

СКРИНИНГ ГЕНОВ УСТОЙЧИВОСТИ К БУРОЙ РЖАВЧИНЕ (LR) У СЕЛЕКЦИОННЫХ ЛИНИЙ ОЗИМОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ

О. С. Жогалева, младший научный сотрудник лаборатории клеточной селекции, os.zogaleva@mail.ru, ORCID ID: 0000-0003-1477-3285;

Н. Н. Вожжова, кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник лаборатории клеточной селекции, nvozhzh@gmail.com, ORCID ID: 0000-0002-2046-4000;

О. В. Шумская, младший научный сотрудник лаборатории клеточной селекции, xsushef@mail.ru, ORCID ID: 0000-0002-7285-5580;

А. Ю. Дубина, техник-исследователь лаборатории клеточной селекции, Lina.Dybina@yandex.ru, ORCID ID: 0000-0002-1432-7616;

М. М. Иванисов, кандидат сельскохозяйственных наук, научный сотрудник лаборатории селекции и семеноводства озимой мягкой пшеницы полунтенсивного типа, ivaniso561991@yandex.ru, ORCID ID: 0000-0001-7395-0910

ФГБНУ «Аграрный научный центр «Донской»,

347740, Ростовская обл., г. Зерноград, Научный городок, 3; e-mail: vniizk30@mail.ru

В Ростовской области из зерновых колосовых культур озимой пшенице принадлежит ведущее место по занимаемой посевной площади. Селекционерами были созданы сорта пшеницы, потенциал продуктивности которых в 1,5–2 раза превышает их фактическую урожайность в производстве. Одним из наиболее важных факторов, способных дестабилизировать валовые сборы зерна, снизить урожайность культуры являются паразитические организмы, из которых наиболее опасными являются возбудители ржавчины (*Puccinia tritica*, *P. striiformis*, *P. graminis*). Бурая ржавчина (возбудитель *Puccinia tritica* Erikss.) – одно из опасных заболеваний пшеницы. Генетическое разнообразие выращиваемых сортов по типам устойчивости и генам, ее контролирующим, обеспечивает надежную защиту пшеницы от этого патогена. Цель наших исследований – выявление генов устойчивости к бурой ржавчине (Lr-генов) с использованием маркерной селекции у линий озимой мягкой пшеницы. Исследования проводили в 2020–2021 годах. Объектом исследований были 311 линий озимой мягкой пшеницы ФГБНУ «АНЦ» Донской». В изучении линий озимой мягкой пшеницы применяли следующие методы: выделение ДНК при помощи СТАВ, постановка ПЦР, проведение электрофореза на агарозных гелях. С использованием молекулярных маркеров нами была проведена идентификация 24 образцов с функциональным аллелем гена *Lr10* (1672, 518/21 (1), 595/21 (1), 595 (4), 625/21, 626/21 и др.), 49 образцов с доминантным аллелем *Lr26* (1105, 502/21, 526/21 (1), 526/21 (2), 529/21 (12), 557/21 и др.), 13 линий с аллелем устойчивости гена *Lr37* (1105, 1609, 1610, 1611, 1612, 1613, 1615 и др.). Также установлено, что ген *Lr17a* у изучаемых линий не был выявлен.

Ключевые слова: озимая мягкая пшеница, бурая ржавчина, Lr, ген, устойчивость.

Для цитирования: Жогалева О. С., Вожжова Н. Н., Шумская О. В., Дубина А. Ю., Иванисов М. М. Скрининг генов устойчивости к бурой ржавчине (Lr) у селекционных линий озимой мягкой пшеницы // Зерновое хозяйство России. 2022. Т. 14, № 6. С. 23–28. DOI: 10.31367/2079-8725-2022-83-6-23-28.



SCREENING OF LEAF RUST RESISTANCE GENES (LR) IN THE BREEDING LINES OF WINTER BREAD WHEAT

O. S. Zhogaleva, junior researcher of the laboratory for cell breeding, os.zogaleva@mail.ru, ORCID ID: 0000-0003-1477-3285;

N. N. Vozhzhova, Candidate of Agricultural Sciences, senior researcher of the laboratory for cell breeding, nvozhzh@gmail.com, ORCID ID: 0000-0002-2046-4000;

O. V. Shumskaya, junior researcher of the laboratory for cell breeding, xsushef@mail.ru, ORCID ID: 0000-0002-7285-5580;

A. Yu. Dubina, technician-researcher of the laboratory for cell breeding, Lina.Dybina@yandex.ru, ORCID ID: 0000-0002-1432-7616;

M. M. Ivanisov, Candidate of Agricultural Sciences, researcher of the laboratory for breeding and seed production of winter bread wheat of half-intensive type, ivaniso561991@yandex.ru, ORCID ID: 0000-0001-7395-0910

