

Генетика и селекция

УДК 633.11:632.938.1:631.52

doi: 10.15389/agrobiology.2025.1.3rus

НОВЫЕ ИСТОЧНИКИ И ДОНОРЫ ПШЕНИЦЫ С ВЫСОКИМ ПОТЕНЦИАЛОМ КОМПЛЕКСНОЙ УСТОЙЧИВОСТИ К ОСОБО ОПАСНЫМ БОЛЕЗНЯМ*

В.П. СУДНИКОВА¹, Ю.В. ЗЕЛЕНЕВА² ✉, И.В. ГУСЕВ¹, Э.А. КОНЬКОВА³,
Н.М. КОВАЛЕНКО²

Создание и внедрение в производство новых сортов пшеницы с комплексной устойчивостью к болезням — актуальная задача современной селекции. В настоящей работе в результате комплексной полевой и лабораторной оценки 18 селекционных линий яровой мягкой пшеницы селекции Среднерусского филиала ФНЦ им. И.В. Мичурина и 25 гибридов и сортов мягкой пшеницы отечественной и зарубежной селекции впервые выявлены образцы, устойчивые к основным возбудителям септориозных пятнистостей, пиренофороза, темно-бурой пятнистости, бурой и стеблевой ржавчины. Также с использованием молекулярных маркеров у более чем 20 образцов пшеницы был обнаружен рецессивный аллель *tsn1*, обеспечивающий устойчивость к токсину ToxA. Выявлены образцы, несущие рецессивный аллель *snn1* устойчивости к токсину Tox1. Цель работы — иммунологическая оценка селекционного материала мягкой пшеницы по отношению к листостебельным болезням и идентификация генов устойчивости к токсинам фитопатогенов. Иммунологические испытания образцов мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) проводили в 2021-2023 годах на стационарном участке Среднерусского филиала ФНЦ им. И.В. Мичурина, расположенном в северо-восточной части Центрально-Черноземного региона (Тамбовский р-н Тамбовской обл.). Материалом для иммунологических исследований в инфекционных питомниках служили 18 селекционных линий яровой мягкой пшеницы селекции Среднерусского филиала ФНЦ им. И.В. Мичурина — 1/16-5-1, 1/16-5-2, 3/16-5, 3/16-20, 5/16-2-1, 5/16-2-2, 5/16-20, 6/16-2-1, 6/16-2-2, 12/16-4, 1/16-2, 1/16-3, 5/16-1, 5/16-5, 5/16-2, 10/16-1, 11/16-5, 17/16-1 и 25 гибридов и сортов мягкой пшеницы отечественной и зарубежной селекции — 31213 (США), 31228 (США), 31306 (США), 34950 (США), 49851 (США), 55196 (США), 51289 (США), 51829 (США), 55199 (США), 30287 (Мексика), 32164 (Мексика), 31821 (Мексика), 347071 (Мексика), 31765 (СИММУТ), 31964 (СИММУТ), 33832 (СИММУТ), 33402 (Бразилия), 3515 (Аргентина), 63325 (Франция), 34984 (Перу), 30579 (ICARDA), Биора (Россия), Лютесценс 537 (Россия), Эстивум 614 (Россия), 54208 (Россия) (в работе приводятся номера образцов по каталогу ФНЦ им. И.В. Мичурина). Для оценки образцов пшеницы возбудителями септориоза (*Zymoseptoria tritici*, *Parastagonospora nodorum*, *P. pseudonodorum*) и бурой ржавчины (*Puccinia triticina*) в полевых условиях создавали искусственный инфекционный фон. Поражение растений возбудителем пиренофороза (*Pyrenophora tritici-repentis*) оценивали при естественном заражении. Лабораторную оценку при искусственном заражении возбудителями бурой и стеблевой (*P. triticina*, *P. graminis*) ржавчин проводили через 8-10 сут с момента инокуляции. При лабораторной оценке селекционного материала на устойчивость/восприимчивость к септориозу в качестве инокулюма использовали спорую смесь изолятов грибов из коллекции ФГБНУ Всероссийского НИИ института защиты растений (ВИЗР, г. Санкт-Петербург—Пушкин): *Z. tritici*, *P. nodorum*, *P. pseudonodorum*, *Septoria trititicola*. Также в лабораторных условиях листья коллекционных образцов пшеницы заражали изолятами *P. tritici-repentis* (ToxA) и *B. sorokiniana*. Инокулюм каждого вида гриба состоял из смеси нескольких изолятов, полученных в 2022 году из коллекции ВИЗР. Материал *P. tritici-repentis* был собран в Саратовской области, *B. sorokiniana* — в Ленинградской области. Геномную ДНК из листьев 5-суточных проростков пшеницы выделяли стандартным методом СТАВ/хлороформ. После количественной оценки концентрацию ДНК нормализовали до 30 нг/мкл для проведения ПЦР. Образцы мягкой пшеницы были изучены на присутствие генов *Tsn1/tsn1*, *Snn1/snn1*. Показано, что ряд селекционных линий и гибридных форм обладали высокой устойчивостью к основным возбудителям септориозных пятнистостей, таким как *Z. tritici* (1/16-5-1, 1/16-5-2, 3/16-5 и др.), *P. nodorum* (6/16-2-2, 12/16-4, 1/16-2 и др.), *P. pseudonodorum* (6/16-2-2, 12/16-4, 1/16-3 и др.) и *S. trititicola* (3/16-5, 11/16-5, 17/16-1 и др.). В результате полевых и лабораторных испытаний установлено, что большинство изученных образцов (95-100 %) проявили высокую устойчивость к бурой и стеблевой ржавчине. Ряд селекционных линий и гибридов характеризовались устойчивостью к возбудителю пиренофороза (*P. triticina-repentis*) (1/16-5-1, 3/16-5, 3/16-20 и др.). Некоторые линии и гибриды обладали устойчивостью к возбудителю темно-бурой пятнистости (*B. sorokiniana*) (5/16-2-1, 5/16-2-2, 6/16-2-2 и др.). В исследуемом селекционном материале пшеницы выявлены гены устойчивости к двум важным токсинам фитопатогенов — ToxA и Tox1. Рецессивный аллель *tsn1*, обеспечивающий устойчивость к токсину ToxA, обнаружен более чем у 20 образцов пшеницы. Это два сорта (Биора, Лютесценс 537), 9 селекционных линий (1/16-5-1, 1/16-5-2, 3/16-20, 5/16-20,

* Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда, проект № 19-76-30005.

1/16-3, 5/16-1, 5/16-5, 10/16-1, 17/16-1) и 13 гибридных линий — 31228, 34950, 55196, 55199 (США); 30287, 31821, 347071 (Мексика); 31765, 31964 (СИММУТ); 33402 (Бразилия); 63325 (Франция); 34984 (Перу); 54208 (Россия). Образцами, которые несли рецессивный аллель *snn1*, обеспечивающий устойчивость к токсину Tox1, были сорт Эстивум 614, 8 селекционных линий (1/16-5-1, 1/16-5-2, 3/16-5, 3/16-20, 5/16-20, 1/16-2, 1/16-3, 5/16-1) и 10 гибридных линий — 31228, 49851, 51289, 51829, 55199 (США); 32164 (Мексика); 33402 (Бразилия); 63325 (Франция); 34984 (Перу); 54208 (Россия). Линиями и гибридами, которые содержали оба гена *tsn1* и *snn1*, что создавало комплексную защиту от двух токсинов, были 1/16-5-1, 1/16-5-2, 3/16-20, 5/16-20, 1/16-3, 5/16-1 (Среднерусский филиал ФНЦ им. И.В. Мичурина); 31228, 55199 (США); 33402 (Бразилия); 63325 (Франция); 34984 (Перу); 54208 (Россия).

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L., пшеница, бурая ржавчина, селекция, иммунитет, стеблевая ржавчина, септориоз, пиренофороз, темно-бурая пятнистость, *Tsn1*, *Snn1*, ПЦР.

Мягкая пшеница — ведущая мировая продовольственная культура. Селекция на повышение устойчивости пшеницы к болезням имеет важное значение, поскольку большинство заболеваний снижает не только урожайность, но и отражается на качестве продукции (1-3). Ежегодный мониторинг фитосанитарного состояния посевов зерновых культур в Российской Федерации и в ближнем зарубежье свидетельствует об увеличении агрессивности возбудителей микозной этиологии (4-6).

К наиболее экономически значимым заболеваниям пшеницы на территории России, в частности в Центрально-Черноземном регионе (ЦЧР), относятся септориоз — возбудители *Zymoseptoria tritici* (Desm.) Quaedvlieg & Crous, *Parastagonospora nodorum* (Berk.) Quaedvlieg, Verkley & Crous, *P. pseudonodorum* (7, 8), пиренофороз — *Pyrenophora tritici-repentis* (Died.) Drechsler. (5, 9, 10), фузариоз — *Fusarium* spp. (11, 12), бурая ржавчина — *Puccinia triticina* Erikss. (12-15), стеблевая ржавчина — *P. graminis* f. sp. *tritici* Eriks. et Henn. (12, 16-18), мучнистая роса — *Blumeria graminis* (DC) Speer f. sp. *tritici* emend. É.J. Marchal (12, 19), пыльная головня — *Ustilago tritici* (Pers.) Rostr. (20-22) и твердая головня — *Tilletia caries* (DC.) Tul. & C. Tul. (22-24), темно-бурая пятнистость — *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoemaker (12, 25).

В Среднерусском филиале ФНЦ им. И.В. Мичурина ведется многолетняя работа по изучению мировой коллекции пшеницы. Выявляются образцы с высокой устойчивостью к таким болезням, как септориоз, бурая ржавчина, пиренофороз, пыльная и твердая головня. Эти образцы передаются селекционерам в качестве доноров ценных признаков. Сотрудники филиала с 1989 года работают над выведением новых сортов и селекционных линий мягкой пшеницы, обладающих, помимо групповой устойчивости к болезням, ценными хозяйственными признаками. Создается селекционный материал, адаптированный к условиям Центрально-Черноземного региона. Для отбора перспективных линий используются как традиционные методы иммунологической оценки, так и современные подходы с применением молекулярных маркеров, сцепленных с генами устойчивости.

В настоящей работе в результате комплексной полевой и лабораторной оценки 18 селекционных линий яровой мягкой пшеницы селекции Среднерусского филиала ФНЦ им. И.В. Мичурина и 25 гибридов и сортов мягкой пшеницы отечественной и зарубежной селекции впервые выявлены образцы, устойчивые к основным возбудителям септориозных пятнистостей *Z. tritici*, *P. nodorum*, *P. pseudonodorum* и *S. triticicola*, к возбудителям пиренофороза *P. triticina-repentis* и темно-бурой пятнистости *B. sorokiniana*. Большинство изученных образцов характеризовались высокой устойчивостью к бурой и стеблевой ржавчине. Также с использованием молекулярных маркеров более чем у 20 образцов пшеницы обнаружен рецессивный аллель *tsn1*, обеспечивающий устойчивость к токсину ToxA. Выявлены образцы, несущие рецессивный аллель *snn1*, обеспечивающий устойчивость к ток-

сину Тох1.

