
Австрия	1	Монголия	9
Азербайджан	52	Молдова	21
Алжир	39	Норвегия	3
Аргентина	27	Непал	22
Армения	81	Нидерланды	5
Афганистан	74	Новая Зеландия	1
Бангладеш	1	Норвегия	1
Беларусь	44	Оман	4
Болгария	5	Пакистан	124
Боливия	1	Палестина	5
Бразилия	74	Парагвай	1
Великобритания	12	Перу	4
Венгрия	1	Польша	56
Вьетнам	6	Португалия	11
Гватемала	1	Россия	1160
Германия	51	Румыния	1
Греция	16	Саудовская Аравия	3
Грузия	65	Сирия	26
Египет	29	США	94
Израиль	30	Таджикистан	78
Индия	218	Таиланд	5
Иордания	5	Тунис	44
Ирак	21	Туркменистан	10
Иран	89	Турция	84
Испания	26	Узбекистан	68
Италия	14	Украина	66
Йемен	2	Уругвай	1
Казахстан	295	Финляндия	11
Канада	83	Франция	19
Кения	3	Чехия	30
Кипр	3	Чили	10
Киргизия	64	Швейцария	14
Китай	187	Швеция	28
Колумбия	5	Эстония	4
Латвия	5	Эфиопия	33
Ливан	5	ЮАР	26
Ливия	12	Югославия до 1990 г.	25
Литва	9	Южная Корея	7
Мавритания	1	Япония	8
Марокко	20	Всего	3949

ляцию *P. triticina* (смесь сборов с листьев нескольких восприимчивых сортов пшеницы в Северо-Западном регионе России), которую поддерживали на отрезках листьев сорта пшеницы *Ленинградка* в световой камере (2500 лк, 20...22 °С). В данных условиях популяция была вирулентна на линиях и сортах с генами устойчивости *Lr1, Lr2a, Lr2c, Lr3bg, Lr10, Lr11, Lr12, Lr13, Lr14a, Lr14b, Lr15, Lr16, Lr17, Lr18, Lr20, Lr21, Lr22a, Lr22b, Lr23, Lr25, Lr26, Lr28, Lr29, Lr27+31, Lr32, Lr33, Lr34, Lr35, Lr36, Lr37, Lr38, Lr43, Lr44,*

*Lr45, Lr46, Lr48, Lr49, Lr52, Lr57, Lr60, Lr64* и авирулентна к генам резистентности *Lr9, Lr19, Lr24, Lr39 (= Lr41) и Lr47*. Заражали экспериментальные растения водной суспензией уредоспор гриба ( $3 \times 10^4$  спор/мл). Концентрацию спор определяли путем подсчета их количества в капле объемом 5  $\mu$ L под световым микроскопом ( $\times 56$ ).

*B. sorokiniana* изолировали из пораженных листьев пшеницы и ячменя в чашках Петри на полуселективной среде ЧЛМ с добавками: стрептомицин (200 мг/л), хлорамфеникол (50,0 мг/л), тетрациклин (50,0 мг/л), фундазол (20,0 мг/л), байтан (50,0 мг/л), топсин М (20,0 мг/л) и тритон X100 (10,0 мл). Состав среды ЧЛМ (г/л):  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  – 0,5;  $\text{MgSO}_4 \times 7 \text{H}_2\text{O}$  – 0,5;  $\text{KCl}$  – 0,5; мочевины – 1,2; лактоза – 20,0; агар – 20,0. Чашки инкубировали при 22...25 °C в темноте; обильное спороношение наблюдали через 10...14 сут. Инукулюм размножили на среде ЧЛМ. Конидии с поверхности среды скальпелем переносили в воду. Суспензию фильтровали через двойной слой марли. Концентрацию спор определяли путем подсчета их количества в капле объемом 5  $\mu$ L и доводили до  $5 \times 10^4$  спор/мл.

Кюветы с растениями после инокуляции патогенами оборачивали полиэтиленом и на 12 ч оставляли в темноте, затем, в случае заражения возбудителем ржавчины, пленку снимали, проростки возвращали в горизонтальное положение, и кюветы с растениями переносили на светоустановку. Кюветы с отрезками листьев закрывали стеклом. Растения, зараженные *B. sorokiniana*, в течение всего эксперимента выдерживали в горизонтальном положении под пленкой.

