Научный обзор / **Review**

**Генетика и селекция на устойчивость тритикале к возбудителю стеблевой ржавчины *Puccinia graminis*** **Pers*.*: обзор литературы**

К.Ю. Дудникова1,2, О.А. Баранова3, А.А. Соловьев1,4,5, А.С. Шингалиев1, О.А. Щуклина5, М.В. Дудников1

1 Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии, Москва, Россия;

2 Федеральный научный центр биологической защиты растений, Краснодар, Россия;

3 Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, Санкт-Петербург, Россия;

4 Всероссийский центр карантина растений, Быково, Россия;

5 Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук, Москва, Россия

**Аннотация**

Стеблевая ржавчина, вызываемая грибом *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* (*Pgt*), остается одной из наиболее опасных болезней зерновых культур. В настоящем обзоре представлен анализ эволюции взаимоотношений между тритикале (×*Triticosecale* Wittmack) и *Pgt* с момента начала коммерческого культивирования этой культуры, охватывающий исторические аспекты распространения патогена, изменения его вирулентности и адаптации к различным генотипам тритикале, а также меры, предпринимаемые селекционерами для повышения устойчивости культуры к заболеванию. В работе представлены региональные особенности распространения патогена в России и в мировых центрах выращивания тритикале и пшеницы. Особое внимание уделяется особенностям патологического процесса развития стеблевой ржавчины на тритикале, который, как и у пшеницы, включает стадии прорастания спор, проникновения в ткани растения и формирования уредиопустул. Отмечается, что тритикале, являясь гибридом пшеницы и ржи, подвержена поражению как пшеничной, так и ржаной формами стеблевой ржавчины. Обзор также охватывает современные методы изучения устойчивости тритикале к *Pgt*, включая использование молекулярных маркеров для идентификации генов резистентности и скрининга селекционного материала. Для тритикале описан ряд генов устойчивости к стеблевой ржавчине, таких как *Sr27*, *Sr31*, *SrNin*, *SrSatu*, *SrBj* и *SrVen*, которые могут быть эффективно использованы в селекционных программах, направленных на создание сортов с долговременной и эффективной устойчивостью к стеблевой ржавчине.

**Ключевые слова**: *Puccinia graminis*; гены устойчивости; ×*Triticosecale*; вирулентность; генетическое разнообразие; стеблевая ржавчина; маркерная селекция.

**Genetics and breeding for triticale resistance to the pathogen of stem rust *Puccinia graminis* Pers*.*: review**

Ksenia Yu. Dudnikova1,2, Olga A. Baranova3, Alexander A. Soloviev1,4,5, Andrey S. Shingaliev1, Olga A. Shuklina5, Maxim V. Dudnikov1

1 All-Russia Research Institute of Agricultural Biotechnology, Moscow, Russia;

2 Federal Research Center of Biological Plant Protection, Krasnodar, Russia;

3 All-Russian Institute of Plant Protection, Saint Petersburg, Russia;

4 All-Russian Plant Quarantine Center, Bykovo, Russia;

5 Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

**Abstract**

Stem rust caused by the fungus *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* (*Pgt*) remains one of the most dangerous diseases of grain crops. This review provides an analysis of the evolution of the relationship between triticale (×*Triticosecale* Wittmack) and *Pgt* since the beginning of commercial cultivation of this crop, covering the historical aspects of the spread of the pathogen, changes in its virulence and adaptation to various varieties of triticale, as well as the response measures taken by breeders to increase the resistance of the crop to the disease. The paper presents the regional features of the pathogen's spread in Russia and in the world's triticale and wheat growing centers. Special attention is paid to the features of the pathological process of stem rust development on triticale, which, like in wheat, includes the stages of spore germination, penetration into plant tissues and formation of urediopustules. It is noted that triticale, being a hybrid of wheat and rye, is susceptible to both wheat and rye forms of stem rust. The review also covers modern methods for studying triticale resistance to Pgt, including the use of molecular markers for the identification of resistance genes and screening of breeding material. A number of stem rust resistance genes have been described for triticale, such as *Sr27*, *Sr31*, *SrNin*, *SrSatu*, *SrBj*, and *SrVen*, which can be effectively used in breeding programs aimed at creating varieties with long-term and effective resistance to stem rust.

**Keywords**: *Puccinia graminis*; resistance genes; ×*Triticosecale*; virulences; genetic diversity; rust resistance; stem rust; marker-assisted breeding.

***TRITICOSECALE*** **— ИСКУССТВЕННО СОЗДАННАЯ ЗЕРНОВАЯ КУЛЬТУРА**

Человек вмешивается в естественный ход эволюции растений, занимаясь селекцией. Большинство сельскохозяйственных культур длительное время произрастает в искусственно созданных агробиоценозах, с регулируемой инфекционной нагрузкой. При этом патогены продолжают эволюционировать и появляются все более агрессивные штаммы. Например, к основным болезням пшеницы относят 25 грибных, 3 бактериальных, 1 вирусное, 3 нематодных и 4 физиолого-генетических заболевания [1].

С целью повышения устойчивости к биотическим стрессам селекционеры часто прибегают к скрещиваниям культурных растений с дикими (близкородственными) видами, у которых благодаря коэволюции с патогенами есть эффективные гены устойчивости [2–4]. Схожим путем была получена зерновая культура тритикале (×*Triticosecale* Wittmack) в результате скрещивания пшеницы и ржи с последующим удвоением хромосом [5]. В геноме тритикале присутствуют как ржаной, так и пшеничные субгеномы от разных видов пшениц. Это позволяет систематизировать тритикале по хромосомному набору в соматических клетках на тетра-, гекса- и октоплоидные генотипы (рис. 1) [6].



**Рис. 1.** Первичные тритикале. Рисунок был создан с использованием графического редактора (https:// ???????????????????)

Пшеница и рожь принадлежат разным родам, что обусловило сложность их гибридизации. Первые естественные гибриды пшеницы и ржи были обнаружены в 1921 г. на Саратовской сельскохозяйственной станции. Мейстер наблюдал массовое появление гибридов в полях частично перекрестноопыляющихся сортов пшеницы, изолированных рядами ржи [7]. Эти гибриды имели опушенные стебли под колосьями, обусловленные доминантным геном хромосомы 5R ржи. Семена, собранные с растений F1, были результатом спонтанных обратных скрещиваний с пшеницей или рожью. Позднее были обнаружены и фертильные гибриды, а их амфидиплоидная природа была подтверждена цитологическими исследованиями Левицкого и Бенецкой в 1930 г. [8].

Искусственные скрещивания пшеницы и ржи начались еще раньше. В 1875 г. Уилсон сообщил о первом успешном опыте опыления пшеницы пыльцой ржи, однако полученные растения оказались стерильными. В 1883 г. американский селекционер Карман создал частично фертильный гибрид, который дал 19 семян. В 1888 г. немецкий селекционер Римпау вывел первый стабильный амфидиплоид с 56 хромосомами, который сохранился в генбанках. Название *Triticosecale* *rimpaui* было предложено Виттмаком в 1899 г. для первого истинного гибрида между *Triticum* *aestivum* и *Secale cereale*, а современное обозначение ×*Triticosecale* Wittmack закрепилось в 1971 г. благодаря Бауму [9, 10].

Развитие методов преодоления репродуктивных барьеров стало ключевым этапом селекции тритикале. Цитогенетические исследования выявили основные проблемы ранних гибридов: мейотическую нестабильность, высокую частоту анеуплоидии, низкую фертильность и сморщенные зерна. Гексаплоидные тритикале (2*n*=6*x*=42; AABBRR) оказались более стабильными по сравнению с октоплоидными формами (2*n*=8*x*=56; AABBDDRR). Исследования показали, что продолжительность мейоза у тритикале зависит от взаимодействия геномов D и R [11].

В процессе селекции были выделены два типа тритикале: первичные (непосредственные амфидиплоиды от скрещивания пшеницы и ржи) и вторичные (полученные путем скрещивания первичных тритикале между собой или с родительскими видами). Первичные тритикале часто не оправдывали ожиданий из-за цитологической нестабильности и низкой продуктивности. Вторичные гексаплоидные тритикале стали основным объектом коммерческого выращивания благодаря их улучшенным агрономическим характеристикам [12].

Начиная с 30-х годов прошлого века именно российским ученным, Державину и Писареву, удалось начать массовый синтез линий тритикале, что и послужило началом ее коммерческого возделывания не только на территории нашего государства, но и в Европейских странах.

Комплексное изучение генетики тритикале, способно внести решающий вклад в расширение ее посевных площадей в разных регионах мира. Посевные площади тритикале отмечены в 37 странах [13], среди которых, основной сбор зерна обеспечивают (млн т): Польша — 5,44 (38,42%), Германия — 1,93 (13,63%), Франция — 1,61 (11,37%), Белоруссия — 1,19 (8,4%), Испания — 0,63 (4,45%), Китай — 0,39 (2,75%), Турция — 0,32 (2,26%), Россия — 0,31 (2,19%), Австралия — 0,29 (2,05%), Чехия — 0,21 (1,48%)[[1]](#footnote-1). На территории Российской Федерации культура тритикале выращивается в меньших объемах, по сравнению с Европейскими странами, и доля от общего производства составляет около 2% (рис. 2). Однако, по данным Федеральной службы государственной статистики (https://www.rosstat.gov.ru), тритикале выращивается во всех восьми федеральных округах Российской Федерации. Наибольшее количество посевных площадей этой зерновой культуры отмечено для Центрального и Приволжского федеральных округов, на доли которых приходится 32,1 и 28,7 тыс. га соответственно.