Цель работы — иммунологическая оценка селекционного материала мягкой пшеницы в отношении листостебельных болезней и идентификация у них генов устойчивости к токсинам фитопатогенов.

Методика. Иммунологические испытания образцов мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) проводили в 2021-2023 годах на стационарном участке Среднерусского филиала ФНЦ им. И.В. Мичурина, расположенном в северо-восточной части Центрально-Черноземного региона (Тамбовский р-н Тамбовской обл.). В 2024 году созданная коллекция была подробно охарактеризована по ряду показателей: дана фитопатологическая оценка устойчивости к патогенам в лабораторных условиях во Всероссийском НИИ защиты растений (ВИЗР, г. Санкт-Петербург) и ФАНЦ Юго-Востока (г. Саратов), изучен генетический потенциал селекционных образцов.

Материалом для иммунологических исследований в инфекционных питомниках служили 18 селекционных линий яровой мягкой пшеницы селекции Среднерусского филиала ФНЦ им. И.В. Мичурина — 1/16-5-1, 1/16-5-2, 3/16-5, 3/16-20, 5/16-2-1, 5/16-2-2, 5/16-20, 6/16-2-1, 6/16-2-2, 12/16-4, 1/16-2, 1/16-3, 5/16-1, 5/16-5, 5/16-2, 10/16-1, 11/16-5, 17/16-1 и 25 гибридов и сортов мягкой пшеницы отечественной и зарубежной селекции — 31213 (США), 31228 (США), 31306 (США), 34950 (США), 49851 (США), 55196 (США), 51289 (США), 51829 (США), 55199 (США), 30287 (Мексика), 32164 (Мексика), 31821 (Мексика), 347071 (Мексика), 31765 (СИММУТ), 31964 (СИММУТ), 33832 (СИММУТ), 33402 (Бразилия), 3515 (Аргентина), 63325 (Франция), 34984 (Перу), 30579 (ICARDA), Биора (Россия), Лютесценс 537 (Россия), Эстивум 614 (Россия), 54208 (Россия) (в работе приводятся номера образцов по каталогу ФНЦ им. И.В. Мичурина).

Для оценки образцов пшеницы на устойчивость к возбудителям септориоза и бурой ржавчины создавали искусственный инфекционный фон.

В полевом инфекционном питомнике бурой ржавчины (*Puccinia triticina*) инокуляцию растений осуществляли в период кущения основной массы образцов при благоприятно складывающихся для заражения погодных условиях (после дождя или выпадения росы). Для этого использовали биоматериал, полученный в ФНЦ им. И.В. Мичурина. Инфекционная нагрузка — 10 мг всхожих урединиоспор на 1 м². Учет проводили при достижении интенсивности поражения контроля до 80 %. Контролем служил сорт Саратовская 42 (26).

В инфекционном питомнике септориозных пятнистостей инокуляцию растений осуществляли в фазу выхода в трубку (*Zymoseptoria tritici*) и в фазу колошения (*Parastagonospora nodorum*, *P. pseudonodorum*). Для инокуляции использовали патогенные изоляты грибов, которые были выделены с пораженных сортов яровой и озимой пшеницы, районированных в ЦЧР. Применяли смесь инокулюма нескольких штаммов возбудителя каждого вида гриба. Для этого равные объемы рабочей суспензии всех штаммов, доведенные до требуемой концентрации, сливали вместе, чтобы получить общий объем рабочей суспензии из расчета 100 мл на 1 м² посевов. Концентрацию спор определяли в камере Горяева. Водная суспензия спор при 100 % жизнеспособности должна была содержать 10⁶ спор/мл для *P. nodorum*, *P. pseudonodorum* и 10⁷ спор/мл для *Z. tritici*. То есть нагрузка инокулюма на 1 м² была 100 млн спор для *P. nodorum*, *P. pseudonodorum* и 1 млрд спор для *Z. tritici*. Для успешного заражения инокуляцию растений проводили при увлажнении посевов не менее 10-12 ч при температуре воздуха выше 12 °С. В качестве контроля использовали сорт Прохоровка (27).

Поражение растений возбудителем пиренофороза (*Pyrenophora tritici-*

repentis) оценивали на фоне естественного заражения. Контроль — сорт Прохоровка. Учетная площадь делянки составляла 10 м², повторность 4-кратная. Посев проводили сеялкой СФК («Lemken», Германия), норма высева — 5 млн всхожих семян на 1 га. Агротехника выращивания культуры была общепринятой для Тамбовской области. Предшественник — чистый пар (26).

Для оценки сортов пшеницы по устойчивости к септориозу и пиренофорозу в полевых условиях использовали модифицированную шкалу Саари-Прескотта (Saari & Prescott) (27). Степень поражения бурой ржавчиной (%) оценивали по шкале R.F. Peterson с соавт. (28). Сорты делили на пять групп: RR — высокоустойчивые (интенсивность поражения < 11 %), R — устойчивые (11-20 %), MS — умеренно восприимчивые (21-40 %), S — восприимчивые (41-70 %), HS — высоковосприимчивые (71-100 %). На каждой опытной делянке просматривали листья главного стебля в 30 повторениях (по 10 стеблей в трех местах). Показатели средней степени поражения образцов пшеницы видами грибов вычисляли по общепринятым методикам. При учете фиксировали стадии развития пшеницы, которые пришлись на конец колошения — начало цветения (59-61 по шкале Zadoks), конец цветения—образование зерна (69-71 по шкале Zadoks), молочно-восковую спелость (75-85 по шкале Zadoks).

Для лабораторной оценки растения выращивали в пластиковых вазонах объемом 20 см³ по 10 семян одного сорта в 3-кратной повторности при температуре 20-22 °С, освещенности около 3000 лк и фотопериоде 16 ч день/8 ч ночь. Необходимые условия создавали в климатической камере MLR-352H-PE («Panasonic», Япония). Использовали сегменты листьев, сохраненные в 0,004 % водном растворе бензимидазола (для инокуляции *Z. tritici*, *P. nodorum*, *P. pseudonodorum*, *Septoria triticolica*, *P. tritici-repentis* и *B. sorokiniana*), и 8-10-суточные проростки пшеницы, выращенные в сосудах с почвой (для *P. triticina* и *P. graminis*). Во всех случаях заражение осуществляли споровой суспензией грибов, которую наносили с помощью пульверизатора; расход суспензии — 100 мл/м² посевов пшеницы. В суспензию добавляли поверхностно-активное вещество (Tween 20, 1-2 капли на каждые 100 мл). Инокулированные растения на 2 сут помещали в темную влажную камеру при 20-22 °С, затем возвращали в климатическую камеру с первоначальным режимом.

Для инокуляции возбудителями бурой (*P. triticina*) и стеблевой (*P. graminis*) ржавчины использовали грибы, собранные в 2024 году в популяциях в Саратовской области. Исследования проводили по методике Л.А. Михайловой с соавт. (29). Лабораторную оценку осуществляли через 8-10 сут с момента инокуляции, используя соответственно шкалы Е.В. Mains с соавт. (30) и Е.С. Stakman с соавт. (31). Реакции растений на заражение болезнями обозначали баллами: 0 — отсутствие симптомов; 0; — некрозы без пустул; 1 — очень мелкие пустулы, окруженные некрозом (устойчивые, R); 2 — пустулы среднего размера, окруженные некрозом или хлорозом (умеренно устойчивые, MR); 3 — пустулы среднего размера без некроза (умеренно восприимчивые, MS); 4 — крупные пустулы без некроза (восприимчивые, S); X — пустулы разных типов на одном и том же листе, присутствуют хлорозы и некрозы (SS). Растения с баллами 0, 0;, 1, 2 считали устойчивыми, 3, 4, X — восприимчивыми.

При лабораторной оценке селекционного материала на устойчивость/восприимчивость к септориозу инокулюмом служила споровая смесь изолятов грибов из коллекции ФГБНУ Всероссийского НИИ института защиты растений (ВИЗР, г. Санкт-Петербург—Пушкин): *Z. tritici* (номера

изолятов 73-22-Z.t., 80-22-Z.t.), *P. nodorum* (149-22-P.n_ToxA, 150-22-P.n_Tox1, 24-23-1-P.n_Tox3+Tox267), *P. pseudonodorum* (95-23-1-P.ps_ToxA, 90-23-4-P.ps_Tox1, 72-22-5-P.ps_Tox1+Tox3), *Septoria tritricicola* (157-21-S.tritic., 155-21-S.tritic.). Для оценки устойчивости к септориозу в лабораторных условиях, как и в полевых, пользовались модифицированной шкалой Саари-Прескотта (Saari & Prescott) (27).

Инокулюмы *P. tritici-repentis* (ToxA) и *B. sorokiniana*, которые использовали для заражения растений в лабораторных условиях, состояли из смеси нескольких изолятов каждого гриба, полученных в 2022 году из коллекции ВИЗР. Материал *P. tritici-repentis* был собран в Саратовской области, *B. sorokiniana* — в Ленинградской области.

Для фитопатологической оценки растений, зараженных *P. tritici-repentis*, использовали шкалу, характеризующую степень развития некрозов и хлорозов (32). Баллы 1/0 (хлороз/некроз) и 1/1 свидетельствовали об устойчивости образца пшеницы (R); 1/2, 2/1, 2/2 — об умеренной устойчивости (MR); 2/3, 2/4 — об умеренной восприимчивости (MS); 3/2, 3/3, 3/4 — о восприимчивости (S); 4/3, 4/4, 4/5, 5/4, 5/5 — о высокой восприимчивости (HS) к патогену.

При оценке устойчивости пшеницы к *B. sorokiniana* применяли шкалу, разработанную в ВИЗР (33), где балл 1 — листья зеленые, с точечными пятнами темно-бурого цвета (устойчивость, R); 2 — листья зеленые, пятна размером до 1 мм (средняя устойчивость, MR); 3 — темно-бурые пятна до 2 мм, сливающиеся (умеренная восприимчивость, MS); 4 — листья хлоротичные, темно-бурые пятна достигают 3 мм (восприимчивость, S); 5 — листья хлоротичные, пятна более 3 мм, мацерация тканей (высокая восприимчивость, HS) (33).

Геномную ДНК из листьев 5-суточных проростков пшеницы выделяли стандартным методом СТАВ/хлороформ (34). Качество препаратов ДНК проверяли в 1 % агарозном геле. Вторичный контроль чистоты и качества выполняли на спектрофотометре Nano-Photometer™ P-330 («IM-PLEN», Германия). Концентрация нуклеиновых кислот рассчитывали по оптической плотности (E) при $\lambda = 260$ нм с последующим пересчетом с помощью встроенной в спектрофотометр программы. После количественной оценки концентрацию ДНК нормализовали до 30 нг/мкл для проведения ПЦР.

