

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНПУЛА ТВЕРДОЙ ПШЕНИЦЫ В СЕЛЕКЦИИ ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ*

С.Н. Сибикеев,¹ доктор биологических наук, А.Е. Дружин,¹ кандидат сельскохозяйственных наук,
Е.И. Гуляева,² доктор биологических наук, А.А. Янковская,³ кандидат биологических наук

¹Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Юго-Востока,
410010, Саратов, ул. Тулайкова, 7
E-mail: sibikeev_sergey@mail.ru

²Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений,
196608, Санкт-Петербург – Пушкин, ш. Подбельского, 3

³Институт общей генетики имени Н.И. Вавилова Российской академии наук,
119991, Москва, ул. Губкина, 3

Проанализированы устойчивые к возбудителю листовой ржавчины интрогрессивные линии яровой мягкой пшеницы L679 и L299. Они получены в результате межвидовой гибридизации сорта яровой мягкой пшеницы Добрыня и сорта твердой пшеницы Золотая волна. Оценка эффективности устойчивости этих линий против саратовской популяции патогена в полевых условиях, а также к трем тест-клонам, вирулентным к генам устойчивости Lr9, Lr19 и Lr26, показала их высокую устойчивость в стадии проростков и взрослых растений. Исследования на наличие известных Lr-генов с помощью 17 ДНК-маркеров выявили наличие гена Lr19 и не идентифицированного гена. Гибридологический анализ подтвердил комплементарное взаимодействие двух генов. Пребридинговые исследования линий L679 и L299 проведены в 2015-2019 гг. Экспериментальный материал высевали на делянки 7 м² рандомизировано в 4-кратной повторности. Определяли продуктивность и качество зерна, которое оценивали по содержанию сырой клейковины, показателям прибора ИДК-1, а физические свойства теста – на альвеографе Шопена. Результаты экспериментов подвергли дисперсионному анализу. Пребридинговые исследования показали, что агрономические показатели у L679 и L299 по продуктивности зерна и качеству муки хлеба не ухудшаются, как в годы с эпифитотиями патогенов, так и в условиях острых засух.

USE OF DURUM WHEAT GENE POOL IN BREEDING OF SPRING BREAD WHEAT

Sibikeev S.N.¹, Druzhin A.E.¹, Gulyaeva E.I.², Yankovskaya A.A.³

¹Agricultural Research Institute for South-East Regions,
410010, Saratov, ul. Tulaykova, 7
E-mail: sibikeev_sergey@mail.ru

²All-Russian Institute of Plant Protection, Sankt-Peterburg – Pushkin,
196608, sh. Podbelskogo, 3

³Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, 119991, Moskva, ul. Gubkina, 3

In the article analyzes introgressive lines of spring bread wheat L679 and L299 resistant to leaf rust pathogen. These lines were obtained as a result of interspecific hybridization of the spring bread wheat cultivar Dobrynya and the durum wheat cultivar Zolotaya volna. The effectiveness of resistance in the L679 and L299 was evaluated against the Saratov population of the pathogen in the field, as well as for three test clones with virulence to the Lr9, Lr19 and Lr26- resistance genes. The high resistance was determined both in the stage of seedlings and in the stage of adult plants. Studies on the presence of known Lr- resistance genes using seventeen DNA markers have shown the presence of the Lr19 gene and an unidentified gene. By the hybridological analysis was confirmed the presence of a complementary interaction of the two genes. The prebreeding studies of lines L679 and L299 were conducted during 2015-2019 years. The experimental material was randomized sown in 7 m² plots in 4-fold repetition. In the research were determined the productivity and quality of grain, which was detected by the content of crude gluten, indicators of the IDK-1, and the physical properties of the dough were evaluated on the alveograph Chopin. The obtained data were subjected to ANOVA analysis. The prebreeding studies have shown that the agronomic traits in L679 and L299 for grain productivity and the quality of bread flour did not deteriorate, both in years with epiphytotic pathogens, and in the hard droughts.