Тип реакции на заражение возбудителем листовой ржавчины выявляли на 12-е сут. после инокуляции интактных растений и на 8-е сут. после заражения отрезков листьев по шкале: 0 – отсутствие симптомов болезни; 0 – некрозы без пустул; 1 – очень мелкие пустулы, окруженные некрозом; 2 – пустулы среднего размера, окруженные некрозом или хлорозом; 3 – пустулы среднего и крупного размера без некроза. [19] Образцы с типами реакции 0–2 рассматривали как обладающие тем или иным уровнем устойчивости, 3 – как восприимчивые.

Развитие темно-бурой листовой пятнистости определяли на 7-е сут. после заражения возбудителем по шкале: 0 – отсутствие симптомов поражения, 1, 2, 3, 4 – поражено 10, 20, 30, 40 % листовой поверхности, 5 – поражено более 50 % листовой поверхности, 6 – гибель листа. Образцы, пораженные на балл 5–6 считали восприимчивыми, 3–4 среднеустойчивыми, 0–2 высокоустойчивыми. [14]

Поражения всех образцов болезнями оценивали в трех независимых экспериментах.

Для идентификации генов резистентности у выделенных высокоустойчивых к листовой ржавчине образцов пшеницы отрезки листьев данных форм помещали на смоченную водой вату и инокулировали монопустульными изолятами *P. triticina*, вирулентными к линиям с генами устойчивости *Lr9, 19, 24, 41, 47*. Поскольку данные изоляты встречаются в используемой популяции патогена с крайне низкой частотой, поражение образца клоном, вирулентным к конкретному гену резистентности, рассматривалось как доказательство присутствия этого гена у данного образца.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Установлено, что к популяции возбудителя листовой ржавчины из Северо-Западного региона РФ были высокоустойчивы 84 образца, причем 60 из них происходят из регионов Российской Федерации. В связи с тем, что образцы устойчивые в ювенильной стадии онтогенеза представляют наибольший интерес для селекционных целей, мы представляем полный список идентифицированных образцов – Австралия: Skua (к-60613), Tasman (к-63180), Cuninghame (к-64209), Sunstate (к-64218); Бразилия: OCEPAR 11 – Juriti (к-62612), OCEPAR 8 – Macuco (к-62614), BR 31 – Miriti (к-62619), CEP 14 – Tapes (к-60944), BR 34 (к-62185); Канада: ACBarrie (к-64596); Швейцария: Taronit (к-66032); Великобритания: Sparrow (к-66090); Мексика: к-65603; Нидерланды: Tybalt (к-64897); Польша: Nawra (к-64708); Швеция: WW 17283 (к-60997); ЮАР: SST-23 (к-64138), SST-25 (к-64140); неизвестно: PS 131 (к-64597), PS 133 (к-64598); США: Stoa (к-59033), Wampum (к-60588), MN 81330 (к-60785), Russ (к-64595).