FSBSI Agricultural Research Center "Donskoy",

347740, Rostov region, Zernograd, Nauchny Gorodok, 3; e-mail: vniizk30@mail.ru

In the Rostov region, among cereal crops, winter wheat occupies a leading position in terms of the sown area. Breeders have developed wheat varieties, a productivity potential of which is 1.5–2 times higher than their actual yield in production. One of the most important factors that can destabilize gross grain harvests and reduce productivity are parasitic organisms, the most dangerous of which are rust pathogens (*Puccinia tritica*, *P. striiformis*, *P. graminis*). Brown rust (pathogen *Puccinia tritica* Erikss.) is one of the dangerous wheat diseases. The genetic diversity of cultivated varieties according to resistance types and genes that control it, provides reliable wheat protection against this pathogen. The purpose of the current study was to identify leaf rust resistance genes (Lr-genes) using marker selection for the winter bread wheat lines. The study was carried out in 2020–2021. The objects of research were 311 winter bread wheat lines of the FSBSI Agricultural Research Center "Donskoy". In the study of winter bread wheat lines, there

were used such methods as DNA isolation using CTAB, PCR, and electrophoresis on agarose gels. Using molecular markers, there have been identified 24 samples with a functional allele of the *Lr10* gene (1672, 518/21 (1), 595/21 (1), 595 (4), 625/21, 626/21, etc.), 49 samples with the dominant allele *Lr26* (1105, 502/21, 526/21 (1), 526/21 (2), 529/21 (12), 557/21, etc.), 13 lines with the resistance allele of the *Lr37* gene (1105, 1609, 1610, 1611, 1612, 1613, 1615, etc.). There was also found that the *Lr17a* gene was not detected in the studied lines.

Keywords: winter bread wheat, leaf rust, *Lr* gene, resistance.

Введение. Листовая (бурая) ржавчина (*Puccinia triticina* Eriks.) – одно из самых опасных заболеваний мягкой пшеницы во всем мире. В научных учреждениях для оценки генетического разнообразия пшеницы по локусам устойчивости к бурой ржавчине и для выявления ассоциированных молекулярных маркеров используют три подхода: полногеномное ассоциативное исследование (GWAS), маркерную селекцию (MAS) и фитопатологическую оценку в полевых условиях (Зеленева и др., 2013; Мышастая и др., 2018; Шишкин и др., 2018; Leonova et al., 2020; Гульяева и Шайдаюк, 2021; Kozyrev et al., 2021; Manukyan and Doguzova, 2021).

На данный момент определено более 80 генов устойчивости к листовой ржавчине (*Lr*). Однако не все из них были успешно использованы в программах селекции пшеницы (Liu et al., 2021).

Большинство идентифицированных к настоящему времени *Lr*-генов обеспечивают качественную резистентность, которая зависит от расы и приводит к гиперчувствительному ответу или гибели клеток при заражении. Этот тип устойчивости известен как вертикальная, или рассадная, при которой развиваются ген резистентности в хозяине и ген авирулентности в патогене.

Однако такое сопротивление недолговечно из-за его разрушения новыми вирулентными расами. Данная резистентность контролируется генами с небольшими эффектами, обеспечивающими долгосрочную резистентность и сниженную восприимчивость. Большинство выявленных *Lr*-генов придают устойчивость к листовой ржавчине на стадии проростков и зависят от расы. За исключением нескольких генов, таких как *Lr34*, *Lr46*, *Lr67* и *Lr68*, которые являются генами устойчивости взрослых растений и не являются специфичными для расы. Комбинация генов устойчивости, как проростков, так и взрослых растений, может усилить устойчивость к бурой ржавчине (Vikas et al., 2022).

Также необходимо отметить, что одной из основных проблем иммунитета пшеницы к болезням является краткосрочная эффективность большинства *Lr*-генов. К снижению эффективности генов приводят микроэволюционные процессы внутри популяции и появление новых вирулентных рас фитопатогена, которые способны преодолевать устойчивость сорта. В результате многие из известных *Lr*-генов становятся неэффективными (Leonova et al., 2020).

Е. И. Гульяева и Е. Л. Шайдаюк (2021) в своей работе пишут, что российские сорта пшеницы обладают высокоэффективными генами *Lr24*,

Lr25, *Lr28*, *Lr29*, *Lr41* (39), *Lr47*, *Lr66*; частично эффективными генами *Lr9*, *Lr19*; генами устойчивости взрослых растений *Lr21*, *Lr34*, *Lr35*, *Lr37*; а также малоэффективными генами *Lr1*, *Lr3*, *Lr10*, *Lr20* и *Lr26*.