Аmplификацию геномной ДНК проводили в 25 мкл реакционной смеси: 2 мкл геномной ДНК (25 нг, допустимо от 2 до 50 нг), 1 мкл каждого праймера (10 рМ/мкл) (ЗАО «Евроген», Россия), 0,5 мкл смеси dNTPsmix (10 мМ, водный раствор dCTP, dGTP, dTTP и dATP) («TransGen», Китай), 0,55 мкл MgCl₂ (100 мМ), 0,5 мкл BioTaq ДНК-полимераза (5U, 5 ед/мкл) (ЗАО «Диалат Лтд.», Россия), 2,5 мкл 10× ПЦР-буфера (ООО «Биолаб-микс», Россия), 17 мкл ddH₂O. ПЦР осуществляли в амплификаторе C1000 TouchThermalCycler («Bio-Rad», США).

Скрининг образцов на наличие гена *Tsn1* проводили с парой праймеров Xfcp623(F) и Xfcp623(R) — 5'-СТАТTCGТААТCGTGCСТТССG-3' и 5'-ССТТСТСТСАССGСТАТСТСАТС-3'. Наличие продукта амплификации маркера указывало на присутствие доминантного аллеля *Tsn1* (восприимчивость растения к белку-токсину гриба ToxA), отсутствие — на наличие рецессивного аллеля *tsn1* (устойчивость растения к ToxA) (33). Условия ПЦР: 3 мин при 94 °С; 30 с при 94 °С, 30 с при 60 °С, 1 мин при 72 °С (45 циклов); 72 °С при 5 мин (завершающий этап элонгации). Размер ампликона составлял 380 п.н. (35).

При скрининге на присутствие гена *Snn1* (36) использовали праймеры Xfcp624(F) и Xfcp624(R) — 5'-GTGCTGCTAAATGGATTCCSTAAGC-3' и 5'-ССАААСТGGСАААGАТТGAGC-3'. Присутствие ампликона размером 345 п.н. свидетельствовало о восприимчивости растения к белку-токсину гриба *Tox1*, отсутствие — о наличии рецессивного аллеля *snn1*, то есть об устойчивости к *Tox1*. Условия ПЦР: 5 мин при 94 °С; 30 с при 94 °С, 30 с при 65 °С, 1 мин 30 с при 72 °С (35 циклов); 72 °С при 7 мин (последний этап элонгации) (36).

Аmplифицированные фрагменты разделяли методом электрофореза в 1,5 % агарозном геле. Размер фрагментов определяли с использованием ДНК маркера Gene Ruler 100 bp («Thermo Fisher Scientific», США).

Статистическую обработку данных осуществляли в программе STATISTICA 12 («StatSoft, Inc.», США). Рассчитывали среднее поражение листовой пластины болезнями (*M*) и стандартные отклонения (\pm SD).

Результаты. По результатам полевых испытаний 2021-2023 годов было выделено 18 селекционных линий, 22 гибрида и 3 сорта пшеницы, устойчивых к септориозу (табл. 1). Кроме того, мы провели лабораторное испытание сортообразцов пшеницы к трем возбудителям септориозных пятнистостей, характерным для региона, — *Z. tritici*, *P. nodorum* (*ToxA*, *Tox1*, *Tox3*, *Tox267*), *P. pseudonodorum* (*ToxA*, *Tox1*, *Tox3*), а также *S. trititicola*, который широко распространен на территории Краснодарского края (8) (см. табл. 1).

При заражении образцов пшеницы видом *Z. tritici* устойчивость проявили 15 селекционных линий (83 % от изученных) (см. табл. 1, 3). Три линии — 5/16-1, 5/16-5, 5/16-2 были охарактеризованы как умеренно восприимчивые (MS). У них степень поражения фитопатогеном не превышала 30 %.

Устойчивость к *P. nodorum* подтвердили 14 линий (78 % от изученных) (см. табл. 1, 3). Три линии — 1/16-5-1, 1/16-5-2, 5/16-2-1 проявили умеренную восприимчивость (MS). Растения линии 6/16-2-1 оказались поражены на 50 %, что позволило отнести ее в группу восприимчивых (S).

Пять линий, или 28 %, обладали устойчивостью (R) к *P. pseudonodorum* — 6/16-2-2, 12/16-4, 1/16-3, 5/16-2, 11/16-5. К *S. trititicola* три линии (3/16-5, 11/16-5, 17/16-1) проявили высокую устойчивость (RR), четыре линии (1/16-5-1, 1/16-5-2, 5/16-2, 10/16-1) — устойчивость (R) (всего 39 %).

По результатам лабораторных испытаний гибридов и сортов мягкой пшеницы устойчивость к *Z. tritici* подтвердили пять сортообразцов — 31228 (США), 347071 (Мексика), 31765 (СИММУТ), 3515 (Аргентина), Лютесценс 537 (Россия) (20 %).

Высокой устойчивостью (RR) к *P. nodorum* обладали пять гибридов — 31213, 55199 (США), 347071 (Мексика), 31765 (СИММУТ), 63325 (Франция) (20 %). Пять гибридов и один сорт были охарактеризованы как устойчивые (R) — 31228, 31306 (США), 31964 (СИММУТ), 34984 (Перу), 30579 (ICARDA), Биора (Россия) (44 % от изученных).

Одна гибридная линия 31765 (СИММУТ) подтвердила устойчивость к *P. pseudonodorum*. Две гибридные линии и два сорта проявили высокую устойчивость (RR) к *S. trititicola* — 63325 (Франция), 54208 (Россия), Лютесценс 537 (Россия), Эстивум 614 (Россия) (16 %); девять гибридов — устойчивость (R): 31213, 31228, 31306 (США) и др. (36 %).

Грибы *P. nodorum* и *P. pseudonodorum* известны способностью синтезировать некротрофные эффекторы (necrotrophic effectors, NEs), в том числе специфичные к хозяину токсины (host selective toxins, HSTs), которые функционируют как факторы патогенности (37). К настоящему времени клонированы три гена хозяина, включая *Tsn1* (35), *Snn1* (38) и *Snn3-D1* (39).

1. Интенсивность поражения (%) септориозом селекционного материала мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) ($M \pm SD$)

Название/селекционный номер по каталогу ФНЦ им. И.В. Мичурина (идентифицированные гены)	Полевая фитопатологическая оценка	Лабораторная оценка на изолированных листьях, %			
		<i>Zymoseptoria tritici</i>	<i>Parastagonospora nodorum</i> (ToxA, Tox1, Tox3, Tox267)	<i>Parastagonospora pseudonodorum</i> (ToxA, Tox1, Tox3)	<i>Septoria trititicola</i>
Селекционные линии (яровая пшеница)					
Среднерусского филиала ФНЦ им. И.В. Мичурина					
1/16-5-1 (<i>tsn1, snn1</i>)	7±5,3 (RR)	10±0,0 (RR)	30±0,0 (MS)	44±5,5 (S)	20±0,0 (R)
1/16-5-2 (<i>tsn1, snn1</i>)	5±0,0 (RR)	7±2,7 (RR)	26±5,5 (MS)	50±0,0 (S)	20±0,0 (R)
3/16-5 (<i>Tsn1, snn1</i>)	5±0,0 (RR)	4±1,1 (RR)	17±2,7 (R)	46±5,5 (S)	10±0,0 (RR)
3/16-20 (<i>tsn1, snn1</i>)	5±5,8 (RR)	12±2,7 (R)	16±2,2 (R)	22±4,5 (MS)	30±0,0 (MS)
5/16-2-1 (<i>Tsn1, Snn1</i>)	10±5,8 (RR)	16±2,2 (R)	22±4,5 (MS)	26±5,5 (MS)	40±0,0 (MS)
5/16-2-2 (<i>Tsn1, Snn1</i>)	10±5,8 (RR)	10±0,0 (RR)	10±0,0 (RR)	32±4,5 (MS)	40±0,0 (MS)
5/16-20 (<i>tsn1, snn1</i>)	7±5,8 (RR)	15±0,0 (R)	20±0,0 (R)	32±4,5 (MS)	34±5,5 (MS)
6/16-2-1 (<i>Tsn1, Snn1</i>)	3±5,8 (RR)	5±0,0 (RR)	50±0,0 (S)	30±0,0 (MS)	34±5,5 (MS)
6/16-2-2 (<i>Tsn1, Snn1</i>)	10±0,0 (RR)	13±2,7 (R)	15±0,0 (R)	15±0,0 (R)	22±4,5 (MS)
12/16-4 (<i>Tsn1, Snn1</i>)	8±2,9 (RR)	9±2,7 (RR)	16±2,2 (R)	12±4,4 (R)	23±6,7 (MS)
1/16-2 (<i>Tsn1, snn1</i>)	20±0,0 (R)	20±0,0 (R)	11±2,2 (RR)	30±0,0 (MS)	30±0,0 (MS)
1/16-3 (<i>tsn1, snn1</i>)	9±5,8 (RR)	15±0,0 (R)	17±2,7 (R)	20±0,0 (R)	30±0,0 (MS)
5/16-1 (<i>tsn1, snn1</i>)	20±17,3 (R)	26±5,5 (MS)	17±2,7 (R)	26±5,5 (MS)	30±0,0 (MS)
5/16-5 (<i>tsn1, Snn1</i>)	20±10,0 (R)	24±5,5 (MS)	17±2,7 (R)	50±0,0 (S)	22±4,5 (MS)
5/16-2 (<i>Tsn1, Snn1</i>)	8±7,3 (RR)	21±5,5 (MS)	10±0,0 (RR)	20±0,0 (R)	11±2,2 (R)
10/16-1 (<i>tsn1, Snn1</i>)	9±5,8 (RR)	11±2,2 (R)	10±0,0 (RR)	50±0,0 (S)	11±2,2 (R)
11/16-5 (<i>Tsn1, Snn1</i>)	11±7,3 (RR)	16±2,2 (R)	10±0,0 (RR)	20±0,0 (R)	9±2,2 (RR)
17/16-1 (<i>tsn1, Snn1</i>)	6±5,8 (RR)	6±2,2 (RR)	10±0,0 (RR)	22±4,5 (MS)	10±0,0 (RR)
Гибриды и сорта пшеницы отечественной и зарубежной селекции					
31213 (США) (яровая) (<i>Tsn1, Snn1</i>)	5±0,0 (RR)	22±4,5 (MS)	10±0,0 (RR)	30±0,0 (MS)	12±2,7 (R)
31228 (США) (яровая) (<i>tsn1, snn1</i>)	10±0,0 (RR)	20±0,0 (R)	20±0,0 (R)	30±0,0 (MS)	15±0,0 (R)
31306 (США) (яровая) (<i>Tsn1, Snn1</i>)	7±2,9 (RR)	30±0,0 (MS)	20±0,0 (R)	50±0,0 (S)	11±2,2 (R)
34950 (США) (яровая) (<i>tsn1, Snn1</i>)	20±5,8 (R)	30±0,0 (MS)	40±0,0 (MS)	30±0,0 (MS)	50±0,0 (S)