**Рис. 2.** Производство тритикале в мире и посевные площади в Российской Федерации. Рисунок был создан с использованием графического редактора (https:// ???????????????????)

Основными направлениями селекции тритикале изначально являлись улучшение количественных признаков, таких как урожайность, хлебопекарные качества, питательная ценность зерна, высота растений, устойчивость к послеуборочному прорастанию зерна и сроки созревания. Тритикале на первых порах своего распространения характеризовалась высокой устойчивостью ко многим болезням пшеницы и ржи, ввиду чего практически отсутствовали работы по изучению этого признака. Увеличение посевных площадей под этой культурой привело к появлению штаммов возбудителей болезней, которые преодолели имевшуюся первоначальную устойчивость к ряду заболеваний.

Все чаще встречаются сообщения о поражении этой культуры возбудителями болезней пшеницы и ржи [14–18]. Большое влияние на посевные площади и урожайность зерновых культур оказывают грибные болезни, способные к быстрому распространению за короткий срок. Например, опасность представляет патоген из группы ржавчинных грибов — *Puccinia graminis tritici* (*Pgt*) — возбудитель стеблевой ржавчины пшеницы. Пшеничная специализированная форма стеблевой ржавчины (*P.* *graminis* f. sp. *tritici*) способна вызвать заболевания и у тритикале. Это первый патоген, принявший масштабы эпифитотии тритикале в Австралии[[2]](#footnote-2), что и вызвало интерес исследователей к изучению патосистемы *Pgt* и тритикале. Поэтому сегодня актуальной задачей является изучение генетики резистентности тритикале, а также поиск доноров устойчивости среди пшенично-ржаных гибридов к данному патогену.

**СПЕЦИАЛИЗИРОВАННЫЕ ФОРМЫ СТЕБЛЕВОЙ РЖАВЧИНЫ, ВИРУЛЕНТНЫЕ ДЛЯ ТРИТИКАЛЕ**

Гриб *P. graminis* Pers. относится к организмам с [двудомны](https://www.pesticidy.ru/dictionary/Diverse_appearance)м [циклом развития](https://www.pesticidy.ru/dictionary/Development_cycle). Имеет промежуточного хозяина — представителей семейства *Berberidaceae* [роды: барбарис (*Berberis*) и магония (*Mahonie*)],необходимого дляполового размножения гриба — развития г[аплоидного мицели](https://www.pesticidy.ru/dictionary/Haploid_mycelium)я и [эциальной стади](https://www.pesticidy.ru/dictionary/Social%20stage)и*.* Внутри вида *P. graminis* отмечено большое генетическое разнообразие, что позволяет патогену активно поражать разные виды злаковых культур. Возбудитель стеблевой ржавчины имеет 11 специализированных форм, в зависимости от растения-хозяина, например: *P. graminis* f. sp*. secalis, P. graminis* f. sp*. tritici, P. graminis* f. sp. *avenae, P. graminis* f. sp. *airae, P. graminis* f. sp. *agrostis, P. graminis* f. sp. *poae* и др. Более того, внутри каждой формы выделяют множество рас, различающихся генами вирулентности [19–22]. Разнообразие вариантов рас может быть идентифицировано только с помощью сортов-дифференциаторов в условиях искусственного заражения [18, 23, 24]. Наблюдение за патотипами является основой для получения информации о вирулентности или патогенных вариациях, существующих в конкретной стране или регионе.

Эволюционная стратегия патогена на выживание тем успешнее, чем больше его генетическое разнообразие. Разные формы стеблевой ржавчины могут объединять генетический материал (гибридизоваться), вследствие чего возникают новые патогенные варианты. Например, для возбудителя стеблевой ржавчины ржи (*P. graminis* f. sp. *secalis*) и пшеницы (*P. graminis* f. sp. *tritici*) отмечена внутривидовая гибридизация и, вероятно, эти формы имели общего предка, как пшеница и рожь [25–27].

Процесс заражения в патосистеме тритикале и *Pgt* включает стадии: прорастание спор, направленный рост зародышевой трубки, образование аппрессория над устьицем и материнской клетки гаустория и, в конечном итоге, проникновение патогена ржавчины в растение-хозяина [28–35].

P.G. Pardey и соавт. [36] описывают проявление *Pgt* на тритикале в виде темных красновато-коричневых пустул, содержащих уредиоспоры, которые могут появляться с обеих сторон листьев и на стеблях, и, до того как споровые массы прорвут эпидермис места заражения, шероховатые на ощупь. Заболевание может быстро развиваться при умеренно теплой температуре и высокой влажности (дождь или роса). При средней температуре 25°C первое поколение уредиоспор образуется через 10–15 дней. Если заражение происходит на ранних этапах развития растений, то это приводит к снижению кущения, массы и качества зерна. При благоприятных условиях развития болезни может произойти полная потеря урожая или гибель растений [37, 38].

Изучение раннего процесса заражения *Pgt* на листовых оболочках тритикале сортовKiewiet и Satu методом сканирующей электронной микроскопии (SEM) позволило провести качественное сравнение тритикале и пшеницы [39]. Было установлено, что при прорастании уредоспоры зародышевая трубка выступает из зародышевой поры и обычно распространяется перпендикулярно длинной оси стебля до ближайшего устьица. Над устьичным отверстием образуется аппрессорий, который отделяется от зародышевой трубки перегородкой, и зародышевая трубка разрушается. С помощью SEM не были выявлены различия во внешнем виде аппрессорий у восприимчивых и устойчивых растений-хозяев. Устойчивость или восприимчивость растений обычно определяет реакции, влияющие на размер колоний и биомассу *Pgt.* С помощью флуоресцентной микроскопии было показано, что как генотип хозяина, так и патотип *Pgt* влияют на размер колонии [39]. Установлено также, что развитие стеблевой ржавчины на тритикале аналогично развитию структур патогена на пшенице. Следовательно, методы, обычно используемые для изучения заражения *Pgt* пшеницы, в равной степени применимы и к тритикале.

**РЕГИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ СТЕБЛЕВОЙ РЖАВЧИНЫ НА ПШЕНИЦЕ И ТРИТИКАЛЕ**

Стеблевая ржавчина — одно из наиболее вредоносных заболеваний злаков, распространена в Африке, Европе, Северной и Южной Америке, Азии, Австралии. В России встречается повсеместно и часто отмечают эпифитотийный характер распространения *Pgt* за счет высокой частоты мутаций патогена, изменения климатических условий и выращивания монокультур зерновых. Стеблевая ржавчина наиболее вредоносна для регионов Поволжья, Дальнего Востока и очагово встречается на Северном Кавказе [19, 40–45]. Развитию и распространению стеблевой ржавчины способствуют высокие температуры (более 25°C) и влажный климат, вызывая серьезные потери урожая, особенно при благоприятных условиях [46].

**Европа**

Серьезные эпидемии стеблевой ржавчины произошли в Европе в XIX и начале XX в. [47] и в основном были связаны с распространением барбариса обыкновенного *Berberis vulgaris* [48]. Программы уничтожения барбариса в Западной Европе в начале 1900-х годов [49] в сочетании с повсеместным использованием системных фунгицидов широкого спектра действия оказали значительный эффект на снижение вредоносности и распространение стеблевой ржавчины. Однако в последние годы отмечается возобновление эпифитотий в Германии, Дании, Швеции и Великобритании (2013) и Италии (2016) [18, 50–52]. В Восточной Европе, в частности в Польше, впервые *P. graminis* была обнаружена на тритикале в 1994 г. и с тех пор многократно отмечалась [53, 54]. Начиная с 2017 г. стеблевую ржавчину ежегодно регистрируют в Северной Европе, в Швеции на овсе, ржи и тритикале. Изначально возбудитель был обнаружен в районах, микроклимат которых характеризовался прохладными температурами и влажным вегетационным периодом [55]. До этого было показано, что в Швеции стеблевая ржавчина размножается бесполым путем на злаковом хозяине (овсе, ржи и тритикале) и половым путем на альтернативном хозяине *B. vulgaris* [56]. В Южной Европе фиксируются случаи появления высоковирулентных рас стеблевой ржавчины, поражающих высокоустойчивые сорта пшениц с генами устойчивости *Sr31, Sr59*. Изолят *Pgt*, обнаруженный в Испании был типирован как раса TKHBK, вирулентная к генам *Sr31, Sr33, Sr53* и *Sr59*. Было показано, что TKHBK — это первая раса вне группы рас Ug99 с вирулентностью к *Sr31* и первая известная раса с вирулентностью к *Sr59* [57].

**Африка**

Высокий уровень вредоносности и большой ущерб от стеблевой ржавчины характерны для стран Африки. Традиционно это территории с развитым аграрным направлением экономики, где в том числе выращивают и зерновые культуры. Именно в Африке была обнаружена раса Ug99 (TTKSK), которая быстро распространилась по всему континенту и в страны Азии и Ближнего Востока [58]. К расе Ug99 восприимчивы более 90% мировых сортов пшеницы. Эта раса способна поражать большинство сортов пшеницы с геном *Sr31* (транслокация 1RS/1BL), который ранее обеспечивал защиту пшеницы от всех рас *Pgt* [58–61]. В Южной Африке отмечаются вспышки стеблевой ржавчины на тритикале, где выявлены расы, вирулентные к генам *Sr27, SrKiewiet* и *SrSatu.* Так, начиная с 2009 г. было описано 9 рас, ежегодно поражающих не только пшеницу, но и тритикале: TTKSF, TTKSF+Sr9h, BPGSC+Sr27, BNGSC+Sr27, BPGSC+Sr27,Kiewiet, BPGSC+Sr27,Kiewiet,Satu, TTKSP, PTKST, BFBSC [62]. Например, раса BFBSC (не принадлежит к группе Ug99) часто поражала сорт тритикале Coorong (питомник ржавчины в Грейтауне, 2010 г.). Расы BPGSC+Sr27 и BNGSC+Sr27 впервые были выявлены в 1988 г. и вызывали сильное поражение большинства коммерческих сортов тритикале, выращиваемых в то время в ЮАР [63].