Ранее нами проводилась работа по идентификации некоторых генов устойчивости к бурой ржавчине (*Lr10*, *Lr17a*, *Lr26*, *Lr37*) в коллекционном материале озимой мягкой пшеницы (Вожжова, 2017; Вожжова и др., 2018; Мышастая и др., 2019; Вожжова и Ионов, 2020). Линии-потомки сортов с выявленными генами устойчивости являются интересным материалом для селекционеров.

В связи с этим целью наших исследований являлось выявление генов устойчивости к бурой ржавчине (*Lr*-гены) у изучаемых линий озимой мягкой пшеницы.

Материалы и методы исследований. Исследования были проведены в 2020–2021 гг. в лаборатории маркерной (в настоящее время – клеточной) селекции ФГБНУ «АНЦ» Донской г. Зернограда. Материалом исследований являются 311 линий мягкой озимой пшеницы, полученные от скрещиваний ранее идентифицированных сортов с генами устойчивости *Lr10*, *Lr17a*, *Lr26* и *Lr37* с сортами и линиями озимой мягкой пшеницы различного происхождения (подробная информация об исходных родительских сортах является конфиденциальной собственностью лаборатории селекции озимой мягкой пшеницы полуинтенсивного типа ФГБНУ «АНЦ «Донской»). Линии были выращены на полях ФГБНУ «АНЦ «Донской» по предшественнику кукуруза на зерно в различных селекционных питомниках. Оценка устойчивости к бурой ржавчине проводилась в полевых условиях по общепринятой методике (Peterson et al., 1948). Естественные условия не позволили оценить материал на поражение данным патогеном, так как у большинства образцов поражение бурой ржавчиной отсутствовало. От каждой линии отбирались образцы растительных тканей для дальнейшего исследования.

Выделение геномной ДНК из растительного материала (листья и зерно) озимой мягкой пшеницы выполняли на основе СТАВ метода, используя набор для выделения «ДНК-Экстран-3» («Синтол», Россия). В качестве положительного контроля при идентификации генов использованы образцы пшеницы, в которых гены устойчивости были идентифицированы ранее, а в качестве отрицательного контроля – деионизированная вода и образцы, в которых функциональные гены устойчивости не выявлены.

Полимеразную цепную реакцию проводили в амплификаторе T100 Thermal Cycler (BioRad, США) по протоколам, предложенным

разработчиками праймеров. В ходе исследований были использованы молекулярные маркеры: *Lr10* – LrK10-D (Schachermayer et al., 1997), *Lr17a* – Xqwm 614 (Bremenkamp-Barrett et al., 2008), *Lr26* – SCM 9 (Weng et al., 2007), *Lr37* – Ventriup/LN 2 (Helguera et al., 2003).

После прохождения ПЦР образцы ставили на агарозные 2-процентные гели. Использовали маркер молекулярного веса Thermo Scientific GeneRuler 50 bp (50–1000 п.н.). Гели окрашивали в этидий бромиде и фотографировали в ультрафиолетовом свете. Обработку данных проводили в программах Bio-Rad GelDoc Lab Image 5.1 и Microsoft Excel.

Результаты и их обсуждение. В ходе исследований нами было проанализировано различное количество линий по каждому из целевых генов. Этот параметр варьировал от запроса селекционеров, которые формировали списки в зависимости от известного им генетического фона.

Сначала нами были проанализированы 53 линии озимой мягкой пшеницы на ген *Lr10*. В результате анализов было установле-

но, что у 24 (45,28 %) линий имелся этот ген устойчивости к бурой ржавчине. Так, на рисунке 1 представлена одна из электрофореграмм скрининга, на которой верхние полосы свидетельствуют о прохождении полимеразной цепной реакции (ПЦР), а бэнды в районе 300 пар оснований – о наличии целевого аллеля гена.

У всех образцов, кроме 625/8, 626/1 и 626/5, ампликоны находятся на одном уровне с ампликонами контрольных образцов. Следовательно, у них имеется искомым ген устойчивости к бурой ржавчине *Lr10*.

Следует также отметить, что у 11 линий был обнаружен нефункциональный аллель. К их числу относятся и линии 625/8, 626/1 и 626/5, представленные на рисунке 1.

На ген *Lr17a* было проанализировано 62 линии озимой мягкой пшеницы (1116, 1118, 1122, 602/21 и др.). У данных линий ген устойчивости к бурой ржавчине (*Lr17a*) не был выявлен.

На ген *Lr26* было проанализировано 129 линий. На рисунке 2 представлена одна из электрофореграмм образцов озимой мягкой пшеницы в этом исследовании.