Продолжение таблицы 1

49851 (США) (озимая) (<i>Tsn1, snn1</i>)	17±5,8 (R)	40±0,0 (MS)	32±4,5 (MS)	50±0,0 (S)	30±0,0 (MS)
55196 (США) (озимая) (<i>tsn1, Snn1</i>)	13±5,8 (R)	50±0,0 (S)	50±0,0 (S)	50±0,0 (S)	50±0,0 (S)
51289 (США) (озимая) (<i>Tsn1, snn1</i>)	20±5,8 (R)	26±5,5 (MS)	26±5,5 (MS)	44±5,5 (S)	24±5,5 (MS)
51829 (США) (озимая) (<i>Tsn1, snn1</i>)	17±5,8 (R)	34±5,5 (MS)	24±5,5 (MS)	22±4,5 (MS)	12±4,5 (R)
55199 (США) (озимая) (<i>tsn1, snn1</i>)	20±0,0 (R)	24±5,5 (MS)	10±0,0 (RR)	50±0,0 (S)	12±4,5 (R)
30287 (Мексика) (яровая) (<i>tsn1, Snn1</i>)	8±2,9 (RR)	28±4,5 (MS)	30±0,0 (MS)	50±0,0 (S)	30±0,0 (MS)
32164 (Мексика) (яровая) (<i>Tsn1, snn1</i>)	17±11,6 (R)	44±5,5 (S)	40±0,0 (MS)	42±4,5 (S)	24±5,5 (MS)
31821 (Мексика) (яровая) (<i>tsn1, Snn1</i>)	8±2,9 (RR)	50±0,0 (S)	50±0,0 (S)	50±0,0 (S)	50±0,0 (S)
347071 (Мексика) (яровая) (<i>tsn1, Snn1</i>)	10±0,0 (RR)	18±2,7 (R)	10±0,0 (RR)	32±4,5 (MS)	34±5,5 (MS)
31765 (СИММУТ) (яровая) (<i>tsn1, Snn1</i>)	13±5,8 (R)	15±0,0 (R)	10±0,0 (RR)	20±0,0 (R)	20±0,0 (R)
31964 (СИММУТ) (яровая) (<i>tsn1, Snn1</i>)	10±0,0 (RR)	40±0,0 (MS)	15±0,0 (R)	32±4,5 (MS)	24±5,5 (MS)
33832 (СИММУТ) (яровая) (<i>Tsn1, Snn1</i>)	17±5,8 (R)	30±0,0 (MS)	30±0,0 (MS)	22±4,5 (MS)	30±0,0 (MS)
33402 (Бразилия) (яровая) (<i>tsn1, snn1</i>)	10±0,0 (RR)	30±0,0 (MS)	40±0,0 (MS)	46±5,5 (S)	16±5,5 (S)
3515 (Аргентина) (яровая) (<i>Tsn1, Snn1</i>)	13±5,8 (R)	17±2,7 (R)	30±0,0 (MS)	50±0,0 (S)	14±5,5 (R)
63325 (Франция) (озимая) (<i>tsn1, snn1</i>)	20±5,8 (R)	24±5,5 (MS)	10±0,0 (RR)	50±0,0 (S)	10±0,0 (RR)
34984 (Перу) (яровая) (<i>tsn1, snn1</i>)	15±5,8 (R)	30±0,0 (MS)	20±0,0 (R)	50±0,0 (S)	40±0,0 (MS)
30579 (ICARDA) (яровая) (<i>Tsn1, Snn1</i>)	13±5,8 (R)	50±0,0 (S)	12±4,5 (R)	50±0,0 (S)	11±2,2 (R)
Биора (Россия) (яровая) (<i>tsn1, Snn1</i>)	20±0,0 (R)	24±5,5 (MS)	14±5,5 (R)	50±0,0 (S)	15±0,0 (R)
Лютеценс 537 (Россия) (яровая) (<i>tsn1, Snn1</i>)	19±5,8 (R)	20±0,0 (R)	28±2,7 (MS)	44±5,5 (S)	11±2,2 (RR)
Эстивум 614 (Россия) (яровая) (<i>Tsn1, snn1</i>)	20±0,0 (R)	44±5,5 (S)	40±0,0 (MS)	34±5,5 (MS)	11±2,2 (RR)
54208 (Россия) (яровая) (<i>tsn1, snn1</i>)	17±5,8 (R)	44±5,5 (S)	30±0,0 (MS)	30±0,0 (MS)	10±0,0 (RR)

Примечание. Полевые испытания были проведены в 2021-2023 годах на стационарном участке Среднерусского филиала ФНЦ им. И.В. Мичурина (Тамбовский р-н Тамбовской обл.), лабораторные — в 2024 году во Всероссийском НИИ защиты растений (ВИЗР, г. Санкт-Петербург). RR — высокоустойчивые, R — устойчивые, MS — умеренно восприимчивые, S — восприимчивые.

2. Интенсивность поражения листовыми болезнями селекционного материала мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) ($M \pm SD$)

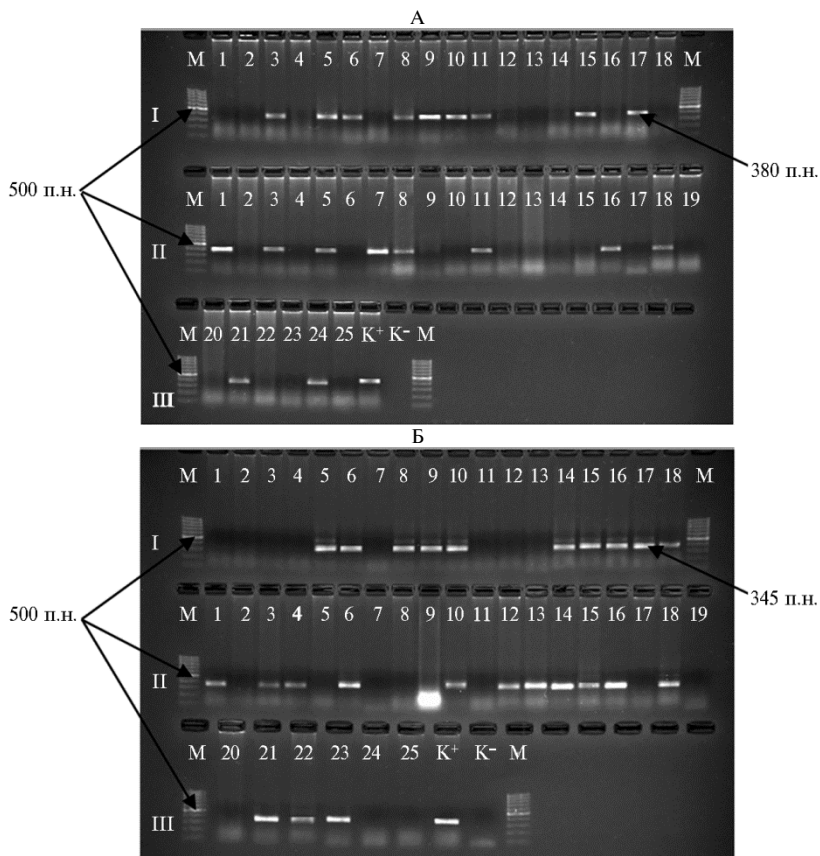
Название/селекционный номер по каталогу ФНЦ им. И.В. Мичурина	Полевая фитопатологическая оценка, %		Лабораторная фитопатологическая оценка, балл			
	<i>Puccinia triticina</i> (искусственный инфекционный фон)	<i>Pyrenophora tritici-repentis</i> (естественный инфекционный фон)	<i>Puccinia triticina</i>	<i>Puccinia graminis</i>	<i>Pyrenophora tritici-repentis</i>	<i>Bipolaris sorokiniana</i>
Селекционные линии (яровая пшеница)						
Среднерусского филиала ФНЦ им. И.В. Мичурина						
1/16-5-1	1±1,6 (R)	17±5,8 (R)	0 (R)	0 (R)	1/1 (R)	3 (MS)
1/16-5-2	3±0,0 (RR)	18±2,9 (R)	0 (R)	0 (R)	3/2 (S)	3 (MS)
3/16-5	20±17,3 (R)	5±0,0 (RR)	2 (MR)	1 (R)	2/2 (MR)	3 (MS)
3/16-20	2±5,8 (R)	17±5,8 (R)	0; (R)	0 (R)	2/1 (MR)	3 (MS)
5/16-2-1	4±2,9 (RR)	18±5,8 (R)	0 (R)	0 (R)	1/1 (R)	2 (MR)
5/16-2-2	2±2,9 (RR)	8±2,9 (RR)	0 (R)	0 (R)	1/1 (R)	2 (MR)
5/16-20	8±2,9 (RR)	19±5,8 (R)	1 (R)	1 (R)	1/1 (R)	3 (MS)
6/16-2-1	2±1,6 (RR)	23±5,8 (MS)	0 (R)	1 (R)	3/3 (S)	3 (MS)
6/16-2-2	11±5,8 (R)	17±5,8 (R)	1 (R)	0 (R)	1/1 (R)	2 (MR)
12/16-4	12±2,8 (R)	8±2,9 (RR)	1 (R)	1 (R)	1/1 (R)	2 (MR)
1/16-2	3±2,8 (RR)	17±5,8 (R)	0 (R)	1 (R)	2/2 (MR)	2 (MR)
1/16-3	1±0,0 (RR)	37±11,6 (MS)	0 (R)	1 (R)	3/3 (S)	3 (MS)
5/16-1	3±2,9 (RR)	20±0,0 (R)	0 (R)	0 (R)	2/2 (MR)	3 (MS)
5/16-5	8±2,9 (RR)	18±2,9 (R)	1 (R)	0; (R)	2/2 (MR)	3 (MS)
5/16-2	10±0,0 (RR)	17±2,9 (R)	1 (R)	0 (R)	2/2 (MR)	3 (MS)
10/16-1	2±1,6 (RR)	27±5,8 (MS)	0 (R)	1 (R)	2/3 (MS)	3 (MS)
11/16-5	17±5,8 (R)	10±0,0 (RR)	2 (MR)	0; (R)	2/2 (MR)	3 (MS)
17/16-1	14±1,5 (R)	27±5,8 (MS)	1 (R)	0 (R)	3/2 (S)	3 (MS)
Гибриды и сорта пшеницы отечественной и зарубежной селекции						
31213 (США) (яровая)	10±0,0 (RR)	17±5,8 (R)	2 (MR)	0; (R)	3/2 (S)	3 (MS)
31228 (США) (яровая)	10±0,0 (RR)	8±2,9 (RR)	1 (R)	0 (R)	2/2 (MR)	3 (MS)
31306 (США) (яровая)	8±2,9 (RR)	5±0,0 (RR)	3 (MS)	2 (MR)	3/4 (S)	3 (MS)
34950 (США) (яровая)	13±5,8 (R)	17±5,8 (R)	2 (MR)	1 (R)	2/3 (MS)	3 (MS)
49851 (США) (озимая)	7±2,9 (RR)	23±5,8 (MS)	2 (MR)	1 (R)	3/3 (S)	3 (MS)