**Азия и Ближний Восток**

В Азии и на Ближнем Востоке стеблевая ржавчина также представляет значительную угрозу. Раса Ug99 была подтверждена в Йемене и Иране, что указывает на ее широкое распространение [26]. В Казахстане и сопредельных регионах России отмечаются сильные эпидемии стеблевой ржавчины, вызванные появлением новых вирулентных рас [64].

**Австралия и Америка**

Австралия — регион, который также подвержен риску эпифитотий ржавчины, за счет своих климатических условий, благоприятных для распространения и развития патогена не только для местных популяций, но и привнесенных с других стран. С 1925 г. было отмечено четыре случая распространения патотипов ржавчин, нехарактерных для данных территорий (экзотические изоляты), которые эволюционировали и преодолевали *Sr*-гены, присутствующие в местных сортах пшениц и тритикале [65, 66]. С целью контроля распространения *P. graminis* и прогнозирования ее распространения в Австралии действует национальная программа контроля за патогеном, в рамках работы которой осуществляется сбор и анализ всех зараженных образцов зерновых культур со всей страны, а также разрабатываются стратегии борьбы с патогеном (подбор действующих веществ фунгицидов, выращивание устойчивых сортов зерновых, культивация почв) [67]. В результате на тритикале были найдены вирулентные к генам *Sr27* и *SrSatu* расы патогена [68, 69]. Серьезные эпидемии ржавчины происходили в США и Канаде начиная с 1950-х годов [70–72]. С тех пор в этих регионах ведется мониторинг болезни на зерновых культурах. Например, в Канаде с 2020 г. распространены три расы (QFCSC, MCCFC и TPMKC), преимущественно поражающие пшеницу, но большой опасности они не представляют, поскольку обнаружены локально в некоторых регионах страны [73]. Однако в США были проведены исследования, в результате которых показано, что некоторые линии тритикале поражались высоковирулентной угандийской расой стеблевой ржавчины Ug99 (TTKSK) [16].

Важно отметить, что зоны возделывания пшеницы и тритикале часто совпадают, поэтому сравнение их устойчивости к болезням, включая стеблевую ржавчину, имеет практическое значение. Высокая устойчивость тритикале делает его перспективной страховой культурой в регионах, где пшеница подвержена риску поражения стеблевой ржавчиной.

Генетически близкой к *Pgt* является специализированная форма стеблевой ржавчины, поражающая рожь (*Secale cereale*) — *P. graminis* f. sp. *secalis* Erikss. et Henning (*Pgs*). Высоковирулентная природа патогена способна вызывать заболевания у других злаков: ячмень, костёр, пырей, тритикале. В результате поражения нарушается транспорт воды и питательных веществ, а потери урожая могут достигать 60% [74]. Наибольшую угрозу патоген представляет для крупнейшего региона выращивания ржи в мире — Северо-Восточной Европы. *Pgs* также встречается в Бразилии [23] и Южной Африке [75, 76]. В России отмечается во всех регионах, где выращивается рожь [77].

Таким образом, возбудители стеблевой ржавчины встречаются на всех континентах (кроме Антарктиды). Стеблевая ржавчина была крайне опасным заболеванием прошлого века и все еще угрожает мировому сельскому хозяйству. За счет селекции, направленной на выведение устойчивых сортов, и фунгицидной обработки удается контролировать распространение *P.* *graminis* на территориях Азии (Западной, Южной, Центральной, Восточной — Китай), Северной и Южной Америки, Австралии и Новой Зеландии, а также Западной и Восточной Европы. В настоящее время стеблевая ржавчина в значительной степени контролируется во всем мире, за исключением Восточной Африки [78].

**ТРИТИКАЛЕ — ДОНОР ГЕНОВ УСТОЙЧИВОСТИ К СТЕБЛЕВОЙ РЖАВЧИНЕ**

Тритикале — искусственно созданная в конце XIX в. культура, ее эволюционный путь очень короткий, по сравнению с другими зерновыми. Это отражается на ограниченном генетическом разнообразии тритикале, а значит, ее потенциал в области генетики устойчивости напрямую сопряжен с родительскими формами культуры [79–81]. Для гексаплоидной тритикале донорами генов устойчивости служит твердая пшеница (AABB), рожь (RR) и генетический материал мягкой пшеницы. Согласно каталогу генных символов у разных видов пшениц идентифицировано 80 генов устойчивости к бурой ржавчине, 76 к стеблевой и 70 генов устойчивости к желтой ржавчине [82].

Исследования по определению устойчивости тритикале к стеблевой ржавчине активно велись с 1980-х годов группой австралийских ученых под руководством R.A. McIntosh. При оценке образцов тритикале, доступных на тот момент ученым, они пришли к выводу, что для тритикале характерна узкая генетическая база генов устойчивости к стеблевой ржавчине [83]. Однако по мере изучения и поиска генов устойчивости у тритикале были описаны несколько генов резистентности: *Sr27*, *Sr31,* *SrNin*, *SrSatu*, *SrJ*, *SrBj* и *SrVen* [68, 84–86] (рис. 3). Согласно исследованиям K.N. Adhikari, R.A. McIntosh [85], *Sr9b* и *Sr36*, оба пшеничного происхождения, обнаружены в некоторых образцах тритикале.



**Рис. 3.** Примеры генов устойчивости к стеблевой ржавчине, характерных для пшеницы, ржи и тритикале. Рисунок был создан с использованием графического редактора (https:// ???????????????????)

Согласно исследованиям P. Spetsov и N. Daskalova [90] для ржаного генома известно 30 идентифицированных и временно обозначенных генов устойчивости к болезням: 13 — в хромосомах 1RS, 9 — в хромосомах 2R, 5 — в хромосомах 3R, 3 — в хромосомах 6R. Около 58 локусов устойчивости расположены в отдельных хромосомах ржи, принадлежащих к различным образцам *S. cereale*, *S. africanum*, *S. cereanum*, *S. montanum* и *S. strictum* и некоторым сортам тритикале: Coorong (*Sr27*), Kiewiet (*SrKw*) и Satu (*SrSatu*). Рожь *S. cereale* как источник устойчивости к стеблевой ржавчине привнесла в тритикале большое количество *Sr*-генов, находящихся на хромосомах 1R, 2R, 3R [90]. Например, гены *Sr27*, *Sr31*, *Sr50*, *Sr1RSAmigo*, *SrSatu*, *Sr59*, *Sr7b* эффективны против широкого спектра рас ржавчины [16, 26, 91, 92]. Эффективные гены *Sr27*, *Sr31*, *Sr50*, *Sr1RSAmigo* были интрогрессированы в некоторые сорта пшениц. При этом наиболее распространенным является ген *Sr31*,который потерял свою эффективность в отношении расы Ug99, однако продолжает быть эффективным в России по отношению к местным популяциям *Pgt* [93, 94].

Дополнительно, к ржаными генами устойчивости принадлежат *Sr50/SrR* (транслокация 1DL.1RS)и *Sr27*,проявляющие высокий уровень резистентности и к угандийской расе Ug99 [50, 95, 96]. Ген *Sr27* обнаружен на хромосоме 3R и позднее был интрогерессирован через транслокацию 3AL.3RS в линии пшеницы [97]. Однако устойчивость, обусловленная геном *Sr27*, может преодолеваться патогеном, имеющим соответствующий ген *AvrSr27* за счет мутаций, приводящих к делециям, вариациям числа копий гена, изменениям уровня экспрессии гена в локусе *AvrSr27* [98].Ген *SrSatu* является аллельным гену *Sr27* и наиболее часто используется в селекции тритикале. В коллекции тритикале CIMMYT помимо *SrSatu* были обнаружены и другие гены, находящиеся на хромосомах 2R и 3R, проявляющие умеренную устойчивость к *Pgt* на стадиях проростков и взрослого растения [16, 86]. Среди них гены *SrLa1*, *SrLa2*, *SrBj*, *SrNin* и *SrVen*, донорами которых являются сорта тритикале Lasko, Bejon, Tahara, Maiden, Currency [85, 99]. При этом, генотипы тритикале, обладающие только генами *Sr27, SrSatu* или *SrKw*, оказались устойчивыми в отношении высоковирулентной угандийской расы. Таким образом, *Sr27*, *SrSatu* и *SrKw* являются эффективными генами тритикале в борьбе с расой TTKSK (Ug99), которые необходимо включать в селекционные программы [16].

В генетике устойчивости тритикале большое значение имеют гены, локализованные в A- и B-субгеномах, унаследованных от пшеницы. Донором пшеничных субгеномов гексаплоидной тритикале является твердая пшеница *Triticum durum* и мягкая пшеница *Triticum aestivum*. Среди генов устойчивости имеются эффективные к угандийской расе TTKSK (Ug99): *Sr13*, *Sr21*, *Sr22*, *Sr35* [87–89] (рис. 3). В США в селекции твердой пшеницы распространено использование гена *Sr13*, который придает умеренный тип устойчивости. Он встречается в наиболее популярных сортах пшеницы Америки: Kofa, Kronos, Langdon, Medora, Sceptre. Ген *Sr13* применяют в комплексе с другими эффективными генами, для повышения устойчивости сортов [100]. При этом использование других генов ограничено. Например, ген *Sr22* обладает плейотропным действием и помимо устойчивости к *Pgt* негативно влияет на урожайность и сроки созревания семян. А ген *Sr21* неэффективен при низких температурах, поэтому среди сортов пшеницы и тритикале он не распространен [88, 101].