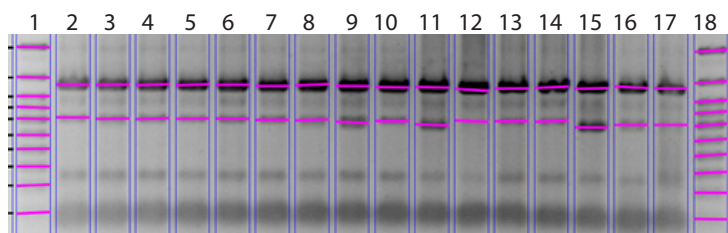


Рис. 1. Электрофореграмма скрининга линий озимой мягкой пшеницы по гену *Lr10* на агарозном геле.

Продукты амплификации с маркером LrK10-D: 1 и 18 – маркер молекулярного веса Евроген 50bp (размер бэндов снизу вверх: 50, 100, 150, 200, 250, 300, 350, 400, 500, 700 п.н.); 2 – 625/1; 3 – 625/2; 4 – 625/3; 5 – 625/4; 6 – 625/5; 7 – 625/6; 8 – 625/7; 9 – 625/8; 10 – 625/9; 11 – 626/1; 12 – 626/2; 13 – 626/3; 14 – 626/4; 15 – 626/5; 16 – TchrLr10 (положительный контроль); 17 – Шеф (положительный контроль)

Fig. 1. Electrophoregram of screening of the winter bread wheat lines according to the *Lr10* gene on agarose gel.

Amplification products with LrK10-D marker: 1 and 18 – Eurogen 50bp molecular weight marker (band size from bottom to top: 50, 100, 150, 200, 250, 300, 350, 400, 500, 700); 2 – 625/1; 3 – 625/2; 4 – 625/3; 5 – 625/4; 6 – 625/5; 7 – 625/6; 8 – 625/7; 9 – 625/8; 10 – 625/9; 11 – 626/1; 12 – 626/2; 13 – 626/3; 14 – 626/4; 15 – 626/5; 16 – TchrLr10 (positive control); 17 – Shef (positive control)

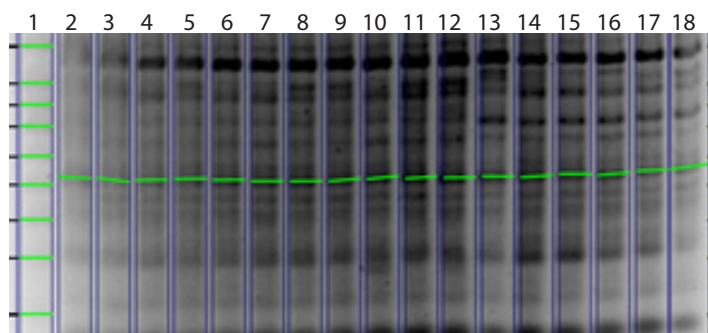


Рис. 2. Электрофореграмма скрининга линий озимой мягкой пшеницы по гену *Lr26* на агарозном геле.

Продукты амплификации с маркером SCM 9: 1 и 18 – маркер молекулярного веса Евроген 50bp (размер бэндов снизу вверх: 50, 100, 150, 200, 250, 300, 350, 400, 500, 700 п.н.); 2 – TchrLr26 (положительный контроль); 3 – 502/21 (1); 4 – 502/21 (2); 5 – 502/21 (3); 6 – 502/21 (4); 7 – 502/21 (5); 8 – 502/21 (6); 9 – 502/21 (7); 10 – 502/21 (8); 11 – 502/21 (9); 12 – 502/21 (10); 13 – 526/21 (1); 14 – 526/21 (2); 15 – 526/21 (3); 16 – 526/21 (4); 17 – 526/21 (5); 18 – 526/21 (6)

Fig. 2. Electrophoregram of screening of the winter bread wheat lines according to the *Lr26* gene on agarose gel.

Amplification products with SCM 9 marker: 1 and 18 – Eurogen 50bp molecular weight marker (band size from bottom to top: 50, 100, 150, 200, 250, 300, 350, 400, 500, 700); 2 – TchrLr26 (positive control); 3 – 502/21 (1); 4 – 502/21 (2); 5 – 502/21 (3); 6 – 502/21 (4); 7 – 502/21 (5); 8 – 502/21 (6); 9 – 502/21 (7); 10 – 502/21 (8); 11 – 502/21 (9); 12 – 502/21 (10); 13 – 526/21 (1); 14 – 526/21 (2); 15 – 526/21 (3); 16 – 526/21 (4); 17 – 526/21 (5); 18 – 526/21 (6)

У образцов 3–14 идентифицирован ампликон размером 207 пар нуклеотидов, что соответствует размеру ампликона контрольного образца сорта Thatcher с геном *Lr26*. Следовательно, у этих образцов имеется целевой ген. У образцов 15–18 идентифицированы ампликоны размером 228 пар нуклеотидов, что соответствует наличию в них транслокации 1AL.1RS, не содержащей целевой ген *Lr26*.