Ключевые слова: яровая мягкая пшеница, генпул твердой пшеницы, интрогрессивные линии, *Puccinia triticina*, Lr-гены, пребридинговые исследования

Key words: spring bread wheat, durum wheat gene pool, introgressive lines, *Puccinia triticina*, Lr-genes, prebreeding studies

Для интрогрессии ценных хозяйственно-полезных генов из родственных видов мягкой пшеницы используют первичный, вторичный и третичный генетические пулы. Генпулы диких родственников мягкой пшеницы классифицированы на основе их геномного состава. Наиболее приближен к мягкой пшенице первичный генпул, который содержит гексаплоидные виды пшеницы с ABD-геномами, тетраплоидные виды с AB-геномами, диплоидные виды с A-геном и D-геном. Гены из первичного пула могут быть перенесены в мягкую пшеницу прямой гибридизацией, гомологичной рекомбинацией хромосом, обычным бекроссированием и отбором [1].

Из первичного пула к настоящему времени перенесены следующие идентифицированные гены устойчивости к *Puccinia triticina* Erikss: Lr63 (*T.monococcum*), Lr14a (*T.dicoccum*), Lr53, 64 (*T.dicoccoides*) 23, 61, 79 (*T.durum*), 21, 22a, 32, 39, 42 (*Ae.tauschi*), 44, 65, 71 (*T.spelta*) [2, 3]. Широкое распространение в практической селекции и коммерческих сортах получили гены Lr14a – сорта Hope, Selkirk, Inia66 и их производные; Lr23 – большое количество сортов как яровой, так и озимой мягкой пшеницы – Timstein, Gabo, PV18 и их производные [2]. Таким образом, в коммерческих сортах распространены Lr-гены, перенесенные из тетраплоидных видов, содер-

* Работа выполнена при частичной поддержке гранта РФФИ № 18-016-00170 а.

жащих *AB*-геномы. Кроме того, дикие и культурные эмеры широко используют в странах Европы и Израиле для переноса генов, повышающих содержание белка в зерне [4]. Для улучшения мягкой пшеницы наиболее подходит генетический материал твердой пшеницы, но пока его мало используют. Перенос гена *Lr23* из сорта твердой пшеницы Газа в мягкую пшеницу – один из удачных примеров интрогрессии от *T. durum* [5]. Несмотря на его преодоление патогеном, он хорошо проявил себя в комбинациях с *Lr26* [6, 7] и *Lr19* [8]. До сих пор в саратовской популяции *P. triticina* количество авирулентных патотипов к *Lr23* составляет 0-100%, и степень поражения сортов с этим геном не превышает 20% [9]. К сожалению, это единственный пример широкого применения гена устойчивости к *P. triticina*, интрогрессированного от твердой пшеницы. В лаборатории генетики и цитологии НИИ сельского хозяйства (НИИСХ) Юго-Востока в ходе программы по расширению генофонда мягкой пшеницы были перенесены гены устойчивости от твердой пшеницы к *P. triticina*. С этой целью были привлечены сорта яровой твердой пшеницы Саратовская золотистая, Золотая волна, НИК, Саратовская 57. В настоящей работе приведены результаты изучения устойчивых к листовой ржавчине линий яровой мягкой пшеницы с участием сорта твердой пшеницы Золотая волна.

Методика. Используемый материал включал следующие генотипы. Сорта яровой мягкой пшеницы: Добрыня содержит 7DS-7DL-7Ae#1L транслокацию с геном *Lr19* от *Agropyron elongatum* (Host) Beauv [2], Фаворит – замещение 6D(6Agi) от *Agropyron intermedium* (Host) Beauv [10], служит стандартом для Саратовской области. Сорт яровой твердой пшеницы Золотая волна=Саратовская золотистая/Алтайская нива [11]. Линии Л679=Добрыня /Золотая волна//Добрыня/3/Добрыня и Л299=Добрыня/Золотая волна//Добрыня/Lr24/3/Добрыня, где Добрыня *Lr24* = Добрыня *4 // Thatcher *Lr24*.

