

ЭФФЕКТИВНОСТЬ ГЕНОВ УСТОЙЧИВОСТИ ПШЕНИЦЫ К БУРОЙ РЖАВЧИНЕ В УСЛОВИЯХ РОСТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Н. В. Шишкин¹, кандидат сельскохозяйственных наук,

ведущий научный сотрудник лаборатории иммунитета и защиты растений, nik.shishkin.1961@mail.ru,

ORCID ID: 0000-0003-3863-0297;

Т. Г. Дерова¹, ведущий научный сотрудник лаборатории иммунитета и защиты растений, derova06@rambler.ru, ORCID ID: 0000-0001-7969-054X;

Е. И. Гуляева², кандидат биологических наук,

ведущий научный сотрудник лаборатории микологии и фитопатологии, gullena@rambler.ru,

ORCID ID: 0000-0001-7948-0307;

Е. Л. Шайдаюк², младший научный сотрудник лаборатории микологии и фитопатологии, eshaydayuk@bk.ru, ORCID ID: 0000-0003-3266-6272

¹ФГБНУ «Аграрный научный центр «Донской»,

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

²ФГБНУ Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений,

196608, Санкт-Петербург, г. Пушкин, ш. Подбельского, 3

Цель исследования – мониторинг эффективности генов устойчивости пшеницы к возбудителю бурой ржавчины (Lr-генов) в условиях Ростовской области. Бурая ржавчина – наиболее распространенное и вредоносное заболевание пшеницы, которое проявляется ежегодно на посевах от слабого развития до эпифитотий. Сорта мягкой пшеницы, выращиваемые в регионе, в разной степени устойчивы к данному патогену. Для успешной селекции на устойчивость к бурой ржавчине необходимо расширение генетической основы сортов, выращиваемых в регионе, и привлечение доноров новых Lr-генов. В связи с этим актуальны исследования по мониторингу популяций патогена и эффективности известных Lr-генов по отношению к ростовской популяции патогена. Для этого изогенные линии сорта Thatcher с Lr-генами ежегодно изучаются в Аграрном научном центре «Донской» в полевых условиях на инфекционном фоне и в фазе проростков в лабораторных условиях. В данной работе представлены результаты мониторинга популяций в период 2015–2017 гг. Универсально восприимчивым сортом служил сорт Тарасовская 29. В работе использовали общепринятые методы работы с возбудителем бурой ржавчины в фазе проростков и взрослых растений. Установлено, что во взрослом состоянии высокую устойчивость показали 10 линий (поражение – 0%), поражение 6 линий не превышало 10%, а умеренной восприимчивостью (поражение – до 30–40%) обладали 11 линий. Остальные линии были восприимчивы к популяции патогена. Анализ вирулентности в лабораторных условиях в фазе проростков показал высокую эффективность генов Lr9, Lr19, Lr24, Lr28, Lr29, Lr41, Lr42, Lr45, Lr47, Lr50, Lr51 и Lr53. Фенотипический (расовый) состав ростовской популяции гриба определяли с использованием 20 TcLr-линий. В 2016–2017 гг. в ростовской популяции выявлено 6 фенотипов. Общими фенотипами в оба года исследований были PHTN, PHTKG и THTTN. Выявленные эффективные Lr-гены могут быть использованы при создании устойчивых сортов пшеницы с учетом онтогенеза растений.

Ключевые слова: бурая ржавчина, мягкая пшеница, устойчивость, *Puccinia recondite* Roberge, Lr-гены.



EFFICIENCY OF WHEAT RESISTANCE GENES TO BROWN RUST IN THE ROSTOV REGION

N. V. Shishkin¹, Candidate of Agricultural Sciences,

leading researcher of the laboratory of plant immunity and protection, nik.shishkin.1961@mail.ru,

ORCID ID: 0000-0003-3863-0297;

T. G. Derova¹, leading researcher of the laboratory of plant immunity and protection, derova06@rambler.ru,

ORCID ID: 0000-0001-7969-054X;

E. I. Gulyaeva², Candidate Biological Sciences,

leading researcher of the laboratory of mycology and phytopathology, gullena@rambler.ru,

ORCID ID: 0000-0001-7948-0307;

E. L. Shaydayuk², junior researcher of the laboratory of mycology and phytopathology, eshaydayuk@bk.ru, ID: 0000-0003-3266-6272

