

ИЗУЧЕНИЕ КОЛЛЕКЦИОННЫХ ОБРАЗЦОВ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ, НЕСУЩИХ ГЕН УСТОЙЧИВОСТИ LR23, В ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ НОВОСИБИРСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2024 г. **В. В. Пискарев**, кандидат сельскохозяйственных наук,
Н. И. Бойко, кандидат сельскохозяйственных наук, **В. А. Апарина**, **Л. П. Сочалова**,
Е. В. Морозова, **И. Н. Леонова**, доктор биологических наук

Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения РАН,
630090, Новосибирск, просп. Академика Лаврентьева, 10
E-mail: piskaryov_v@mail.ru

Исследования проводили с целью выделения источников высокой выраженности хозяйственно ценных признаков пшеницы яровой, несущих ген устойчивости Lr23, для использования в селекции на основе изучения коллекционных образцов (2010–2022 гг.). Материалом для исследования служили 34 образца яровой пшеницы различного географического происхождения. Индикатором поражения бурой ржавчиной (*Puccinia triticina* Erikss) пшеницы на инфекционном фоне был сорт Скала, в условиях естественного распространения инфекции – Новосибирская 67 (2015–2016 гг.) и линия Хакасская (2017–2022 гг.). Оценку урожайности и признаков продуктивности проводили по методике ВИР, стандартами выступали сорта Новосибирская 15, Новосибирская 31 и Сибирская 17. Содержание макро- и микроэлементов определяли методом атомно-абсорбционной спектроскопии на приборе ContrAA 800 D. В полевых условиях возбудителем *Puccinia triticina* Erikss. не поразились (99 баллов) образцы Meri M 82, Pastor, Lutescens 540 и Юго-Восточная 2, очень высокую устойчивость (9 баллов) наблюдали у образцов LT-2, Прохоровка, Gala, Гибрид 21, Димитровка 5–14 ИЗР, Lee, Тулайковская 1, Пирамида, Red River 68 и PV-18. Урожайность на уровне стандартов формировали образцы Злата, Хаят, Уралосибирская, Олимп и Буляк (423,4...553,0 г/м²). Источниками высокого содержания нутриентов в зерне могут служить образцы Sonora 64 (Cu – 4,40, Mn – 51,0, Zn – 42,1, Fe – 62,1, Mg – 1637,5 и K – 5294,0 мг/кг), Пирамида (Cu – 5,22, Mn – 56,3, Fe – 63,1 и Mg – 1616,5 мг/кг) и Inia F 66 (Cu – 5,13, Zn – 47,0, Fe – 65,2 и Mg – 1728,5 мг/кг). Выделившиеся образцы целесообразно использовать в селекции на устойчивость к бурой ржавчине, высокую урожайность и высокое содержание микро- и макроэлементов в зерне.

STUDY OF COLLECTION SAMPLES OF SPRING WHEAT CARRYING THE RESISTANCE GENE LR23 IN THE ENVIRONMENTAL CONDITIONS OF THE NOVOSIBIRSK REGION

V. V. Piskarev, N. I. Boyko, V. A. Aparina, L. P. Sochalova, E. V. Morozova, I. N. Leonova

Federal Research Center the Institution of Cytology and Genetics, Siberian Branch,
Russian Academy of Sciences,
630090, Novosibirsk, prosp. Akademika Lavrent'eva, 10
E-mail: piskaryov_v@mail.ru

The aim of the study was to identify sources of high expression of agronomic traits of spring wheat and their complex based on the study of collection varieties (2010–2022) carrying the resistance gene Lr23 for breeding in the ecological conditions of the Novosibirsk region. Field studies were carried out in the fields of the Siberian Research Institute of Plant Production and Breeding – a branch of the Federal Research Center Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences in 2010–2022. Thirty-four varieties of spring wheat of different geographical origin were studied under infectious background conditions (damage assessment according to the Peterson scale) and in field conditions (study according to the VIR method). Indicators of damage by powdery mildew and leaf rust of wheat at infectious field was Skala cultivar, and under conditions of natural spread of infection are Novosibirskaya 67 (2015–2016) and Khakasskaya (2017–2022). The yield and productivity characteristics were study using the VIR methodology, with the Novosibirskaya 15, Novosibirskaya 31 and Sibirskaya 17 varieties serving as standards. The content of macro- and microelements was determined using atomic absorption spectrometry on ContrAA 800 D device. Sources of resistance to leaf rust in wheat under infectious background conditions were identified, carrying the Lr23 gene together with other effective genes (Lr19, SR). In field conditions, the following varieties were not affected by leaf rust (99 points): Meri M 82, Pastor, Lutescens 540, and Yugo-Vostochnaya 2; very high resistance (9 points) was observed in the following varieties: LT-2, Prokhorovka, Gala, Hybrid 21, Dimitrovka 5–14 IZR, Lee, Tulaikovskaya 1, Pyramida, Red River 68, and PV-18. The following varieties had yields at the standard level: Zlata (423.4 g/m²), Khayat (488.2 g/m²), Uralosibirskaya (541.5 g/m²), Olimp (431.1 g/m²), and Bulyak (553.0 g/m²). Sources of high nutrient content in grain can be the following varieties: Sonora 64 (Cu – 4.40, Mn – 51.0, Zn – 42.1, Fe – 62.1, Mg – 1637.5 and K – 5294.0 mg/kg), Pyramid (Cu – 5.22, Mn – 56.3, Fe – 63.1 and Mg – 1616.5 mg/kg), Inia F 66 (Cu – 5.13, Zn – 47.0, Fe – 65.2 and Mg – 1728.5 mg/kg). We recommend these varieties to breeding for resistance, high yield and high content of micro and macronutrients in grain.

Ключевые слова: мягкая пшеница (*Triticum aestivum* L.), устойчивость, генотип, *Puccinia triticina* Erikss, урожайность, микроэлемент, макроэлемент, источник.

Keywords: soft wheat (*Triticum aestivum* L.), resistance, genotype, *Puccinia triticina* Erikss, yield, microelement, macroelement, source.

Пшеница мягкая яровая (*Triticum aestivum* L.) – основная сельскохозяйственная культура в Сибири [1], что обусловлено особенностями резко континен-

тального климата региона. Бурая листовая ржавчина, вызываемая возбудителем *Puccinia triticina* Erikss, ежегодно наносит значительный ущерб урожаю мяг-