Продолжение таблицы 2

55196 (США) (озимая)	8±2,9 (RR)	8±2,9 (RR)	3 (MS)	0; (R)	3/3 (S)	3 (MS)
51289 (США) (озимая)	8±2,9 (RR)	23±5,8 (MS)	2 (MR)	0 (R)	3/2 (S)	3 (MS)
51829 (США) (озимая)	17±11,6 (R)	12±5,8 (R)	2 (MR)	1 (R)	1/1 (R)	3 (MS)
55199 (США) (озимая)	20±5,8 (R)	17±5,8 (R)	2 (MR)	0 (R)	3/3 (S)	3 (MS)
30287 (Мексика) (яровая)	3±1,8 (RR)	23±2,9 (MS)	0 (R)	0 (R)	3/3 (S)	3 (MS)
32164 (Мексика) (яровая)	3±5,8 (RR)	17±5,8 (R)	0; (R)	0 (R)	2/2 (MR)	2 (MR)
31821 (Мексика) (яровая)	5±0,0 (RR)	37±11,6 (MS)	0 (R)	0 (R)	3/3 (S)	3 (MS)
347071 (Мексика) (яровая)	3±2,9 (RR)	20±0,0 (R)	0 (R)	1 (R)	3/3 (S)	2 (MR)
31765 (СИММУТ) (яровая)	8±2,9 (RR)	28±2,9 (MS)	2 (MR)	0 (R)	3/3 (S)	3 (MS)
31964 (СИММУТ) (яровая)	1±0,0 (RR)	7±2,9 (RR)	0 (R)	0 (R)	2/2 (MR)	3 (MS)
33832 (СИММУТ) (яровая)	15±4,6 (R)	17±5,8 (R)	1 (R)	0 (R)	2/2 (MR)	3 (MS)
33402 (Бразилия) (яровая)	3±2,0 (RR)	10±0,0 (RR)	0 (R)	0 (R)	2/2 (MR)	2 (MR)
3515 (Аргентина) (яровая)	3±1,6 (RR)	11±5,8 (R)	0 (R)	0 (R)	1/0 (R)	3 (MS)
63325 (Франция) (озимая)	20±7,3 (R)	20±5,8 (R)	3 (MS)	0 (R)	2/2 (MR)	3 (MS)
34984 (Перу) (яровая)	18±5,8 (RR)	13±5,8 (R)	1 (R)	1 (R)	2/2 (MR)	3 (MS)
30579 (ICARDA) (яровая)	19±10,0 (R)	20±0,0 (R)	2 (MR)	1 (R)	2/2 (MR)	3 (MS)
Биора (Россия) (яровая)	3±5,8 (RR)	27±5,8 (MS)	1 (R)	1 (R)	3/4 (S)	3 (MS)
Лютесценс 537 (Россия) (яровая)	3±0,0 (RR)	17±5,8 (R)	0 (R)	2 (MR)	3/3 (S)	3 (MS)
Эстивум 614 (Россия) (яровая)	17±11,6 (R)	20±0,0 (R)	1 (R)	1 (R)	3/3 (S)	3 (MS)
54208 (Россия) (яровая)	17±11,6 (R)	20±0,0 (R)	2 (MR)	2 (MR)	3/3 (S)	3 (MS)

Примечание. Полевые испытания были проведены в 2021–2023 годах на стационарном участке Среднерусского филиала ФНЦ им. И.В. Мичурина (Тамбовский р-н Тамбовской обл.), лабораторные исследования по оценке селекционного материала к бурой (*P. triticina*) и стеблевой (*P. graminis*) ржавчине — в 2024 году в ФАНЦ Юго-Востока (г. Саратов), лабораторные исследования по оценке селекционного материала к пиренофорозу (*P. tritici-repentis*) и темно-бурой пятнистости (*B. sorokiniana*) — в 2024 году во Всероссийском НИИ защиты растений (ВИЗР, г. Санкт-Петербург). RR — высокоустойчивые, R — устойчивые, MR — умеренно устойчивые, MS — умеренно восприимчивые, S — восприимчивые.

С помощью молекулярных маркеров Xfcr623 и Xfcr624 мы детектировали присутствие аллелей *Tsn1* и *Snn1*, контролирующих чувствительность к токсинам грибов *ToxA* и *Tox1* (см. табл. 1, рис.). Ранее было показано, что эти токсины, а также *Tox3* и *Tox267* характерны для популяций *P. nodorum*, *P. pseudonodorum* не только в Тамбовской области, но и в других регионах Российской Федерации (40-42).



Электрофореграммы продуктов амплификации, полученных с помощью праймеров Xfcr623F/Xfcr623R, специфичных для гена *Tsn1* (А), и Xfcr624F/Xfcr624R, специфичных для гена *Snn1* (Б), у сортообразцов мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.). I — селекционные линии Среднерусского филиала ФНЦ им. И.В. Мичурина: 1 — 1/16-5-1, 2 — 1/16-5-2, 3 — 3/16-5, 4 — 3/16-20, 5 — 5/16-2-1, 6 — 5/16-2-2, 7 — 5/16-20, 8 — 6/16-2-1, 9 — 6/16-2-2, 10 — 12/16-4, 11 — 1/16-2, 12 — 1/16-3, 13 — 5/16-1, 14 — 5/16-5, 15 — 5/16-2, 16 — 10/16-1, 17 — 11/16-5, 18 — 17/16-1; II и III — гибриды и сорта пшеницы отечественной и зарубежной селекции: 1 — 31213 (США), 2 — 31228 (США), 3 — 31306 (США), 4 — 34950 (США), 5 — 49851 (США), 6 — 55196 (США), 7 — 51289 (США), 8 — 51829 (США), 9 — 55199 (США), 10 — 30287 (Мексика), 11 — 32164 (Мексика), 12 — 31821 (Мексика), 13 — 347071 (Мексика), 14 — 31765 (СИММУТ), 15 — 31964 (СИММУТ), 16 — 33832 (СИММУТ), 17 — 33402 (Бразилия), 18 — 3515 (Аргентина), 19 — 63325 (Франция), 20 — 34984 (Перу), 21 — 30579 (ICARDA), 22 — Биора (Россия), 23 — Лютесценс 537 (Россия), 24 — Эстивум 614 (Россия), 25 — 54208 (Россия). Положительный контроль (K⁺) — сорт Glenlea (А) и сорт Мироновская 808 (Б), отрицательный контроль (K⁻) — в реакционную смесь добавляли H₂O. Размер диагностического фрагмента 380 п.н. (А) и 345 п.н. (Б). М — ДНК-маркер Step100 plus (ООО «Биолабмикс», Россия).

Грибы *P. tritici-repentis* и *B. sorokiniana*, как и *P. nodorum*, *P. pseudonodorum*, способны синтезировать NEs. Известно, что *P. nodorum* служит донором гена *ToxA* для *P. tritici-repentis* и для *B. sorokiniana*. Четыре вида грибов способны продуцировать общий токсин (37, 43).

У 19 из 43 сортообразцов пшеницы, находящихся в испытании, был выявлен фрагмент ожидаемого размера 380 п.н. (39) после амплификации

их ДНК с праймером Xfcp623 (44 % от изученных). Два сорта пшеницы (Биора, Лютесценс 537), 9 селекционных линий (1/16-5-1, 1/16-5-2, 3/16-20, 5/16-20, 1/16-3, 5/16-1, 5/16-5, 10/16-1, 17/16-1) и 13 гибридных линий — 31228, 34950, 55196, 55199 (США); 30287, 31821, 347071 (Мексика); 31765, 31964 (СИММУТ); 33402 (Бразилия); 63325 (Франция); 34984 (Перу); 54208 (Россия) несли рецессивный аллель *tsn1*, что свидетельствует о наличии генетической защиты от токсина ToxA четырех опасных фитопатогенов (см. табл. 1, рис.).

У 24 из 43 сортообразцов пшеницы был выявлен фрагмент ожидаемого размера 345 п.н. (40) после амплификации их ДНК с праймером Xfcp624 (56 % от изученных). Сорт Эстивум 614, 8 селекционных линий (1/16-5-1, 1/16-5-2, 3/16-5, 3/16-20, 5/16-20, 1/16-2, 1/16-3, 5/16-1) и 10 гибридных линий — 31228, 49851, 51289, 51829, 55199 (США); 32164 (Мексика); 33402 (Бразилия); 63325 (Франция); 34984 (Перу); 54208 (Россия) несли рецессивный аллель *snn1*. Следовательно, селекционный материал имел генетическую защиту от токсина Tox1 *P. nodorum* и *P. pseudonodorum* (см. табл. 1, рис.).

Одновременно два гена *tsn1* и *snn1*, предопределяющих защиту от двух токсинов ToxA и Tox1 опасных фитопатогенов, были идентифицированы в генотипах образцов 1/16-5-1, 1/16-5-2, 3/16-20, 5/16-20, 1/16-3, 5/16-1; 31228, 55199 (США); 33402 (Бразилия); 63325 (Франция); 34984 (Перу); 54208 (Россия).

Ранее доминантная восприимчивость была выявлена не только для систем *P. nodorum* (*P. pseudonodorum*, *P. tritici-repentis*, *B. sorokiniana*)—пшеница, но и для патогенов *Cochliobolus heterostrophus*, *Cochliobolus victoriae* и *Periconia circinata* (44). Необходимо изучать динамику распространения генов, отвечающих за производство некротрофных эффекторов в популяциях фитопатогенов, а также оценивать селекционный материал на наличие генов устойчивости к подобным метаболитам грибов. Эта информация может быть использована при селекции устойчивых сортов пшеницы и других культур, способных сопротивляться NEs и снижать риск развития болезней.

Результаты полевых испытаний отобранных селекционных линий, гибридов и сортов мягкой пшеницы на искусственном инфекционном фоне *P. tritricina* свидетельствовали о высокой устойчивости образцов к листовой ржавчине (табл. 2).

При искусственном заражении популяцией возбудителя бурой ржавчины (*P. tritricina*) в лабораторных условиях 95 % изученных образцов пшеницы продемонстрировали устойчивую реакцию, с баллом поражения 0, 1 или 2. Следовательно, для большинства исследованных сортообразцов устойчивость к этому патогену, выявленная на стадии проростков, была идентичной их полевой устойчивости.

Ю.В. Зеленева с соавт. (45) в 2013 году показали, что большинство селекционных линий Среднерусского филиала ФНЦ им. И.В. Мичурина несли ген *Lr19* в сочетании с малоэффективными генами *Lr10*, *Lr20* и *Lr26*. Также у некоторых селекционных линий пшеницы были выявлены гены *Lr9*, *Lr24*, *Lr34*, *Lr1*. На основании проведенных исследований можно предположить наличие эффективных генов устойчивости к *P. tritricina* в генотипах образцов, представленных в настоящей работе. В дальнейшем планируется провести молекулярный анализ для генетического обоснования устойчивости селекционных образцов к бурой ржавчине.