Исследования проходили в три этапа. На первом оценивали линии на устойчивость к *P. triticina* в полевых условиях в фазе молочно-восковой спелости (селекционный посев НИИСХ Юго-Востока, Саратов, условия средней эпифитотии патогена в 2016 и сильной – в 2017 г.) и в лабораторных условиях в фазе проростков (первого листа) во Всероссийском научно-исследовательском институте защиты растений (Санкт-Петербург). Инокуляцию растений в фазе проростков проводили с использованием саратовской популяции *P. triticina*, собранной в 2018 г., и трех тест-клонов с вирулентностью к *Lr9*, *Lr19* и *Lr26*. Саратовская популяция *P. triticina* характеризовалась вирулентностью к 20 Lr-генам, включая *Lr19*, и авирулентностью к *Lr9*, 24, 28, 29, 44. Результаты учитывали на 10-е сутки по шкале E.V. Mains и H.S. Jackson [12]. Растения с типом реакции 0, 0₁, 1, 2 считали устойчивыми, а 3, 4 и X – восприимчивыми.

На втором этапе проводили идентификацию Lr-генов устойчивости к *P. triticina* у линий Л679 и Л299 с использованием молекулярных маркеров: SCS5 гена *Lr9*, Gb SCS265 гена *Lr19*, Sr24#50, Sr24#12 гена *Lr24*, Lr29F24 гена *Lr29*, GDM35 гена *Lr41* (=39), PS10 гена *Lr47*, WR003 F/R гена *Lr1*, F1.2245/Lr10-6/r2 гена *Lr10*, STS638 гена *Lr20*, SCM9, iag 95 гена *Lr26*, csLV34, L34DINT9F: L34MINUSL34PLUS гена *Lr34*, Ventriup/LN2 гена *Lr37*, SCS421 гена *Lr28*; Sr39#22r гена *Lr35*; S13-R16 гена *Lr66*. ПЦР-анализ был выполнен по ранее опубликованной методике [13]. Выделение ДНК проводили из листьев 7-10-дневных проростков по методике Д.Б. Дорохова и Э. Клоке [14]. Продукты амплификации выявляли в ультрафиолетовом свете в 1,5%-ном агароз-

ном геле, содержащем этидиум бромид. С учетом родословной Л299 у этой линии возможно присутствие 3DS-3DL-3Ae#1L транслокации с геном *Lr24* от *A. elongatum*. С целью проверки ее наличия проведена С-дифференциальная окраска хромосом этой линии по ранее опубликованной методике [15].

На третьем этапе в 2015-2019 гг. проводили оценку у Л679 и Л299 продуктивности зерна, физических свойств теста и хлебопекарных показателей в сравнении с сортом-реципиентом Добрыня и сортом-стандартом Фаворит (пребридинговые исследования). Наиболее благоприятными были 2016 и 2017 гг., 2016 г. выделялся повышенным количеством осадков и сильной эпифитотией стеблевой ржавчины, в 2017 г. отмечали избыток осадков и сильную эпифитотию листовой ржавчины, 2015 г. характеризовался средней, 2018 и 2019 гг. – сильной засухой. Экспериментальный материал рендомизировано высевали на делянки 7 м² в 4-кратной повторности. Нормы высева составляла 400 зерен/м². Качество зерна и теста оценивали по содержанию сырой клейковины и показателям прибора ИДК-1 и альвеографа Шопена с выпечкой опытных образцов хлебцев. Полученные данные подвергали статистическому анализу с использованием программ «Agros-2.10».

Результаты и обсуждение. Анализ устойчивости к возбудителю листовой ржавчины. В 2016 и 2017 гг. в условиях естественных эпифитотий тип реакции (IT) на патоген у сорта Добрыня составил 3⁺ при степени поражения соответственно 5 и 20%, у сорта Фаворит – 0, у линий Л679 и Л299 – 0, у сорта твердой пшеницы Золотая волна – 2⁺3⁻ при степени поражения 1 и 5%. Оценка устойчивости проростков исследуемых линий и сортов к *P. triticina* с использованием тест-клонов и саратовской популяции патогена 2018 г. показала IT=0 у линий Л679 и Л299, а также сорта Фаворит, у сорта Добрыня – IT=3 к тест-клону 2 и IT=0 ко всем остальным. По результатам полевой и лабораторной оценки на устойчивость к *P. triticina*, линии Л679 и Л299 относятся к высокоустойчивым; Lr-гены этих линий защищают в стадии и проростков, и взрослых растений, то есть они ювенильные. Основное отличие IT линий от сорта-реципиента Добрыня было в IT к тест-клону 2, вирулентному к *Lr19*.