Среди селекционного материала, большое значение имеют растения, обладающие геном *Sr2*, который обеспечивает длительную устойчивость и имеет рецессивное наследование. Ген *Sr2* локализован в хромосоме 3BS и является геном возрастной устойчивости широкого спектра (APR-ген, adult plant resistance gene), состоящим в одном кластере с генами *Lr27* иобеспечивающим комплексную устойчивость к листовой и желтой ржавчине. Донором этого гена является пшеница полба *Triticum* *turgidum* var. *dicoccum*. Морфологический маркер проявления этого гена — почернение чешуй колоса. В США ген *Sr2* является распространенным геном устойчивости и содержится во многих современных коммерческих сортах пшеницы. Его широко используют в комбинациях с другими генами в селекционных программах на устойчивость ко всем вирулентным расам стеблевой ржавчины, поскольку уровень резистентности зависит от генетического окружения, окружающей среды и инфекционной нагрузки [95, 102].

Ген устойчивости *Sr11* до 1960-х годов был крайне эффективен в Австралии, донором которого был сорт твердой пшеницы Gaza. Однако с его массовым распространением в сортах и увеличением агрессивности *Pgt*, *Sr11* потерял эффективность. В сортах Канады, Австралии, США этот ген все еще присутствует, поэтому *Sr11* может придавать устойчивость к определенным расам ржавчины [103–105].

**ИЗУЧЕНИЕ УСТОЙЧИВОСТИ ТРИТИКАЛЕ**

Скрининг тритикале в отношении наличия генов устойчивости с использованием ПЦР-маркеров и классических фитопатологических тестов является основой селекционных программ, направленных на отбор устойчивых генотипов [106–109]. Для изучения генетического контроля резистентности и идентификации генов устойчивости использование только ПЦР-анализа недостаточно и необходимо подтверждать их фитопатологическими тестами. В течение эволюции растений возникают рекомбинации и мутации, которые могут нарушить связь между фактическим наличием гена устойчивости и продуктом его амплификации. Возможны случаи получения ложноположительного результата, когда подтверждается наличие ПЦР-продукта, но в действительности — отсутствие функционального аллеля гена [110]. Однако метод молекулярного скрининга генов устойчивости широко распространен. Например, сорта тритикале польской селекции проходят скрининг наличия генов *Sr58/Lr46/Yr29*,который обеспечивает умеренный тип устойчивости к биотипам расы Ug99 при незначительной инфекционной нагрузке [54].

Основной отбор сортов тритикале по генам устойчивости к стеблевой ржавчине в Республике Беларусь ведется на гены устойчивости *Sr2* и *Sr31*,так как именно они чаще обнаруживаются в сортах белорусской селекции. Дополнительно ПЦР-анализ проводят и на другие гены *Sr*: *Sr15/Lr20/Pm1*, *Sr22*, *Sr24/Lr24*, *Sr25/Lr19*, *Sr26*, *Sr36*, *Sr38/Lr37/Yr17*, *Sr39/Lr35*, *Sr40*, *Sr44*, *Sr45*, *Sr50* и *Sr1RSAmigo.*Однако среди коллекционных образцов и районированных сортов озимой и яровой тритикале (селекции Польши, Беларуси, Украины) они не были обнаружены [106, 111, 112].

На территории России проведены многолетние исследования устойчивости тритикале к *Pgt* с целью выявления перспективных сортов и линий для дальнейшего использования в селекционных программах. В рамках работы были проанализированы 158 образцов пшеницы и тритикале из коллекции ВИР и селекционных центров юга России. Оценка проводилась в разные фазы онтогенеза растений (ювенильная и взрослая) в условиях искусственного инфекционного фона. Исследования показали, что устойчивость тритикале к стеблевой ржавчине связана с наличием генов, унаследованных от пшеницы и ржи, таких как *Sr27*, *Sr31* и *SrSatu*. Практическая значимость полученных данных заключается в возможности использования выявленных устойчивых сортов тритикале для создания новых генотипов с высокой резистентностью к фитопатогенам [113].

В Казахстане отбор устойчивых сортов тритикале проводят с использованием аллель-специфичных маркеров на гены: *Sr2*, *Sr22*, *Sr31/Lr26*, *Sr39/Lr35*, *Sr38/Lr37*, *Sr36* и *Sr40* (табл. 1). Таким способом в течение нескольких лет была изучена коллекция яровой и озимой тритикале, включающая более 100 образцов. Ген устойчивости *Sr39* в коллекции не был обнаружен. Однако было идентифицировано 19 генотипов с геном *Sr2* и 9 образцов с эффективным геном *Sr22*. По результатам исследований именно эти сортообразцы тритикале и были включены в программу селекции по получению устойчивых сортов к возбудителю стеблевой ржавчины [114, 115].

**Таблица 1.** Основные молекулярные маркеры, используемые для скрининга устойчивости тритикале к стеблевой ржавчине

**Table 1.** The main molecular markers used for screening triticale resistance to stem rust

|  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- |
| Ген | Донор,хромосома | Маркер(размер п. н.) | Последовательность 5'– 3' | Ссылка |
| Sr2/Yr30 | *Triticum turgidum* var*. dicoccum* cv*.* Yaroslav, 3B | csSr2\*CAPS(172 п. н.) | F: CAAGGGTTGCTAGGATTGGAAAACR: AGATAACTCTTATGATCTTACATTTTTCTG | [116] |
| *Sr31/Lr26/Yr9* | *Secale cereale* cv. Petkus,1R | Scm9(207 п. н.) | F: TGACAACCCCCTTTCCCTCGTR: TCATCGACGCTAAGGAGGACCC | [117] |
| *Sr13* | *Triticum turgidum*6AL | Sr13\*,CAPS(244 п. н.) | F: TTCTTGGCTCAGAAGACACATGR: AAGTCATCATCATCATTCCCGC | [87] |
| *Sr50* | *Secale cereale* cv. Imperial1DL.1RS | Sr50-5p-F3/R2(470 п. н.) | F: TTCAGTGAAGTTGCCGCTGTR: GCATGCTCTCAAGCTCCTTCT | [118] |

\*Маркеры на гены Sr2 и *Sr13* относятся к типу CAPS и после амплификации расщепляются ферментами рестрикции *BspHI* и *HhaI* соответственно.

Фитопатологический анализ устойчивости применялся задолго до появления MAS-селекции (маркер-ассоциированной селекции) и является единственно возможным в отношении генов, для которых отсутствуют ДНК-маркеры. Возбудитель стеблевой ржавчины *P. graminis* как биотроф по типу питания получает свои питательные вещества из живых клеток растений. Поэтому фитопатологический анализ данного гриба является более трудозатратным, так как предполагает постоянное поддержание рабочей коллекции жизнеспособного спорового материала и живых восприимчивых растений для размножения патогена.

Чаще исследования проводят на ювенильной стадии растений, оценивая проростковую устойчивость по типу реакции тритикале на заражение стеблевой ржавчиной по 4-бальной шкале Стэкмена [119]. Группой американских ученых было установлено, что скрининг устойчивости растений на стадии проростков не менее эффективен, чем взрослых растений. Гены устойчивости к стеблевой ржавчине, обнаруженные на ювенильной стадии, остаются эффективными и для взрослого растения [16].

Обязательное условие фитопатологических исследований — наличие идентифицированного спорового материала патогена с известной формулой вирулентности, которая определяется с помощью генотипов растений с известными генами устойчивости, или сортов-дифференциаторов. Для патотипирования стеблевой ржавчины используют набор из 20 стандартных североамериканских линий-дифференциаторов пшеницы. В случае, если растение-хозяин тритикале, то применяют расширенный набор тестовых линий, включающий известные сорта тритикале с генами: Coorong (*Sr27*), Kiewiet (*SrKw*) и Satu (*SrSatu*) [120].

**Наследование устойчивости тритикале к *Puccinia graminis* Pers*.***

Исследования наследования устойчивости тритикале к стеблевой ржавчине были начаты в 1988 г., когда S.J. Singh и R.A. McIntosh доказали, что гены *Sr27* и *SrSatu* являются аллелями одного гена [84]. Позднее, при изучении генетики резистентности тритикале, K.N. Adhikari и R.A. McIntosh использовали линии, несущие полный геном ржи и замещенные (2R/2D) генотипы, несущие 6 генов ржаного происхождения — *Sr27*, *SrSatu*, *SrVen*, *SrNin*, *SrJ SrBj*, и 2 гена пшеничного происхождения — *Sr9b* и *Sr36*. В условиях искусственного заражения *Pgt* изучали устойчивость потомства от скрещиваний в F2 и F3 поколениях. Таким образом, для тритикале впервые было показано наличие двух новых генов *SrLal* и *SrBj* и их хромосомная локализация. На хромосоме 2R обнаружены гены *SiNin* и *SrBj*, а на хромосоме 3R были локализованы гены *SrLal*, *Sr27* и *SrSatu.* При этомв локусе *Sr27, SrSatu* ген *SrLal* ведет себя как третий аллель. В этом исследовании авторам удалось показать важную роль хромосом 2R и 3R в генетике тритикале, как носителей генов устойчивости к стеблевой ржавчине гексаплоидных форм [85].