В результате лабораторной оценки все исследованные сортообразцы пшеницы (100 %) характеризовались устойчивостью (0, 1, 2 балла) к популяции возбудителя стеблевой ржавчины (*P. graminis*), распространенной в

Саратовской области (см. табл. 2). Можно предположить наличие у этих линий и сортов эффективных Sr-генов, обеспечивающих устойчивость к возбудителю стеблевой ржавчины.

По результатам полевых и лабораторных испытаний устойчивую реакцию к *P. tritici-repentis* проявили 13 селекционных линий (см. табл. 2, 3). Устойчивостью в стадии проростков к *B. sorokiniana* обладали пять селекционных (5/16-2-1, 5/16-2-2, 6/16-2-2, 12/16-4, 1/16-2) и три гибридные линии — 32164, 347071 (Мексика), 33402 (Бразилия) (см. табл. 2, 3).

3. Образцы мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.), проявившие комплексную устойчивость к возбудителям болезней по результатам полевых и лабораторных испытаний

Название/селекционный номер по каталогу ФНЦ им. И.В. Мичурина	Патоген, к которому устойчив образец
Селекционные линии (яровая пшеница) Среднерусского филиала ФНЦ им. И.В. Мичурина	
6/16-2-1	<i>Zymoseptoria tritici</i> , <i>Puccinia triticina</i> , <i>Puccinia graminis</i>
1/16-5-2	<i>Z. tritici</i> , <i>Septoria trititicola</i> , <i>P. triticina</i> , <i>P. graminis</i>
5/16-1; 5/16-5	<i>Parastagonospora nodorum</i> , <i>P. triticina</i> , <i>P. graminis</i> , <i>Pyrenophora tritici-repentis</i>
3/16-20; 5/16-20	<i>Z. tritici</i> , <i>P. nodorum</i> , <i>P. triticina</i> , <i>P. graminis</i> , <i>P. tritici-repentis</i>
1/16-3	<i>Z. tritici</i> , <i>P. nodorum</i> , <i>Parastagonospora pseudonodorum</i> , <i>P. triticina</i> , <i>P. graminis</i>
10/16-1; 17/16-1	<i>Z. tritici</i> , <i>P. nodorum</i> , <i>S. trititicola</i> , <i>P. triticina</i> , <i>P. graminis</i>
1/16-5-1	<i>Z. tritici</i> , <i>S. trititicola</i> , <i>P. triticina</i> , <i>P. graminis</i> , <i>P. tritici-repentis</i>
5/16-2-1	<i>Z. tritici</i> , <i>P. triticina</i> , <i>P. graminis</i> , <i>P. tritici-repentis</i> , <i>Bipolaris sorokiniana</i>
3/16-5	<i>Z. tritici</i> , <i>P. nodorum</i> , <i>S. trititicola</i> , <i>P. triticina</i> , <i>P. graminis</i> , <i>P. tritici-repentis</i>
5/16-2-2; 1/16-2	<i>Z. tritici</i> , <i>P. nodorum</i> , <i>P. triticina</i> , <i>P. graminis</i> , <i>P. tritici-repentis</i> , <i>B. sorokiniana</i>
5/16-2	<i>P. nodorum</i> , <i>P. pseudonodorum</i> , <i>S. trititicola</i> , <i>P. triticina</i> , <i>P. graminis</i> , <i>P. tritici-repentis</i>
6/16-2-2; 12/16-4	<i>Z. tritici</i> , <i>P. nodorum</i> , <i>P. pseudonodorum</i> , <i>P. triticina</i> , <i>P. graminis</i> , <i>P. tritici-repentis</i> , <i>B. sorokiniana</i>
11/16-5	<i>Z. tritici</i> , <i>P. nodorum</i> , <i>P. pseudonodorum</i> , <i>S. trititicola</i> , <i>P. triticina</i> , <i>P. graminis</i> , <i>P. tritici-repentis</i>
Гибриды и сорта пшеницы отечественной и зарубежной селекции	
55196 (США) (озимая)	<i>P. graminis</i>
51289 (США), 49851 (США) (озимая); 34950 (США), 30287 (Мексика), 31821 (Мексика) (яровая)	<i>P. triticina</i> , <i>P. graminis</i>
31306 (США) (яровая)	<i>P. nodorum</i> , <i>S. trititicola</i> , <i>P. graminis</i>
33832 (СИММУТ) (яровая)	<i>P. triticina</i> , <i>P. graminis</i> , <i>P. tritici-repentis</i>
Эстивум 614, 54208 (Россия) (яровая)	<i>S. trititicola</i> , <i>P. triticina</i> , <i>P. graminis</i>
Лютесценс 537 (Россия) (яровая)	<i>Z. tritici</i> , <i>S. trititicola</i> , <i>P. triticina</i> , <i>P. graminis</i> ,
31964 (СИММУТ), 34984 (Перу) (яровая)	<i>P. nodorum</i> , <i>P. triticina</i> , <i>P. graminis</i> , <i>P. tritici-repentis</i>
63325 (Франция) (озимая)	<i>P. nodorum</i> , <i>S. trititicola</i> , <i>P. graminis</i> , <i>P. tritici-repentis</i>
55199 (США) (озимая); 31213 (США), Биора (Россия) (яровая)	<i>P. nodorum</i> , <i>S. trititicola</i> , <i>P. triticina</i> , <i>P. graminis</i>
51829 (США) (озимая)	<i>S. trititicola</i> , <i>P. triticina</i> , <i>P. graminis</i> , <i>P. tritici-repentis</i>
33402 (Бразилия), 32164 (Мексика) (яровая)	<i>P. triticina</i> , <i>P. graminis</i> , <i>P. tritici-repentis</i> , <i>B. sorokiniana</i>
347071 (Мексика) (яровая)	<i>Z. tritici</i> , <i>P. nodorum</i> , <i>P. triticina</i> , <i>P. graminis</i> , <i>B. sorokiniana</i>
3515 (Аргентина) (яровая)	<i>Z. tritici</i> , <i>S. trititicola</i> , <i>P. triticina</i> , <i>P. graminis</i> , <i>P. tritici-repentis</i>
30579 (ICARDA) (яровая)	<i>P. nodorum</i> , <i>S. trititicola</i> , <i>P. triticina</i> , <i>P. graminis</i> , <i>P. tritici-repentis</i>
31228 (США) (яровая)	<i>Z. tritici</i> , <i>P. nodorum</i> , <i>S. trititicola</i> , <i>P. triticina</i> , <i>P. graminis</i> , <i>P. tritici-repentis</i>
31765 (СИММУТ) (яровая)	<i>Z. tritici</i> , <i>P. nodorum</i> , <i>P. pseudonodorum</i> , <i>S. trititicola</i> , <i>P. triticina</i> , <i>P. graminis</i>

В целом по результатам лабораторной оценки была установлена устойчивость селекционных линий и гибридов пшеницы к 7 возбудителям болезней. Причем многие образцы обладали комплексной устойчивостью к фитопатогенам (см. табл. 3).

Таким образом, завершены трехлетние испытания 18 селекционных линий, 22 гибридов и 3 сортов пшеницы, обладающих комплексной устойчивостью к опасным фитопатогенам. Полевые и лабораторные исследова-

ния показали, что ряд селекционных линий и гибридных форм обладали высокой устойчивостью к основным возбудителям септориозных пятнистостей, таких как *Zyzo-septoria tritici* (1/16-5-1, 1/16-5-2, 3/16-5 и др.), *Parastagonospora nodorum* (6/16-2-2, 12/16-4, 1/16-2 и др.), *Parastagonospora pseudonodorum* (6/16-2-2, 12/16-4, 1/16-3 и др.) и *Septoria triticolica* (3/16-5, 11/16-5, 17/16-1 и др.). Большинство изученных образцов (95-100 %) проявили высокую устойчивость к бурой и стеблевой ржавчине. Некоторые селекционные линии и гибриды характеризовались устойчивостью к возбудителю пиренофороза *Pyrenophora tritricina-repentis* (1/16-5-1, 3/16-5, 3/16-20 и др.). Некоторые обладали устойчивостью к возбудителю темно-бурой пятнистости (*Bipolaris sorokiniana*) (5/16-2-1, 5/16-2-2, 6/16-2-2 и др.). Особенно следует отметить образцы с устойчивостью сразу к нескольким опасным фитопатогенам. Например, селекционные линии 3/16-5, 5/16-2-2, 1/16-2, 5/16-2, 3/16-5, 5/16-2-2, 1/16-2 обладали устойчивостью к 6 изученным фитопатогенам, а линии 6/16-2-2, 12/16-4, 11/16-5 — одновременно к 7. В исследуемом селекционном материале пшеницы обнаружены гены устойчивости к двум важным токсинам фитопатогенов — ToxA и Tox1. Рецессивный аллель *tsn1*, обеспечивающий устойчивость к токсину ToxA, выявлен более чем у 20 образцов пшеницы, в частности у двух сортов Биора и Лютесценс 537, 9 селекционных линий (1/16-5-1, 1/16-5-2, 3/16-20, 5/16-20, 1/16-3, 5/16-1, 5/16-5, 10/16-1, 17/16-1) и 13 гибридных линий — 31228, 34950, 55196, 55199 (США); 30287, 31821, 347071 (Мексика); 31765, 31964 (СИММУТ); 33402 (Бразилия); 63325 (Франция); 34984 (Перу); 54208 (Россия). Рецессивный аллель *snn1*, обеспечивающий устойчивость к токсину Tox1, несли сорт Эстивум 614, 8 селекционных линий (1/16-5-1, 1/16-5-2, 3/16-5, 3/16-20, 5/16-20, 1/16-2, 1/16-3, 5/16-1) и 10 гибридных линий — 31228, 49851, 51289, 51829, 55199 (США); 32164 (Мексика); 33402 (Бразилия); 63325 (Франция); 34984 (Перу); 54208 (Россия). Некоторые линии и гибриды, в частности 1/16-5-1, 1/16-5-2, 3/16-20, 5/16-20, 1/16-3, 5/16-1 (Среднерусский филиал ФНЦ им. И.В. Мичурина), 31228, 55199 (США), 33402 (Бразилия), 63325 (Франция), 34984 (Перу), 54208 (Россия), имели оба гена *tsn1* и *snn1*, определяющих комплексную защиту от двух токсинов: В целом выявлены ценные источники и доноры устойчивости мягкой пшеницы к комплексу экономически значимых грибных болезней, что имеет большое значение для селекции пшеницы на иммунитет.

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

¹ФНЦ им. И.В. Мичурина, Среднерусский филиал,
392553 Россия, Тамбовская обл., Тамбовский р-н, пос. Новая Жизнь,
ул. Молодежная, 1А,
e-mail: sudnikova47@mail.ru, tmbnsnifs@mail.ru;

²ФГБНУ Всероссийский НИИ защиты растений,
196608 Россия, г. Санкт-Петербург—Пушкин, ш. Подбельского, 3,
e-mail: zeleneva@mail.ru ☒, nadyakov@mail.ru;

³ФГБНУ Федеральный аграрный научный центр

Юго-Востока,
410010 Россия, г. Саратов, ул. Тулайкова, 7,
e-mail: baukenowaea@mail.ru

Поступила в редакцию

8 июля 2024 года

Принята к публикации

8 августа 2024 года

Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology], 2025, V. 60, № 1, pp. 3-20

NEW SOURCES AND DONORS WITH HIGH POTENTIAL FOR COMPLEX RESISTANCE TO ESPECIALLY DANGEROUS DISEASES FOR WHEAT BREEDING

V.P. Sudnikova¹, Yu.V. Zeleneva² ☒, I.V. Gusev¹, E.A. Konkova³, N.M. Kovalenko²

¹Michurin Federal Science Center, Middle-Russian Branch, 1A, ul. Molodezhnaya, pos. Novaya Zhizn', Tambov District, Tambov Province, 392553 Russia, e-mail sudnikova47@mail.ru, tmbnsnifs@mail.ru;

²All-Russian Research Institute of Plant Protection, 3, sh. Podbel'skogo, St. Petersburg, 196608 Russia, e-mail zelenewa@mail.ru (✉ corresponding author), nadyakov@mail.ru;

³Federal Center of Agriculture Research of the South-East Region, 7, Tulaikov Street, Saratov, 410010 Russia, e-mail baukenowaea@mail.ru

ORCID:

Sudnikova V.P. orcid.org/0000-0001-5367-1340

Konkova E.A. orcid.org/0000-0001-8607-2301

Zeleneva Yu.V. orcid.org/0000-0001-9716-288X

Kovalenko N.M. orcid.org/0000-0001-9577-8816

Gusev I.V. orcid.org/0000-0003-1063-4739

The authors declare no conflict of interests

Acknowledgements:

The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

Supported financially by the Russian Science Foundation, Project No. 19-76-30005

Final revision received July 08, 2024

doi: 10.15389/agrobiology.2025.1.3eng

Accepted August 08, 2024

Abstract

The development and introduction into production of new wheat varieties with complex resistance to diseases is an urgent task of modern breeding. This work is the first to identify samples resistant to the main pathogens of septoria blotch, tan spot, spot blotch, leaf and stem rust during comprehensive field and laboratory evaluations of 18 spring soft wheat breeding lines originated at the Central Russian branch of Michurin Federal Scientific Center, and 25 hybrids and varieties of soft wheat of domestic and foreign breeding. Using molecular markers, a recessive allele *tsn1*, providing resistance to the ToxA toxin, was detected in more than 20 wheat samples. Samples carrying the recessive allele *snn1*, providing resistance to the Tox1 toxin, were identified. The work objective was an immunological assessment of soft wheat breeding material resistance to leaf-stem diseases and identification of genes for resistance to phytopathogen toxins. Immunological tests of soft wheat (*Triticum aestivum* L.) samples were carried out in 2021–2023 at a stationary site of the Michurin Central Russian branch of the Federal Scientific Center located in the north-eastern part of the Central Black Earth Region (Tambov District, Tambov Province). The material for immunological studies in infectious nurseries were 18 breeding lines of spring soft wheat from the Central Russian branch of the Michurin Federal Scientific Center 1/16-5-1, 1/16-5-2, 3/16-5, 3/16-20, 5/16-2-1, 5/16-2-2, 5/16-20, 6/16-2-1, 6/16-2-2, 12/16-4, 1/16-2, 1/16-3, 5/16-1, 5/16-5, 5/16-2, 10/16-1, 11/16-5, 17/16-1 and 25 hybrids and varieties of soft wheat of domestic and foreign selection 31213 (USA), 31228 (USA), 31306 (USA), 34950 (USA), 49851 (USA), 55196 (USA), 51289 (USA), 51829 (USA), 55199 (USA), 30287 (Mexico), 32164 (Mexico), 31821 (Mexico), 347071 (Mexico), 31765 (CIMMYT), 31964 (CIMMYT), 33832 (CIMMYT), 33402 (Brazil), 3515 (Argentina), 63325 (France), 34984 (Peru), 30579 (ICARDA), Biora (Russia), Lutescens 537 (Russia), Estivum 614 (Russia), 54208 (Russia) (the work provides sample numbers from the catalog of the Michurin Federal Scientific Center). To evaluate wheat samples with septoria tritici blotch (*Zymoseptoria tritici*, *Parastagonospora nodorum*, *P. pseudonodorum*) and leaf rust (*Puccinia triticina*) pathogens, an artificial infection load was created in field conditions. Plant damage by the tan spot (yellow leaf spot, *Pyrenophora tritici-repentis*) was evaluated under natural infection. Laboratory evaluation with artificial infection load of leaf and stem rust (*P. triticina*, *P. graminis*) pathogens was performed 8–10 days after inoculation. For laboratory evaluation of resistance/susceptibility to spot blotch, a spore mixture of fungal isolates from the collection of the All-Russian Research Institute of Plant Protection (St. Petersburg–Pushkin) was used as an inoculum (*Z. tritici*, *P. nodorum*, *P. pseudonodorum*, *Septoria triticolica*). In addition, in lab tests, the leaves of collection wheat samples were infected with isolates of *P. tritici-repentis* (ToxA) and *B. sorokiniana*. The inoculum of each fungal species contained a mixture of several isolates obtained in 2022 from the VIZR collection. The *P. tritici-repentis* material was collected in the Saratov Province, *B. sorokiniana* in the Leningrad Province. Genomic DNA was isolated from the leaves of 5-day-old wheat seedlings using the standard CTAB/chloroform method. After quantitative assessment, DNA concentration was normalized to 30 ng/μl for PCR. Wheat samples were examined for the presence of *Tsn1/tsn1*, *Snn1/snn1* genes. A number of breeding lines and hybrid forms had high resistance to the main spot blotch pathogens *Z. tritici* (1/16-5-1, 1/16-5-2, 3/16-5, etc.), *P. nodorum* (6/16-2-2, 12/16-4, 1/16-2, etc.), *P. pseudonodorum* (6/16-2-2, 12/16-4, 1/16-3, etc.) and *S. triticolica* (3/16-5, 11/16-5, 17/16-1, etc.). In field and laboratory tests most of the studied samples (95–100 %) showed high resistance to leaf and stem rust. A number of breeding lines and hybrids were resistant to the causative agent of tan spot (*P. tritici-repentis*) (1/16-5-1, 3/16-5, 3/16-20, etc.). Some lines and hybrids were resistant to the causative agent of spot blotch (*B. sorokiniana*) (5/16-2-1, 5/16-2-2, 6/16-2-2, etc.). In the studied wheat breeding material, genes for resistance to two important toxins of phytopathogens *ToxA* and *Tox1* were identified. The recessive allele *tsn1*, providing resistance to the *ToxA* toxin, was identified in more than 20 wheat samples. These are two varieties (Biora, Lutescens 537), 9 selection lines (1/16-5-1, 1/16-5-2, 3/16-20, 5/16-20, 1/16-3, 5/16-1, 5/16-5, 10/16-1, 17/16-1) and 13 hybrid lines 31228, 34950, 55196, 55199 (USA); 30287, 31821, 347071 (Mexico); 31765, 31964 (CIMMYT); 33402 (Brazil); 63325 (France); 34984 (Peru); 54208 (Russia). Other samples carried the recessive *snn1* allele providing resistance to the *Tox1* toxin, namely the Estivum 614 variety, 8 selection lines (1/16-5-1,

1/16-5-2, 3/16-5, 3/16-20, 5/16-20, 1/16-2, 1/16-3, 5/16-1) and 10 hybrid lines 31228, 49851, 51289, 51829, 55199 (USA); 32164 (Mexico); 33402 (Brazil); 63325 (France); 34984 (Peru); 54208 (Russia). Lines and hybrids 1/16-5-1, 1/16-5-2, 3/16-20, 5/16-20, 1/16-3, 5/16-1 (Central Russian Branch of the Michurin Federal Scientific Center); 31228, 55199 (USA); 33402 (Brazil); 63325 (France); 34984 (Peru); 54208 (Russia) beared both *tsn1* and *snn1* genes, providing complex protection against two toxins.

Keywords: *Triticum aestivum* L., wheat, brown rust, selection, immunity, stem rust, spot blotch, pyrenophorosis, dark brown spot, *Tsn1*, *Snn1*, PCR.

REFERENCES

1. Kokhmetova A.M., Atishova M.N., Kumarbayeva M.T., Leonova I.N. Phytopathological screening and molecular marker analysis of wheat germplasm from Kazakhstan and CIMMYT for resistance to tan spot. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii*, 2019, 23(7): 879-886 (doi: 10.18699/VJ19.562).
2. Zhelezova S.V., Pakholkova E.V., Veller V.E., Voronov M.A., Stepanova E.V., Zhelezova A.D., Sonyushkin A.V., Zhuk T.S., Glinushkin A.P. Hyperspectral non-imaging measurements and perceptron neural network for pre-harvesting assessment of damage degree caused by Septoria/Stagonospora blotch diseases of wheat. *Agronomy*, 2023, 13(4): 1045 (doi: 10.3390/agronomy13041045).
3. Plotnikova L., Sagendykova A., Pozherukova V. The use of genetic material of tall wheatgrass to protect common wheat from Septoria blotch in Western Siberia. *Agriculture*, 2023, 13(1): 203 (doi: 10.3390/agriculture13010203).
4. Kumarbayeva M., Kokhmetova A., Kovalenko N., Atishova M., Keishilov Z., Aitymbetova K., Characterization of *Pyrenophora tritici-repentis* (tan spot of wheat) races in Kazakhstan. *Phytopathol. Mediterr.*, 2022, 61(2): 243-257 (doi: 10.36253/phyto-13178).
5. Mironenko N.V., Kovalenko N.M., Baranova O.A., Mitrofanova O.P. *Trudy po prikladnoy botanike, genetike i seleksii*, 2023, 184(4): 205-214 (doi 10.30901/2227-8834-2023-4-205-214) (in Russ.).
6. Kokhmetova A., Rathan N.D., Sehgal D., Malysheva A., Kumarbayeva M., Nurzhuma M., Bolatbekova A., Krishnappa G., Gulyaeva E., Kokhmetova A., Keishilov Z., Bakhytuly K. QTL mapping for seedling and adult plant resistance to stripe and leaf rust in two winter wheat populations. *Frontiers in Genetics*, 2023, 14: 1265859 (doi: 10.3389/fgene.2023.1265859).
7. Kokhmetova A., Bolatbekova A., Zeleneva Y., Malysheva A., Bastaubayeva S., Bakhytuly K., Durbayev Y., Tsygankov V. Identification of wheat *Septoria tritici* resistance genes in wheat germplasm using molecular markers. *Plants*, 2024, 13(8): 1113 (doi: 10.3390/plants13081113).
8. Pakholkova E.V., Sal'nikova N.N. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK*, 2024, 38(2): 16-22 (in Russ.).
9. Kovalenko N.M., Zeleneva Yu.V., Sudnikova V.P. Characterization of *Pyrenophora tritici-repentis*, *Parastagonospora nodorum*, and *Parastagonospora pseudonodorum* in the Tambov Oblast for the presence of effector genes. *Russian Agricultural Sciences*, 2023, 49(3): 285-291 (doi: 10.3103/S1068367423030114).
10. Kremneva O.Yu., Danilov R.Yu., Sereda I.I., Tutubalina O.V., Pachkin A.A., Zimin M.V. Spectral characteristics of winter wheat varieties depending on the development degree of *Pyrenophora tritici-repentis*. *Precision Agriculture*, 2023, 24(3): 830-852 (doi: 10.1007/s11119-022-09976-2).
11. Gavrilova O.P., Gagkaeva T.Yu., Orina A.S., Gogina N.N. *Mikologiya i fitopatologiya*, 2022, 56(3): 194-206 (in Russ.).
12. Gvozdeva M.S., Volkova G.V. *Yug Rossii: ekologiya, razvitie*, 2023, 18(2): 140-151 (doi: 10.18470/1992-1098-2023-2-140-151) (in Russ.).
13. Gul'tyaeva E.I., Shaydayuk E.L., Veselova V.V., Smirnova R.E., Zuev E.V., Khakimova A.G., Mitrofanova O.P. *Trudy po prikladnoy botanike, genetike i seleksii*, 2022, 183(4): 208-218 (doi: 10.30901/2227-8834-2022-4-208-218) (in Russ.).
14. Sibikeev S.N., Kon'kova E.A., Salmova M.F. *Agrarnyy nauchnyy zhurnal*, 2020, 9: 40-44 (doi: 10.28983/asj.y2020i9pp40-44) (in Russ.).
15. Volkova G., Kudina O., Vaganova O., Agapova V. Effectiveness of leaf rust resistance genes in the adult and juvenile stages in Southern Russia in 2011-2020. *Plants*, 2022, 11(6): 793 (doi: 10.3390/plants11060793).
16. Khudokormova Zh.N., Ablova I.B., Bepalova L.A., Tarkhov A.S., Boldakov D.M., Lymar' A.A. *Trudy Kubanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2022, 102: 216-221 (in Russ.).
17. Baranova O., Solyanikova V., Kyrova E., Kon'kova E., Gaponov S., Sergeev V., Shevchenko S., Mal'chikov P., Dolzhenko D., Bepalova L., Ablova I., Tarhov A., Vasilova N., Askhadullin D., Askhadullin D., Sibikeev S. 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).
18. Kon'kova E.A. *Agrarnyy nauchnyy zhurnal*, 2021, 8: 23-27 (doi: 10.28983/asj.y2021i8pp23-27) (in Russ.).

- Russ.).
19. Zhang Y., Wu X., Wang W., Xu Y., Sun H., Cao Y., Li T., Karimi-Jashni M. Virulence characteristics of *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* and its genetic diversity by EST-SSR analyses. *PeerJ*, 2022, 10: e14118 (doi: 10.7717/peerj.14118).
 20. Syukov V.V., Porot'kin S.E. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i selektsii*, 2014, 18(3): 517-522 (in Russ.).
 21. Druzhin A.E., Krupnov V.A., Golubeva T.D., Kalintseva T.V. Intraracial structure and variability in virulence to *Ustilago tritici*. *Annual Wheat Newsletter*, 2005, 51: 104.
 22. Zeleneva Yu.V., Sudnikova V.P., Bokunova L.V., Gusev I.V. *Materialy IV Natsional'noy nauchno-prakticheskoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem «Aktual'nye nauchno-tekhnicheskie sredstva i sel'skokhozyaystvennyye problemy»* [Proc. IV National Conf. «Current scientific and technical means and agricultural problems»]. Kemerovo, 2020: 108-113 (in Russ.).
 23. Gurjar M.S., Kumar T.P.J., Shakouka M.A., Saharan M.S., Rawat L., Aggarwal R. Draft genome sequencing of *Tilletia caries* inciting common bunt of wheat provides pathogenicity-related genes. *Frontiers Microbiology*, 2023, 14: 1283613 (doi: 10.3389/fmicb.2023.1283613).
 24. Askhadullin D.F., Askhadullin D.F., Vasilova N.Z., Zuev E.V., Bagavieva E.Z., Tazutdinova M.R., Khusainova I.I. *Zernovoe khozyaystvo Rossii*, 2022, 14(2): 83-88 (doi: 10.31367/2079-8725-2022-80-2-83-88) (in Russ.).
 25. Chekmarev V.V. *Zashchita i karantin rasteniy*, 2012, 8: 27-28 (in Russ.).
 26. *Metodika gosudarstvennogo sortoispytaniya sel'skokhozyaystvennykh kul'tur. Vypusk pervyy* [Methodology of state testing of agricultural crops varieties. First edition]. Moscow, 2019: 329 (in Russ.).
 27. Kolomiets T.M., Pakholkova E.V., Dubovaya L.P. *Otbor iskhodnogo materiala dlya sozdaniya sortov pshenitsy s dlitel'noy ustoychivost'yu k septoriozu* [Selection of source material for the creation of wheat varieties with long-term resistance to septoria]. Moscow, 2017: 56 (in Russ.).
 28. Peterson R.F., Campbell A.B., Hannah A.E. A diagrammatic scale for estimating rust intensity on leaves and stems of cereals. *Canadian Journal of Research*, 1948, 26(5): 496-500 (doi: 10.1139/cjr48c-033) (in Russ.).
 29. Mikhaylova L.A., Gul'tyaeva E.I., Mironenko N.V. V knige: *Sbornik metodicheskikh rekomendatsiy po zashchite rasteniy* [In: Collection of methodological recommendations on plant protection]. St. Petersburg, 1998: 105-126.
 30. Mains E.B., Jackson H.S. Physiologic specialization in the leaf rust of wheat *Puccinia triticina* Erikss. *Phytopathology*, 1926, 16: 89-120.
 31. Stakman E.C., Stewart D.M., Loegering W.Q. Identification of physiologic races of *Puccinia graminis* var. *tritici*. United States Department of Agriculture. *Agricultural Research Service*, 1962, 617: 53.
 32. Mikhaylova L.A., Mironenko N.V., Kovalenko N.M. *Zheltaya pyatnistost' pshenitsy. Metodicheskie ukazaniya po izucheniyu vozбудitel'ya zheltoy pyatnistosti Pyrenophora tritici-repentis i ustoychivosti sortov* [Yellow spot of wheat. Guidelines for studying the causative agent of yellow spot *Pyrenophora tritici-repentis* and resistance of varieties]. St. Petersburg, 2012: 64 (in Russ.).
 33. Smurova S.G. *Novye istochniki i donory ustoychivosti pshenitsy k Cochliobolus sativus Drechs. ex Dastur. Kandidatskaya dissertatsiya* [New sources and donors of wheat resistance to *Cochliobolus sativus* Drechs. ex Dastur. PhD Thesis]. St. Petersburg, 2008: 236 (in Russ.).
 34. Doyle J.J., Doyle J.L. Isolation of plant DNA from fresh tissue. *Focus*, 1990, 12(1): 13-15.
 35. Faris J.D., Zhang Z., Lu H.J., Lu S.W., Reddy L., Cloutier S., Fellers J.P., Meinhardt S.W., Rasmussen J.B., Xu S.S., Oliver R.P., Simons K.J., Friesen T.L. A unique wheat disease resistance-like gene governs effector-triggered susceptibility to necrotrophic pathogens. *PNAS*, 2010, 107(30): 13544-13549 (doi: 10.1073/pnas.1004090107).
 36. Bertucci M., Brown-Guedira G., Murphy J.P., Cowger C. Genes conferring sensitivity to *Stagonospora nodorum* necrotrophic effectors in *Stagonospora nodorum* blotch-susceptible U.S. wheat cultivars. *Plant Disease*, 2014, 98(6): 746-753 (doi: 10.1094/PDIS-08-13-0820-RE).
 37. Ciuffetti L.M., Tuori R.P., Gaventa J.M. A single gene encodes a selective toxin causal to the development of tan spot of wheat. *The Plant Cell*, 1997, 9(2): 135-144 (doi: 10.1105/tpc.9.2.135).
 38. Shi G., Zhang Z., Friesen T.L., Raats D., Fahima T., Brueggeman R.S., Lu S., Trick H.N., Liu Z., Chao W., Frenkel Z., Xu S.S., Rasmussen J.B., Faris J.D. The hijacking of a receptor kinase-driven pathway by a wheat fungal pathogen leads to disease. *Science Advances*, 2016, 2(10): e1600822 (doi: 10.1126/sciadv.1600822).
 39. Zhang Z., Friesen T.L., Xu S.S., Shi G., Liu Z., Rasmussen J.B., Faris J.D. Two putatively homoeologous wheat genes mediate recognition of SnTox3 to confer effector-triggered susceptibility to *Stagonospora nodorum*. *The Plant Journal*, 2011, 65(1): 27-38 (doi: 10.1111/j.1365-313X.2010.04407.x).
 40. Zeleneva Yu.V., Konkova E.A. Soft wheat cultivars grown in the Saratov region and their resistance to Septoria blotch. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*, 2023, 27(6): 582-590 (doi: 10.18699/VJGB-23-70).
 41. Zeleneva Y.V., Sudnikova V.P., Gusev I.V., Baranova O.A. Identification of effector genes of *Parastagonospora nodorum*, *P. pseudonodorum* in Tambov populations and sensitivity genes to NEs in varieties and hybrid lines of spring soft wheat. *Ecological Genetics*, 2024, 22(2): 139-150 (doi: 10.17816/ecogen627323).

42. Nuzhnaya T., Veselova S., Burkhanova G., Rummyantsev S., Shoeva O., Shein M., Maksimov I. Novel sources of resistance to *Stagonospora nodorum* and role of effector-susceptibility gene interactions in wheat of Russian breeding. *Int. J. Plant Biol.*, 2023, 14(2): 377-396 (doi: 10.3390/ijpb14020031).
43. Friesen T.L., Holmes D.J., Bowden R.L., Faris J.D. *ToxA* is present in the U.S. *Bipolaris sorokiniana* population and is a significant virulence factor on wheat harboring *Tsn1*. *Plant Disease*, 2018, 102(12): 2446-2452 (doi: 10.1094/PDIS-03-18-0521-RE).
44. Navathe S., Yadav P.S., Chand R., Mishra V.K., Vasistha N.K., Meher P.K., Joshi A.K., Gupta P.K. *ToxA-Tsn1* interaction for spot blotch susceptibility in Indian wheat: an example of inverse gene-for-gene relationship. *Plant Disease*, 2020, 104(1): 71-81 (doi: 10.1094/PDIS-05-19-1066-RE).
45. Zeleneva Yu.V., Gul'tyaeva E.I., Plakhotnik V.V. *Vestnik zashchity rasteniy*, 2013, 3: 34-39 (in Russ.).