Всего было установлено, что у 49 линий (502/21 (1), 502/21 (2), 502/21 (3), 1347, 1353, 1436, и др.) имелся ген устойчивости к бурой

ржавчине (37,98 %). Следует также отметить, что у 56 линий (43,41%) был обнаружен нефункциональный аллель и у 24 образцов (18,60 %) ген отсутствовал.

Из всех рассмотренных выше генов устойчивости к бурой ржавчине ген *Lr37* является наиболее эффективным, так как относится к так называемым генам возрастной устойчивости. Всего на его наличие было проанализировано 86 линий озимой мягкой пшеницы. На рисунке 3 представлена электрофореграмма скрининга образцов с маркером Ventriup/LN 2.

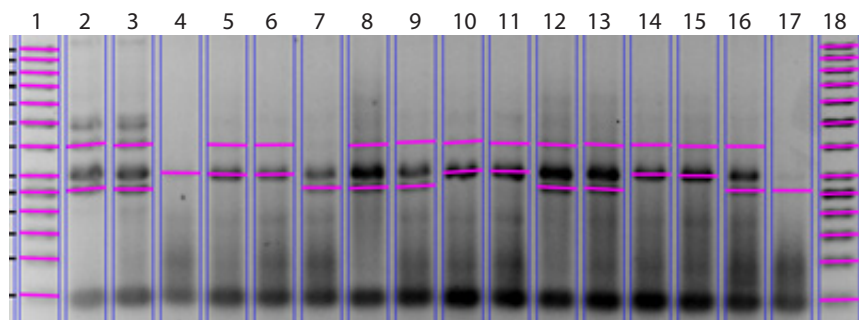


Рис. 3. Электрофореграмма скрининга линий озимой мягкой пшеницы по гену *Lr37* на агарозном геле.

Продукты амплификации с маркером Ventriup/LN 2:

- 1 и 18 – маркер молекулярного веса Thermo Scientific GeneRuler 50 bp (размер бэндов снизу вверх (50, 100, 150, 200, 250, 300, 400, 500, 600, 700, 800, 900, 1000 п.н.);
2 – Tchr*Lr37* (положительный контроль); 3 – CO 911 (положительный контроль); 4 – 1039; 5 – 1040; 6 – 1061; 7 – 1105; 8 – 1609; 9 – 1610; 10 – 1104; 11 – 1381; 12 – 1611; 13 – 1612; 14 – 1561; 15 – 1588; 16 – 1613; 17 – 1615

Fig. 3. Electrophoregram of screening of the winter bread wheat lines according to the *Lr37* gene on agarose gel.

Amplification products with Ventriup/LN 2:

- 1 and 18 – Thermo Scientific GeneRuler 50bp molecular weight marker
(band size from bottom to top: 50, 100, 150, 200, 250, 300, 400, 500, 600, 700, 800, 900, 1000);
2 – Tchr*Lr37* (positive control); 3 – CO 911 (positive control); 4 – 1039; 5 – 1040; 6 – 1061; 7 – 1105; 8 – 1609; 9 – 1610; 10 – 1104; 11 – 1381; 12 – 1611; 13 – 1612; 14 – 1561; 15 – 1588; 16 – 1613; 17 – 1615

Ампликон размером 259 пар нуклеотидов, аналогичный размеру ампликонов положительных контролей, идентифицирован у образцов 7–9 (1105, 1609, 1610), 12 (1611), 13 (1612), 16 (1613) и 17 (1615). У остальных образцов, представленных на электрофореграмме, целевой ген не идентифицирован.

В результате проведенных анализов нами было установлено, что ген *Lr37* имеется у 13 линий (15,12 %), 64 линии (74,42 %) имели неспецифический размер аллеля, а у 9 линий (10,47 %) данный ген отсутствовал.

В итоге проведенного исследования был выявлен ряд селекционных образцов озимой мягкой пшеницы, имеющих в своем генотипе гены устойчивости к бурой ржавчине *Lr10*, *Lr26* и *Lr37*.

Выводы. В результате исследований было идентифицировано:

– 24 образца озимой мягкой пшеницы с геном *Lr10*, таких как 1672, 518/21 (1), 595/21 (1), 595 (4), 625/21, 626/21 и др.

– 49 образцов озимой мягкой пшеницы с геном *Lr26*, таких как 1105, 502/21, 526/21 (1), 526/21 (2), 529/21 (12), 557/21 и др.