Образцы из России указаны с учетом определенных регионов страны: Алтайский край – *Алтайская* 65 (к-64455), *Алтайская* 110 (к-65128); Воронежская обл. – *Воронежская* 18 (к-65998), *Воронежская* 20 (к-66257); Кемеровская обл. – *Тулеевская* (к-63461); Курганская обл. – *Ария* (к-64545), *Зауральская Волна* (к-66874); Ленинградская обл. – *ЛТ-1* (к-65816); Новосибирская обл. – *АНК-4* (к-56395), *Обская* 14 (к-64363), *Удача* (к-64372), *Сибирская* 24 (к-66442), *Лубинка* (к-64866), *Новосибирская* 44 (к-64867), *Ольга* (к-65000), *Новосибирская* 18 (к-65820), *Сибирская* 17 (к-66017), *Сибирская* 21 (к-66269), *Ивушка* (к-66789); Омская обл. – *Лавруша* (к-64984), *Омская* 41 (к-65253), *ОмГАУ* 100 (к-66387); Пензенская обл. – *Юлия* (к-63717); Самарская обл. – *Тулайковская* 10 (к-63714), *Тулайковская Золотистая* (к-63715), *Тулайковская* 100 (к-64643), *Лютесценс* 30 (к-64647), *Лютесценс* 101 (к-64648), *Лютесценс* 13 (к-64649), *Кинельская Нива* (к-64666), *Тулайковская* 108 (к-65452), *Экада* 113 (к-65453), *Тулайковская* 110 (к-65454), *Тулайковская Надежда* (к-65827), *Кинельская Юбилейная* (к-66270), *Кинельская Волна* (к-66274), *Тулайковская* 116 (к-66347); Саратовская обл. – *Л 505* (к-62892), *Добрыня* (к-64252), *Воевода* (к-64997), *Фаворит* (к-64998), *Лебедушка* (к-66410), *Александрит* (66877); Тамбовская обл. – *Мерцана* (к-65449), *RL-3* (к-66733), *RL-6-8* (к-66734), *СФР* 135-17-16-15 (к-66738); Татарстан – *Хазинэ* (к-66881); Тюменская обл. – *Латона* (к-64359), *Тюменочка* (к-66271); Ульяновская обл. – *Ульяновская* 105 (к-66011); Челябинская обл. – *Квинта* (к-63467), *Дуэт* (к-63500), *Памяти Рюба* (к-64378), *Челяба* 2 (к-64379), *Челяба* 75 (к-64871), *Челяба Степная* (к-64872), *Чебаркульская* 3 (к-66792), *Челяба* 80 (к-66871), *Памяти Одиной* (к-66872).

Для большинства выделенных образцов провели фитопатологический тест с использованием клонов патогена, вирулентных к образцам пшеницы с генами устойчивости *Lr9, 19, 24, 41 и 47*. Гены *Lr41* и *Lr 47* не идентифицированы. У материала, изученного до 2008 года, ген *Lr9* идентифициро-

ван у 10 образцов, *Lr24* – у 12, *Lr19* – у 5. [13] После 2008 года были идентифицированы гены устойчивости к листовой ржавчине у 25 образцов.

Приводим данные по наличию эффективных в условиях Северо-Западного региона России генов устойчивости у выделенного материала:

– *Lr19* – *Russ* (к-64595, США), *WW17283* (к-60997, Швеция), *Добрыня* (к-64252, Саратовская обл.), *Л 505* (к-62892, Саратовская обл.), *Юлия* (к-63717, Пензенская обл.), *Ульяновская 105* (к-66011, Ульяновская обл.), *Лебедушка* (к-66410, Саратовская обл.), *Тулайковская 108* (к-65452, Самарская обл.), *Экада 113* (к-65453, Самарская обл.), *Кинельская Волна* (к-66274, Самарская обл.), *Омская 41* (к-65253, Омская обл.), *Александрит* (66877, Саратовская обл.), *Хазинэ* (к-66881, Татарстан);

– *Lr9* – *SEP 14* – *Tapes* (к-60944, Бразилия), *АНК-4* (к-56395, Новосибирская обл.), *Дуэт* (к-63500, Челябинская обл.), *Тулеевская* (к-63461, Кемеровская обл.), *Квинта* (к-63467, Челябинская обл.), *Латона* (к-64359, Тюменская обл.), *Лютесценс 101* (к-64648, Самарская обл.), *Обская 14* (к-64363, Новосибирская обл.), *Удача* (к-64372, Новосибирская обл.), *Челяба 2* (к-64379), *Челяба Степная* (к-64872, Челябинская обл.), *Мерцана* (к-65449, Тамбовская обл.), *Тюменочка* (к-66271, Тюменская обл.), *Лаверуша* (к-64984, Омская обл.), *ОмГАУ 100* (к-66387, Омская обл.), *Сибирская 24* (к-66442, Новосибирская обл.), *Лубничка* (к-64866, Новосибирская обл.), *Новосибирская 44* (к-64867, Новосибирская обл.), *Ольга* (к-65000, Новосибирская обл.), *Новосибирская 18* (к-65820, Новосибирская обл.), *Сибирская 17* (к-66017, Новосибирская обл.), *Сибирская 21* (к-66269, Новосибирская обл.), *Алтайская 110* (к-65128, Алтайский край), *Ивушка* (к-66789, Новосибирская обл.), *Чебаркульская 3* (к-66792, Челябинская обл.), *Зауральская Волна* (к-66874, Курганская обл.);