¹FSBSI "Agricultural Research Center "Donskoy",

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

²FSBSI All-Russian Research Institute of Plant protection,

196608, Saint-Petersburg, Pushkin, Podbelskiy Sh., 3

The purpose of the study is to monitor the efficiency of wheat resistance genes to the causative agent of brown rust (Lr-genes) in the Rostov region. Brown rust is the most widely spread and harmful wheat disease which annually occurs on the crops from poor development to epiphytotic. Soft wheat varieties grown in the region are variously resistant to this pathogen. To breed the brown rust resistant varieties, it is necessary to expand genetic basis of the varieties grown in the region and to attract new Lr-gene donors. Due to it the study of the monitoring of pathogen populations and the effectiveness of the known Lr-genes to the Rostov pathogen population is of great importance nowadays. For this purpose, the isogenic lines of the variety "Thatcher" with Lr-genes are annually studied in the Agricultural Research Center "Donskoy" on the infectious plots and in the laboratory conditions in the sprouting phase. This paper presents the monitoring results of the populations in the period of 2015–2017. The variety "Tarasovskaya 29" served as a universally susceptible variety. In this work, there were used generally accepted methods of working with brown rust pathogen in the "sprouting" and "grown-up" periods. It has been established that in the "grown-up" period, 10 lines showed a high resistance to the disease (0% of damage), 6 lines did not exceed 10%, and 11 lines had moderate susceptibility (30–40% of damage) to the pathogen. The remaining lines were susceptible to the pathogen population. The virulence analysis of the plants in the sprouting phase showed

high efficiency of the *Lr9*, *Lr19*, *Lr24*, *Lr28*, *Lr29*, *Lr41*, *Lr42*, *Lr45*, *Lr47*, *Lr50*, *Lr51*, and *Lr53* genes. The phenotypic (racial) composition of the Rostov fungus population was identified using 20 *TcLr*-lines. In 2016–2017 in the Rostov population there were identified 6 phenotypes. RNTG and TNTG were common phenotypes in both years of research. The identified effective *Lr*-genes can be used to develop resistant wheat varieties, taking into account the plants' ontogenesis.

Keywords: brown rust, soft wheat, resistance, tolerance, *Puccinia recondite* Roberge, *Lr*-genes.

Введение. Бурая ржавчина (*Puccinia recondite* Roberge) – распространенное заболевание пшеницы в Ростовской области (Дерова и Шишкин, 2018). Развитие болезни в различные годы может варьировать от слабого до эпифитотийного. Иммуно-генетическая защита – наиболее экономичный и экологически безопасный метод снижения потерь урожая от данного заболевания. Сорты мягкой пшеницы, выращиваемые в регионе, характеризуются разной степенью восприимчивости к болезни.

Основным эколого-безопасным способом защиты пшеницы от ржавчинных заболеваний является внедрение в производство устойчивых сортов. Для их создания первостепенное значение имеют исследования по мониторингу вирулентности возбудителей и прогнозированию их генетического потенциала. Проведение такого анализа позволяет выявить изменчивость региональных популяций по вирулентности, появлению новых редких фенотипов, а также идентифицировать эффективные гены устойчивости и определить срок их «полезной жизни».

Во всем мире идентифицировано 77 *Lr*-генов, представленных в «Каталоге генных символов» (McIntosh et al., 2017), большая часть которых картирована в хромосомы. С созданием ДНК-маркеров селекционных признаков появились принципиально новые возможности идентификации генов устойчивости и передача их во вновь создаваемые новые линии пшеницы. Так, в Западной Европе примерами использования маркер-вспомогательной селекции (MAS) являются: создание линий пшеницы с генами *Lr1*, *Lr9*, *Lr24*, *Lr47* во Франции (Nocente et al., 2007); линий с генами *Lr9*, *Lr24*, *Lr25*, *Lr28*, *Lr29*, *Lr35*, *Lr37* в Венгрии (Vida et al., 2009); а также линий с генами *Lr24* и *Lr19* в Чехии (Šliková et al., 2004). В настоящее время MAS активно используется для переноса генов во многих странах.

Для успешной селекции на устойчивость к бурой ржавчине необходима информация об изменении вирулентности популяции патогена и эффективности *Lr*-генов по отношению к северокавказской популяции патогена.

Для выявления эффективных *Lr*-генов в полевых условиях АНЦ «Донской» ежегодно проводится изучение устойчивости почти изогенных линий Thatcher к возбудителю бурой ржавчины. Наряду с этим образцы популяций возбудителя бурой ржавчины оцениваются по вирулентности в лабораторных условиях.

Цель настоящей работы – мониторинг эффективности генов устойчивости пшеницы к возбудителю бурой ржавчины в условиях Ростовской области.