Табл. 1. Образцы, оцененные в полевых условиях

№ ВИР	Название	Происхождение	Разновидность
2018–2021 гг.			
St 58623	Новосибирская 31	РФ, Новосибирская обл.	lutescens (Alef.) Mansf.
54519	NIL Thatcher Lr23	Канада	erythrosperrum Korn.
St 45376	Олимп	РФ, Самарская обл.	erythrosperrum Korn.
43096	Сибирская 17	РФ, Новосибирская обл.	lutescens (Alef.) Mansf.
49239	Kenya Farmer	Кения	albidum Al.
45198	Lee	США	erythrosperrum Korn.
64377	Гибрид 21	РФ, Новосибирская обл.	graecum (Koern.) Mansf.
64666	Димитровка 5-14 ИЗР	Болгария	erythrosperrum Korn.
63716	Казанская юбилейная	РФ, Республика Татарстан	lutescens (Alef.) Mansf.
62644	Кинельская нива	РФ, Самарская обл.	erythrosperrum Korn.
64256	Пирамида	РФ, Пензенская обл.	erythrosperrum Korn.
62642	Прохоровка	РФ, Саратовская обл.	lutescens (Alef.) Mansf.
	Тулайковская 1	РФ, Самарская обл.	erythrosperrum Korn.
	Тулайковская степная	РФ, Самарская обл.	lutescens (Alef.) Mansf.
2015–2022 гг.			
St 66414	Новосибирская 15	РФ, Новосибирская обл.	lutescens (Alef.) Mansf.
St 66349	Злата	РФ, Московская обл.	lutescens (Alef.) Mansf.
65817	Новосибирская 31	РФ, Новосибирская обл.	erythrosperrum Korn.
66000	Буляк	РФ, Республика Татарстан	erythrosperrum Korn.
St 66412	ЛТ-2	РФ, Ленинградская обл.	lutescens (Alef.) Mansf.
65244	Лютесценс 540	РФ, Самарская обл.	lutescens (Alef.) Mansf.
	Сибирская 17	РФ, Новосибирская обл.	lutescens (Alef.) Mansf.
	Хаят	РФ, Республика Татарстан	lutescens (Alef.) Mansf.
	Уралосибирская	РФ, Омская обл.	lutescens (Alef.) Mansf.

кой пшеницы во всех регионах ее произрастания [2, 3], в том числе на территории Западной Сибири [4]. Селекция на устойчивость к поражению патогенами увеличивает экологическую безопасность сельского хозяйства [5], так как позволяет не применять фунгициды для борьбы с инфекцией. Однако рано или поздно патогены преодолевают защиту, обусловленную работой генов устойчивости растения [6], что требует постоянного поиска новых доноров этого признака [3, 7].

Селекцию пшеницы долгие годы осуществляли на повышение урожайности [8, 9], что привело к обеднению генофонда [10], в том числе по содержанию в зерне минеральных веществ [11], сокращение потребления которых оказывает негативное влияние на здоровье человека [12]. Обогащение зерна пшеницы микро- и макроэлементами сегодня считают одной из приоритетных задач, в связи с чем селекционеры начали обращать внимание на этот признак при включении генотипов в скрещивания [9].

Ген *Lr23* был перенесен в мягкую пшеницу от *Triticum durum* в результате скрещивания восприимчивого сорта Bobin W 392 с устойчивым к бурой ржавчине сортом твердой пшеницы Gaza. Созданный в результате сорт Gabo был первым носителем гена *Lr23* среди мягких пшениц в Австралии. Дальнейшее распространение этого гена среди мирового сорта пшеницы происходило через сорта Gabo и Timstein, а также их многочисленные производные [13].

Сорта-доноры гена *Lr23* Gabo, PV-18, Димитровка 5–14, Sonora 64, Timstein и другие часто использовали в скрещиваниях во многих селекционных центрах России [14]. С их участием созданы сорта яровой мягкой пшеницы в Поволжье (Ершовская 32, Олимп, Куйбышевская 1, Пирамида, Тулайковская 1, Тулайковская степная, Эритропермум 652, Эритропермум 603), Краснодарском крае (Дружина), Челябинской области (Уралочка), Новосибирской области (Гибрид 21), кроме того, по родословной можно предположить наличие этого гена у сортов Злата и Буляк [15].

Несмотря на преодоление популяцией патогена системы защиты, детерминированной геном *Lr23*,

сильного развития возбудителя бурой ржавчины на растениях не происходит. При его наличии снижается число и размер пустул, подавляется спорогенная активность и жизнеспособность гриба, кроме того, остается высокой эффективность *Lr23* в комбинации с другими генами [16]. Преимущественно он встречается в сочетании с генами *Lr10*, *Lr13*, *Lr26* и др. [17].

На основании известной информации о наличии в сортах и селекционных линиях гена устойчивости *Lr23* и различных комбинаций с другими генами резистентности селекционер может подобрать оптимального донора для определенных экологических условий и оценить эффективность гена с точки зрения защиты от патогена бурой ржавчины и влияния на другие агрономические признаки.

Цель исследования – выделить источники высокой выраженности хозяйственно ценных признаков пшеницы яровой, несущих ген устойчивости *Lr23*, для дальнейшего использования в селекции.

Методика. Исследования проводили в 2010–2022 гг. в Сибирском научно-исследовательском институте растениеводства и селекции – филиале «Федерального исследовательского центра Института цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук» (СибНИИРС-филиал ИЦиГ СО РАН). Поля расположены в Новосибирской области, лесостепной зоне Приобья, Западной Сибири. Материалом для исследования послужили 34 образца пшеницы яровой разных лет поступления в СибНИИРС-филиал ИЦиГ СО РАН из коллекции генетических ресурсов растений ВИР и других научных учреждений. Согласно литературным данным образцы несли ген *Lr23* как отдельно, так и в сочетании с другими генами (табл. 1). Кроме того, в изучение были включены образцы, у которых предполагают наличие гена *Lr23* по схожей реакции на патоген (ЛТ-2, К-20, WL 711, Юго-Восточная 2, Казанская Юбилейная, Уралосибирская и Хаят) и/или исходя из родословной сортов (Злата и Буляк).

Полевые опыты по оценке признаков продуктивности (урожайность, масса 1000 зерен и масса зерна колоса) проводили в различные годы, по схожим критериям оценки они разделены на два блока (см. табл. 1). В первый вошли 12 образцов, оценку

Табл. 2. Показатели ГТК в лесостепи Приобья

Год	Май	Июнь	Июль	Август
2010	3,33*	0,33	0,88	0,66
2011	1,16	0,49	0,85	1,06
2012	0,52	0,29	0,05	1,27
2013	5,94	0,92	1,26	3,03
2014	2,99	0,37	1,23	0,59
2015	2,06	0,55	1,86	1,19
2016	1,28	0,66	1,22	0,37
2017	1,01	1,24	1,73	1,26
2018	9,47	1,23	1,13	0,65
2019	1,60	0,51	1,64	0,39
2020	1,19	0,50	1,39	1,42
2021	0,60	1,51	0,37	1,20
2022	0,14	0,54	1,06	2,23

*ГТК > 1,50 – избыточная влагообеспеченность, ГТК = 1,41...1,50 – повышенная, ГТК = 1,11...1,40 – достаточная (оптимальная), ГТК = 0,76...1,10 – недостаточная, ГТК = 0,61...0,75 – низкая (слабая засуха), ГТК = 0,41...0,60 – очень низкая (средняя засуха), ГТК = 0,21...0,40 – исключительно низкая (сильная засуха), ГТК < 0,20 – катастрофически низкая (очень сильная засуха) [19].

которых проводили в 2018–2021 гг. (NIL Thatcher Lr23, Олимп, Kenya Farmer, Lee, Гибрид 21, Димитровка 5–14 ИЗР, Казанская юбилейная, Кинельская нива, Пирамида, Прохоровка, Тулайковская 1 и Тулайковская степная). Опыт закладывали с частыми повторениями стандартов (Новосибирская 31 и Сибирская 17). Второй включал 6 образцов, оцененных не менее 2 лет (ЛТ-2–2015–2016 гг., Лютеценс 540–2017–2019 гг., Уралосибирская и Буляк – 2020–2021 гг., Злата и Хаят – 2020–2022 гг.) в питомниках второго и третьего годов коллекции ВИР. Средние для стандартов (Новосибирская 15, Новосибирская 31 и Сибирская 17) рассчитаны за все годы 2015–2022 гг. Величины НСР в обоих блоках вычисляли по показателям сортов стандартов в соответствующие годы исследования.