– *Lr24* – *BR 31* – *Miriti* (к-62619, Бразилия), *BR 34* (к-62185, Бразилия), *Cunningham* (к-64209, Австралия), *Sunstate* (к-64218, Австралия), *MN 81330* (к-60785, США), *ОСЕРА 11* – *Juriti* (к-62612, Бразилия), *PS 131* (к-64597), *PS 133* (к-64598), *Skua* (к-60613, Австралия), *SST-23* (к-64138, ЮАР), *SST-25* (к-64140, ЮАР), *Stoa* (к-59033, США), *Sparrow* (к-66090, Великобритания).

Все изученные образцы пшеницы были высоковосприимчивы к темно-бурой листовой пятнистости, за исключением линий ЛТ-6 (к-65819) и ЛТ-5 (к-66209), балл поражения которых составлял 1–2.

## ОБСУЖДЕНИЕ

При изучении коллекции мягкой пшеницы ВИР ранее было выделено достаточно большое количество образцов, устойчивых к листовой ржавчине. Кроме того, у них идентифицированы десятки новых эффективных генов резистентности. [5, 20] Однако в нашей работе было показано, что многие носители таких генов либо восприимчивы к листовой ржавчине, либо защищены уже известными генами устойчивости. [13] Из 3949 изученных образцов выделено только 84, высокоустойчивых к болезни, причем более двух третей

из России, при том, что российские образцы составляли одну треть всего материала. Все выделенные устойчивые образцы представлены селекционными сортами и линиями; изученные ландрасы оказались высоковосприимчивыми к болезни в стадии проростков.

Для 47 образцов провели фитопатологический тест при заражении клонами возбудителя листовой ржавчины, вирулентными к носителям известных эффективных в условиях северо-запада России генов устойчивости. У 26 образцов постулирован ген *Lr9*, у 13 – *Lr19* и у 13 – *Lr24*. Первые два характерны в подавляющем большинстве случаев для российских сортов. С нашей точки зрения, это связано с широким вовлечением гена *Lr19* в селекционный процесс в Поволжье, а затем и в других регионах страны. Ген *Lr9* распространен из-за интенсивного использования гена устойчивости к листовой ржавчине *LrTR* в селекции пшеницы гена в Западной Сибири, а затем и других регионах. Ген устойчивости *LrTR* австралийской линии TR/55P 6628(к-54049) по результатам гибридологического анализа и фитопатологического теста оказался идентичным гену *Lr9*. [11, 12] Гены *Lr19* и *Lr9* давно уже потеряли свою эффективность в ряде регионов России. [2, 4] Но выделенные нами сорта с этими генами могут рассматриваться как доноры эффективной проростковой резистентности в тех регионах, где, во-первых, отсутствуют вирулентные к ним генотипы возбудителя болезни, и, во-вторых, крайне мала вероятность заноса таких генотипов из других регионов. Ген *Lr24* не встречается в выделенном материале из Российской Федерации, а представлен в иностранных сортах. Несмотря на это, имеется сообщение о потере резистентности, обусловленной этим геном, в Поволжье. [3] По нашему мнению, данный ген может использоваться в селекции на устойчивость к листовой ржавчине во многих регионах нашей страны. Однако при широком вовлечении в селекционный процесс он потеряет свою эффективность достаточно быстро. Линия ЛТ-1, созданная на основе индукции соматональной изменчивости у сорта пшеницы *Spica* [13], защищена ранее неизвестными генами устойчивости и может представлять интерес для селекции на данный признак.

Из коллекции ВИР было выделено большое количество устойчивых к темно-бурой листовой пятнистости образцов мягкой пшеницы и близкородственных видов. [6] В нашем исследовании отмечено, что подавляющее количество образцов восприимчивы к болезни, что связано с отсутствием целенаправленной селекции на устойчивость в большинстве регионов. Только две линии ЛТ-5 и ЛТ-6, полученные в результате отбора по устойчивости к данному заболеванию в расщепляющихся поколениях комбинаций скрещивания соматональных образцов яровой мягкой пшеницы 181-5, обладали высоким уровнем ювенильной резистентности. Они могут рассматриваться как источники устойчивости для регионов, в которых сильно развита пятнистость.

Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по теме № 0662-2019-0006 «Поиск, поддержание жизне-

способности и раскрытие потенциала наследственной изменчивости мировой коллекции зерновых и крупяных культур ВИР для развития оптимизированного генбанка и рационального использования в селекции и растениеводстве».

#### СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

1. Асхадуллин, Дан.Ф. Темно-бурая листовая пятнистость на яровой мягкой пшенице в Татарстане / Дан.Ф. Асхадуллин, Дан.Ф. Асхадуллин, Н.З. Василова и др. // Защита и карантин растений. – 2018. – № 9. – С. 17–19.
2. Коваленко, Е.Д. Вирулентность популяций *Puccinia triticina* в России в 2000–2001 гг. / Е.Д. Коваленко, А.И. Жемчужина, Н.Н. Куркова, Ю.А. Стрижекозин // Журнал Российского общества фитопатологов. – 2003. – № 6. – С. 23–29.
3. Маркелова, Т.С. Иммунологические основы и методы создания исходного материала пшеницы для селекции на устойчивость к болезням в Поволжье / Т.С. Маркелова: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. – Саратов, 2007. – 42 с.
4. Мешкова, Л.В. Вирулентность патотипов возбудителя листовой ржавчины пшеницы к *THLR9* в регионах Сибири и Урала / Л.В. Мешкова, Л.П. Россеева, Е.Р. Шрейдер, А.В. Сидоров // Тез. II Всерос. конференции «Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам». – С-Пб, 2008. – С. 70–73.
5. Михайлова, Л.А. Устойчивость видов *Triticum* L. и *Aegilops* L. из коллекции ВИР к возбудителям желтой и темно-бурой листовых пятнистостей (каталог) / Л.А. Михайлова, Н.М. Коваленко, С.Г. Смурова и др. – С-Пб, 2007. – 60 с.
6. Михайлова, Л.А. Генетика взаимоотношений возбудителя бурой ржавчины и пшеницы / Л.А. Михайлова / Под ред. М.М. Левитина. – С-Пб, 2006. – 80 с.
7. Садовая, А.С. Характеристика устойчивости к возбудителю бурой ржавчины сортов и линий мягкой пшеницы из коллекции ВИР, несущих чужеродный генетический материал / А.С. Садовая, Е.И. Гулятьева, О.П. Митрофанова и др. // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2014. – № 18 (4/1). – С. 739–750.
8. Сандухадзе, Б.И. Селекция озимой пшеницы – важнейший фактор повышения урожайности и качества / Б.И. Сандухадзе // Достижения науки и техники АПК. – 2010. – № 11. – С. 4–6.
9. Смурова, С.Г. Новые источники и доноры устойчивости пшеницы к *Cochliobolus sativus* Drechs. Ex Dastur / С.Г. Смурова: Дисс. ... канд. биол. наук. – С-Пб, 2008. – 236 с.
10. Смурова, С.Г. Источники устойчивости пшеницы к темно-бурой пятнистости / С.Г. Смурова, Л.А. Михайлова // Доклады РАСХН. – 2007. – № 6. – С. 25–28.
11. Тырышкин, Л.Г. Генетический контроль устойчивости коллекционных образцов и соматклонов пшеницы к бурой ржавчине / Л.Г. Тырышкин // Науч. мат. всерос. конф. по иммунитету растений к болезням и вредителям. – С-Пб., 2002. – С. 121–122.
12. Тырышкин, Л.Г. Генетический контроль эффективной ювенильной устойчивости коллекционных образцов пшеницы *Triticum aestivum* L. к бурой ржавчине / Л.Г. Тырышкин // Генетика. – 2006. – Т. 42. – С. 377–384.
13. Тырышкин, Л.Г. Генетическое разнообразие пшеницы и ячменя по эффективной устойчивости к болезням и возможности его расширения / Л.Г. Тырышкин: Дисс. ... докт. биол. наук. – С-Пб.: ВИР, 2007. – 251 с.
14. Тырышкин, Л.Г. Темно-бурая листовая пятнистость. Устойчивость генетических ресурсов зерновых культур к вредным организмам / Л.Г. Тырышкин // Методические указания. – М.: РАСХН, 2008. – С. 112–120.
15. Тырышкин, Л.Г. Источники эффективной устойчивости мягкой пшеницы и ее родичей к грибным болезням – поиск, создание и использование в селекции / Л.Г. Тырышкин, В.В. Сюков, В.Г. Захаров и др. // Труды по прикл. бот., ген. и сел. – 2012. – Т. 170. – С. 186–199.
16. Chowdhury, A.K. Spot blotch disease of wheat – a new thrust area for sustaining productivity / A.K. Chowdhury, G. Singh, B.S. Tyagi et al. // Journal Wheat. – 2013. – Vol. 5. – P. 1–11.
17. Duveiller, EM. Genetic improvement and crop management strategies to minimize yield losses in warm non-traditional wheat growing areas due to spot blotch pathogen *Cochliobolus sativus* / EM Duveiller, RC Sharma // Journal of Phytopathology. – 2009. – Vol. 157. – Issue 9. – P. 521–534.
18. Kumar, J. *Bipolaris sorokiniana*, a cereal pathogen of global concern: cytological and molecular approaches towards better control / J. Kumar, P Schäfer, R Hüchelhofen et al. // Molecular Plant Pathology. – 2002. – Vol. 3. – Issue 4. – P. 185–195.
19. Riaz, A. Mining Vavilov's treasure chest of wheat diversity for adult plant resistance to *Puccinia triticina* / A. Riaz, N. Athiyannan, S. Periyannan et al. // Plant Disease. – 2017. – Vol. 101. – P. 317–323.
20. Riaz, A. Unlocking new alleles for leaf rust resistance in the Vavilov wheat collection / A. Riaz, N. Athiyannan, S.K. Periyannan et al. // Theoretical and Applied Genetics. – 2018. – Vol. 131. – P. 127–144.