Материалы и методы исследований. Исследования проводили в 2015–2017 гг. В полевых условиях ФГБНУ «АНЦ «Донской» на искусственном инфекционном фоне была изучена устойчивость к бурой ржавчине у 44 почти изогенных *Lr*-линий с генами *NcLr1*, *TcLr2a*, *TcLr2b*, *TcLr2c*, *TcLr3*, *TcLr3ka*, *TcLr3bg*, *TcLr9*, *TcLr10*, *TcLr11*, *TcLr12*, *TcLr13*, *TcLr14a*, *TcLr14b*, *TcLr15*, *TcLr17*, *TcLr18*, *TcLr19*, *TcLr20*, *TcLr21*, *TcLr22a*, *TcLr22b*, *TcLr23*, *TcLr24*, *TcLr25*, *TcLr26*, *TcLr28*, *TcLr29*, *TcLr30*, *TcLr32*, *TcLr34*, *TcLr36*, *TcLr38*, *TcLr43*, *TcLr44*, *TcLr45*, *TcLrTr*, *TcLrW*, *TcLrV*, *TcLr39*, *TcLr40*, *TcLr41*, *TcLr42*. Степень пораженности изогенных линий определяли по шкале Р. Ф. Петерсона и др. (1948). В течение вегетационного сезона проводили несколько учетов интенсивности поражения: пер-

вый – при появлении первых симптомов заболевания, последующие – через каждые семь дней. За основной показатель устойчивости принимали данные последнего учета, когда наблюдалось максимальное проявление болезни. В качестве универсально восприимчивого контроля служил сорт Тарасовская 29.

Преобладающие площади посевов озимой пшеницы и относительно благоприятные климатические условия Ростовской области не способствуют снижению распространения на посевах бурой ржавчины. Погодные условия последних лет были близки к оптимальным для развития этого патогена. В весенний период 2015 г. теплая и дождливая погода в марте, а также равномерные по декадам осадки и повышенная температура воздуха в апреле и мае создавали благоприятные условия (повышенная влажность воздуха и обильные росы) для развития ржавчины. Идеальные погодные условия весенних и летних месяцев 2016 г. способствовали проявлению и нарастанию ржавчины на посевах пшеницы. Очень раннее возобновление весенней вегетации озимой пшеницы в 2017 г., повышенный температурный режим и обильные осадки последующих месяцев создали оптимальные условия как для развития растений озимой пшеницы, так и проявления на посевах бурой ржавчины.

Для изучения вирулентности патогена в фазе проростков использовали образцы популяций, собранные с разных сортов пшеницы на селекционном посеве в 2016–2017 гг. Они были представлены смесью урединиоспор. Сборная популяция в лабораторных условиях была размножена на восприимчивом сорте и клонирована. Для размножения инфекционного материала, получения монопустульных изолятов и анализа вирулентности использовали методы лабораторного культивирования гриба на отрезках листьев пшеницы, помещенных в раствор бензимидазола (Михайлова и др., 2003). Для изучения эффективности *Lr*-генов монопустульные изоляты тестировали на линиях с генами *Lr1*, *Lr2a*, *Lr2b*, *Lr2c*, *Lr3a*, *Lr3bg*, *Lr3ka*, *Lr9*, *Lr10*, *Lr11*, *Lr14a*, *Lr14b*, *Lr15*, *Lr16*, *Lr17*, *Lr18*, *Lr19*, *Lr20*, *Lr21*, *Lr24*, *Lr26*, *Lr28*, *Lr29*, *Lr30*, *Lr41*, *Lr42*, *Lr44*, *Lr45*, *Lr47*, *Lr48*, *Lr49*, *Lr50*, *Lr51*, *Lr53*, *Lr57*.

Анализ вирулентности проводили на проростках пшеницы (фаза первого листа). Линии сеяли в почву. 12–14-дневные проростки инокулировали суспензией возбудителя, помещали во влажную камеру и далее инкубировали при температуре 22 °C и влажности 75%. Учет проводили на 10-й день после заражения. Для оценки устойчивости использовали шкалу Е. В. Мейна и Н. С. Джексона (1926), где 0 – отсутствие симптомов; 0 – некрозы без пустул; 1 – очень мелкие пустулы, окруженные некрозом; 2 – пустулы среднего размера, окруженные некрозом или хлорозом; 3 – пустулы среднего размера без некроза, 4 – крупные пустулы без некроза; X – пустулы на одном и том же листе разных типов, присутствуют хлорозы и некрозы. Растения с типом реакции X относили к восприимчивым.