Анализ типа реакции у гибридов F₁ Добрыня/Золотая волна показал IT=2,2, у Добрыни – IT=3⁺,3, у Золотой волны – IT=2⁺3⁻, при этом в комбинации F₁ Саратовская 68/Золотая волна IT=3, где Саратовская 68 – сорт яровой мягкой пшеницы, восприимчивый к *P. triticina*, содержит не эффективный ген *Lr10*. Таким образом, у первой комбинации наблюдали аддитивный эффект, так называемую запретную комбинацию. Поскольку в дальнейшем в F₂ Добрыня/Золотая волна выщеплялись растения с IT=0, можно говорить о дозовом эффекте генов устойчивости у гибридов F₁. При дальнейшем беккроссировании сортом яровой мягкой пшеницы Добрыня у гибридов F₂ Добрыня/Золотая волна//Добрыня/3/Добрыня расщепление по устойчивости к *P. triticina* соответствовало 9R:7S, критерий соответствия теоретически ожидаемых результатов и фактических данных $\chi^2 = 0,9$, при этом табличное значение χ^2 для df=1 – 3,84. Это свидетельствует о комплексном взаимодействии двух доминантных генов, один из которых *Lr19* от сорта мягкой пшеницы Добрыня и другой – не идентифицированный ген устойчивости от сорта твердой пшеницы Золотая волна.

Идентификация генов устойчивости. При использовании 17 ДНК-маркеров Lr-генов ПЦР-анализ позволил идентифицировать в Л679 и Л299 ген *Lr19* от сорта

Добрыня. Этот ген преодолен *P. triticina* в Саратовской области с 1994 г. [16]. В настоящее время процент присутствия патотипа *pp19* в популяции патогена составляет 0-20 [17]. Не исключено, что второй ген устойчивости у этих линий может быть одним из *Lr23*, *Lr61*, *Lr79* (гены, идентифицированные в твердой пшенице), так как ДНК-маркеры для этих генов не использовали.

У Л299 ДНК-маркеры на *Lr24* – Sr24#50, Sr24#12 не показали его наличия. С-дифференциальная окраска хромосом этой линии (рис.) выявила отсутствие 3DS-3Dl-3Ae#1L транслокации с геном *Lr24*, но присутствие 7DS-7DL-7Ae#1L с геном *Lr19*. Таким образом, Л299 и Л679 очень близки по содержанию генов: они несут ген *Lr19* с не идентифицированным *Lr*-геном от сорта твердой пшеницы Золотая волна.

Пребридинговые исследования линий Л679 и Л299. К основным признакам, на которые влияют межвидовые интрогрессии, относятся продолжительность периода всходы – колошение, высота растений и, как следствие, устойчивость к полеганию. Средний период (сут) всходы – колошение у растений Л679 составил 46, Л299 – 47, Добрыня – 45 и Фаворит – 48. Обе линии незначительно отличались и от сорта Добрыня, и от сорта Фаворит. Однако у Л679 этот период больше на 1 сутки, Л299 – на 2 суток, чем у сорта-реципиента Добрыня. По высоте растений наблюдали значительные колебания по годам. Она была минимальной в 2015 г. у Л679 – 63 см, Л299 – 70 см, максимальной – в 2017 г. у Л679 – 101 см, Л299 – 95 см; в среднем за 2015-2019 гг. – соответственно 77 и 76 см, при этом у Добрыни – 73 см и Фаворита – 76 см. Различия были значимыми только между исследуемыми линиями и сортом-реципиентом Добрыня, с сортом Фаворит они отсутствовали. Устойчивость к полеганию отмечена во влажный 2017 г. при наибольшей высоте растений. В этом году Л679 имела оценку 4,1 балла, Л299 – 4,2, сорт Добрыня – 4,5, Фаворит – 4,1 балла. Различия оказались значимыми также только между линиями и сортом Добрыня. Таким образом, интрогрессия генетического материала от сорта твердой пшеницы Золотая волна в Л679 и Л299 значительно повысила высоту растений и снизила устойчивость к полеганию по сравнению с