– 13 образцов озимой мягкой пшеницы с геном *Lr37*, таких как 1105, 1609, 1610, 1611, 1612, 1613, 1615 и др.

Выявленные образцы озимой мягкой пшеницы с функциональным аллелем устойчивости к бурой ржавчине (*Lr*-гены: 10, 26, 37) авторы работы рекомендуют использовать в селекционных программах на устойчивость к болезням.

Библиографические ссылки

1. Вожжова Н.Н. Выявление транслокации 1BL.1RS в коллекционном материале озимой пшеницы // Биология – наука XXI века. Сборник тезисов. 21-я международная Пушкинская школа-конференция молодых ученых. Изд-во: Пушкинский Научный центр РАН. 2017. С. 91–92.
2. Вожжова Н.Н., Марченко Д.М., Ионова Е.В. Выявление генов устойчивости к биотическим факторам у образцов озимой пшеницы // Зерновое хозяйство России. 2018. № 6 (60). С. 52–55. DOI: 10.31367/2079-8725-2018-60-6-52-55.
3. Вожжова Н.Н., Ионова Е.В. Оценка генофонда озимой мягкой пшеницы коллекции CIMMYT по наличию гена устойчивости к бурой ржавчине *Lr10* // Аграрная наука. 2020. № 10. С. 50–52. DOI: 10.32634/0869-8155-2020-342-10-50-52.

4. Гуляева Е. И., Шайдаук Е. Л. Идентификация генов устойчивости к бурой ржавчине у новых российских сортов мягкой пшеницы // Биотехнология и селекция растений. 2021. № 4(2). С. 15–27. DOI: 10.30901/2658-6266-2021-2-02.
5. Зеленева Ю. В., Гуляева Е. И., Плахотник В. В. Идентификация LR-генов у образцов мягкой пшеницы, устойчивых к возбудителю бурой ржавчины в условиях ЦЧР, с использованием ДНК-маркеров [Электронный ресурс] // Вестник защиты растений. 2013. № 3. URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/identifikatsiya-lr-genov-u-obraztsov-myagkoy-pshenitsy-ustoychivyh-k-vozbuditelyu-buroy-rzhavchiny-v-usloviyah-tschr-s> (дата обращения: 20.09.2022).
6. Мышастая А. Ю., Вожжова Н. Н., Марченко Д. М., Ионова Е. В. Скрининг образцов озимой мягкой пшеницы на наличие гена устойчивости к бурой ржавчине LR17A // Зерновое хозяйство России. 2019. № 5. С. 68–70. DOI: 10.31367/2079-8725-2019-65-5-68-70.
7. Шишкин Н. В., Дерова Т. Г., Гуляева Е. И., Шайдаук Е. Л. Определение генов устойчивости к бурой ржавчине у сортов озимой мягкой пшеницы с использованием традиционных и современных методов исследований // Зерновое хозяйство России. 2018. № 5. С. 63–67. DOI: 10.31367/2079-8725-2018-59-5-63-67.
8. Bremerkamp-Barrett B., Faris J. D., Fellers J. P. Molecular Mapping of the Leaf Rust Resistance Gene *Lr17a* in Wheat // Crop Science. 2008. Vol. 48, № 3. P. 1124–1128. DOI: 10.2135/cropsci2007.07.0379.
9. Helguera M., Khan I. A., Kolmer J. et al. PCR assays for the Lr37-Yr17-Sr38 cluster of rust resistance genes and their use to develop isogenic hard red spring wheat lines // Crop Science. 2003. Vol. 43. P. 1839–1847.
10. Kozirev S. G., Manukyan I. R., Basieva M. A., Miroshnikova E. S., Dogusova N. N. Breeding of winter wheat for resistance to leaf rust in the foothill zone of the Central Caucasus // Journal of Physics: Conference Series. 2021. Vol. 1942. P. 012054. DOI: 10.1088/1742-6596/1942/1/012054.
11. Leonova I. N., Skolotneva E. S., Salina E. A. Genome-wide association study of leaf rust resistance in Russian spring wheat varieties [published correction appears in BMC Plant Biol. 2021. 21(1):43] // BMC Plant Biol. 2020. Vol. 20 (Suppl 1). P. 135. DOI: 10.1186/s12870-020-02333-3.
12. Liu Y., Gebrewahid T. W., Zhang P., Li Z., Liu D. Identification of leaf rust resistance genes in common wheat varieties from China and foreign countries // Journal of Integrative Agriculture. 2021. Vol. 20(5). P. 1302–1313. DOI: 10.1016/S2095-3119(20)63371-8.
13. Manukyan I. R., Doguzova N. Resistance of winter wheat cultivars to leaf rust in conditions of the Central Caucasus // General question of world science: Collection of scientific papers on materials XII International Scientific Conference. Brussels: Science Russia. 2021. P. 55–60. DOI: 10.18411/gq-31-03-2021-14.
14. Peterson R. F., Campbell A. B., Hannah A. E. A diagrammatic scale for estimating rust intensity on leaves and stems of cereals // Canad. J. Res. (Section C). 1948. Vol. 26. P. 496–500. DOI: 10.1139/cjr48c-033.
15. Schachermayer G., Feuillet C., Keller B. Molecular markers for detection of the wheat leaf rust resistance gene *Lr 10* in diverse genetic backgrounds // Mol. Breeding. 1997. Vol. 3. P. 65–74.
16. Vikas V. K., Pradhan A. K., Budhlakoti N., Mishra D. C., Chandra T., Bhardwaj S. C., Kumar S., Sivasamy M., Jayaprakash P., Nisha R., Shajitha P., Peter J., Geetha M., Mir R. R., Singh K., Kumar S. Multi-locus genome-wide association studies (ML-GWAS) reveal novel genomic regions associated with seedling and adult plant stage leaf rust resistance in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) // Heredity. 2022. Vol. 128(6). P. 434–449. DOI: 10.1038/s41437-022-00525-1.
17. Weng Y., Azhaguvel P., Devkota R. N., Rudd J. C. PCR-based markers for detection of different sources of 1AL.1RS and 1BL.1RS wheat-rye translocations in wheat background // Plant Breeding. 2007. Vol. 126, № 5. P. 482–486. DOI: 10.1111/j.1439-0523.2007.01331.