Фенотипический (расовый) состав гриба определяли с использованием 20 *TcLr*-линий. Обозначение фенотипов вирулентности проводили по североамериканской системе (Long and Kolmer, 1989). Для этого использованные *TcLr*-линии были разделены в пять наборов по четыре линии в каждом: 1-й набор – *Lr1*, *Lr2a*, *Lr2c*, *Lr3a*; 2-й – *Lr9*, *Lr16*, *Lr24*, *Lr26*; 3-й – *Lr3ka*, *Lr11*, *Lr17*, *Lr30*; 4-й – *Lr2b*, *Lr3bg*, *Lr14a*, *Lr14b*; 5-й – *Lr15*, *Lr18*, *Lr19*, *Lr20*. Первые три набора соот-

ветствовали предложенным D. Long и J. Kolmer (1989), остальные включали линии, актуальные для дифференциации российских популяций патогена (Gulyaeva et al., 2012).

Результаты и их обсуждение. Фитопатологическая оценка устойчивости предполагает исследование устойчивости в фазах проростков (ювенильная устойчивость) и взрослых растений (возрастная устойчивость). В зависимости от вирулентности региональных популяций бурой ржавчины эффективность большинства *Lr*-генов существенно варьирует. В полевых условиях в 2015–2017 гг. на опытном поле

лаборатории иммунитета ФГБНУ «АНЦ «Донской» на инфекционном фоне при максимальном поражении тест-сорта (100%) высокую устойчивость к ростовской популяции возбудителя (поражение – 0%) показали линии *TcLr9*, *TcLr19*, *TcLr25*, *TcLr26*, *TcLrB*, *TcLr13*, *TcLrTr*, *TcLrW*, *TcLr42*, *TcLr43*.

Линии *TcLr22a*, *TcLr23*, *TcLr24*, *TcLr29*, *TcLr37*, *TcLr44* были поражены до 10–15% и относились к группе среднеустойчивых. К умеренно восприимчивым можно отнести линии, имеющие поражение по годам не выше 30–40%: *TcLr3ka*, *TcLr13*, *TcLr17*, *TcLr18*, *TcLr20*, *TcLr21*, *TcLr34*, *TcLr38*, *TcLr40*, *TcLr41*, *TcLr45* (табл.).

Характеристика линий Thatcher по устойчивости к ростовской популяции бурой ржавчины
Characteristics of the lines “Thatcher” according to tolerance to the Rostov brown rust pathogens

Линии <i>Lr</i>	Поражаемость, %, по годам			Линии <i>Lr</i>	Поражаемость, %, по годам		
	2015	2016	2017		2015	2016	2017
<i>Lr9</i>	0	0	0	<i>Lr24</i>	5–10	0	5–10
<i>Lr19</i>	0 е. п.*	0 е. п.	0 е. п.	<i>Lr29</i>	5–10	0	0–5
<i>Lr25</i>	0	0	0	<i>Lr37</i>	0–5	0 е. п.	5–10
<i>Lr26</i>	0	0 е. п.	5–10	<i>Lr44</i>	0	0	5–10
<i>LrB</i>	0 е. п.	0	0 е. п.	<i>Lr3ka</i>	30–40	0–5	30–40
<i>Lr13</i>	0	0	0–5	<i>Lr17</i>	30–40	30–40	10–15
<i>LrTr</i>	0–5	0	0	<i>Lr18</i>	20–30	15–20	0–5
<i>LrW</i>	0	0	0	<i>Lr20</i>	20–30	30–40	15–20
<i>Lr42</i>	0	–	0	<i>Lr34</i>	5–10	20–30	20–30
<i>Lr43</i>	0 е. п.	0 е. п.	0	<i>Lr38</i>	10–15	20–30	30–40
<i>Lr22a</i>	15–20	10–15	0–5	<i>Lr41</i>	20–30	–	15–20
<i>Lr23</i>	5–10	10–15	5–10	Тарасовская 29	100	100	100

*е. п. – единичные пустулы.

Сорта и линии с *Lr*-генами, проявившими среднюю устойчивость и умеренную восприимчивость, в сочетании с сортами и линиями, содержащими устойчивые *Lr*-гены, или друг с другом могут быть использованы для создания устойчивых сортов пшеницы, защищенных во все фазы онтогенеза.

Поданным Шишкина и др. (2018), у 29 из 37 изученных сортов озимой пшеницы ФГБНУ «АНЦ «Донской» выявлен ген взрослой устойчивости *Lr34*, а у 20 сортов – неэффективный ген *Lr3*, вместе и по отдельности они обеспечивают высокий уровень полевой устойчивости.

Все остальные изученные линии Thatcher показали восприимчивость в полевых условиях Ростовской области (поражение – от 50 до 100%).