В последствии, в 2022 г. в Германии было проведено масштабное исследование по наследованию устойчивости пшеницы и тритикале в рамках проекта RustWatch. В условиях искусственного инфекционного фона было изучено 565 сортов и сортообразцов, а также две картирующие популяции тритикале. Для создания инфекционной нагрузки использовали смесь европейских изолятов стеблевой ржавчины пшеницы. В результате показано, что большинство потомков в популяциях проявили устойчивость. Дополнительно было картировано 5 QTL-локусов резистентности, 4 из которых, имели высокие частоты аллелей, что объясняет высокий уровень устойчивости тритикале [121].

Крайне мало работ посвящено изучению генетики устойчивости тритикале путем переноса генетического материала пшеницы, содержащего целевой *Sr*-ген в геном тритикале. Таким образом, была получена цитогенетически устойчивая форма тетраплоидной тритикале в результате скрещивания *S. cereale* с *Triticum monococcum*, с последующим удвоением числа хромосом и самоопылением. В результате поколения аллоплоидов обладали высокоэффективным геном устойчивости к стеблевой ржавчине *Sr35*. Авторы утверждают, что полученную в результате работы тритикале можно использовать в селекционном процессе в качестве «промежуточной формы» для передачи генетической устойчивости гексаплоидным коммерческим сортам без ухудшения других селекционно-значимых признаков культуры тритикале [122].

**ВЫВОДЫ**

Таким образом, тритикале — это ценная и хорошо зарекомендовавшая себя зерновая культура, которая выращивается преимущественно в европейских странах. Однако увеличение посевных площадей и расширение ее ареала возделывания привели к усилению пресса патогенов, в том числе и стеблевой ржавчины (*P.* *graminis*), что требует постоянного внимания к вопросам генетики устойчивости и разработки эффективных стратегий селекции. Важно отметить, что тритикале подвержена поражению как пшеничной (*P. graminis* f. sp. *tritici*), так и ржаной (*P. graminis* f. sp. *secalis*) формами стеблевой ржавчины, что обусловлено ее гибридным происхождением. При этом процесс поражения и развития инфекции на тритикале в целом схож с таковым у пшеницы и включает те же стадии, начиная с прорастания спор и заканчивая формированием уредиопустул. Для тритикале описан ряд генов устойчивости к стеблевой ржавчине, таких как *Sr27*, *Sr31*, *SrNin*, *SrSatu*, *SrBj* и *SrVen*, которые могут быть эффективно использованы в селекционных программах. При этом особое внимание следует уделять мониторингу популяций патогена в различных регионах мира и созданию сортов, обладающих устойчивостью к наиболее распространенным и агрессивным расам. Использование современных методов генетического анализа и селекции позволит создавать сорта тритикале, обладающие высокой и стабильной устойчивостью к патогенам и обеспечивающие высокие урожаи в различных агроклиматических условиях.

**ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ИНФОРМАЦИЯ**

**Вклад авторов.** К.Ю. Дудникова — подготовка, написание первоначального текста, создание иллюстративного материала, обзор литературы, внесение окончательных правок; О.А. Баранова, А.А. Соловьев, А.С. Шингалиев, О.А. Щуклина — обзор литературы, внесение окончательных правок, наставничество; М.В. Дудников — концепция и дизайн публикации, сбор и обработка материалов, анализ полученных данных, написание и редактирование текста, обзор литературы, привлечение финансирования, наставничество. Все авторы одобрили рукопись (версию для публикации), а также согласились нести ответственность за все аспекты работы, гарантируя надлежащее рассмотрение и решение вопросов, связанных с точностью и добросовестностью любой ее части.

 **Источник финансирования.** Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (грант № 25-26-00317).

**Раскрытие интересов.** Авторы заявляют об отсутствии отношений, деятельности и интересов за последние три года, связанных с третьими лицами (коммерческими и некоммерческими), интересы которых могут быть затронуты содержанием статьи.

**Оригинальность**. При создании настоящей работы авторы не использовали ранее опубликованные сведения (текст, иллюстрации, данные). Текст статьи и иллюстрации публикуются впервые.

**Доступ к данным.** Все данные, полученные в настоящем исследовании, доступны в статье.

**Генеративный искусственный интеллект**. При создании настоящей статьи технологии генеративного искусственного интеллекта не использовали.

**Рассмотрение и рецензирование.** Настоящая работа подана в журнал в инициативном порядке и рассмотрена по обычной процедуре. В рецензировании участвовали два внешних рецензента, член редакционной коллегии и научный редактор издания.

**ADDITIONAL INFO**

**Author contribution.** K.Yu. Dudnikova — preparation, creation of a published work, in particular, writing the initial text; creating illustrative material; literature review; making final edits; O.A. Baranova, A.A. Soloviev, A.S. Shingaliev, Olga A. Shchuklina — literature review, making final edits, mentoring; M.V. Dudnikov — concept and design of the publication, the collection and processing of materials, the analysis of the data obtained, writing and editing the text, literature review, attracting funding, mentoring. All authors approved the manuscript (the version for publication), and also agreed to be responsible for all aspects of the work, ensuring proper consideration and resolution of issues related to the accuracy and integrity of any part of it.

**Funding source**: The work was carried out with the financial support of the of the Russian Science Foundation (grant No. 25-26-00317).

**Disclosure of interests**: The authors have no relationships, activities or interests for the last three years related with for-profit or not-for-profit third parties whose interests may be affected by the content of the article.

**Statement of originality**: When creating this work, the authors did not use previously published information (text, illustrations, data). The text of the article and illustrations are published for the first time.

**Data availability statement**: All the data obtained in this study is available in the article.

**Generative AI**: Generative AI technologies were not used for this article creation.

**Provenance and peer-review**: This work was submitted to the journal on its own initiative and reviewed according to the usual procedure. Two external reviewers, a member of the editorial board and the scientific editor of the publication participated in the review.

**СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ | REFERENCES**

1. Koyshybaev M, Muminjanov H. *Methodological guidelines for monitoring of diseases, pests and weeds in grain crops*. Ankara: Food and Agriculture Organization of the United Nations; 2016. 28 p. (In Russ.)

2. Vavilov NI. *Plant immunity to infectious diseases*. Moscow: Nauka; 1986. 239 p. (In Russ.)

3. Levitin MM, Fedorova IV. *Genetics of phytopathogenic fungi*. Saint Petersburg: Nauka; 1972. 245 p. (In Russ.)

4. Kazi AG, Rasheed A, Mujeeb-Kazi A. Biotic stress and crop improvement: a wheat focus around novel strategies. In: Hakeem K, Ahmad P, Ozturk M, editors. *Crop improvement: new approaches and modern techniques*. Boston: Springer; 2013. P. 239–267. doi: 10.1007/978-1-4614-7028-1\_7

5. Mergoum M, Singh PK, Peña RJ, et al. Triticale: A “New” crop with old challenges. In: Carena M, editor. *Cereals. Handbook of plant breeding. Vol. 3*. New York: Springer; 2009. P. 267–287. doi: 10.1007/978-0-387-72297-9\_9

6. Pylnev BB, Konovalov YB, Khupatsaria TI, Buko OA, editors. *Private selection of field crops: textbook*. Saint Petersburg: Lan; 2022. 544 p. (In Russ.)

7. Müntzing A. Cytogenetic and breeding studies in Triticale. *Hereditas*. 1966;2:291–300.

8. Oettler G. The fortune of a botanical curiosity — Triticale: past, present and future. *J Agric Sci*. 2005;143(5):329–346. doi: 10.1017/s0021859605005290

9. Lanjouw J. International code of botanical nomenclature. In: *7th international botanical congress*;July 1950; Stockholm*.* Utrecht: International Bureau for Plant Taxonomy and Nomenclature of the International Association for Plant Taxonomy; 1952.

10. Meinel A, Franke R. Entstehung, Geschichte und aktuelle Bedeutung des ersten fertilen allopolyploiden Weizen-Roggen-Bastards: des Triticale von W. Rimpau. *Archiv fuer Zuechtungsforschung*. 1988;18.

11. Kwiatek MT, Nawracała J. Chromosome manipulations for progress of triticale (×*Triticosecale*) breeding. *Plant Breed*. 2018;137(6):823–831. doi: 10.1111/pbr.12652

12. Hammer K, Filatenko AA, Pistrick K. Taxonomic remarks on *Triticum* L. and ×*Triticosecale* Wittm. *Genet Resour Crop Evol*. 2010;58(1):3–10. doi: 10.1007/s10722-010-9590-4

13. Arseniuk E, Góral T. Triticale biotic stresses – known and novel foes. In: Eudes F, editor. *Triticale*. Cham: Springer; 2015. P. 83–108. doi: 10.1007/978-3-319-22551-7\_5

14. Singh RP, Saari EE. Biotic stress in triticale. *Proceedings of the 2nd international triticale symposium*; 1990 Oct; Passo Fundo. P. 171–181.

15. Prokhorova SV, Tereshchuk VS, Nemkovich AI. Phytosanitary condition of triticale crops. *Proceedings of the Academy of Agrarian Sciences of the Republic of Belarus*. 2000;(2):51–56.