Полевую устойчивость образцов к распространенным в регионе листовым патогенам (мучнистая роса и бурая ржавчина) изучали в условиях естественного распространения инфекции по методике ВИР [18]. В статье использованы минимальные значения, наблюдаемые у изучаемых образцов, соответствующие годам с сильным поражением (1...3 балла) индикаторов поражения сорта Новосибирская 67 (2015–2016 гг.) и линии Хакасская (2017–2022 гг.) в полевых условиях.

Почва опытного участка – чернозем выщелоченный средней мощности. Содержание гумуса (по Тюрину) в слое 0...15 см составляет 5,7...6,9 %. Реакция почвенного раствора близкая к нейтральной, рН (ГОСТ 26423-85) – 6,6...6,8 ед. Содержание P_2O_5 и K_2O (по Чирикову) в слое 0...40 см составляет соответственно 152...176 мг/кг и 121...136 мг/кг, общего азота перед посевом – 2,9...5,7 мг/кг почвы. Обеспеченность калием и фосфором высокая, азотом низкая или очень низкая.

Условия вегетационного периода в годы исследований были контрастными (табл. 2). Аномально жарким выдался сезон 2012 г. (ГТК = 0,05...0,52), когда ржавчина не развивалась, и, наоборот, более благоприятным (без особо резких колебаний) для патогена был сезон 2017 г. (ГТК = 1,01...1,73). Чаше разную степень засушливости отмечали в июне (10 сезонов из 13), реже – в июле и августе (5 из 13) и редко наблюдали в мае (3 из 13).

Суммарную ДНК выделяли из 5...7-дневных проростков методом Плашке с соавторами [20]. Генотипирование образцов пшеницы проводили с использованием ДНК-маркеров, разработанных

для генов устойчивости к бурой ржавчине пшеницы: *Lr1* (маркер WR003), *Lr3* (*Xmwg798*), *Lr10* (Fi2245 / *Lr10-6/r2*) [3], *Lr13* (*Xgwm630*) [21], *Lr14* (*Xgwm146*) [22], *Lr23* (Sun471) [23], *Lr19* (*Xwmc221*), *Lr26* (SCM9), *Lr34* (LR34Plus) [24]. Положительным контролем для ПЦР служили почти изогенные линии Thatcher (Tc) с соответствующими генами устойчивости: TcLr1, TcLr3a, TcLr10, TcLr13, TcLr14a, TcLr14b, TcLr23, TcLr19, TcLr26, TcLr34).

Содержание макро- и микроэлементов определяли методом атомно-абсорбционной спектроскопии с атомизацией в пламени на приборе ContrAA 800 D (Analytik Jena, Германия). Пробы отбирали из семян, выращенных на инфекционном фоне в 2022 г. (1 повторность всех 34 образцов), в полевых опытах (2021 и 2022 гг.) по изучению признаков продуктивности (вторая повторность образцов NIL Thatcher Lr23, Олимп, Kenya Farmer, Lee, Гибрид 21, Димитровка 5–14 ИЗР, Казанская юбилейная, Кинельская нива, Пирамида, Прохоровка, Тулайковская 1 и Тулайковская степная, Злата, Хаят, Уралосибирская, Буляк), а также из фонда хранения (2-я для образцов, которые не изучали в полевых экспериментах по оценке признаков продуктивности в 2021–2022 гг. и 3-я повторность для остальных 33 образцов).

Статистическую обработку результатов выполняли с использованием пакета программ Statistica 10.0 (дисперсионный анализ данных) и MS Excel (среднее значение признаков, δ – стандартное отклонение совокупности значений признака).

Посев для оценки поражения на инфекционном фоне проводили по пару вручную в однократной повторности. Глубина заделки семян 5...7 см. Через каждые 20 исследуемых образцов размещали сорт – контроль восприимчивости к болезни Скала.

Заражение растений (с фазы кущения до начала проявления симптомов поражения) проводили ежедневно (кроме дней с осадками) утром с использованием пульверизатора и водной суспензии уредоспор местной популяции *Puccinia triticina*. Оценку поражения бурой ржавчиной проводили в онтогенезе растения от начала проявления болезни до конца вегетации, в результатах отражены максимальные значения. Степень поражения определяли в процентах поражения поверхности листьев растений по шкале: оценка 0 – полная иммунность; поражение 1...10 % – высокая устойчивость; 11...25 % – умеренная устойчивость, 26...40 % – умеренная восприимчивость, 41...65 % – восприимчивость, выше 65 % – высокая восприимчивость; оценка с символом «х» – иммунологическая неоднородность образца (поражение отдельных растений образцов различалось) [25].

Результаты и обсуждение. В условиях искусственного инфекционного фона образцы, несущие (по литературным данным) ген *Lr23* в сочетании с другими генами (*Lr13*, *Lr3*, *Lr14b*), впервые, начиная с 2010 г., поразились в 2018 г. (табл. 3). При этом генетическая природа по генам устойчивости была подтверждена генотипированием с использованием молекулярных ДНК маркеров, разработанных для этих генов, для всех образцов, кроме Red River 68 (табл. 4). Образцы PV-18, Олимп, Тулайковская 1 и Куйбышевская 1 в основном несут 2 гена устойчивости *Lr13+Lr23*, у сорта Пирамида дополнительно амплифицировался ПЦР-фрагмент маркера, специфичного для гена *Lr10*. В генотипе сорта Prinqual, кроме гена *Lr23*, установлено наличие фрагмента для маркера к гену *Lr3*, у сорта Тулайковская степная –

Табл. 3. Оценка поражения и устойчивости к бурой ржавчине сортообразцов пшеницы яровой в лесостепи Приобья Новосибирской области

Сорт, линия	Поражение на инфекционном фоне, %					Устой- чи- вость*
	2015– 2017 гг.	2018 г.	2019 г.	2020 г.	2021 г.	
Скала	80...100	100	100	100	100	—
Новосибирская 67	—**	—	—	—	—	1...5
Хакасская	—	—	—	—	—	1...3
Образцы, впервые поразившиеся в 2018 г.						
Prinqual	0	60	—	—	—	7
PV-18	0	x40–60	0	0	100	9
Red River 68	0	x60–90	0	80	x20–70	9
Олимп	1	80	0	0	60	7
Пирамида	0	x40–60	0	5	x5–60	9
Тулайковская степная	0	30	5	0	x1–40	7
Тулайковская 1	0	x40–60	—	—	70	9
Куйбышевская 1	0	x50–80	0	1	90	1
Образцы, впервые поразившиеся в 2021 г.						
Gaza	0	0	0	0	x5–60 ³	—
NIL Thatcher Lr23	0	5	0	1	x30–70	5*
Gabo	0	0	1	0	x60–90	—
Lee	0	0	0	0	90	9
Seri M 82	0	0	0	0	x40–90	99
Kenya Farmer	0	0	0	0	100	5
Димитровка 5–14	1	1	0	1	30	9
ИЗР	—	—	—	—	—	—
Гибрид 21	0	0	0	1	100	9
Образцы с сильным поражением в различные годы						
Gala	20...80	100	90	100	100	9
Sonora 64	90	100	80	—	100	—
Прохоровка	1...20	90	10	0	x20–90	9
Образцы с высокой устойчивостью к поражению в условиях инфекционного фона						
Pastor	0	0	0	0	0	99
Genaro T 81	0	0	1	0	1	—
Inia F 66	0	1	1	1	0	—
Super Seri 2	0	0	0	0	0	—
Лютесценс 540	0	0	0	0	0	99
Кинельская Нива	0	0	0	1	0	7
Образцы с предполагаемым наличием гена Lr23 в генотипе						
ЛТ-2	0	0	0	0	x1–80	9
K-20	0	0	0	0	x30–90	—
WL 711	0	0	1	0	x30–90	5
Юго-Восточная 2	0	0	0	0	x50–90	99
Казанская юбилейная	60...100	100	—	100	100	5
Уралосибирская	30...80	x50–80	100	70	—	7
Злата	—	—	40	100	60	7
Хаят	—	—	80	90	100	3
Буляк	—	—	x0–30	5	x0–100	7

*Минимальный балл устойчивости сортообразца к поражению патогеном в условиях естественного распространения инфекции (для индикаторов поражения указан диапазон по годам).