В анализе вирулентности в лабораторных условиях изучено 38 изолятов. Показано, что высокую эффективность в фазе проростков в лабораторных условиях имели ювенильные гены *Lr9*, *Lr19*, *Lr24*, *Lr28*, *Lr29*, *Lr41*, *Lr42*, *Lr45*, *Lr47*, *Lr50*, *Lr51*, *Lr53*. Вирулентных к ним изолятов не выявлено. Существенное варьирование по вирулентности отмечено на линиях с генами *Lr2a* (10%), *Lr2b* (10%), *Lr2c* (80%), *Lr15* (10%) и *Lr20* (50%). Высокая частота вирулентности (до 100%) отмечена на линиях с генами *Lr3a*, *Lr3bg*, *Lr3ka*, *Lr10*, *Lr11*, *Lr14a*, *Lr14b*, *Lr16*, *Lr17*, *Lr18*, *Lr21*, *Lr26*, *Lr30*, *Lr48*, *Lr49* и *Lr67*.

Таким образом, в результате мониторинга популяций патогена в полевых условиях в фазе взрослых растений и в лабораторных в фазе проростков высокой эффективностью характеризовались ювенильные гены *Lr9*, *Lr24*, *Lr28*, *Lr42*. В полевых условиях Ростовской области высокой эффективностью характеризовался также ген *Lr13*.

Ген *Lr9* передан мягкой пшенице от *Aegilops umbellulata* Zhuk и локализован в длинном плече хромосомы 6B (Sears, 1961). Первые сорта с *Lr9* созданы в 60–70-х гг. прошлого столетия в США. Ген *Lr9* массово включали в селекционные программы во многих странах, в том числе и в России. Этот ген наиболее часто встречается в яровых сортах, выращиваемых в Поволжье,

на Урале и Западной Сибири. Среди сортов, включенных в Государственный реестр селекционных достижений и рекомендуемых к возделыванию в РФ, доля носителей *Lr9* составляет 9% (Гуляева и др., 2012).

До недавнего времени ген *Lr9* относился к группе высокоэффективных во всем мире. Выраживание сортов с ним предопределило появление вирулентных изолятов гриба, которые впервые были отмечены в США в 1971 г., спустя четыре года с начала массового возделывания (McIntoch et al., 1995). В настоящее время вирулентность к гену *Lr9* отмечается как в регионах выращивания сортов с этим геном, так и за их пределами. В России ген *Lr9* утратил эффективность в Западной Сибири (Мешкова и др., 2008). Вирулентные изоляты также отмечаются в 2013 г. в Поволжье и Центральных регионах России. При этом ген *Lr9* до настоящего времени сохраняет эффективность в Северо-Кавказском регионе (Волкова, 2018). В современной селекции ген *Lr9* рекомендуется использовать в сочетании с другими высокоэффективными *Lr*-генами, например *Lr24* (Šliková et al., 2004).

Транслокация с генами устойчивости *Lr24* и *Sr24* передана в геном мягкой пшеницы от *Agropyron elongatum* Host (= *Th. ponticum* Liu & Wang; *L. elongatum*). Ген *Lr24* получил широкое распространение в сортах пшеницы, выращиваемых в Южной и Северной Америке, Австралии и Южной Африке, что привело к потере его эффективности (McIntoch et al., 1995). В настоящее время ген сохраняет эффективность в странах Западной Европы и в России. Молекулярный скрининг российских сортов озимой мягкой пшеницы не выявил среди них носителей гена *Lr24*, соответственно, он может представлять интерес для селекции.

Ген *Lr28* передан мягкой пшенице от *Aegilops speltoides* Tausch и локализован в длинном плече хромосомы 4A (McIntoch et al., 1995). Ген характеризуется как эффективный в Западной Европе, Индии, Пакистане, Китае, России и как неэффективный – в США и Канаде (Mantovani et al., 2010). Сорта с геном *Lr28* выращиваются в Австралии и Индии (McIntoch

et al., 1995). A. A. Kumar и P. Raghavaiah (2004) показали, что *Lr28*, в отличие от большинства чужеродных генов, обуславливает повышение урожайности. В настоящее время ген используется в сочетании с другими генами при создании сортов, устойчивых к вредным организмам и абиотическим факторам среды в Индии и Австралии (Cakir et al., 2008). Ген *Lr28* также может быть рекомендован для селекции ржавчиноустойчивых сортов в России. Ген *Lr13* относится к группе генов устойчивости взрослых растений. Источником его являлся сорт Frontana. Этот ген является одним из наиболее широко представленных в сортах пшеницы во всем мире и тесно сцеплен с геном гибридного некроза *Ne2m*. До недавнего времени данный симптом использовали в качестве морфологического маркера. R. A. McIntosh с соавторами (1995) выявили тесное сцепление гена *Lr13* с *Lr23* у ряда австралийских и индийских сортов пшеницы. Несмотря на то что ген *Lr13* отнесен к группе возрастных генов, при повышенных температурах он может экспрессироваться и в фазе проростков. Эффективность его колеблется по годам и по странам (McIntosh et al., 1995; Дерова и Шишкин, 2018). Ген *Lr13* рекомендуется использовать в селекции в сочетании с другими генами (например, с *Lr34* и *Lr16*) при создании сортов с длительной устойчивостью.