сортом-реципиентом Добрыня, но эти показатели были на уровне сорта-стандарта Фаворит. Урожайность зерна линий Л679 и Л299, а также сортов Добрыня и Фаворит показана в табл. 1.

В среднем за пять вегетационных сезонов линии Л679 и Л299 по продуктивности зерна не отличались от сорта-реципиента Добрыня и от сорта-стандарта Фаворит. Однако Л679 значимо превзошла по продуктивности зерна Добрыню в 2016 г. (эпифитотия стеблевой ржавчины), но уступила ему в 2019 г. (острая засуха), а Л299 превысила по урожайности зерна Добрыню в 2017 г. (эпифитотия листовой ржавчины), но уступила в 2018 г. (острая засуха). У обеих линий можно отметить тренд к увеличению (по сравнению с сортом-реципиентом Добрыня) продуктивности зерна в годы эпифитотиями листовой и стеблевой ржавчин и снижение ее в годы острых засух, однако эти различия были в пределах сорта-стандарта. Таким образом, эти линии с интрогрессиями от сорта твердой пшеницы Золотая волна обладают достаточной засухоустойчивостью при высокой устойчивости к листовой ржавчине.

Важный этап в создании сортов мягкой пшеницы – качество конечной продукции – муки и хлеба. К сожалению, нередко вовлечение чужеродной генетической изменчивости в генофонд мягкой пшеницы ухудшает эти показатели. По количеству клейковины обе линии не отличались от сортов Добрыня и Фаворит. По качеству клейковины (по показаниям прибора ИДК-1) были сходны с сортом-реципиентом Добрыня, но имели более крепкую клейковину, чем сорт Фаворит (табл. 2). По упругости (P) и отношению упругости к растяжимости

Табл. 1. Продуктивность зерна линий Л679 и Л299 и сортов Добрыня и Фаворит в вегетационные сезоны 2015-2019 гг.

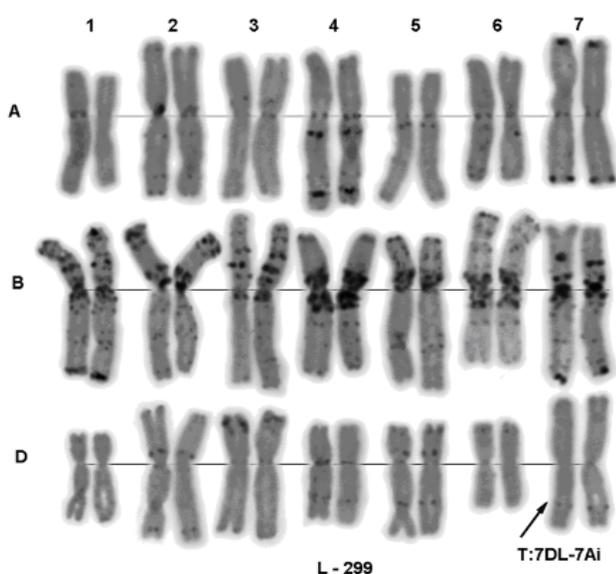
| Сорт, линия | Продуктивность зерна, кг/га | | | | | |
|-------------|-----------------------------|---------|--------|--------|--------|---------|
| | 2015 | 2016 | 2017 | 2018 | 2019 | среднее |
| Л679 | 2960 ab* | 2375 b | 4474 a | 782 ab | 1410 a | 2400 ns |
| Л299 | 3000 ab | 2330 ab | 4776 b | 678 a | 1625 b | 2481 ns |
| Добрыня | 2803 a | 2226 a | 4426 a | 861 b | 1652 b | 2394 ns |
| Фаворит | 3061b | 2326 ab | 4773 b | 931 b | 1343 a | 2487 ns |

*Числа в колонках, сопровождаемые различными буквами, значимо различаются при уровне P₀₀₅.