**Образцы изучали в условиях естественного распространения инфекции.

Lr14b. Сорт Red River 68 был проверен на наличие маркеров для генов *Lr3*, *Lr10* и *Lr23*, однако были выявлены ПЦР-фрагменты только для гена *Lr3*. NIL Thatcher Lr23 перестала быть высоко устойчивой (7 баллов) в условиях естественного распространения инфекции так же, как и на инфекционном фоне в 2021 г.

Интересно, что образцы Gaza и NIL Thatcher Lr23, несущие единственный ген устойчивости *Lr23*, начали поражаться только в 2021 г. (как на инфекционном фоне, так и в полевых условиях). Кроме них, поражение отмечено у образцов с сочетанием генов *Lr10+Lr23* (Gabo, Димитровка 5–14 ИЗР, Гибрид 21 и Kenya Farmer), *Lr10+Lr13+Lr23* (Lee) и *Lr23+Lr26* (Seri M 82), при этом только у сорта Kenya Farmer не обнаружен ПЦР-фрагмент, сцепленный с геном *Lr23*. Схожую реакцию на патогена (впервые поразившись в 2021 г.) наблюдали у сорта Юго-Восточная 2,

у которого по литературным данным есть только ген *Lr26* [28], а по результатам генотипирования выявлены ПЦР-фрагменты, соответствующие наличию генов *Lr10*, *Lr23* и *Lr26*. У коллекционного образца K-20 по результатам генотипирования выявлены ПЦР-фрагменты, специфичные для *Lr10* и *Lr23*, что подтверждает генетическую природу их устойчивости. Сорт Буляк, который оказался носителем генов *Lr10* и *Lr23* по результатам генотипирования, начали испытывать с 2019 г., он характеризовался сильной гетерогенностью (поражение от 0 до 30 % в 2019 г. и от 0 до 100 % в 2021 г.). Для дальнейшего селекционного использования в сорте необходимо отбирать отдельные растения для скрещивания с последующим генотипированием их потомства.

Считают, что ген *Lr23* чувствителен к температуре окружающей среды, при этом его эффективность повышается при температуре более 25 °С и снижается при температурах менее 18 °С [13]. В 2018 г. в условиях Западной Сибири наблюдали пониженные температуры в сочетании с обильными осадками в мае (ГТК 9,47), в связи с чем посев яровой пшеницы провели только 22 мая, при этом до 6 июня сохранялась прохладная дождливая погода и всходы появились 3 июня. Проявление поражения бурой ржавчиной сортов озимой пшеницы на инфекционных полосах отмечали уже с 13 июня, что могло привести к инокуляции яровых сортов в ювенильной стадии. Так как экспрессивность гена *Lr23* из-за низких температур была низкой, образцы, несущие ген *Lr13* (ген возрастной устойчивости) в сочетании с *Lr23*, поразилась бурой ржавчиной. Таким образом, устойчивость образцов, детерминированная наличием гена *Lr23*, была фактически преодолена на инфекционном фоне только в 2021 г. (год с высокими температурами и низкой увлажненностью в мае), поскольку устойчивость образцов с геном *Lr10* (наличие которого постулировано у ряда образцов пораженных впервые в 2021 г.) преодолена во всем мире.

Среди образцов, поразившихся в различные годы, сорт Gala не имеет продукта амплификации маркера, специфичного для гена *Lr23*, и несет ПЦР-фрагмент маркера для гена *Lr14a*, его поражение было стабильно высоким (80...100 %) на протяжении длительного времени изучения (в том числе до 2018 г.). У сорта Sonora 64, который также сильно поражался на протяжении всех лет изучения (80...100 %) и характеризуется как носитель гена *Lr23*, что также подтверждено ПЦР, он был обнаружен в сочетании с генами *Lr1* и *Lr3* (оба гена ранее постулированы другими авторами [17]). К поражению этого сорта бурой ржавчиной, вероятнее всего, приводит взаимодействие чужеродного гена *Lr23* с другими генами устойчивости (*Lr1* и *Lr3*) пшеницы мягкой, находящихся в одном геноме. Подобные взаимодействия описаны ранее для гена *Lr34* [30] и генов, перенесенных от твердой пшеницы [31], в том числе гена *Lr23* [32]. Сорт Прохоровка сильно поражался в 2018 и 2021 гг., что схоже по реакции с образцами, несущими ген *Lr23* в сочетании с геном возрастной устойчивости *Lr13*, при этом генотипированием выявлены фрагменты маркеров, сцепленных с генами *Lr3+Lr10+Lr13+Lr23+Lr26*. Ранее почти все перечисленные гены (кроме *Lr10*) у сорта находили другие исследователи, что отражено в базе GRIS [17]. Природа устойчивости к поражению бурой ржавчиной у сорта Прохоровка требует уточнения.

Высокая устойчивость ряда образцов с геном *Lr23*, которая сохранилась в 2021 г., обусловлена его

Табл. 4. Характеристика изученных коллекционных образцов пшеницы по генам устойчивости к поражению бурой ржавчиной