16. Olivera PD, Pretorius ZA, Badebo A, Jin Y. Identification of resistance to races of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* with broad virulence in triticale (×*Triticosecale*). *Plant Dis*. 2013;97(4):479–484. doi: 10.1094/pdis-05-12-0459-re

17. Audenaert K, Troch V, Landschoot S, Haesaert G. Biotic stresses in the anthropogenic hybrid triticale (×*Triticosecale* Wittmack): current knowledge and breeding challenges. *Eur J Plant Pathol*. 2014;140(4):615–630. doi: 10.1007/s10658-014-0498-2

18. Patpour M, Hovmøller MS, Rodriguez-Algaba J, et al. Wheat stem rust back in Europe: diversity, prevalence and impact on host resistance. *Front Plant Sci*. 2022;13:882440. doi: 10.3389/fpls.2022.882440

19. Peresypkin VF. *Agricultural phytopathology. 4th ed*. Moscow: Agropromizdat; 1989. 480 p. (In Russ.)

20. Stancheva J. *Atlas of diseases of agricultural crops. Part 3. Diseases of field crops*. Vasyutin AS, Shirina LV, Kulich OA, editors. Translate Danilova G. Bulgaria: Pensoft; 2003. 175 p. (In Russ.)

21. Ulyanischev VI. *Determinator of rust fungi of the USSR*. Part 2. Leningrad: Nauka; 1978. 384 p. (In Russ.)

22. Dobrozrakova TL. *Agricultural phytopathology*. 2nd ed. Khokhryakov MK, editor. Leningrad: Kolos; 1974. 382 p. (In Russ.)

23. Roelfs AP. Wheat and rye stem rust. In: Roelfs AP, Bushnell WR, editors. *Diseases, distribution, epidemiology, and control*. Orlando: Academic Press; 1985. P. 3–37. doi: 10.1016/b978-0-12-148402-6.50009-2

24. Jin Y, Szabo LJ, Pretorius ZA, et al. Detection of virulence to resistance gene *Sr24* within race TTKS of *Puccinia graminis* f. sp. *Tritici*. *Plant Dis*. 2008;92(6):923–926. doi: 10.1094/pdis-92-6-0923

25. Johnson T, Newton M, Brown AM. Hybridization of *Puccinia graminis tritici* with *Puccinia graminis secalis* and *Puccinia graminis agrostidis*. *Sci Agric*. 1932;13(3):141–153.

26. Singh RP, Hodson DP, Huerta-Espino J, et al. The emergence of Ug99 races of the stem rust fungus is a threat to world wheat production. *Annu Rev Phytopathol*. 2011;49:465–481. doi: 10.1146/annurev-phyto-072910-095423

27. Martis MM, Zhou R, Haseneyer G, et al. Reticulate evolution of the rye genome. *Plant Cell*. 2013;25(10):3685–3698. doi: 10.1105/tpc.113.114553

28. Allen RF. A cytological study of *Pucoinia glnmarum* on *Bromus marginatus* and *Triticum vulgare.* CABI Databases; 1928. P. 487–513.

29. Heath MC. Light and electron microscope studies of the interactions of host and non-host plants with cowpea rust — *Uromyces phaseoli* var*. vignae*. *Physiol Plant Pathol*. 1974;4(4):403–414. doi: 10.1016/0048-4059(74)90025-3

30. Harder DE, Rohringer R, Samborski DJ, et al. Electron microscopy of susceptible and resistant near-isogenic (*sr6/Sr6*) lines of wheat infected by *Puccinia graminis tritici*. I. The host–pathogen interface in the compatible (*Sr6/P6*) interaction. *Can J Bot*. 1978;56(23):2955–2966. doi: 10.1139/b78-358

31. Staples RC, Hoch HC, Epstein L, et al. Recognition of host morphology by rust fungi: responses and mechanisms. *Can J Plant Pathol*. 1985;7(3):314–322. doi: 10.1080/07060668509501698

32. Niks RE. Early abortion of colonies of leaf rust, *Puccinia hordei*, in partially resistant barley seedlings. *Can J Bot*. 1982;60(5):714–723. doi: 10.1139/b82-093

33. Niks RE. Haustorium formation by Puccinia hordei in leaves of hypersensitive, partially resistant, and nonhost plant genotypes. *Phytopathology*. 1983;73(1):64–66. doi: 10.1094/Phyto-73-64

34. Jacobs T. Germination and appressorium formation of wheat leaf rust on susceptible, partially resistant and resistant wheat seedlings and on seedlings of other *Gramineae.* *Neth J Plant Pathol*. 1989;95:65–71. doi: 10.1007/BF01997473

35. Leonard KJ, Szabo LJ. Stem rust of small grains and grasses caused by *Puccinia graminis.* *Mol Plant Pathol*. 2005;6(2):99–111. doi: 10.1111/j.1364-3703.2005.00273.x

36. Pardey PG, Beddow JM, Kriticos DJ, et al. Right-sizing stem-rust research. *Science*. 2013;340(6129):147–148. doi: 10.1126/science.122970

37. Del Pozo A, Méndez-Espinoza AM, Castillo D. Triticale. In: Farooq M, Siddique KHM, editors. *Neglected and underutilized crops*. Academic Press; 2023. P. 352–362. doi: 10.1016/b978-0-323-90537-4.00029-6

38. Hei N, Shimelis HA, Laing M. Appraisal of farmers wheat production constraints and breeding priorities in rust prone agro-ecologies of Ethiopia. *Afr J Agric Res*. 2017;12(12):944–952. doi: 10.5897/ajar2016.11518

39. Bender CM, Boshoff WHP, Pretorius ZA. Infection and colonization of triticale by *Puccinia graminis* f. sp. *Tritici*. *Can J Plant Pathol*. 2021;43(S2):198–210. doi: 10.1080/07060661.2021.1931453

40. Lapochkina IF, Baranova OA, Shamanin VP, et al. The development of initial material of spring common wheat for breeding for resistance to stem rust (*Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici*), uncluding race Ug99, in Russia. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2016;20(3):320–328. doi: 10.18699/VJ16.167 EDN: WLVKEV

41. Shamanin VP, Pototskaya IV, Shepelev SS, et al. Stem rust in Western Siberia–race composition and effective resistance genes. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2020;24(2):131. doi: 10.18699/VJ20.608

42. Volkova GV, Sinyak EV. Wheat stem rust. *Plant protection and quarantine*. 2011;(11):14–16. EDN: MXEPFA

43. Shamanin VP, Morgunov AI, Petukhovsky SL, et al. *Selection of spring soft wheat for resistance to stem rust in Western Siberia*. Editorial Board; 2015. 287 p. (In Russ.)

44. Markelova TS. Phytosanitary situation in the agrocoenosis of grain crops in the Volga region. *Plant protection and quarantine*. 2015;(5):22–23. EDN: TRKKFD

45. Volkova GV, Kudinova OA, Miroshnichenko OO. Stem rust as a particularly dangerous disease of wheat. *Achievements of science and technology in agro-industrial complex*. 2020;34(1):20–25. doi: 10.24411/0235-2451-2020-10104 EDN: UFGDNQ

46. Roelfs AP, Singh RP, Saari EE*. Rust diseases of wheat: concepts and methods of disease management*. Mexico: CIMMYT; 1992. 81 p.

47. Zadoks C. Epidemiology of wheat rusts in Europe. *Plant Protection Bulletin, F.A.O*. 1965;13(5):97–108.

48. Zadoks JC, Bouwman JJ. Epidemiology in Europe. In: Roelfs AP, Bushnell WR, editors. *The cereal rusts. Vol. II: Distribution, epidemiology and control*. Orlando: Academic Press; 1985. P. 329–369. doi: 10.1016/b978-0-12-148402-6.50019-5

49. Hermansen JE. Studies on the survival and spread of cereal rust and mildew diseases in Denmark. *Friesia*. 1968;8(3):5–206.

50. Olivera P, Newcomb M, Szabo LJ, et al. Phenotypic and genotypic characterization of race TKTTF of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* that caused a wheat stem rust epidemic in Southern Ethiopia in 2013–14. *Phytopathology*. 2015;105(7):917–928. doi: 10.1094/phyto-11-14-0302-fi

51. Lewis CM, Persoons A, Bebber DP, et al. Potential for re-emergence of wheat stem rust in the United Kingdom. *Commun Biol*. 2018;1(1):13. doi: 10.1038/s42003-018-0013-y

52. Bhattacharya S. Deadly new wheat disease threatens Europe’s crops. *Nature*. 2017;542(7640):145–146. doi: 10.1038/nature.2017.21424

53. Zamorski C, Schollenberger M, Nowicki B. The role of triticale as the host of wheat and rye pathogens. *Genet Pol*. 1994;35:143–155.

54. Skowrońska R, Tomkowiak A, Nawracała J, Kwiatek MT. Molecular identification of slow rusting resistance *Lr46/Yr29* gene locus in selected triticale (×*Triticosecale* Wittmack) cultivars. *J Appl Genet*. 2020;61(3):359–366. doi: 10.1007/s13353-020-00562-8

55. Kjellström C. *Population structure of Puccinia graminis, the cause of stem rust on wheat, barley, and rye in Sweden*. Uppsala: Dept. of Forest Mycology and Plant Pathology; 2021. 41 p.