Табл. 2. Показатели качества муки и хлеба у линий Л679 и Л299, сортов Добрыня и Фаворит, в среднем за 2017 и 2019 гг.

| Сорт, линия | Клейковина | | P*, мм | P/L* | W*, е.а. | V*, см ³ | Пористость, балл |
|-------------|------------|--------|--------|--------|----------|---------------------|------------------|
| | % | ИДК-1 | | | | | |
| Л679 | 29,6 | 64 a** | 125 b | 2,4 ab | 278 c | 703 a | 4,8 |
| Л299 | 30,2 | 64 a | 122 b | 2,6 b | 262 b | 812 c | 4,9 |
| Добрыня | 31,8 | 67 a | 129 b | 3,0 b | 239 a | 790 c | 4,9 |
| Фаворит | 29,9 | 72 b | 106 a | 1,8 a | 255 b | 765 b | 4,8 |

*P – упругость теста, P/L – отношение упругости теста к растяжимости, W – сила муки, V – объем хлеба. **Числа в колонках, сопровождаемые различными буквами, значимо различаются при уровне P₀₀₅.



Кариотип линии

Л299=Добрыня/Золотая волна//Добрыня Lr24/3/Добрыня.

(P/L) линии не отличались от сорта Добрыня, который относится к группе сильных пшениц [18], но не походили на сорт Фаворит. По силе муки наблюдали значимые различия между линиями и сортом-реципиентом. У линии Л679 этот показатель был самый высокий – 278 е.а., у Л299 – на уровне сорта-стандарта Фаворит, у сорта-реципиента Добрыня составил 239 е.а. Таким образом, введение генетического материала от сорта твердой пшеницы Золотая волна линиями Л679 и Л299 улучшило силу муки. По объему пробных хлебцев Л679 уступила сортам Добрыня и Фаворит и имела наименьший показатель – 703 см³. Однако максимальным – 812 см³ он был у линии Л299, что на уровне сорта-реципиента Добрыня и значимо выше, чем у сорта Фаворит. Следует отметить неоднозначную реакцию по этому показателю линий и сортов на введение генетического материала от сорта твердой пшеницы Золотая волна. По пористости хлебцев различий между сортами и линиями не наблюдали – все они были на высоком уровне. В целом линии имели показатели муки и хлеба не ниже, чем у сорта-реципиента Добрыня, за исключением снижения объема хлеба у Л679.

При улучшении сорта мягкой пшеницы Добрыня по устойчивости к *P. triticina* за счет генетического материала от сорта твердой пшеницы Золотая волна агрономические показатели у Л679 и Л299 по продуктивности зерна и по качеству муки хлеба не ухудшились как в годы с эпифитотиями патогенов, так и в условиях острых засух.

В целом генпул твердой пшеницы – большой генетический резерв для переноса генов устойчивости к патогенам в мягкую пшеницу, при этом, как показали наши исследования, не ухудшаются продуктивность зерна и его качество. Опасение быстрого преодоления интрогрессированных генов устойчивости к *P. triticina* от *T. durum* значительно снижается вследствие использования комбинации генов резистентности как в Л679 и Л299.