#### LIST OF SOURCES

1. Askhadullin, Dan.F. Temno-buraya listovaya pyatnistost' na yarovoj myagkoj pshenice v Tatarstane / Dan.F. Askhadullin, Dam.F. Askhadullin, N.Z. Vasilova i dr. // Zashchita i karantin rastenij. – 2018. – № 9. – S. 17–19.
2. Kovalenko, E.D. Virulentnost' populyacij *Puccinia triticina* v Rossii v 2000–2001 gg. / E.D. Kovalenko, A.I. Zhemchuzhina, N.N. Kurkova, YU.A. Strizhekozina // Zhurnal Rossijskogo obshchestva fitopatologov. – 2003. – № 6. – S. 23–29.
3. Markelova, T.S. Immunologicheskie osnovy i metody sozdaniya iskhodnogo materiala pshenicy dlya selekcii na ustojchivost' k boleznjam v Povolzh'e / T.S. Markelova: Avtoref. diss. ... dokt. biol. nauk. – Saratov, 2007. – 42 s.
4. Meshkova, L.V. Virulentnost' patotipov vzbuditelya listovoj rzhavchiny pshenicy k *THLR9* v regionah Sibiri i Urala / L.V. Meshkova, L.P. Rosseeva, E.R. SHrejder, A.V. Sidorov // Tez. II Vseross. konferencii «Sovremennye problemy immuniteta rastenij k vrednym organizmam». – S-Pb, 2008. – S. 70–73.
5. Mihajlova, L.A. Ustojchivost' vidov *Triticum* L. i *Aegilops* L. iz kollekcii VIR k vzbuditelyam zheltoj i temno-buroj listovyh pyatnistostej (katalog) / L.A. Mihajlova, N.M. Kovalenko, S.G. Smurova i dr. – S-Pb, 2007. – 60 s.
6. Mihajlova, L.A. Genetika vzaimootnoshenij vzbuditelya buroj rzhavchiny i pshenicy / L.A. Mihajlova / Pod red. M.M. Levitina. – S-Pb, 2006. – 80 s.
7. Sadovaya, A.S. Harakteristika ustojchivosti k vzbuditelyu buroj rzhavchiny sortov i linij myagkoj pshenicy iz kollekcii VIR, nesushchih chuzherodnyj geneticheskij ma-