№ каталога ВИР	Сорт, линия	Ген (гены) в сортообразцах по литературным данным	Результаты генотипирования
52989	Gaza	Lr23 [17]	Lr23
58623	NIL Thatcher Lr23	Lr23 [17]	Lr23
38574	Gabo	Lr10+Lr23 [17]	Lr10+Lr23
43096	Lee	Lr10+Lr13+Lr23 [17]	Lr10+Lr13+Lr23
60829	Seri M 82	Lr23+Lr26 или Lr13 или Lr3a [17]	Lr23+Lr26, нет Lr13
45376	Kenya Farmer	Lr10+Lr23 [17]	Lr10, нет Lr23
45198	Димитровка 5-14 ИЗР	Lr10+Lr23 [17]	Lr10+Lr23
49239	Гибрид 21	Lr10+Lr23 [17]	Lr10+Lr23
57017	Prinqual	Lr23 или Lr3+Lr34 [17]	Lr3+Lr23
45933	PV-18	Lr13+Lr23 [17]	Lr10+Lr13+Lr23
46975	Red River 68	Lr2a+Lr3a+Lr10+Lr16+Lr17+Lr20+Lr23 [17]	Lr3, нет Lr10, Lr23
54519	Олимп	Lr13+Lr23 [17]	Lr13+Lr23
63716	Пирамида	Lr13+Lr23 [17]	Lr10+Lr13+Lr23
62642	Тулайковская степная	Lr23+LrX или Lr14b [17]	Lr14b+Lr23
64256	Тулайковская 1	Lr13+Lr23 [17]	Lr13+Lr23
57113	Куйбышевская 1	Lr13+Lr23 [17]	Lr13+Lr23
44486	Gala	Lr14a+Lr23 или Lr14a+Lr27 [17]	Lr14a, нет Lr23
45398	Sonora 64	Lr1+Lr23 или Lr1+Lr2a+Lr2c или Lr3 [17]	Lr1+Lr3+Lr23
62644	Прохоровка	Lr13+Lr23+LrX или Lr3+Lr23 [17]	Lr3+Lr10+Lr13+Lr23+Lr26
63497	Pastor	Lr3+Lr10+Lr23+SR* [26]	Lr3+Lr10+Lr23
59625	Genaro T 81	Lr23+Lr26+SR [26] или Lr3a+Lr13+Lr26+Lr27 [17]	нет Lr3, Lr13, Lr23, Lr26
45953	Inia F 66	Lr13+Lr17 или Lr13+Lr14a+Lr17 или Lr23 или Lr34 или Lr2a+Lr13+Lr14a+Lr17+Lr27 [17]	Lr13+Lr14a, нет Lr23
-	Super Seri 2	Lr19+Lr23+SR* [26]	Lr19+Lr23
66000	Лютесценс 540	Lr19+Lr23 [27]	Lr19+Lr23
64666	Кинельская Нива	Lr19+Lr23 [17]	Lr13+Lr19+Lr23
Предполагают наличие гена Lr23 в образцах			
65817	ЛТ-2	—	нет Lr23
64139	K-20	—	Lr10+Lr23
58330	WL 711	Lr13+Lr14a [17]	Lr13+Lr14a+Lr23+Lr34
64110	Юго-Восточная 2	Lr26 [28]	Lr10+Lr23+Lr26
64377	Казанская юбилейная	Lr26+Lr34 [29]**	Lr1+Lr34; нет Lr23, Lr26
65244	Уралосибирская	Lr26 [28]	нет Lr23+Lr26
66414	Злата	Lr10 [17]	нет Lr23, Lr1, Lr10, Lr34
66412	Хаят	Lr26+Lr34 [29]**	нет Lr23+Lr26
66349	Буляк	Lr23+Lr26 [29]**	Lr10+Lr23, нет Lr26

*SR (slow rusting) – ген, обеспечивающий замедленное развития болезни по типу полевой устойчивости; ** – предполагаемые гены.

сочетанием с другими высокоэффективными генами. Так, три образца (Лютесценс 540, Кинельская Нива и Super Seri 2) несут дополнительно ген *Lr19* (как по литературным данным, так и по результатам нашего генотипирования), который до сих пор контролирует устойчивость к поражению, в том числе у образцов, несущих один ген *Lr19*. У сорта Pastor генотипированием выявлены ПЦР-фрагменты для генов *Lr3*, *Lr10* и *Lr23* из 4 предполагаемых, ген возрастной устойчивости (*SR*) не может быть выявлен, так как не известны маркеры, сцепленные с ним. Устойчивость сорту, скорее всего, придает *SR*-ген или уникальное сочетание всех имеющихся генов, несмотря на то, что остальные постулированные гены на сегодня потеряли свою эффективность. Образец Inia F 66 несет в своем генотипе либо сочетание генов *Lr13+Lr14a+Lr17*, либо *Lr2a+Lr13+Lr14a+Lr17+Lr27*, постулированные ранее, так как продукты амплификации выявлены для маркеров генов *Lr13*, *Lr14a* и не обнаружены для *Lr23*. Для остальных предполагаемых генов (*Lr17*, *Lr34*, *Lr2a* и *Lr27*) генотипирование не проводили. Еще один образец, у которого не удалось подтвердить в нашей работе наличие генов устойчивости, постулированных ранее в других исследованиях [17, 26], был Genaro T 81. Устойчивость к поражению бурой ржавчиной на инфекционном фоне у него сохранялась на протяжении всех лет изучения (2015–2022 гг.), а генотипирование использованными в этой работе маркерами, сцепленными с генами *Lr3*, *Lr13*, *Lr23*, *Lr26*, не позволило обнаружить ни один из них. Отсутствие продуктов амплификации маркеров, скорее всего, объясняется тем, что образец

не соответствует названию, и он будет исключен в дальнейшем из нашей коллекции.

Как сказано ранее, у 4 образцов, у которых предполагалось наличие гена *Lr23*, его присутствие (в сочетании с другими генами устойчивости) подтверждено как генотипированием, так и схожей реакцией на поражение патогеном (кроме сорта Буляк). По оставшимся 5 образцам результаты генотипирования не выявили ПЦР-фрагментов, специфичных для гена *Lr23*. При этом только у линии ЛТ-2 наблюдали реакцию, схожую с образцами носителями гена (впервые поразились в 2021 г.), остальные образцы в разной степени поражались на протяжении многих лет изучения, в том числе в 2019 и 2020 гг., когда поражение у образцов, несущих ген *Lr23* как в отдельности, так и в сочетании с другими, не отмечено. У сортов Уралосибирская, Злата и Хаят не обнаружены маркеры, сцепленные с другими предполагаемыми ранее генами устойчивости.

Несмотря на наличие или отсутствие гена *Lr23*, по результатам генотипирования и реакции на поражение в условиях инфекционного фона все образцы были оценены по содержанию макро- и микроэлементов (семена 2 и более лет репродукции в том числе с инфекционного фона) и проведен анализ полевых данных по ряду признаков продуктивности у отдельных образцов, которые в полевых условиях изучали не менее 2 лет в различных опытах (табл. 5). Линия NIL Thatcher *Lr23* из Канады, относящаяся к среднеранним сортам, уступала по урожайности стандарту Новосибирская 31 (–70,2 г/м²), формировала укороченный стебель (–10,8 см) и выколашивалась значительно (–3,7 дня) раньше стандарта. Устойчи-

Табл. 5. Результаты полевой оценки образцов мягкой пшеницы по хозяйственно ценным признакам