56. Berlin A, Djurle A, Samils B, Yuen J. Genetic variation in *Puccinia graminis* collected from oats, rye, and barberry. *Phytopathology*. 2012;102(10):1006–1012. doi: 10.1094/phyto-03-12-0041-r

57. Olivera PD, Villegas D, Cantero‐Martínez C, et al. A unique race of the wheat stem rust pathogen with virulence on *Sr31* identified in Spain and reaction of wheat and durum cultivars to this race. *Plant Pathol*. 2022;71(4):873–889. doi: 10.1111/ppa.13530

58. Singh RP, Hodson DP, Jin Y, et al. Current status, likely migration and strategies to mitigate the threat to wheat production from race Ug99 (TTKS) of stem rust pathogen. *CABI Rev*. 2006;1:1–13. doi: 10.1079/PAVSNNR20061054

59. Singh RP, Hodson DP, Huerta-Espino J, et al. Will stem rust destroy the world’s wheat crop? *Adv Agron*. 2008;98:271–309. doi: 10.1016/s0065-2113(08)00205-8

60. Gross M. Pests on the move. *Curr Biol*. 2013;23(19):855–857. doi: 10.1016/j.cub.2013.09.034

61. Bhavani S, Hodson DP, Huerta-Espino J, et al. Progress in breeding for resistance to Ug99 and other races of the stem rust fungus in CIMMYT wheat germplasm. *Front Agr Sci Eng*. 2019;6(3):210–224. doi: 10.15302/j-fase-2019268

62. Terefe TG, Boshoff WHP, Park RF, et al. Wheat stem rust surveillance reveals two new races of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* in South Africa during 2016 to 2020. *Plant Dis.* 2024;108(1):20–29. doi: 10.1094/pdis-06-23-1120-sr

63. Figlan S, Le Roux C, Terefe T, et al. Wheat stem rust in South Africa: Current status and future research directions. *Afr J Biotechnol.* 2014;13(44):4188–4199. doi: 10.5897/AJB2014.14100

64. Rsaliyev AS, Rsaliyev ShS. Principal approaches and achievements in studying race composition of wheat stem rust. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2019;22(8):967–977. doi: 10.18699/VJ18.439 EDN: YQNNRJ

65. Park RF. Stem rust of wheat in Australia. *Aust J Agric Res*. 2007;58(6):558–566. doi: 10.1071/ar07117

66. Upadhyaya NM, Garnica DP, Karaoglu H, et al. Comparative genomics of Australian isolates of the wheat stem rust pathogen *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* reveals extensive polymorphism in candidate effector genes. *Front Plant Sci*. 2015;5:759. doi: 10.3389/fpls.2014.00759

67. Park RF. Long term surveys of pathogen populations underpin sustained control of the rust diseases of wheat in Australia. *J Proc R Soc NSW*. 2015;148(1):15–27. doi: 10.5962/p.361725

68. McIntosh RA, Wellings CR, Park RF. The genes for resistance to stem rust in wheat and triticale. In: McIntosh RA, Wellings CR, Park RF. *Wheat Rusts: An atlas of resistance genes*. Melbourne: CSIRO; 1995. P. 83–146. doi: 10.1007/978-94-011-0083-0\_3

69. Terefe T, Pretorius ZA, Paul I, et al. Occurrence and pathogenicity of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* on wheat in South Africa during 2007 and 2008. *S Afr J Plant Soil*. 2010;27(2):163–167. doi: 10.1080/2167034X.2010.12461331

70. Luig N, Watson I. The role of wild and cultivated grasses in the hybridization of formae speciales of *Puccinia graminis*. *Aust J Biol Sci*. 1972;25(2):335–342. doi: 10.1071/bi9720335

71. Roelfs AP. Epidemiology in North America. In: Roelfs AP, Bushnell WR. *The cereal rusts Vol. II. Diseases, distribution, epidemiology, and control.* Orlando: Academic Press; 1985. P. 403–434. doi: 10.1016/b978-0-12-148402-6.50021-3

72. Saari EE, Prescott JM. World distribution in relation to economic losses. In: Roelfs AP, Bushnell WR. *The cereal rusts Vol. II. Diseases, distribution, epidemiology, and control*. Orlando: Academic Press; 1985. P. 259–298. doi: 10.1016/b978-0-12-148402-6.50017-1

73. Menzies JG, Fetch T, Zegeye T. Virulence phenotypes of *Puccinia graminis* on barley, wheat and oat in Canada from 2020 to 2022. *Can J Plant Pathol*. 2024;46(5):494–500. doi: 10.1080/07060661.2024.2345350

74. Solodukhina OV, Kobylyansky VD. Problems of winter rye breeding for resistance to brown and stem rusts. In: *Proceedings of EUCARPIA rye meeting*. 2001. P. 4–7.

75. Boshoff WHP. Reaction of South African rye, triticale and barley forage cultivars to stem and leaf rust. *S Afr J Plant Soil*. 2019;36(2):77–82. doi: 10.1080/02571862.2018.1522381

76. Gruner P, Schmitt A-K, Flath K, et al. Mapping Stem Rust (*Puccinia graminis* f. sp. *secalis*) resistance in self-fertile winter rye populations. *Front Plant Sci*. 2020;11:667. doi: 10.3389/fpls.2020.00667

77. Ishkova TI, Berestetskaya LI, Gasich EL, et al. *Diagnosis of major fungal diseases of bread cereals. 3rd edit. and rev*. Saint Petersburg: All-Russian Research Institute of Plant Protection; Russian Academy of Agricultural Sciences; 2008. 76 p. EDN: UBCJJN (In Russ.)

78. Borlaug N. An assessment of race Ug99 in Kenya and Ethiopia and the potential for impact in neighboring regions and beyond. In: *Sounding the alarm on global stem rust*. 2005. 30 p.

79. Góral H, Stojałowski S, Warzecha T, Larsen J. The development of hybrid triticale. In: Eudes F, editor. *Triticale*. Cham: Springer; 2015. P. 33–66. doi: 10.1007/978-3-319-22551-7\_3

80. Randhawa HS, Bona L, Graf RJ. Triticale breeding — progress and prospect. In: Eudes F, editor. *Triticale*. Cham: Springer; 2015. P. 15–32. doi: 10.1007/978-3-319-22551-7\_2

81. Skowrońska R, Mariańska M, Ulaszewski W, et al. Development of triticale × wheat prebreeding germplasm with loci for slow-rusting resistance. *Front Plant Sci*. 2020;11:447. doi: 10.3389/fpls.2020.00447

82. McIntosh RA, Dubcovsky J, Rogers W, et al. Catalogue of gene symbols for wheat: 2015–2016 supplement. *Ann Wheat Newsl*. 2016;58:1–18.

83. McIntosh RA, Luig NH, Milne DL, Cusick J. Vulnerability of triticales to wheat stem rust. *Can J Plant Pathol*. 1983;5(2):61–69. doi: 10.1080/07060668309501629

84. Singh SJ, McIntosh RA. Allelism of two genes for stem rust resistance in triticale. *Euphytica*. 1988;38:185–189. doi: 10.1007/bf00040190

85. Adhikari KN, McIntosh RA. Inheritance of wheat stem rust resistance in triticale. *Plant Breed*. 1998;117(6):505–513. doi: 10.1111/j.1439-0523.1998.tb02199.x

86. Zhang J, Wellings CR, McIntosh RA, Park RF. Seedling resistances to rust diseases in international triticale germplasm. *Crop Pasture Sci*. 2010;61(12):1036–1048. doi: 10.1071/CP10252

87. Zhang W, Chen S, Abate Z, et al. Identification and characterization of *Sr13*, a tetraploid wheat gene that confers resistance to the Ug99 stem rust race group. *PNAS USA*. 2017;114(45):9483–9492. doi: 10.1073/pnas.1706277114

88. Chen S, Rouse MN, Zhang W, et al. Fine mapping and characterization of *Sr21*, a temperature-sensitive diploid wheat resistance gene effective against the *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* Ug99 race group. *Theor Appl Genet*. 2015;128(4):645–656. doi: 10.1007/s00122-015-2460-x

89. Savin T, Zotova L, Zhumalin A, et al. Effectiveness of the influence of *Sr* and *Lr* genes on the field resistance of wheat to stem and leaf rust. *Casp J Environ Sci*. 2024;22(1):43–51. doi: 10.22124/cjes.2024.7481

90. Spetsov P, Daskalova N. Resistance to pathogens in wheat-rye and triticale genetic stocks. *J Plant Pathol*. 2022;104(1):99–114. doi: 10.1007/s42161-021-01019-5

91. Marais GF. An evaluation of three *Sr27*-carrying wheat × rye translocations. *S Afr J Plant Soil*. 2001;18(3):135–136. doi: 10.1080/02571862.2001.10634417

92. Mago R, Spielmeyer W, Lawrence G, et al. Identification and mapping of molecular markers linked to rust resistance genes located on chromosome 1RS of rye using wheat-rye translocation lines. *Theor Appl Genet*. 2002;104(8):1317–1324. doi: 10.1007/s00122-002-0879-3

93. Baranova OA, Lapochkina IF, Anisimova AV, et al. Identification of Sr genes in new common wheat sources of resistance to stem rust race Ug99 using molecular markers. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2015;19(3):316–322. doi: 10.18699/vj15.041 EDN: UFFNSX

94. Baranova O, Solyanikova V, Kyrova E, et al. Evaluation of resistance to stem rust and identification of *Sr* genes in Russian spring and winter wheat cultivars in the Volga region. *Agriculture*. 2023;13(3):635. doi: 10.3390/agriculture13030635

95. Jin Y, Pretorius ZA, Singh RP. New virulence within race TTKS (Ug99) of the stem rust pathogen and effective resistance genes. *Phytopathology*. 2007;97(7):137.