В результате анализа фенотипического состава ростовских популяций в 2016–2017 гг. выявлено 6 фенотипов: МНТКГ (ав./в. (авирулентность/вирулентность): *TcLr2a,2b,2c,9,15,19,20,24/TcLr1,3a,3bg,3ka,16,17,18,26,30*),

– МНТКН (ав./в.: *TcLr2a,2b,2c,9,15,19,24/TcLr1,3a,3bg,3ka,16,17,18,20,26,30*),

– РНТКГ (ав./в.: *TcLr2a, 2b,9,15,19,20,24/TcLr1,2c,3a,3bg,3ka,16,17,18,26,30*),

– РНТКН (ав./в.: *TcLr2a, 2b,9,15,19,24/TcLr1,2c,3a,3bg,3ka,16,17,18,20,26,30*),

– ТНТТГ (ав./в.: *TcLr1,9,19,20,24/TcLr1,2a,2b, 2c,3a,3bg,3ka,15,16,17,18,26,30*),

– ТНТТН (ав./в.: *TcLr1,9,19,24/TcLr1,2a,2b,2c,3a,3bg,3ka,15,16,17,18,20,26,30*). Общими фе-

нотипами в 2016–2017 гг. были РНТН, РНТКГ и ТНТТН.

В 2016–2017 гг. ростовская популяция имела высокое сходство с образцами популяций из других областей Северо-Кавказского региона и из Центрально-Черноземного региона, что следует учитывать в селекции на устойчивость к бурой ржавчине.

Изменение расового состава популяции патогена чаще всего обусловлено влиянием возделываемых сортов. В начале распространение инфекции ржавчины на посевах нового устойчивого сорта резко снижается, но впоследствии происходит отбор соответствующих вирулентных рас и биотипов патогена, быстрое распространение которых приводит к потере устойчивости нового генотипа. Для создания прочного барьера защиты пшеницы от бурой ржавчины особую значимость представляет генетическое разнообразие возделываемых сортов. Преодоление паразитом устойчивости возделываемых сортов происходит тем быстрее, чем больше площадь посева занята сортами, имеющими один и тот же ген устойчивости. Все примеры потери устойчивости *Lr*-генов указывают на необходимость идентификации генов устойчивости у новых российских сортов пшеницы и контроля изменчивости патогена по вирулентности. Это позволит спрогнозировать возможные изменения в структуре популяции патогена и потерю устойчивости выращиваемых сортов пшеницы.

Выводы. Установлено, что во взрослом состоянии высокую устойчивость показали 10 линий, поражение 6 линий не превышало 10%, а умеренной восприимчивостью (поражение – до 30–40%) обладали 11 линий. Остальные линии были восприимчивы к популяции патогена. В фазе проростка иммунными были 12 линий, 5 линий имели варьирование по вирулентности к изолятам популяции бурой ржавчины, большая часть линий проявила восприимчивость. В результате мониторинга вирулентности популяций гриба *P. recondita* в условиях Ростовской области в 2015–2017 гг. выявлены эффективные *Lr*-гены, которые могут быть использованы при создании устойчивых сортов пшеницы с учетом онтогенеза растений.