Образец	Продолжительность периода, сут.		Высота растения, см	Устойчивость к поражению мучнистой росой, балл		Урожайность, г/м ²	Масса, г	
	Всходы – колошение	Всходы – созревание		min	max		1000 зерен, г	зерна колоса, г
Результаты за 2018–2021 гг.								
Новосибирская 31	39,5	74,6	95,8	5	5	415,5	35,2	1,08
NIL Thatcher Lr23	35,8	74,0	85,0	1	5	345,3	33,8	0,90
Олимп	38,5	76,3	97,5	5	7	431,1	37,7	1,26
Сибирская 17	43,7	82,6	97,0	5	7	495,8	41,0	1,35
Kenya Farmer	42,2	80,3	92,0	9	5	386,5	33,6	1,07
Lee	39,3	80,5	78,5	7	9	293,2	34,6	0,87
Гибрид 21	39,5	80,7	83,5	5	9	330,5	35,3	0,89
Димитровка 5-14 ИЗР	40,0	80,7	85,5	3	9	374,6	42,5	1,15
Казанская юбилейная	42,2	80,2	104,0	5	5	423,1	44,9	1,26
Кинельская нива	41,2	79,5	92,5	5	7	406,1	38,5	0,78
Пирамида	40,3	80,7	86,0	3	9	434,9	41,5	1,32
Прохоровка	42,0	80,2	87,5	5	9	359,0	38,1	1,43
Тулайковская 1	40,0	80,7	84,0	3	9	392,5	36,8	1,31
Тулайковская степная	40,0	82,2	95,0	5	7	405,3	37,2	1,26
НСР ₀₅	2,3	3,3	6,9	-	-	53,2	4,0	0,21
Питомник 2...3-го годов изучения коллекции ВИР, 2015–2022 гг.								
Новосибирская 15	36,3	70,0	86,8	5	3	408,7	34,8	0,90
Злата	40,0	70,2	82,5	9	7	423,4	38,8	1,09
Новосибирская 31	40,2	73,9	94,2	7	5	444,8	35,0	1,00
Лютесценс 540	41,0	75,8	92,9	5	99	375,7	36,7	1,08
Сибирская 17	44,1	80,2	103,4	7	7	517,1	37,7	1,22
Хаят	46,7	82,2	88,3	7	3	488,2	40,7	1,24
Уралосибирская	47,0	84,6	92,3	7	7	541,5	44,0	1,55
Буляк	46,8	86,8	92,3	7	7	553,0	39,0	1,19
ЛТ-2	52,0	90,0	59,5	99	9	234,5	22,5	0,55
НСР ₀₅	2,6	3,8	8,9	-	-	56,7	3,9	0,17

вость к мучнистой росе у нее была значительно ниже (1 балл), тогда как устойчивость к поражению бурой ржавчиной находилась на уровне сорта Сибирская 17 (5 баллов). Сорт Олимп не имел преимуществ или недостатков по выраженности признаков продуктивности и урожайности, в сравнении со стандартом, кроме устойчивости к поражению бурой ржавчиной пшеницы (высокая устойчивость – 7 баллов).

Все сорта, отнесенные к группе среднепоздних, уступали стандарту Сибирская 17 (495,8 г/м²) по урожайности на 202,6 г/м² (Lee)...60,9 г/м² (Пирамида). Из преимуществ можно отметить очень высокую устойчивость к поражению мучнистой росой у сорта Kenya Farmer – 9 баллов, при величине этого показателя у стандарта 5 баллов, а также очень высокую устойчивость (9 баллов, что выше, чем у стандарта) к поражению бурой ржавчиной пшеницы образцов Lee, Гибрид 21, Димитровка 5–14 ИЗР, Пирамида, Прохоровка и Тулайковская 1. Кроме того, шесть об-

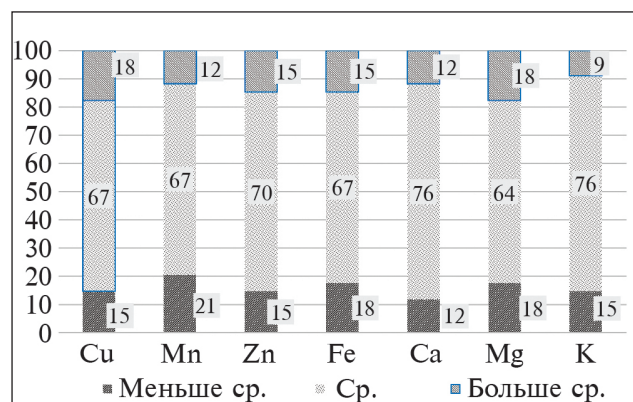
разцов имели укороченный стебель с варьированием от 78,5 см (Lee) до 87,5 см (Прохоровка).

В питомниках изучения коллекционных образцов из ВИР в 2015–2022 гг., несмотря на превосходство раннего сорта Злата над сортом Новосибирская 15 по массе 1000 зерен (+4,0 г) и массе зерна колоса (+0,19 г), урожайность была незначительно (14,7 г/м²) выше стандарта. Кроме того, у этого сорта следует отметить увеличение периода от всходов до колошения (+3,7 дня), высокую полевую устойчивость к поражению бурой ржавчиной пшеницы (7 баллов) и очень высокую (9) – к поражению мучнистой росой.

Несмотря на преимущество образца Лютесценс 540, выраженное в полном отсутствии поражения бурой ржавчиной (99 баллов), он значительно уступал стандарту по урожайности (–69,1 г/м²).

Табл. 6. Содержание микро- и макроэлементов в семенах коллекционных образцов, превышающих среднее значение по одному или нескольким показателям

Образец	Cu	Mn	Zn	Fe	Ca	Mg	K
Gaza	3,27	43,0	37,9	51,2	908,3	1307,5	3124,5
WL 711	2,00	47,9	43,0	47,9	301,9	1354,5	3731,5
NIL Thatcher Lr23	3,12	36,7	35,9	38,1	546,5	1152,5	3779,0
Prinqual	2,82	54,2	35,4	36,9	528,1	1353,5	4209,5
Lee	3,81	40,1	34,1	48,1	484,8	1638,0	4408,0
Red River 68	3,30	45,2	39,7	60,5	362,0	1503,5	4464,0
Genaro T 81	3,29	44,4	41,8	47,8	412,1	1468,5	4487,5
Пирамида	5,22	56,3	38,8	63,1	196,6	1616,5	4526,5
Юго-Восточная 2	4,16	38,0	32,0	46,7	186,2	1440,0	4621,5
Злата	3,04	37,2	47,9	50,3	233,9	1319,5	4642,0
Олимп	4,34	57,9	39,4	53,3	457,3	1428,5	4743,5
Inia F 66	5,13	41,7	47,0	65,2	432,3	1728,5	4758,0
PV-18	3,39	47,9	33,6	42,8	711,9	1115,0	4793,0
Гибрид 21	3,42	47,9	33,3	55,4	395,2	1652,0	4830,0
Тулайковская 1	4,31	40,2	28,0	53,3	223,1	1252,0	4880,5
Kenia Farmer	2,97	41,2	33,9	53,3	305,5	1692,0	4899,0
Прохоровка	2,80	42,7	37,2	61,9	201,8	1245,0	5127,0
Sonora 64	4,40	51,0	42,1	62,6	494,3	1637,5	5294,0
Super Seri 2	2,03	37,6	31,8	41,6	442,3	1305,5	5660,0
Среднее	3,20	43,6	34,8	49,2	355,9	1375,0	4509,7
δ	0,86	5,9	5,6	7,4	166,6	197,9	551,5



Распределение образцов по содержанию микро- и макроэлементов, в сравнении со средним по опыту, %: меньше ср. – доля образцов, накапливающих нутриенты в зерне значительно меньше средних значений, ср. – на уровне среднего, больше ср. – значительно больше средних значений.

Превышения остальных образцов по структурным элементам продуктивности были математически недоказуемы.

Образцы, созревающие на уровне среднепозднего сорта Сибирская 17 (Хаят) и позже (Уралосибирская, Буляк), в основном формировали урожайность на уровне стандарта, за исключением линии ЛТ-2, которая уступала ему на 282,5 г/м². Кроме того, у этой линии отмечено формирование мелкого зерна (масса 1000 зерен 22,5 г) и низкопродуктивный колос (0,55 г). Все образцы были ниже стандарта по высоте растения, которая варьировала от 59,5 см (ЛТ-2) до 92,3 см (Уралосибирская и Буляк). Сорт Уралосибирская превосходил стандарт по массе 1000 зерен (+6,3 г) и массе зерна (+0,33 г). Устойчивость к поражению мучнистой росой была в основном высокой на уровне стандарта (7 баллов), у линии ЛТ-2 не наблюдали признаков поражения патогеном. Высокой устойчивостью к поражению бурой ржавчиной пшеницы в полевых условиях, как и стандарт, характеризовались сорта Уралосибирская и Буляк (7 баллов), устойчивость сорта Хаят была низкой (3 балла), линии ЛТ-2 – очень высокой (9 баллов).