96. Olivera PD, Sikharulidze Z, Dumbadze R, et al. Presence of a sexual population of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* in Georgia provides a hotspot for genotypic and phenotypic diversity. *Phytopathology*. 2019;109(12):2152–2160. doi: 10.1094/phyto-06-19-0186-r

97. McIntosh RA, Wellings CR, Park RF. *Wheat rusts: an atlas of resistance genes*. CSIRO publishing; 1995. 200 p. doi: 10.1071/9780643101463

98. Upadhyaya NM, Mago R, Panwar V, et al. Genomics accelerated isolation of a new stem rust avirulence gene — wheat resistance gene pair. *Nat Plants*. 2021;7(9):1220–1228. doi: 10.1038/s41477-021-00971-5

99. Aleri I, Owuoche JO, Ojwang PO. Evaluation of triticale (X. *Triticosecale* Wittmack) genotypes for adult plant resistance to stem rust (*Puccinia graminis* f. sp. *tritici*). *Afr J Plant Sci*. 2019;13(3):70–80. doi: 10.5897/ajps2018.1733

100. Simons K, Abate Z, Chao S, et al. Genetic mapping of stem rust resistance gene *Sr13* in tetraploid wheat (*Triticum turgidum* ssp. *durum* L.). *Theor Appl Genet*. 2010;122(3):649–658. doi: 10.1007/s00122-010-1444-0

101. The TT, Latter BDH, McIntosh RA, et al. Grain yields of near-isogenic lines with added genes for stem rust resistance. In: *Proceedings of the 7th international wheat genetics symposium.* UK: Cambridge; 1988. P. 901–906.

102. Brown GN. A seedling marker for gene *Sr2* in wheat. In: *Proceedings of the 10th Australian plant breeding conference*. 1993. P. 139–140. doi: 10.1007/s00122-010-1482-7

103. Roelfs AP, Casper DH, Long DL, Roberts JJ. Races of *Puccinia graminis* in the United States in 1989. *Plant Dis*. 1991;75:1127–1130. doi: 10.1094/PD-75-1127

104. Harder DE, Dunsmore KM. Incidence and virulence of *Puccinia graminis*. f. sp. *tritici* on wheat and barley in Canada in 1991. *Can J Plant Pathol*. 1993;15(1):37–40. doi: 10.1080/07060669309500848

105. Nirmala J, Chao S, Olivera P, et al. Markers linked to wheat stem rust resistance gene *Sr11* effective to *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* race TKTTF. *Phytopathology*. 2016;106(11):1352–1358. doi: 10.1094/phyto-04-16-0165-r

106. Dolmatovich TV, Buloychik AA. *DNA-technology of wheat resistance genes identification to brown rust pathogen. Methodical recommendations*. Minsk: Ministry of Agriculture and Food of the Republic of Belarus; National Academy of Sciences of Belarus; Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus; 2013. 64 p. (In Russ.)

107. Olivera PD, Szabo LJ, Kokhmetova A, et al. *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* population causing recent wheat stem rust epidemics in Kazakhstan is highly diverse and includes novel virulence pathotypes. *Phytopathology*. 2022;112(11):2403–2415. doi: 10.1094/phyto-08-21-0320-r

108. Saenko KYu, Dudnikov MV. Genes of susceptibility of cereals to rust diseases (S-genes). In: Zamotailov AS, Volkova GV, editors. *Proceedings of the XI international science and practice conferences: «Crop protection against hazardous organisms»*; 19–23 Jun 2023; Krasnodar. P. 342–344. EDN: CLUWTY

109. Saenko KYu, Dudnikov MV. Search for resistance genes identified in wheat in the tritical genome. In: Proceedings of the XXII All-Russian international conference of young scientists in memory of Academician Georgy Sergeevich Muromtsev of the Russian Academy of Agricultural Sciences: «*Biotechnology in crop, livestock and agricultural microbiology*»; 07–09 Dec 2022; Moscow. Moscow: FGBNU VNIISB; 2022. P. 69–70. doi: 10.48397/ARRIAB.2022.22.XXII.037 EDN: KHJGGY

110. Tyryshkin LG, Kolesova MA. The use of molecular-genetic and phytopathological methods to identify genes for effective leaf rust resistance in *Aegilops* accessions. *Proceedings on applied botany, genetics and breeding*. 2020;181(2):87–95. doi: 10.30901/2227-8834-2020-2-87-95 EDN: VFLBLS

111. Dolmatovich TV, Buloichik AA, Grib SI, et al. Screening of competitive trial accessions of winter and spring triticale for presence of genes of resistance to leaf, stem, and stripe rust of wheat. *Arable Farming and Plant Breeding in Belarus*. 2016;(52):225–231.

112. Dolmatovich ТV, Buloichik АА. Analysis of varieties of winter and spring triticale cultivars released in the republic of Belarus for the presence of resistance genes to leaf, stem and yellow rust. *Plant protection news*. 2016;(3):65–66. EDN: WYRCYZ

113. Volkova GV, Kudinova OA, Ignatieva OO, et al. Rust resistance of wheat and triticale samples in different plant growing stages. *South of Russia: ecology, development*. 2023;18(4):161–172. doi: 10.18470/1992-1098-2023-4-161-172 EDN: LKUWBE

114. Yerzhebayeva RS, Abekova AM, Bastaubaeva SO, et al. Identification of the leaf and stem rust resistance genes in breeding lines of triticale. *Sakh. Svekla*. 2017;8:32–37.

115. Yerzhebayeva RS, Bazylova TA, Babissekova DI, et al. Studying a spring triticale collection for resistance to leaf and stem rusts using allele-specific markers. *Cytol Genet*. 2020;54(6):546–554. doi: 10.3103/s0095452720060043

116. Mago R, Brown-Guedira G, Dreisigacker S, et al. An accurate DNA marker assay for stem rust resistance gene *Sr2* in wheat. *Theor Appl Genet*. 2010;122(4):735–744. doi: 10.1007/s00122-010-1482-7

117. Weng Y, Azhaguvel P, Devkota RN, Rudd JC. PCR‐based markers for detection of different sources of 1AL.1RS and 1BL.1RS wheat-rye translocations in wheat background. *Plant Breed*. 2007;126(5):482–486. doi: 10.1111/j.1439-0523.2007.01331.x

118. Mago R, Zhang P, Vautrin S, et al. The wheat *Sr50* gene reveals rich diversity at a cereal disease resistance locus. *Nat Plants*. 2015;1:15186. doi: 10.1038/nplants.2015.186

119. Stakman EC, Stewart DM, Loegering WQ. *Identification of physiologic races of Puccinia graminis var. tritici. Identification of physiologic races of Puccinia graminis var. tritici*. Washington: USDA; 1962. 53 p.

120. Terefe TG, Visser B, Pretorius ZA. Variation in *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* detected on wheat and triticale in South Africa from 2009 to 2013. *Crop Prot*. 2016;86:9–16. doi: 10.1016/j.cropro.2016.04.006

121. Miedaner T, Flath K, Gruner P, et al. Looking ahead: races and resistances to stem rust in European wheat and triticale. In: *Proceedings of the 73rd conference of the vereinigung der pflanzenzüchter und saatgutkaufleute österreichs, Raumberg–Gumpenstein*; 21–23 Nov 2022; Irdning, Austria; 2022. P. 23–24. doi: 10.5281/zenodo.7875597

122. Kwiatek MT, Noweiska A, Bobrowska R, et al. Novel Tetraploid triticale (Einkorn wheat × Rye) — A source of stem rust resistance. *Plants*. 2023;12(2):278. doi: 10.3390/plants12020278

**ОБ АВТОРАХ**

**\*Дудникова Ксения Юрьевна**; адрес: Россия, 350039, Краснодарский край,
Краснодар, ул. им. Калинина, д. 62; ORCID: 0000-0002-3947-0726; eLibrary SPIN: 8655-3066; e-mail: saenkoK1997@yandex.ru

**Баранова Ольга Александровна,** канд. биол. наук; ORCID: 0000-0001-9439-2102; eLibrary SPIN: 4868-9416 E-mail: baranova\_oa@mail.ru

**Соловьев Александр Александрович,** д-р биол. наук; ORCID: 0000-0003-4480-8776; eLibrary SPIN: 3431-5168; e-mail a.soloviev70@gmail.com

**Шингалиев Андрей Станиславович**; ORCID: 0009-0002-1488-2721; e-mail: kronstein491@yandex.ru

**Щуклина Ольга Александровна**, канд. с.-х. наук; ORCID: 0000-0002-3775-6077 SPIN: 2110-4103 E-mail: oashuklina@gmail.com

**Дудников Максим Васильевич,** канд. биол. наук; ORCID: 0000-0002-0755-0801; eLibrary SPIN: 7717-1118; e-mail: max.dudnikov.07@gmail.com

**\*Ksenia Yu. Dudnikova**; addrres: 62 Kalinina st., Saint Petersburg, 350039, Russia; ORCID: 0000-0002-3947-0726; eLibrary SPIN: 8655-3066; e-mail: saenkoK1997@yandex.ru

**Olga A. Baranova**, Cand. Sci. (Biology); ORCID: 0000-0001-9439-2102; eLibrary SPIN: 4868-9416 E-mail: baranova\_oa@mail.ru

**Alexander A. Soloviev**, Doc. Sci. (Biology); ORCID: 0000-0003-4480-8776; eLibrary SPIN: 3431-5168; e-mail a.soloviev70@gmail.com

**Andrey S. Shingaliev**; ORCID: 0009-0002-1488-2721; e-mail: kronstein491@yandex.ru

**Olga A. Shuklina**, Cand. Sci. (Agricultural); ORCID: 0000-0002-3775-6077 SPIN: 2110-4103 E-mail: oashuklina@gmail.com

**Maxim V. Dudnikov,** Cand. Sci. (Biology); ORCID: 0000-0002-0755-0801; eLibrary SPIN: 7717-1118; e-mail: max.dudnikov.07@gmail.com

\*Автор для переписки

1. Fao.org [Электронный ресурс]. Food and Agriculture Organization of the United Nations [дата обращения: 29.12.2024]. Доступ по ссылке: https://www.fao.org. [↑](#footnote-ref-1)
2. Там же. [↑](#footnote-ref-2)