References

1. Vozhzhova N. N. Vyyavlenie translokatsii 1BL.1RS v kollektsionnom materiale ozimoi pshenitsy [Identification of the 1BL.1RS translocation in winter wheat collection material] Biologiya – nauka XXI veka: 21-ya mezhdunarodnaya Pushchinskaya shkola-konferentsiya molodykh uchenykh, Pushchino, 17–21 aprelya 2017 g. Izd-vo: Pushchinskii Nauchnyi tsentr RAN. 2017. S. 91–92.
2. Vozhzhova N. N., Marchenko D. M., Ionova E. V. Vyyavlenie genov ustoichivosti k bioticheskim faktoram u obraztsov ozimoi pshenitsy [Identification of resistance genes to biotic factors among the winter wheat varieties] // Zernovoe khozyaistvo Rossii. 2018. № 6 (60). S. 52–55. DOI: 10.31367/2079-8725-2018-60-6-52-55.
3. Vozhzhova N. N., Ionova E. V. Otsenka genofonda ozimoi myagkoi pshenitsy kollektsii CIMMYT po nalichiyu gena ustoichivosti k buroi rzhavchine *Lr10* [Estimation of the gene pool of winter bread wheat of the CIMMYT collection due to the presence of the '*Lr10*' leaf rust resistance gene] // Agrarnaya nauka. 2020. № 10. S. 50–52. DOI: 10.32634/0869-8155-2020-342-10-50-52.
4. Gul'tyaeva E. I., Shaidayuk E. L. Identifikatsiya genov ustoichivosti k buroi rzhavchine u novykh rossiskikh sortov myagkoi pshenitsy [Identification of leaf rust resistance genes among the new Russian bread wheat varieties] // Biotekhnologiya i selektsiya rastenii. 2021. № 4(2). S. 15–27. DOI: 10.30901/2658-6266-2021-2-02.
5. Zeleneva Yu. V., Gul'tyaeva E. I., Plakhotnik V. V. Identifikatsiya LR-genov u obraztsov myagkoi pshenitsy, ustoichivyyh k vozbuditelyu buroi rzhavchiny v usloviyakh TsChR, s ispol'zovaniem DNK-markirov [Identification of 'LR' genes among the bread wheat varieties resistant to leaf rust pathogen under conditions of the Central Blackearth Region using DNA-markers] [Elektronnyi resurs] // Vestnik zashchity rastenii. 2013. № 3. URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/identifikatsiya-lr-genov-u-obraztsov-myagkoy-pshenitsy-ustoychivyh-k-vozbuditelyu-buroy-rzhavchiny-v-usloviyah-tschr-s> (data obrashcheniya: 20.09.2022).