По результатам полевой оценки признаков урожайности и устойчивости к поражению патогенами в условиях естественного распространения инфекции остальных образцов информации значительно меньше, либо она полностью отсутствует.

Значительная часть коллекционных образцов по способности к накоплению нутриентов относится к группе со средним содержанием (варьирование по элементам от 64 % по содержанию магния до 76 – калия и кальция). По 18 % образцов накапливали большое количество меди и магния, тогда как только 9 % характеризовались высоким содержанием калия (см. рисунок).

Большим накоплением одного или нескольких микро- и макроэлементов характеризовались 19 образцов (табл. 6). Сорт Sonora 64 в значительно большем, чем в среднем по опыту, количестве накапливал 6 нутриентов – Cu (4,40 мг/кг), Mn (51,0), Zn (42,1), Fe (62,1), Mg (1637,5) и K (5294,0 мг/кг). Два образца характеризовались значительным накоплением 4 нутриентов: Пирамида – Cu (5,22 мг/кг), Mn (56,3), Fe (63,1) и Mg (1616,5 мг/кг), Inia F 66 – Cu (5,13 мг/кг), Zn (47,0), Fe (65,2) и Mg (1728,5 мг/кг). Еще у 2 образцов (Prinqual и Прохоровка) наблюдали повышенное количество 2 минеральных элементов (Mn+Ca и Fe+K соответственно). Высокое содержание кальция выявлено у образцов Gaza (908,3 мг/кг), NIL Thatcher Lr23 (546,5) и PV-18 (711,9 мг/кг). Один из важных микроэлементов цинк в значительном количестве накапливали в зерне образцы WL 711 (43,0 мг/кг), Genaro T 81 (41,8) и Злата (47,9 мг/кг). Магний выше среднего по опыту отмечали в зерне образцов Lee (1638,0), Гибрид 21 (1652,0) и Kenia Farmer (1692,0 мг/кг).

Выводы. В результате комплексного изучения коллекционных образцов пшеницы яровой в условиях лесостепи Приобья Новосибирской области выявлены источники устойчивости к поражению бурой ржавчиной пшеницы, несущие ген *Lr23* в сочетании с другими эффективными генами (*Lr19*, *SR*). В полевых условиях не поражались (99 баллов) возбудителем образцы Meri M 82, Pastor, Лютесценс 540 и Юго-Восточная 2, очень высокую устойчивость (9 баллов) наблюдали по образцам ЛТ-2, Прохоровка, Gala, Ги-

брид 21, Димитровка 5–14 ИЗР, Lee, Тулайковская 1, Пирамида, Red River 68 и PV-18. Все выделившиеся образцы можно рекомендовать включать в качестве источников устойчивости к патогену.

Урожайность на уровне стандартов сформировали 5 образцов коллекции, в том числе три с неустановленным генетическим контролем устойчивости – Злата (423,4 г/м²), Хаят (488,2 г/м²) и Уралосибирская (541,5 г/м²), а также два, несущие ген *Lr23* в сочетании с *Lr13* (Олимп – 431,1 г/м²) и *Lr10* (Буляк – 553,0 г/м²). Их (кроме сорта Хаят) можно использовать в качестве родительских форм для создания высокоурожайных сортов с высокой полевой устойчивостью к поражению бурой ржавчиной пшеницы.

Высокое содержание нутриентов в зерне выявлено у образцов Sonora 64 (Cu – 4,40, Mn – 51,0, Zn – 42,1, Fe – 62,1, Mg – 1637,5 и K – 5294,0 мг/кг), Пирамида (Cu – 5,22, Mn – 56,3, Fe – 63,1 и Mg – 1616,5 мг/кг) и Inia F 66 (Cu – 5,13, Zn – 47,0, Fe – 65,2 и Mg – 1728,5 мг/кг). Кроме того, значительное количество цинка в зерне накапливали коллекционные образцы WL 711 (43,0), Genaro T 81 (41,8) и Злата (47,9 мг/кг). Высокой урожайностью при этом характеризовался только сорт Злата, который одновременно был высокоустойчив (7 баллов) к поражению бурой ржавчиной пшеницы в условиях естественного распространения инфекции.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ.

Изучение образцов яровой мягкой пшеницы по содержанию микро- и макроэлементов выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект 23-16-00041, <https://rscf.ru/project/23-16-00041/>). Изучение образцов по устойчивости к поражению патогеном, урожайности, выраженности элементов продуктивности, а также генотипирование проводили при поддержке бюджетного проекта ИЦиГ СО РАН FWNР-2022-0008.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ.

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ.

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Литература.

1. Эффективность листовых подкормок яровой пшеницы в условиях северной лесостепи Западной Сибири / С. В. Шерстобитов, М. М. Визирская, Н. В. Абрамов и др. // *Плодородие*. 2024. Т. 137. № 2. С. 11–16. doi: 10.25680/SI9948603.2024.137.03.
2. Тенденция преодоления устойчивости к бурой ржавчине интрогрессивных линий мягкой пшеницы с генетическим материалом *Aegilops speltoides* Tausch / Л. Я. Плотникова, Л. В. Мешкова, Е. И. Гульяева и др. // *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2018. Т. 22. № 5. С. 560–567. doi: 10.18699/VJ18.395.
3. Enlargement of genetic diversity of spring bread wheat resistance to leaf rust (*Puccinia triticina* Eriks.) in Lower Volga region / E. I. Gulyaeva, S. N. Sibikeev, A. E. Druzhin, et al. // *Agricultural Biology*. 2020. Vol. 55. No. 1. P. 27–44. doi: 10.15389/agrobiology.2020.1.27eng.
4. Эффективные в Новосибирской области гены устойчивости пшеницы к бурой ржавчине в связи с изменчивостью популяции *Puccinia triticina* / Л. П. Сочалова, Н. И. Бойко, А. А. Потешкина