Библиографические ссылки

1. Волкова Г. В. Определение эффективности известных генов устойчивости пшеницы и ячменя к опасным болезням для использования в зональной селекции и сортовом размещении // Современные технологии и средства защиты растений – платформа для инновационного освоения в АПК России: сб. мат. Междунар. науч.-практ. конференция (Санкт-Петербург, 8–12 октября 2018 г.). Пушкин, 2018. С. 39–41.
2. Гуляева Е. И., Иванова О. В., Маркелова Т. С., Сибикеев С. Н. Идентификация генов устойчивости у линий пшеницы, созданных в НИИСХ Юго-Востока // Вестник защиты растений. 2012. № 1. С. 38.
3. Дерова Т. Г., Шишкин Н. В. Оценка устойчивости сортов озимой пшеницы к основным болезням при экологическом испытании в Ростовской области // Зерновое хозяйство России. 2018. № 1(55). С. 70–71. DOI 10.31367/2079-8725-2018-55-1-70-72.
4. Мешкова Л. В., Росеева Л. П., Шрейдер Е. Р., Сидоров А. В. Вирулентность патотипов возбудителя бурой ржавчины к ThLr9 в регионах Сибири и Урала // Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам: II Всерос. конференция. (г. Санкт-Петербург, 29 сентября – 2 октября 2008 г.). СПб., 2008. С. 70–73.
5. Михайлова Л. А., Гуляева Е. И., Мироненко Н. В. Методы исследования генетического разнообразия популяций возбудителя бурой ржавчины пшеницы *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. tritici. СПб.: РАСХН, ВНИИЗР, Инновац. центр защиты растений, 2003. 24 с.
6. Шишкин Н. В., Дерова Т. Г., Гуляева Е. И., Шайдалюк 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.
7. Cakir M., Drake-Brockman F., Shankar M. et al. Molecular mapping and improvement of rust resistance in the Australian wheat germplasm [E-resource] // 11th International Wheat Genetics Symposium 2008. Available at: <http://hdl.handle.net/2123/3317>.
8. Gulyaeva E. I., Dmitriev A. P., Kosman E. Regional diversity of Russian populations of *Puccinia triticina* in 2007 // Canadian J. Plant Pathology. 2012. Vol. 34, No. 2. Pp. 213–224. DOI 10.1080/07060661.2011.633562.
9. Kumar A. A., Raghavaiah P. Effect of the leaf rust resistance gene *Lr28* on grain yield and bread-making quality of wheat // Plant Breeding. 2004. Vol. 123(1). Pp. 35–38. DOI 10.1046/j.1439-0523.2003.00937.x.
10. Long D., Kolmer J. A. North American system of nomenclature for *Puccinia recondita* f. sp. tritici // Phytopathology. 1989. Vol. 79. Pp. 525–529.
11. Mains E. B., Jackson H. S. Physiologic specialization in the leaf rust of wheat; *Puccinia triticina* Erikss. // Phytopathology. 1926. Vol. 16. Pp. 89–120.

12. Mantovani P., Maccaferri M., Tuberosa R., Kolmer J. A. Virulence phenotypes and molecular genotypes in collections of *Puccinia triticina* from Italy // *Plant Disease*. 2010. Vol. 94. Pp. 420–424.
13. McIntosh R. A., Dubcovsky J., Rogers W. J., Morris C., Xia X. C. Catalogue of gene symbols for wheat: 2017 supplement [E-resource]. Available at: <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2017.pdf>.
14. McIntosh R. A., Wellings C. R., Parry R. F. Wheat rusts. An atlas of resistance genes / SCIRO. Australia, 1995. 196 p.
15. Nocente F., Gazza L., Pasquini M. Evaluation of leaf rust resistance genes Lr1, Lr9, Lr24, Lr47 and their introgression into common wheat cultivars by marker-assisted selection // *Euphytica*. 2007. Vol. 155. Pp. 329–336.
16. Peterson R. F., Campbell A. B., Hannah A. E. Canad. Journ. Res., 26, sec. C., 5. 1948.
17. Sears E. R., Identification of the wheat chromosome carrying leaf rust resistance from *aegilops umbellulata* // *Wheat Information Service*. 1961. Vol.12. Pp. 12–13.
18. Šliková S., Gregová E., Bartoš P. Development of wheat genotypes possessing a combination of leaf rust resistance genes Lr19 and Lr24 // *Plant soil environ.* 2004. Vol. 50(10). Pp. 434–438.
19. Vida G., Gál M., Uhrin A. et al. Molecular markers for the identification of resistance genes and marker-assisted election in breeding wheat for leaf rust resistance // *Euphytica*. 2009. Vol. 170. Pp. 67–76.