- terial/A.S. Sadovaya, E.I. Gul'tyaeva, O.P. Mitrofanova i dr.// Vavilovskij zhurnal genetiki i selekcii. – 2014. – № 18 (4/1). – С. 739–750.
8. Sanduhadze, B.I. Selekcija ozimoj pshenicy – vazhnejshij faktor povysheniya urozhajnosti i kachestva /B.I. Sanduhadze//Dostizheniya nauki i tekhniki APK. – 2010. – № 11. – С. 4–6.
  9. Smurova, S.G. Novye istochniki i donory ustojchivosti pshenicy k Cochliobolus sativus Drechs. Ex Dastur / S.G. Smurova: Diss. ... kand. biol. nauk. – S-Pb, 2008. – 236 s.
  10. Smurova, S.G. Istochniki ustojchivosti pshenicy k temno-buroj pyatnistosti / S.G. Smurova, L.A. Mihajlova // Doklady RASKHN. – 2007. – № 6. – С. 25–28.
  11. Tyryshkin, L.G. Geneticheskij kontrol' ustojchivosti kollekcijnyh obrazcov i somaklonov pshenicy k buroj rzhavchine / L.G. Tyryshkin // Nauch. mat. vseros. konf. po immunitetu rastenij k boleznyam i vreditelyam. – S-Pb. – 2002. – С. 121–122.
  12. Tyryshkin, L.G. Geneticheskij kontrol' effektivnoj yuvenil'noj ustojchivosti kollekcijnyh obrazcov pshenicy Triticum aestivum L. k buroj rzhavchine / L.G. Tyryshkin // Genetika. – 2006. – Т. 42. – С. 377–384.
  13. Tyryshkin, L.G. Geneticheskoe raznoobrazie pshenicy i yachmenya po effektivnoj ustojchivosti k boleznyam i vozmozhnosti ego rasshireniya / L.G. Tyryshkin: Diss. ... dokt. biol. nauk. – S-Pb.: VIR, 2007. – 251 s.
  14. Tyryshkin, L.G. Temno-buraya listovaya pyatnistost'. Ustojchivost' geneticheskikh resursov zernovyh kul'tur k vreditel'nym organizmam /L.G. Tyryshkin // Metodicheskie ukazaniya. – M.: RASKHN, 2008. – С. 112–120.
  15. Tyryshkin, L.G. Istochniki effektivnoj ustojchivosti myagkoj pshenicy i ee rodichej k gribnym boleznyam – poisk, sozdanie i ispol'zovanie v selekcii/ L.G. Tyryshkin, V.V. Syukov, V.G. Zaharov i dr.// Trudy po prikl. bot., gen i sel. – 2012. – Т. 170. – С. 186–199.
  16. Chowdhury, A.K. Spot blotch disease of wheat – a new thrust area for sustaining productivity/ A.K. Chowdhury, G. Singh, B.S. Tyagi et al.// Journal Wheat. – 2013. – Vol. 5. – P. 1–11.
  17. Duveiller, E.M. Genetic improvement and crop management strategies to minimize yield losses in warm non-traditional wheat growing areas due to spot blotch pathogen Cochliobolus sativus / E.M. Duveiller, R.C. Sharma // Journal of Phytopathology. – 2009. – Vol. 157. – Issue 9. – P. 521–534.
  18. Kumar, J. Bipolaris sorokiniana, a cereal pathogen of global concern: cytological and molecular approaches towards better control / J. Kumar, P. Schäfer, R. Hückelhoven et al. // Molecular Plant Pathology. – 2002. – Vol. 3. – Issue 4. – P. 185–195.
  19. Riaz, A. Mining Vavilov's treasure chest of wheat diversity for adult plant resistance to Puccinia triticina / A. Riaz, N. Athiyannan, S. Periyannan et al. // Plant Disease. – 2017. – Vol. 101. – P. 317–323.
  20. Riaz, A. Unlocking new alleles for leaf rust resistance in the Vavilov wheat collection/ A. Riaz, N. Athiyannan, S.K. Periyannan et al. // Theoretical and Applied Genetics. – 2018. – Vol. 131. – P. 127–144.