- и др. // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2023. Т. 184. № 2. С. 235–244. doi: 10.30901/2227-8834-2023-2-235-244.
5. Genomic approaches to identify molecular bases of Crop Resistance to diseases and to develop future breeding strategies / A. Mores, G. M. Borrelli, G. Laido, et al. // *International Journal of Molecular Sciences*. 2021. Vol. 22. No. 11. URL: <https://www.mdpi.com/1422-0067/22/11/5423> (дата обращения 01.08.2024). doi: 10.3390/ijms22115423.
6. Плотникова Л. Я., Кнауф В. В. Использование генетического потенциала родов *Thinopyrum* и *Agropyron* для защиты пшеницы от болезней и абиотических стрессов // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2024. Т. 28. № 5. С. 536–553. doi: 10.18699/vjgb-24-60.
7. Orlovskaya O. A., Vakula S. I., Khotyleva L. V. Study of bread wheat lines with genetic material of *Triticum* species for resistance to fungal diseases // *Agricultural Biology*. 2021. Vol. 56. No. 1. P. 171–182. doi: 10.15389/agrobiology.2021.1.171eng.
8. Mining centuries old in situ conserved Turkish wheat landraces for grain yield and stripe rust resistance genes / D. Sehgal, S. Dreisigacker, S. Belen, et al. // *Frontiers in Genetics*. 2016. Vol. 7. Article 201. URL: <https://www.frontiersin.org/journals/genetics/articles/10.3389/fgene.2016.00201/full> (дата обращения 01.08.2024). doi: 10.3389/fgene.2016.00201.
9. Стародавние сорта пшеницы – источники высокого качества и питательных свойств зерна / В. П. Шаманин, И. В. Потоцкая, С. А. Ессе и др. // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2023. Т. 184. № 4. С. 103–115. doi: 10.30901/2227-8834-2023-4-103-115.
10. Kroupin P. Yu., Divashuk M. G., Karlov G. I. Gene resources of perennial wild cereals involved in breeding to improve wheat crop (Review) // *Agricultural Biology*. 2019. Vol. 54. № 3. P. 409–425. doi: 10.15389/agrobiology.2019.3.409eng.
11. Evidence of decreasing mineral density in wheat grain over the last 160 years / M. S. Fan, F. J. Zhao, S. J. Fairweather-Tait, et al. // *Journal of Trace Elements in Medicine and Biology*. 2008. Vol. 22. No. 4. P. 315–324. doi: 10.1016/j.jtemb.2008.07.002.
12. Shewry P. R. Do ancient types of wheat have health benefits compared with modern bread wheat? // *Journal of Cereal Science*. 2018. Vol. 79. P. 469–476. doi: 10.1016/j.jcs.2017.11.010.
13. Одинцова И. Г., Пеуша Х. О. О сложности локуса *Lr23*, контролируемого устойчивости пшеницы к бурой ржавчине // Сб. науч. тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л.: ВИР, 1984. Т. 85. С. 13–19.
14. Кривченко В. И., Одинцова И. Г., Жукова А. Э. Генотип пшеницы для селекции на устойчивость к болезням // Сб. науч. тр. «Генотип и селекция растений на устойчивость к болезням и вредителям». Л.: ВИР, 1990. Т. 132. С. 3–10.
15. Реестр селекционных достижений. URL: <https://gossortrf.ru/registry/> (дата обращения: 01.08.2024).
16. *Triticum durum* Desf. – ценный источник генов для расширения генетического разнообразия яровой мягкой пшеницы / А. Е. Дружин, С. Н. Сибикеев, Е. И. Гуляева и др. // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2023. Т. 184 № 3. С. 187–195. doi: 10.30901/2227-8834-2023-3-187-195.
17. Genetic Resources Information System for Wheat and Triticale URL: <http://www.wheatpedigree.net/> (дата обращения 20.07.2024).
18. Пополнение, сохранение в живом виде и изучение мировой коллекции пшеницы, эгилопса и тритикале: методические указания / А. Ф. Мережко, Р. А. Удачин, В. Е. Зуев и др. / под ред. А. Ф. Мережко. Санкт-Петербург: ВИР, 1999. 82 с.
19. Зоидзе Е. К., Хомякова Т. В. Моделирование формирования влагообеспеченности на территории Европейской России в современных условиях и основы оценки агроклиматической безопасности // *Метеорология и гидрология*. 2006. № 2. С. 98–105.
20. Plaschke J., Ganai M. W., Roder M. S. Detection of genetic diversity in closely related bread wheat using microsatellite markers // *Theoretical and Applied Genetics*. 1995. Vol. 91. P. 1001–1007. doi: 10.1007/BF00223912.
21. Identification of Leaf Rust Resistance Genes in Selected Egyptian Wheat Cultivars by Molecular Markers Hindawi Publishing Corporation / I. A. Imbaby, M. A. Mahmoud, M. E. M. Hassan, et al. // *The Scientific World Journal*. 2014. Article 574285. URL: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1155/2014/574285> (дата обращения 01.08.2024). doi: 10.1155/2014/574285.
22. CIMMYT wheat molecular genetic-s laboratory protocols and applications to wheat breeding / S. Dreisigacker, D. Sehgal, G. Luna, et al. Mexico: CIMMYT, D.F., 2016. 143 p.
23. Development of robust molecular markers for marker-assisted selection of leaf rust resistance gene *Lr23* in common and durum wheat breeding programs / M. Chhetri, H. Bariana, D. Wong, et al. // *Molecular Breeding*. 2017. Vol. 37. No. 21. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/s11032-017-0628-6> (дата обращения 01.08.2023). doi: 10.1007/s11032-017-0628-6.
24. Методические подходы к идентификации эффективных генов, определяющих устойчивость пшеницы к комплексу грибных заболеваний / Е. С. Сколотнева, И. Н. Леонова, Е. Ю. Букачич и др. // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2017. Т. 21. № 7. С. 862–869. doi: 10.18699/VJ17.307.
25. Peterson R. F., Cambell A. B., Hannah A. E. A diagrammatic scale for estimating rust intensity on leaves and stems of cereals // *Canadian Journal of Research*. 1948. Vol. 26. No. 5. P. 496–500.
26. Safavi S. A., Afshari F. Virulence factors of *Puccinia triticina* on wheat and effectiveness of *Lr* genes for leaf rust resistance in Ardabil // *Archives of Phytopathology and Plant Protection*. 2013. Vol. 46. No. 10. P. 1246–1254. doi: 10.1080/03235408.2013.764055.
27. Сюков В. В., Зубов Д. Е. Генетическая коллекция мягкой пшеницы по устойчивости к бурой листовой ржавчине: метод. рек. Самара: СамНЦ РАН, 2008. 24 с.
28. Баранова О. А., Сибикеев С. Н., Конькова Э. А. Анализ устойчивости к стеблевой ржавчине и идентификация *Sr*-генов у интрогрессивных линий яровой мягкой пшеницы // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2023. Т. 184. № 1. С. 177–186. doi: 10.30901/2227-8834-2023-1-177-186.
29. Разнообразие сортов яровой мягкой пшеницы Татарского НИИСХ / Н. З. Василова, Э. З. Багавиева, Ф. Дамир и др. // Материалы 4 Междунар. конф. «Генотип и селекция растений». Новосибирск: Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук.
30. McCallum B. D., Hiebert C. W. Interactions Between *Lr67* or *Lr34* and Other Leaf Rust Resistance Genes

- in Wheat (Triticum aestivum) // Frontiers in Plant Science. 2022. Vol. 13 URL: <https://www.frontiersin.org/journals/plantscience/articles/10.3389/fpls.2022.871970/full> (дата обращения 01.08.2024). doi: 10.3389/fpls.2022.871970.*
31. Mapping a leaf rust resistance gene *LrOft* in durum wheat *Ofanto* and its suppressor *SuLrOft* in common wheat / X. Zhuansun, J. Sun, N. Liu, et al. // *Frontiers in Plant Science*. 2023. Vol. 14. URL: <https://www.frontiersin.org/journals/plant-science/articles/10.3389/fpls.2023.1108565/full> (дата обращения 01.08.2024). doi: 10.3389/fpls.2023.1108565.
32. Bai D., Knott D. Suppression of rust resistance in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) by *d*-genome chromosomes // *Genome*. 1992. Vol. 35. P. 276–282. doi: 10.1139/g92-043.

Поступила в редакцию 05.09.2024

После доработки 22.10.2024

Принята к публикации 12.11.2024