References

1. Volkova G. V. Opredelenie ehffektivnosti izvestnykh genov ustojchivosti pshenicy i yachmenya k opasnym bolezniam dlya ispol'zovaniya v zonal'noj selekcii i sortovym razmeshchenii [Determination of the effectiveness of known resistance genes of wheat and barley to dangerous diseases to use them in zonal breeding and varietal placement] // *Sovremennye tekhnologii i sredstva zashchity rastenij – platforma dlya innovacionnogo osvoeniya v APK Rossii: sb. mat. Mezhdunar. nauch.-prakt. konferencii (Sankt-Peterburg, 8–12 oktyabrya 2018 g.)*. Pushkin, 2018. S. 39–41.
2. Gul'tyaeva E. I., Ivanova O. V., Markelova T. S., Sibikeev S. N. Identifikaciya genov ustojchivosti u linij pshenicy, sozdannykh v NIISKH Yugo-Vostoka [Identification of wheat resistance genes created by the Research Institute of Agriculture of the South-East] // *Vestnik zashchity rastenij*. 2012. № 1. S. 38.
3. Derova T. G., Shishkin N. V. Ocenka ustojchivosti sortov ozimoy pshenicy k osnovnym bolezniam pri ehkologicheskom ispytanii v Rostovskoj oblasti [Assessment of the winter wheat resistance to the main diseases during environmental testing in the Rostov region] // *Zernovoe hozyajstvo Rossii*. 2018. № 1(55). S. 70–71. DOI 10.31367/2079-8725-2018-55-1-70-72.
4. Mihajlova L. A., Gul'tyaeva E. I., Mironenko N. V. Metody issledovaniya geneticheskogo raznoobraziya populyacij vozbuditelya buroy rzhavchiny pshenicy *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. tritici [Methods for studying the genetic diversity of the brown rust pathogen *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. tritici]. SPb.: RASKHN, VNIIZR, Innovac. centr zashchity rastenij, 2003. 24 s.
5. Meshkova L. V., Roseeva L. P., Shrejder E. R., Sidorov A. V. Virulentnost' patotipov vozbuditelya buroy rzhavchiny k ThLr9 v regionah Sibirii Urala [Virulence of brown rust pathogen types to ThLr9 in the regions of Siberia and the Urals] // *Sovremennye problemy immuniteta rastenij k vrednym orga-nizmam: II Vseros. konferenciya (g. Sankt-Peterburg, 29 sentyabrya – 2 oktyabrya 2008 g.)*. SPb., 2008. S. 70–73.
6. Shishkin N. V., Derova T. G., Gul'tyaeva E. I., Shajdalyuk E. L. Opredelenie genov ustojchivosti k buroy rzhavchine u sortov ozimoy myagkoj pshenicy s ispol'zovaniem tradicionnykh i sovremennykh metodov issledovaniy [Identification of brown rust resistance genes in winter wheat varieties using traditional and modern research methods] // *Zernovoe hozyajstvo Rossii*. 2018. № 5. S. 63–67. DOI 10.31367/2079-8725-2018-59-5-63-67.
7. Cakir M., Drake-Brockman F., Shankar M. et al. Molecular mapping and improvement of rust resistance in the Australian wheat germplasm [E-resource] // 11th International Wheat Genetics Symposium 2008. Available at: <http://hdl.handle.net/2123/3317>.
8. Gul'tyaeva E. I., Dmitriev A. P., Kosman E. Regional diversity of Russian populations of *Puccinia triticina* in 2007 // *Canadian J. Plant Pathology*. 2012. Vol. 34, No. 2. Pp. 213–224. DOI 10.1080/07060661.2011.633562.
9. Kumar A. A., Raghavaiah P. Effect of the leaf rust resistance gene Lr28 on grain yield and bread-making quality of wheat // *Plant Breeding*. 2004. Vol. 123(1). Pp. 35–38. DOI 10.1046/j.1439-0523.2003.00937.x.
10. Long D., Kolmer J. A. North American system of nomenclature for *Puccinia recondita* f. sp. tritici // *Phytopathology*. 1989. Vol. 79. Pp. 525–529.
11. Mains E. B., Jackson H. S. Physiologic specialization in the leaf rust of wheat; *Puccinia triticina* Erikss. // *Phytopathology*. 1926. Vol. 16. Pp. 89–120.
12. Mantovani P., Maccaferri M., Tuberosa R., Kolmer J. A. Virulence phenotypes and molecular genotypes in collections of *Puccinia triticina* from Italy // *Plant Disease*. 2010. Vol. 94. Pp. 420–424.
13. McIntosh R. A., Dubcovsky J., Rogers W. J., Morris C., Xia X. C. Catalogue of gene symbols for wheat: 2017 supplement [E-resource]. Available at: <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2017.pdf>.
14. McIntosh R. A., Wellings C. R., Parry R. F. Wheat rusts. An atlas of resistance genes / SCIRO. Australia, 1995. 196 p.
15. Nocente F., Gazza L., Pasquini M. Evaluation of leaf rust resistance genes Lr1, Lr9, Lr24, Lr47 and their introgression into common wheat cultivars by marker-assisted selection // *Euphytica*. 2007. Vol. 155. Pp. 329–336.
16. Peterson R. F., Campbell A. B., Hannah A. E. Canad. Journ. Res., 26, sec. C., 5. 1948.
17. Sears E. R., Identification of the wheat chromosome carrying leaf rust resistance from *aegilops umbellulata* // *Wheat Information Service*. 1961. Vol.12. Pp. 12–13.
18. Šliková S., Gregová E., Bartoš P. Development of wheat genotypes possessing a combination of leaf rust resistance genes Lr19 and Lr24 // *Plant soil environ.* 2004. Vol. 50(10). Pp. 434–438.
19. Vida G., Gál M., Uhrin A. et al. Molecular markers for the identification of resistance genes and marker-assisted election in breeding wheat for leaf rust resistance // *Euphytica*. 2009. Vol. 170. Pp. 67–76.

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.