Литература

- Jiang J., Friebe B., Gill B.S. Recent advances in alien gene transfer in wheat // *Euphytica*. – 1993. – V. 73. – P. 199-212
- McIntosh R.A., Yamazaki Y., Dubcovsky J., Rogers W.J., Morris C., Appels R., Xia X.C. *Xia Catalogue of Gene Symbols for Wheat. Proceedings of the 12th International Wheat Genetics Symposium (Yokohama, September 8-13, 2013)*, 2013. – P. 123.
- McIntosh R.A., Dubcovsky J., Rogers W.J., Xia X.C., Raupp W.J. *Catalogue of Gene Symbols for Wheat: Supplement 2018 // Annual Wheat Newsletter*. – 2018. – V. 64. – P. 84-86.
- Elouafi I., Martin A., Martin L.M., Nachit M.H. Association of introgressed *T. dicoccoides* seed storage protein subunits with gluten strength and protein content in durum (*T. turgidum* L. var. durum) // *Proceeding 9th Wheat Genetics Symp. Saskatoon, Saskatchewan, Canada, 1998*. – V. 4. – P. 145-147.
- Wheat rusts. An atlas of resistance genes. R.A. McIntosh., C.R. Wellings, R.F. Park (eds.). CSIRO Publications, Australia, 1995.
- Singh R.P., Rajaram S. Resistance to *Puccinia recondita* f. sp. tritici in 50 Mexican bread wheat cultivars // *Crop Science*. – 1991. – V. 31. – P. 1472-1479.
- Singh R.P. Resistance to leaf rust in 26 Mexican wheat cultivars // *Crop Science*. – 1993. – V. 33. – P. 633-637
- Сибикеев С.Н. Чужеродные гены в селекции яровой мягкой пшеницы на устойчивость к листовой ржавчине. Автореф. дис... доктор биол. наук. – Саратов, 2002. – 42 с.
- Конькова Э.А. Структура популяции *Puccinia triticina* Erics на посевах озимой и яровой мягкой пшеницы в Саратовской области // *Вестник защиты растений*. – 2018. – N 4. – С. 44-49
- Сибикеев С.Н., Бадаева Е.Д., Гульмяева Е.И., Дружин Л.Е., Шишкина А.А., Драгович А.Ю., Крупин П.Ю., Карлов Г.И., Тхи Май Кхуат, Дивашук М.Г. Сравнительный анализ 6Agi и 6Agi2 хромосом *Agropyron intermedium* (Host) Beauv. у сортов и линий мягкой пшеницы с пшенично-пырейными замещениями // *Генетика*. – 2017. – Т. 53. – N 3. – С. 298-310
- Васильчук Н.С., Гапонов С.Н., Еременко Л.В., Паршикова Т.М., Попова В.М., Цетва Н.М., Шутарева Г.И. Итоги селекции яровой твердой пшеницы на высокое качество зерна в Саратове. // *Достижения науки и техники АПК*. – 2010. – N 5. – С. 22-24.
- Mains E.B., Jackson H.S. Physiologic specialization in the leaf rust of wheat; *Puccinia triticina* Erikss. // *Phytopathology*. – 1926. – N 16. – P. 89-120.
- Гульмяева Е.И. Методы идентификации генов устойчивости к бурой ржавчине с использованием ДНК- маркеров и характеристики эффективности Lr-генов. – С-Пб.: ВИЗР, 2012. – 72 с.
- Дорохов Д.Б., Клоке Э. Быстрая и экономичная технология RAPD анализа растительных геномов // *Генетика*. – 1997. – Т. 33. – N 4. – С. 443-450.
- Badaeva E.D., Badaev N.S., Gill B.S., Fillatenko A.A. Intraspecific karyotype divergence in *Triticum araraticum* // *Plant Syst Evol*. – 1994. – 192. – P. 117-145.
- Sibikeev S.N., Krupnov V.A., Voronina S.A., Elesin V.A. First report of leaf rust pathotypes virulent to highly effective Lr- genes transferred from *Agropyron* species to bread wheat // *Plant Breeding*. – 1996. – V. 115. – P. 276-278.
- Гульмяева Е.И., Сибикеев С.Н., Дружин А.Е., Шайдаюк Е.Л. Расширение генетического разнообразия сортов яровой мягкой пшеницы по устойчивости к бурой ржавчине (*Puccinia triticina* Eriks.) в Нижнем Поволжье // *Сельскохозяйственная биология*. – 2020. – Т. 55. – N 1. – С. 27-44.
- Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. Т. 1. Сорта растений. – М., 2020. – С. 12.

Поступила в редакцию 27.03.20

После доработки 24.04.20

Принята к публикации 30.04.20