6. Myshastaya A. Yu., Vozhzhova N. N., Marchenko D. M., Ionova E. V. Skrining obraztsov ozimoi myagkoi pshenitsy na nalichie gena ustoichivosti k buroi rzhavchine LR17A [Screening of the winter bread wheat varieties for the presence of leaf rust resistance gene 'LR17A'] // *Zernovoe khozyaistvo Rossii*. 2019. № 5. S. 68–70. DOI: 10.31367/2079-8725-2019-65-5-68-70.
7. Shishkin N. V., Derova T. G., Gul'tyaeva E. I., Shaidayuk E. L. Opredelenie genov ustoichivosti k buroi rzhavchine u sortov ozimoi myagkoi pshenitsy s ispol'zovaniem traditsionnykh i sovremennykh metodov issledovaniy [Identification of leaf rust resistance genes among the winter bread wheat varieties using conventional and modern research methods] // *Zernovoe khozyaistvo Rossii*. 2018. № 5. S. 63–67. DOI: 10.31367/2079-8725-2018-59-5-63-67.
8. Bremenkamp-Barrett B., Faris J. D., Fellers J. P. Molecular Mapping of the Leaf Rust Resistance Gene *Lr17a* in Wheat // *Crop Science*. 2008. Vol. 48, № 3. P. 1124–1128. DOI: 10.2135/cropsci2007.07.0379.
9. Helguera M., Khan I. A., Kolmer J. et. al. PCR assays for the Lr37-Yr17-Sr38 cluster of rust resistance genes and their use to develop isogenic hard red spring wheat lines // *Crop Science*. 2003. Vol. 43, P. 1839–1847.
10. Kozyrev S. G., Manukyan I. R., Basieva M. A., Miroshnikova E. S., Dogusova N. N. Breeding of winter wheat for resistance to leaf rust in the foothill zone of the Central Caucasus // *Journal of Physics: Conference Series*. 2021. Vol. 1942, P. 012054. Available at: <https://iopscience.iop.org/article/10.1088/1742-6596/1942/1/012054>. DOI: 10.1088/1742-6596/1942/1/012054.
11. Leonova I. N., Skolotneva E. S., Salina E. A. Genome-wide association study of leaf rust resistance in Russian spring wheat varieties [published correction appears in *BMC Plant Biol*. 2021. 21(1):43] // *BMC Plant Biol*. 2020. Vol. 20 (Suppl 1), P. 135. DOI: 10.1186/s12870-020-02333-3.
12. Liu Y., Gebrewahid T. W., Zhang P., Li Z., Liu D. Identification of leaf rust resistance genes in common wheat varieties from China and foreign countries // *Journal of Integrative Agriculture*. 2021. Vol. 20(5), P. 1302–1313. DOI: 10.1016/S2095-3119(20)63371-8.
13. Manukyan I. R., Doguzova N. Resistance of winter wheat cultivars to leaf rust in conditions of the Central Caucasus // *General question of world science: Collection of scientific papers on materials XII International Scientific Conference*. Brussels: Science Russia. 2021. P. 55–60. DOI: 10.18411/gq-31-03-2021-14.
14. Peterson R. F., Campbell A. B., Hannah A. E. A diagrammatic scale for estimating rust intensity on leaves and stems of cereals // *Canad. J. Res. (Section C)*. 1948. Vol. 26, P. 496–500. DOI: 10.1139/cjr48c-033.
15. Schachermayer G., Feuillet C., Keller B. Molecular markers for detection of the wheat leaf rust resistance gene *Lr 10* in diverse genetic backgrounds // *Mol. Breeding*. 1997. Vol. 3, P. 65–74.
17. Vikas V. K., Pradhan A. K., Budhlakoti N., Mishra D. C., Chandra T., Bhardwaj S. C., Kumar S., Sivasamy M., Jayaprakash P., Nisha R., Shajitha P., Peter J., Geetha M., Mir R. R., Singh K., Kumar S. Multi-locus genome-wide association studies (ML-GWAS) reveal novel genomic regions associated with seedling and adult plant stage leaf rust resistance in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Heredity*. 2022. Vol. 128(6), P. 434–449. DOI: 10.1038/s41437-022-00525-1.
18. Weng Y., Azhaguvel P., Devkota R. N., Rudd J. C. PCR-based markers for detection of different sources of 1AL.1RS and 1BL.1RS wheat-rye translocations in wheat background // *Plant Breeding*. 2007. Vol. 126, № 5. P. 482–486. DOI: 10.1111/j.1439-0523.2007.01331.

Поступила: 10.10.22; доработана после рецензирования: 10.11.22; принята к публикации: 10.11.22.

Критерии авторства. Авторы статьи подтверждают, что имеют на статью равные права и несут равную ответственность за плагиат.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Авторский вклад. Жогалева О. С. – проведение лабораторных опытов, анализ данных, подготовка рукописи; Вожжова Н. Н. – концептуализация исследования, анализ данных и их интерпретация, подготовка рукописи; Шумская О. В. – сбор данных, подготовка рукописи; Дубина А. Ю. – проведение лабораторных опытов, анализ данных; Иванисов М. М. – сбор данных.

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи.