

ОЦЕНКА ПОЛЕВОЙ УСТОЙЧИВОСТИ И ИДЕНТИФИКАЦИЯ НЕКОТОРЫХ Lr-ГЕНОВ У ОБРАЗЦОВ ЯРОВОЙ ТРИТИКАЛЕ

И.В. ГРУЗДЕВ^{1,2}, П.Ю. КРУПИН^{1,2}, Л.С. БОЛЬШАКОВА¹,
М.Г. ДИВАШУК^{1,2}, А.А. СОЛОВЬЕВ^{1,3}

(¹ Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии;
² РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева;
³ Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук)

Приведены результаты изучения полевой устойчивости 206 образцов яровой тритикале к возбудителю бурой ржавчины в условиях естественного инфекционного фона московской популяции патогена в 2012–2015 гг., а также результаты идентификации у этих образцов некоторых Lr-генов.

Показан высокий уровень полевой устойчивости яровой тритикале к бурой ржавчине. В условиях вегетационного периода 2012 г. у 34 образцов из числа изученных отсутствовали симптомы бурой ржавчины, в 2013 г. таких образцов было 15. В полевых условиях 2014 и 2015 гг. поражение бурой ржавчиной изученных образцов яровой тритикале визуально не проявлялось.

При помощи ПЦР-маркеров у 176 образцов из числа изученных проведена идентификация некоторых эффективных Lr-генов. В ходе идентификации у 24 образцов яровой тритикале амплифицирован фрагмент, совпадающий по размеру с фрагментом, амплифицированным у почти изогенной линии пшеницы сорта Thatcher, несущей ген Lr19, еще 14 были гетерогенны по гену Lr19. У 15 образцов амплифицирован фрагмент, совпадающий по размеру с фрагментом у почти изогенной линии пшеницы сорта Thatcher, несущей ген Lr25. Маркеры генов Lr9, Lr12, Lr24, Lr28, Lr29, Lr25, L47 у изученных образцов идентифицировано не было.

При сопоставлении результатов оценки полевой устойчивости и ПЦР-анализа установлено, что наличие в геномах изученных образцов, идентифицированных при помощи ДНК-маркеров генов Lr19 и Lr25, не оказывает существенного влияния на полевую устойчивость образцов в условиях исследования.

В ходе работы показан высокий потенциал яровой тритикале по полевой устойчивости к возбудителю бурой ржавчины, выделен перспективный исходный материал. В частности, образцы яровой тритикале к-1200, к-1715, к-1716, PI495820, PI520484, Памяти Мережко, ПРАГ 554/1, Соловей харьковский показали устойчивость к бурой ржавчине на протяжении четырех лет исследования и могут быть рекомендованы для использования в селекции на высокий уровень полевой устойчивости к бурой ржавчине в центральных районах Нечерноземной зоны. Между тем в ходе работы установлено незначительное разнообразие изученных образцов яровой тритикале по эффективным генам устойчивости к возбудителю бурой ржавчины и обоснована необходимость изучения генетики устойчивости, а также интрогрессии Lr-генов в геном тритикале.

Ключевые слова: селекция, яровая тритикале, бурая ржавчина, устойчивость, Lr-гены, ПЦР-маркеры.

Введение

Тритикале (*×Triticosecale* Wittmack) является синтетическим видом семейства Мятликовые (*Poaceae*), полученным человеком от скрещивания видов пшеницы (*Triticum ssp.*) и ржи (*Secale ssp.*). Последние достижения отечественной и зарубежной селекции ставят тритикале в ряд наиболее востребованных зерновых культур [5, 10]. Большинство современных сортов тритикале являются гексаплоидными и имеют генную формулу AABBRR [33].

Тритикале обладает высоким потенциалом урожайности, а также повышенной устойчивостью к биотическим и абиотическим факторам окружающей среды [22, 30, 31].

Зерно тритикале имеет повышенное содержание незаменимых аминокислот, в первую очередь – лизина, что делает его более ценным, чем зерно пшеницы [35, 42].

До недавнего времени тритикале практически не поражалась болезнями и вредителями. Однако по мере внедрения тритикале в широкое производство многие возбудители болезней зерновых культур – таких, как бурая ржавчина, мучнистая роса и корневые гнили, приспособились к паразитированию на этой культуре. Несмотря на то, что тритикале в целом остается более устойчивой, чем пшеница [4, 14], в настоящее время проблема восприимчивости тритикале к заболеваниям приобретает все большую актуальность [1].

Бурая ржавчина является одним из наиболее опасных заболеваний пшеницы [1, 13], что предполагает высокий потенциал вредоносности и для тритикале. Известно, что тритикале поражается возбудителем бурой ржавчины пшеницы *Puccinia triticina* Erikss [15, 38].

Возделывание устойчивых сортов – один из наиболее эффективных способов защиты посевов сельскохозяйственных культур. Для направленной селекционной работы по созданию устойчивых сортов необходимы знания о генетике устойчивости растений, надежные методики отбора и ежегодный фитосанитарный мониторинг [9, 17].

Тритикале, являясь аллополиплоидом, сочетает в себе гены устойчивости к бурой ржавчине пшеницы и ржи и, следовательно, потенциально обладает большим разнообразием ответных и защитных реакций. На сегодняшний день известно около 80 *Lr*-генов устойчивости к бурой ржавчине [7, 32, 36]. Молекулярные маркеры разработаны только для половины из них, а применение в селекционных программах показано лишь на небольшом числе *Lr*-генов. Более того, у пшеницы часть *Lr*-генов к настоящему времени утратила свою эффективность [3, 16]. Отсутствие у гексаплоидной тритикале D-генома также затрудняет использование ряда *Lr*-генов в селекционном процессе этой культуры.

Исследования показали, что тритикале обладает значительным разнообразием по устойчивости к бурой ржавчине [6, 15, 18, 19]. Интрогрессия и комбинирование эффективных *Lr*-генов разного видового происхождения и разных механизмов устойчивости позволяют создать сорта тритикале, обладающие длительной устойчивостью к бурой ржавчине. Донорами устойчивости тритикале и пшеницы к бурой ржавчине могут выступать близкородственные виды – такие, как *Triticum speltoides*, *Agropyron elongatum*, *Triticum monococcum*, *Aegilops tauschii* [29, 40].

В связи с вышеизложенным для интенсификации селекционного процесса по созданию высокопродуктивных и устойчивых к бурой ржавчине сортов яровой тритикале необходима оценка обширного исходного материала, а также определение набора эффективных генов устойчивости к бурой ржавчине у тритикале.

Материал и методика исследования

Работа выполнена в 2011–2015 гг. в РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева на базе научно-образовательного Центра молекулярной биотехнологии, кафедры генетики, биотехнологии, селекции и семеноводства и Полевой опытной станции и селекционной станции имени П.И. Лисицына.

Растительный материал. Полевую устойчивость к бурой ржавчине оценивали в 2012–2015 гг. у 206 образцов яровой тритикале. В качестве стандарта использовали сорт яровой гексаплоидной тритикале Ульяна. Поскольку тритикале поражается

возбудителем бурой ржавчиной пшеницы *Puccinia triticina* Erikss, для сравнения был привлечен сорт яровой мягкой пшеницы Иволга. У 176 образцов яровой тритикале провели идентификацию генов устойчивости к бурой ржавчине при помощи ДНК-маркеров. В качестве положительного контроля для валидации генов устойчивости к бурой ржавчине на тритикале использовали почти изогенные линии пшеницы сорта Thatcher, несущие соответствующие *Lr*-гены.

Методика исследования. Полевую устойчивость образцов яровой тритикале к бурой ржавчине тритикале оценивали путем учета интенсивности поражения на естественном инфекционном фоне московской популяции патогена, содержащей гены вирулентности *pp 1, 2a, 2b, 2c, 3a, 3ka, 3bg, 10, 11, 14a, 14b, 15–21, 23, 25, 26, 27+31, 28, 30, 32, 36* [21]. Интенсивность поражения учитывали через 10–12 дней после колошения (начало молочной спелости) глазомерно по шкале Петерсона [20] у 10 побегов в каждом повторении (всего 30 побегов). Побеги выбирали таким образом, чтобы они были одинаково удалены друг от друга и равномерно распределены вдоль делянки [11]. Учет вели по флаговому листу.

Таблица 1

Характеристика ПЦР-маркеров на гены устойчивости к листовой ржавчине

Ген/маркер	Последовательности нуклеотидов праймеров	Условия амплификации	Авторы маркера
<i>Lr9/SCS5₅₅₀</i>	F:5' TGC GCC CTT CAAAGG AAG 3' R:5' TGC GCC CTT CTG AAC TGT 3'	2 мин 95°C, 30 циклов (1 мин 94°C, 1 мин 64°C, 1 мин 72°C), 7 мин 72°C	Gupta et al., 2005
<i>Lr12, Lr25/ Xgwm251</i>	5' CAACTGGTTGCTACACAAGCA 3' 5' GGGATGTCTGTTCCATCTTAG 3'	3 мин 94°C; 45 циклов (1 мин 94°C, 1 мин 55°C, 2 мин, 72°C) 10 мин, 72°C	Singh, Bowden, 2011; Singh et al., 2012
<i>Lr19/LrAg</i>	f4:5' CAG CTA CGT GCA TCC CTT TCT T 3' r1:5' AGC TCC TTG TGA CTG AAA TGAATG 3' r5:5' GGA GGT ACC TTT GCC CAC TC A 3'	15 мин 95°C, 35 циклов (40 сек. 94°C, 40 сек. 63,5°C, 40 сек. 72°C), 5 мин 72°C	Gennaro et al., 2009
<i>Lr24/ S1302₆₀₉</i>	F:5' CGC AGG TTC CAAATA CTT TTC3' R:5' CGC AGG TTC TAC СТААТG CAA 3'	2 мин 95°C, 35 циклов (1 мин 94°C, 1 мин 60°C, 1 мин 72°C), 7 мин 72°C	Gupta et al., 2006
<i>Lr28/ SCS421₅₇₀</i>	F 5' ACAAGG TAA GTC TCC AAC CA 3' R5' AGT CGA CCG AGA TTT TAA CC3'	2 мин 95°C, 40 циклов (1 мин 94°C, 1 мин 68°C, 1 мин 72°C), 7 мин 72°C	Cherukuri et al., 2005
<i>Lr29/ OPY10</i>	F 5' GTG ACC TCA GGC AAT GCA 3' A 5' GTG ACC TCA GAA CCG ATG 3'	3 мин 94°C, 35 циклов (30 сек. 94°C, 30 сек. 59°C, 1 мин 30 сек. 72°C) 10 мин 72°C	Tar et al., 2002
<i>Lr47/PS10</i>	F5' GCT GAT GAC CCT GAC CGG T 3' R5' TCT TCA TGC CCG GTC GGG T 3'	4 мин 95°C, 7 циклов (1 мин 94°C, 1 мин с 70 до 64°C, 1 мин 72°C), 35 циклов (1 мин 94°C, 1 мин 63°C, 1 мин 72°C), 7 мин 72°C	Helguera et al., 2000

Гены устойчивости пшеницы к бурой ржавчине *Lr9*, *Lr12*, *Lr19*, *Lr24*, *Lr25*, *Lr28*, *Lr29*, *Lr47* сохраняют свою эффективность в различных регионах Российской Федерации, кроме того, на эти гены разработаны ДНК-маркеры (табл. 1). ДНК выделяли из этиолированных проростков длиной 5–10 см с использованием СТАВ [34]. ПЦР проводили в амплификаторе С1000 Thermal Cycler. Каждая ПЦР-смесь объемом 25 мкл содержала 0,5 мкл раствора ДНК (концентрация – 50–300 нг), праймера (10 нг/мкл), 200 мкмоль каждого dNTP, 2,5 ммоль $MgCl_2$, 2,5 мкл Taq-буфера и 0,5 U Taq-полимеразы. Условия амплификации молекулярных маркеров, использованных в работе, приведены в таблице 1. Продукты ПЦР разделяли путем электрофореза в 1,5%-ном агарозном геле в 0,5-кратном Трис-боратном (ТВЕ) буферном растворе при напряженности электрического поля 6 В/см. В качестве маркера размеров использовали «100 bp DNA Ladder» («Fermentas», Литва). Окрашивание проводили бромистым этидием для последующей визуализации в УФ-трансиллюминаторе (Bio-Rad). Определение аллелей микросателлитного локуса *Xgwm²51* проводили с помощью фрагментного анализа с использованием генетического анализатора НАНОФОР® 05 [3].

Статистическая обработка данных. Статистическую обработку результатов осуществляли методами дисперсионного анализа и описательной статистики [8]. Расчеты и построение диаграмм проводили в программе MS Excel.

Результаты и их обсуждение

Изучение обширного и разнообразного селекционного материала является основой эффективного селекционного процесса любой сельскохозяйственной культуры. Особенно это актуально для селекции на такой важный показатель, как устойчивость к инфекционным заболеваниям.

В условиях вегетационного периода 2012 г. на Полевой опытной и селекционной станции имени П.И. Лисицина проведена оценка 124 образцов яровой тритикале различного географического происхождения по интенсивности поражения бурой ржавчиной (табл. 2).

Метеорологические условия вегетационного периода 2012 г. сложились благоприятным образом для развития бурой ржавчины на яровой тритикале.

Методика оценки интенсивности поражения бурой ржавчиной предполагает осмотр флагового и находящегося под ним листа [11], однако ранее показана высокая корреляция интенсивности поражения в этих ярусах листьев [6], поэтому в работе приведены данные оценки флагового листа. Поскольку интенсивность поражения выражается условным процентом покрытия пустулами листовой поверхности, то данные, выраженные в процентах, преобразовывали в значения угла арксинуса квадратного корня из процента.

Данные об интенсивности поражения образцов яровой тритикале были подвергнуты дисперсионному анализу (табл. 3).

Из результатов дисперсионного анализа (табл. 3) следует, что различия интенсивности поражения бурой ржавчиной изученных образцов яровой тритикале обусловливаются главным образом их генотипом; коэффициент детерминации составил 0,703, хотя влияние повторности также было существенным.

В условиях вегетационного периода 2012 г. у 34 изученных образцов яровой тритикале не зафиксировано симптомов бурой ржавчины (табл. 2). Это образцы к-1068, к-1185, к-1200, к-1433, к-1715, к-1716, к-1752, к-1763, к-1767, Кармен, Мексика 24, Мексика 38, Памяти Мережко, ПРАГ 553 (20), ПРАГ 553/1, ПРАГ 554/1, С 78, С 85, С 198, Т 324, Укро, Abaco, Activo, Dublet, Legalo, P1428904, P1429157, P1429158, P1429159, P1495820, P1520484, Presto//Tesmo, Sandro, Соловей харьковский. Для попарных сравнений была рассчитана $HCP_{05} = 7,66$ градусов.

**Интенсивность поражения бурой ржавчиной изученных образцов
яровой тритикале по годам исследования и результаты идентификации
некоторых эффективных *Lr*-генов**

№ п/п	Наименование образцов яровой тритикале	Средняя интенсивность поражения образцов тритикале бурой ржавчиной			Наличие маркеров генов устойчивости к возбудителю бурой ржавчины у образцов яровой тритикале							
		2012 г.	2013 г.	2014–2015 гг.	Lr9	Lr12	Lr19	Lr24	Lr25	Lr28	Lr29	Lr47
1	08221	н/д*	6,7	0,0	-	-	+/-	-	-	-	-	-
2	08514	н/д	14,8	0,0	-	-	-	-	+	-	-	-
3	08574	н/д	6,6	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-
4	08821	н/д	23,3	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-
5	08833	н/д	12,2	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-
6	08844	н/д	8,7	0,0	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д
7	08857	н/д	7,2	0,0	-	-	+	-	-	-	-	-
8	08871	н/д	18,3	0,0	-	-	+	-	-	-	-	-
9	08880	н/д	13,7	0,0	-	-	+/-	-	-	-	-	-
10	08888	н/д	15,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-
11	09017	н/д	20,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-
12	09020	н/д	16,7	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-
13	09086	н/д	21,7	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-
14	09228	н/д	40,7	0,0	-	-	+	-	-	-	-	-
15	09303	н/д	0,3	0,0	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д
16	09304	н/д	12,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-
17	09305	н/д	5,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-
18	09306	н/д	6,2	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-
19	09308	н/д	8,9	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-
20	093302	н/д	28,3	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-
21	131/714	н/д	9,3	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-
22	131/121	н/д	15,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-
23	131/1621	10,6	7,7	0,0	-	-	+/-	-	+	-	-	-
24	131/17	н/д	15,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-

№ п/п	Наименование образцов яровой тритикале	Средняя интенсивность поражения образцов тритикале бурой ржавчиной			Наличие маркеров генов устойчивости к возбудителю бурой ржавчины у образцов яровой тритикале								
		2012 г.	2013 г.	2014–2015 гг.	Lr9	Lr12	Lr19	Lr24	Lr25	Lr28	Lr29	Lr47	
25	131/7	3,3	25,0	0,0	-	-	+/-	-	-	-	-	-	
26	131/7188	4,0	26,5	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
27	172-1-16	н/д	11,7	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
28	25АД20	3,1	11,7	0,0	-	-	-	-	+	-	-	-	
29	32-10-6	н/д	33,3	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
30	32-16-2	н/д	33,3	0,0	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	
31	32-18-5	н/д	17,8	0,0	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	
32	32-2-4	н/д	8,3	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
33	6-35-5	н/д	0,3	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
34	8-35-5	н/д	9,7	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
35	Арта 116/2	0,4	6,7	0,0	-	-	+	-	-	-	-	-	
36	Арта 59	3,4	8,4	0,0	-	-	-	-	+	-	-	-	
37	Белорусский	1,3	11,5	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
38	Гребешок	0,8	2,6	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
39	к-1068	0,0	25,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
40	к-1185	0,0	0,3	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
41	к-1200	0,0	0,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
42	к-1220	0,6	11,7	0,0	-	-	+	-	-	-	-	-	
43	к-1242	2,0	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	
44	к-1433	0,0	2,6	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
45	к-1715	0,0	0,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
46	к-1716	0,0	0,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
47	к-1752	0,0	2,0	0,0	-	-	-	-	+	-	-	-	
48	к-1763	0,0	4,7	0,0	-	-	-	-	+	-	-	-	
49	к-1767	0,0	11,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
50	к-1922	2,0	7,8	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
51	к-3253	8,0	23,7	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	

№ п/п	Наименование образцов яровой тритикале	Средняя интенсивность поражения образцов тритикале бурой ржавчиной			Наличие маркеров генов устойчивости к возбудителю бурой ржавчины у образцов яровой тритикале								
		2012 г.	2013 г.	2014–2015 гг.	Lr9	Lr12	Lr19	Lr24	Lr25	Lr28	Lr29	Lr47	
52	к-3256	10,3	30,5	0,0	-	-	-	-	+	-	-	-	
53	Кармен	0,0	1,5	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
54	Л 12	0,5	2,5	0,0	-	-	-	-	+	-	-	-	
55	Л 13	2,4	2,9	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
56	Л 1348	н/д	6,2	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
57	Л 15	5,9	2,2	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
58	Л 22	3,7	0,8	0,0	-	-	+/-	-	-	-	-	-	
59	Л 24	0,7	8,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
60	Л 2412	1,7	13,3	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
61	Л 2413	8,3	15,0	0,0	-	-	+	-	-	-	-	-	
62	Л 2430	н/д	11,7	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
63	Л 2471	6,4	2,1	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
64	Л 26	1,4	8,3	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
65	Л 8-1	0,7	18,3	0,0	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	
66	Л 8112	7,8	2,1	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
67	Л 8120	4,2	4,7	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
68	Л 8-3	4,3	6,7	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
69	Л 8-4	3,9	4,6	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
70	Л 8-6	2,9	1,7	0,0	-	-	+	-	-	-	-	-	
71	Л 8645	1,9	6,7	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
72	Л 8665	н/д	6,7	0,0	-	-	-	-	+	-	-	-	
73	Л 8666	н/д	1,7	0,0	-	-	-	-	+	-	-	-	
74	Лана	2,3	18,3	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
75	Лена 1270	5,6	11,7	0,0	-	-	-	-	+	-	-	-	
76	Мексика 13	2,4	15,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
77	Мексика 24	0,0	0,3	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
78	Мексика 38	0,0	0,3	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	

№ п/п	Наименование образцов яровой тритикале	Средняя интенсивность поражения образцов тритикале бурой ржавчиной			Наличие маркеров генов устойчивости к возбудителю бурой ржавчины у образцов яровой тритикале								
		2012 г.	2013 г.	2014–2015 гг.	Lr9	Lr12	Lr19	Lr24	Lr25	Lr28	Lr29	Lr47	
79	Мексика 51	11,3	2,3	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
80	Мексика 55	10,9	8,3	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
81	П13-5-1	н/д	11,7	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
82	П13-5-2	н/д	0,7	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
83	П13-5-3	н/д	1,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
84	П13-5-13	н/д	2,8	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
85	П2-16-11	н/д	10,0	0,0	-	-	+	-	-	-	-	-	
86	П2-16-19	н/д	12,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
87	П2-16-20	н/д	12,3	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
88	П2-16-5	н/д	11,0	0,0	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	
89	Памяти Ме-режко	0,0	0,0	0,0	-	-	+	-	-	-	-	-	
90	ПРАГ 418	0,3	3,8	0,0	-	-	+	-	-	-	-	-	
91	ПРАГ 500	0,2	0,8	0,0	-	-	+	-	-	-	-	-	
92	ПРАГ 500/1	0,1	1,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
93	ПРАГ 511	3,8	15,6	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
94	ПРАГ 518	1,2	5,9	0,0	-	-	+	-	-	-	-	-	
95	ПРАГ 551	2,9	10,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
96	ПРАГ 552	0,9	0,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
97	ПРАГ 553 (20)	0,0	0,3	0,0	-	-	+/-	-	-	-	-	-	
98	ПРАГ 553 (3)	0,2	0,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
99	ПРАГ 553 (5)	1,9	48,3	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
100	ПРАГ 553/1	0,0	3,7	0,0	-	-	+	-	-	-	-	-	
101	ПРАГ 553/2	1,6	6,4	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
102	ПРАГ 554	5,2	2,3	0,0	-	-	+	-	-	-	-	-	
103	ПРАГ 554/1	0,0	0,0	0,0	-	-	+	-	-	-	-	-	
104	ПРАГ 554/2	10,5	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	

№ п/п	Наименование образцов яровой тритикале	Средняя интенсивность поражения образцов тритикале бурой ржавчиной			Наличие маркеров генов устойчивости к возбудителю бурой ржавчины у образцов яровой тритикале								
		2012 г.	2013 г.	2014–2015 гг.	Lr9	Lr12	Lr19	Lr24	Lr25	Lr28	Lr29	Lr47	
105	ПРАГ 554/81	0,2	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	
106	ПРАГ 559 (6)	21,4	10,8	0,0	-	-	-	-	+	-	-	-	
107	ПРАО-1	1,4	38,3	0,0	-	-	-	-	+	-	-	-	
108	Яр. пшеница Иволга	2,4	24,3	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
109	Соловей Харьковский	0,0	0,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
110	Укро	0,0	1,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
111	Ульяна	0,4	4,8	0,0	-	-	+	-	-	-	-	-	
112	Хлебодар Украинский	2,1	3,5	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
113	Ярило	0,4	1,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
114	Abaco	0,0	5,6	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
115	Activo	0,0	2,8	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
116	AVS 19883	30,8	4,4	0,0	-	-	+/-	-	-	-	-	-	
117	AVS 19885	11,5	1,6	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
118	AVS 20675	0,5	0,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
119	AVS 20909	1,7	2,3	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
120	AVS 20979	1,8	0,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
121	AVS 90614	8,7	50,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
122	С 17	0,3	7,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
123	С 78	0,0	5,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
124	С 85	0,0	50,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
125	С 92	н/д	2,6	0,0	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	
126	С 95	н/д	2,3	0,0	-	-	+	-	-	-	-	-	
127	С 97	0,2	7,3	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
128	С 99	5,2	3,7	0,0	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	
129	С 169	1,4	6,8	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	

№ п/п	Наименование образцов яровой тритикале	Средняя интенсивность поражения образцов тритикале бурой ржавчиной			Наличие маркеров генов устойчивости к возбудителю бурой ржавчины у образцов яровой тритикале								
		2012 г.	2013 г.	2014–2015 гг.	Lr9	Lr12	Lr19	Lr24	Lr25	Lr28	Lr29	Lr47	
130	С 188	0,8	0,5	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
131	С 191	10,2	9,1	0,0	-	-	+/-	-	-	-	-	-	
132	С 198	0,0	1,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
133	С 224	н/д	6,8	0,0	-	-	+/-	-	-	-	-	-	
134	С 226	н/д	3,7	0,0	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	
135	С 230	н/д	0,7	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
136	С 231	н/д	3,3	0,0	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	
137	С 232	н/д	2,2	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
138	С 235	н/д	2,0	0,0	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	
139	С 236	н/д	10,0	0,0	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	
140	С 238	н/д	3,9	0,0	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	
141	С 239	н/д	0,5	0,0	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	
142	С 242	н/д	0,3	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
143	С 243	н/д	9,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
144	С 245	н/д	1,7	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
145	С 246	н/д	1,0	0,0	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	
146	С 247	н/д	0,3	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
147	С 248	н/д	3,3	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
148	С 250	н/д	7,2	0,0	-	-	+	-	-	-	-	-	
149	С 252	н/д	0,0	0,0	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	
150	С 253	н/д	1,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
151	С 254	н/д	0,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
152	С 255	н/д	1,9	0,0	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	
153	С 256	н/д	0,7	0,0	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	
154	С 257	н/д	8,3	0,0	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	
155	С 259	н/д	1,7	0,0	-	-	+/-	-	-	-	-	-	
156	С 260	н/д	5,0	0,0	-	-	+	-	-	-	-	-	

№ п/п	Наименование образцов яровой тритикале	Средняя интенсивность поражения образцов тритикале бурой ржавчиной			Наличие маркеров генов устойчивости к возбудителю бурой ржавчины у образцов яровой тритикале								
		2012 г.	2013 г.	2014–2015 гг.	Lr9	Lr12	Lr19	Lr24	Lr25	Lr28	Lr29	Lr47	
157	Dublet	0,0	0,5	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
158	Gabo	0,9	11,7	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
159	Grego	7,6	37,2	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
160	Legalo	0,0	4,1	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
161	PI 422260	0,3	6,7	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
162	PI 428835	0,5	6,1	0,0	-	-	+/-	-	-	-	-	-	
163	PI 428904	0,0	5,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
164	PI 429031	1,3	13,3	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
165	PI 429082	2,2	8,8	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
166	PI 429151	0,1	1,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
167	PI 429157	0,0	1,7	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
168	PI 429158	0,0	6,7	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
169	PI 429159	0,0	7,1	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
170	PI 429160	1,2	10,3	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
171	PI 429162	0,1	1,7	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
172	PI 429251	1,1	3,3	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
173	PI 429253	3,2	11,3	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
174	PI 495820	0,0	0,0	0,0	-	-	-	-	+	-	-	-	
175	PI 520445	0,8	13,8	0,0	-	-	+/-	-	-	-	-	-	
176	PI 520484	0,0	0,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
177	PI 559373	0,4	11,4	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
178	PI 587279	0,3	1,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
179	PI 587531	2,3	0,8	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
180	PI 587548	0,1	0,6	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
181	Popw 9	1,2	0,4	0,0	-	-	+	-	-	-	-	-	
182	Presto//Tesmo	0,0	4,1	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
183	R11-1138	н/д	8,7	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	

№ п/п	Наименование образцов яровой тритикале	Средняя интенсивность поражения образцов тритикале бурой ржавчиной			Наличие маркеров генов устойчивости к возбудителю бурой ржавчины у образцов яровой тритикале								
		2012 г.	2013 г.	2014–2015 гг.	Lr9	Lr12	Lr19	Lr24	Lr25	Lr28	Lr29	Lr47	
184	R19-1144	н/д	33,3	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
185	R20-5-138	н/д	31,8	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
186	R8-2197	н/д	5,2	0,0	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	
187	RIL 202 R7-5	н/д	5,0	0,0	-	-	+	-	-	-	-	-	
188	RIL 205 R7-2	н/д	1,7	0,0	-	-	-	-	+	-	-	-	
189	RIL-130 R22-2	н/д	20,0	0,0	-	-	+	-	-	-	-	-	
190	Rosner 612	0,5	13,7	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
191	S 1424	н/д	4,9	0,0	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	н/д	
192	S 17	4,2	10,0	0,0	-	-	+	-	-	-	-	-	
193	S 1702	1,7	15,1	0,0	-	-	+/-	-	-	-	-	-	
194	Sandro	0,0	8,3	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
195	T 323	20,8	33,3	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
196	T 324	0,2	8	2,7	-	-	-	-	-	-	-	-	
197	T 327	0,4	0,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
198	T 328	1,6	2,5	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
199	T 348	0,0	1,3	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
200	V10286	н/д	38,3	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
201	V17-150	н/д	23,7	0,0	-	-	+/-	-	-	-	-	-	
202	V17-5-49	н/д	7,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
203	V2-0-140	н/д	48,3	0,0	-	-	+	-	-	-	-	-	
204	V20-239	н/д	10,7	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
205	V8-1-101	н/д	13,5	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
206	V8-2-100	н/д	6,4	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	
207	Wanad	9,4	13,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	

*Нет данных.

Таблица 3

Результаты дисперсионного анализа данных оценки интенсивности поражения флагового листа образцов яровой тритикале бурой ржавчиной в 2012 г.

Источник вариации	SS	df	MS	F	F критическое
Варианты (образцы)	15159,59	123	123,25	5,38	1,29
Повторения	454,18	2	227,09	9,91	3,04
Ошибка	5639,17	246	22,92		
Общая	21557,21	371			

В полевом опыте 2012 г. средняя интенсивность поражения флагового листа у стандарта сорта Ульяна составила 0,4%. При попарных сравнениях образцы, у которых отсутствовали симптомы поражения, статистически достоверно не отличались от стандарта. 24 образца по результатам полевого эксперимента 2012 г. были поражены существенно сильнее стандарта. Таким образом, подавляющее большинство (80,7%) изученных образцов яровой тритикале существенно не отличались от стандарта, причем у этих образцов поражение бурой ржавчиной либо было слабым, либо отсутствовало.

Условия вегетационного периода 2013 г. в большей степени способствовали развитию бурой ржавчины на яровой тритикале [6]. По результатам дисперсионного анализа (табл. 4) можно заключить, что различия по интенсивности поражения бурой ржавчиной изученных образцов яровой тритикале обуславливаются главным образом их генотипом, коэффициент детерминации составил 0,762. Поскольку средняя интенсивность поражения в 2013 г. была существенно выше, чем 2012 г., то влияние повторности было несущественным.

Таблица 4

Результаты дисперсионного анализа данных оценки интенсивности поражения флагового листа образцов яровой тритикале бурой ржавчиной в 2013 г.

Источник вариации	SS	df	MS	F	F критическое
Варианты (образцы)	61935,83	203	305,10	6,40	1,22
Повторения	8,42	2	4,21	0,09	3,01
Ошибка	19327,82	406	47,61		
Общая	81272,08	611			

У 15 образцов (к-1200, к-1715, к-1716, Памяти Мережко, ПРАГ 552, ПРАГ 553 (3), ПРАГ 554/1, Соловей харьковский, С 252, С 254, Т 327, AVS20675, AVS20979, PI 495820, PI 520484) в 2013 г. отсутствовали симптомы бурой ржавчины, причем при попарных сравнениях со стандартом Ульяна ($НСП_{05} = 11,05$ градусов) эти образцы достоверно отличались от него. При попарных сравнениях стандарта с изученными образцами при использовании метода наименьшей существенной разницы установлено, что 156 образцов существенно не отличаются от него. Из этого числа

73 образца были поражены несущественно меньше стандарта, а 83 – несущественно больше стандарта. 31 образец из числа изученных по результатам полевого эксперимента 2013 г. был поражен существенно сильнее стандарта включая сорт яровой мягкой пшеницы Иволга. Образец 6–35–5 был охарактеризован как существенно менее интенсивно пораженный бурой ржавчиной.

В условиях вегетационных периодов 2014 и 2015 гг. поражение бурой ржавчиной визуально не проявлялось, поэтому дисперсионному анализу за несколько лет были подвергнуты данные только 2012 и 2013 гг. (табл. 5).

Таблица 5

Результаты дисперсионного анализа данных оценки интенсивности поражения флагового листа образцов яровой тритикале бурой ржавчиной в 2012–2013 гг.

Источник вариации	SS	df	MS	F	F критическое
Варианты (образцы)	34698,60	120	289,16	8,33	1,25
Повторение (год)	9508,88	1	9508,88	274,16	3,86
Взаимодействие	16623,38	120	138,53	3,99	1,25
Ошибка	16787,10	484	34,68		
Общая	77617,97	725			

По результатам двухлетнего исследования установлено, что различия между образцами определяются в основном их генотипом, однако влияние условий вегетационного периода (года) является существенным, в связи с чем при проявлении изучаемыми образцами полевой устойчивости к возбудителю бурой ржавчины проявляется взаимодействие «Генотип-среда».

При попарных сравнениях изученных образцов со стандартом Ульяна (рис. 1) 108 образцов в 2012–2013 гг. существенно не отличались от стандарта. Образцов, пораженных в меньшей степени, чем стандарт, было 54. 12 образцов были поражены достоверно интенсивнее сорта-стандарта; в числе этих образцов была и яровая мягкая пшеница сорта Иволга.

Образцы к-1200, к-1715, к-1716, PI495820, PI520484, Памяти Мережко, ПРАГ 554/1, Соловей харьковский не поражались бурой ржавчиной в условиях естественного инфекционного фона вегетационных периодов 2012–2015 гг., что позволяет говорить об их полевой устойчивости к бурой ржавчине и возможности использования их в селекционных программах на устойчивость к бурой ржавчине.

Селекция пшеницы и тритикале с использованием генов устойчивости к бурой ржавчине сопряжена с трудностями идентификации: расщеплением при скрещивании, необходимостью заражения наборами рас и т.д. Разработка молекулярных маркеров в значительной мере облегчает селекционный процесс по созданию устойчивых сортов. В то же время использование имеющихся молекулярных маркеров, несмотря на их преимущества, имеет ряд ограничений, среди которых – отсутствие данных непосредственно о последовательности гена, о степени сцепления с геном, отсутствие ко-доминантного маркера и пр. Однако возможность быстрого генотипирования при применении молекулярных маркеров позволяет направленно и с большей точностью вести отбор устойчивых генотипов [12].

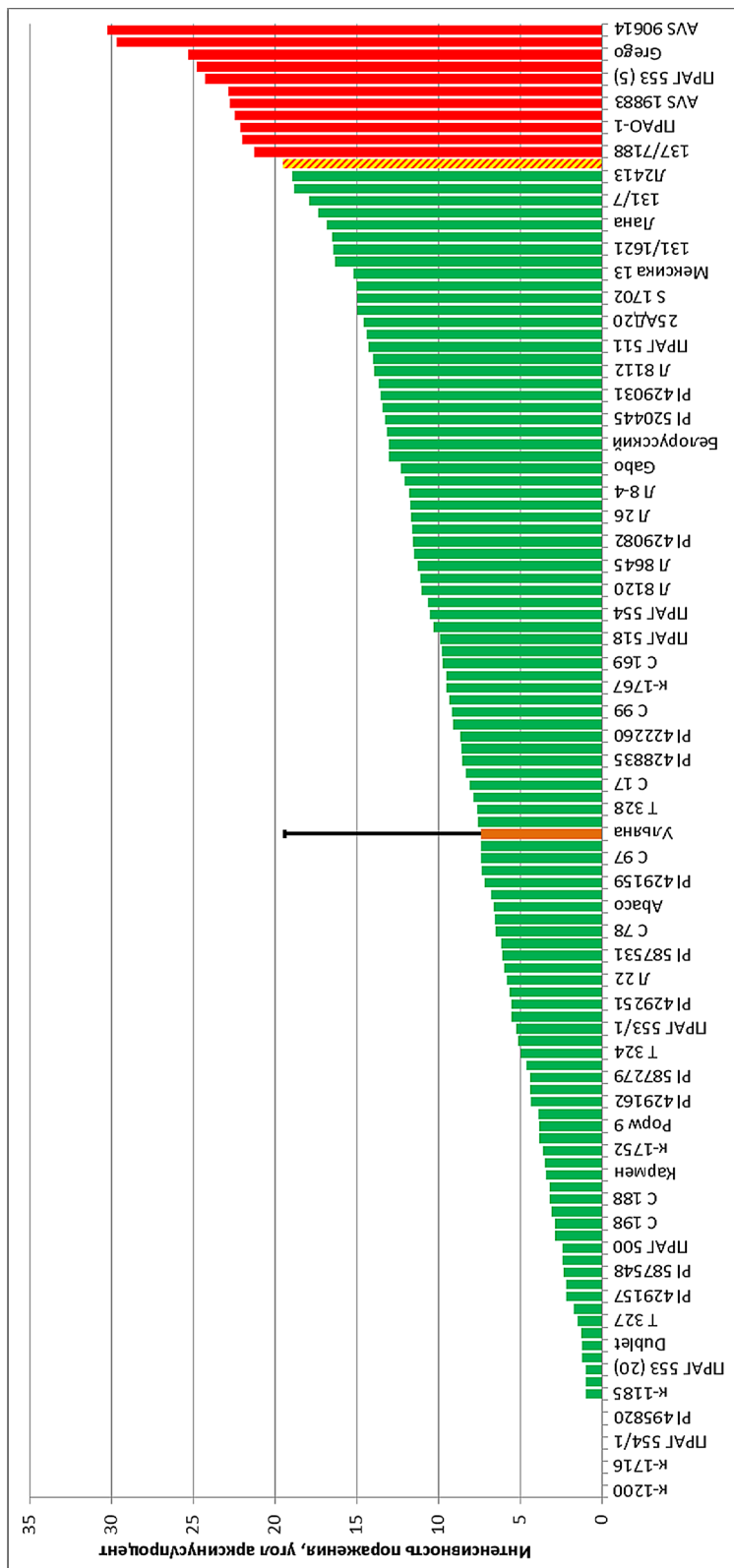


Рис. 1. Распределение образцов яровой тритикале по интенсивности поражения флагового листа бурой ржавчиной в условиях вегетационных периодов 2012–2013 гг.

Обозначения: вертикальная черная черта – НСР₀₅ = 11,95;

оранжевый цвет – стандарт – сорт Ульяна;

без выделения – образцы, пораженные существенно меньше стандарта;

зеленый цвет – образцы, существенно не отличающиеся от стандарта;

красно-желтый цвет – яровая мягкая пшеница Иволга;

красный цвет – образцы, пораженные существенно больше стандарта

В ходе исследования ни у одного из изученных образцов яровой тритикале не обнаружено: гена *Lr9* с использованием маркера SCS5₅₅₀ [25], гена *Lr12* с использованием маркера Xgwm²51 [39], гена *Lr24* с использованием маркера S1302₆₀₉ [26], гена *Lr28* с использованием маркера SCS421₅₇₀ [23], гена *Lr29* с использованием маркера OPY10 [41], гена *Lr47* с использованием маркера PS10 [28]. При этом на положительных контролях – почти изогенных линиях сорта Thatcher – по изучаемым *Lr*-генам наблюдали амплификацию целевых фрагментов, характерных для соответствующего маркера. В то же время у 24 образцов выявлен ген *Lr19* с использованием маркера LrAg [24]. Это образцы 08857, 08871, 09228, 172–1–16, C250, C260, C95, к-1220, Popw 9, RIL 202 R7–5, RIL 205 R7–2, S17, V2–0–140, Арта 116/2, Л 2413, Л 8–6, П2–16–11, Памяти Мережко, ПРАГ 418, ПРАГ 500, ПРАГ 518, ПРАГ 553/1, ПРАГ 554, ПРАГ 554/1, Ульяна. 14 образцов были гетерогенны по этому гену: 08221, 08880, 131/1621, 131/7, AVS19883, C191, C224, C259, PI 429253, PI 520445, S1702, V17–150, Л 22, ПРАГ 553 (20).

С помощью маркера Xgwm²51 [37] у образцов яровой тритикале 08514, 131/1621, 25 АД 20, Арта 59, к-1752, к-1763, к-3256, Л 12, Л 8665, Л 8666, Лена 1270, ПРАГ 559(6), ПРАО-1, PI 495820, RIL 205 R7–2 был идентифицирован ген *Lr25*.

Идентификация генов *Lr19* и *Lr25* позволила оценить их влияние на интенсивность поражения изученных образцов яровой тритикале по годам исследования. Для этого образцы были разделены на группы: 1 – несущие ген; 2 – те, у которых маркер гена не обнаружен; 3 – гетерогенные образцы (в случае гена *Lr19*). Затем был проведен статистический анализ.

В 2012 г. 14 образцов несли маркер гена *Lr19*, у подавляющего большинства (94) он не идентифицирован, 9 образцов являлись гетерогенными. В 2013 г. образцы были распределены следующим образом: 25 – несут ген; 139 – не несут; 14 – гетерогенные образцы (табл. 2). Средние значения интенсивности поражения образцов яровой тритикале и их доверительные интервалы в зависимости от наличия гена *Lr19* представлены в таблице 6.

Как следует из данных таблицы 6, доверительные интервалы у групп с наличием, отсутствием и гетерогенных по гену *Lr19* как в 2012 г., так и в 2013 г., перекрываются, следовательно, ген *Lr19* не давал образцам, у которых он был идентифицирован, селективного преимущества по полевой устойчивости к бурой ржавчине.

Таблица 6

Средние значения интенсивности поражения бурой ржавчиной в полевых условиях 2012–2013 гг. у образцов яровой тритикале в зависимости от наличия маркера гена *Lr19*

Группа образцов	2012 г.	2013 г.
Отсутствие гена <i>Lr19</i>	5,77 ± 1,27	14,7 ± 1,77
Гетерогенные образцы	10,69 ± 7,86	15,24 ± 5,01
Наличие гена <i>Lr19</i>	5,11 ± 2,89	15,03 ± 4,35

Маркер гена *Lr25* обнаружен у 11 образцов яровой тритикале, изученных в условиях вегетационного периода 2012 г., у 106 образцов ген не был выявлен при помощи маркера Xgwm²51. У 15 образцов, изученных в условиях 2013 г., был идентифицирован маркер гена *Lr25*, у 166 образцов этот ген идентифицирован не был (табл. 2).

**Средние значения интенсивности поражения бурой ржавчиной
в полевых условиях 2012–2013 гг. у образцов яровой тритикале
в зависимости от наличия маркера гена *Lr25***

Группа образцов	2012 г.	2013 г.
Отсутствие гена <i>Lr25</i>	5,73±1,19	14,68±1,6
Наличие гена <i>Lr25</i>	9,4±5,89	15,64±5,65

Средние значения интенсивности поражения изученных образцов яровой тритикале, несущих и не несущих ген *Lr25*, по годам исследования представлены в таблице 7, из которых следует, что ген *Lr25* не оказывает достоверного влияния на интенсивность поражения образцов возбудителем бурой ржавчины.

Совместно гены *Lr19* и *Lr25* были идентифицированы только у одного образца – 131/1621, однако следует отметить, что по гену *Lr19* этот образец был гетерогенным, кроме того, он характеризовался ощутимой интенсивностью поражения возбудителем бурой ржавчины.

Заключение

В ходе оценки полевой устойчивости к возбудителю бурой ржавчины образцов яровой тритикале в течение вегетационных периодов 2012–2015 гг. установлено, что у большей части образцов либо отсутствовали симптомы заболевания, либо интенсивность поражения была невысокой.

По результатам дисперсионного анализа данных интенсивности поражения образцов бурой ржавчиной можно заключить, что главным образом она детерминируется генотипами образцов. Между тем в ходе анализа данных за период исследования удалось установить наличие взаимодействия «Генотип-среда» при проявлении изученными образцами полевой устойчивости к возбудителю бурой ржавчины.

Молекулярно-генетический анализ изученных образцов не выявил маркеров генов устойчивости к бурой ржавчине *Lr9*, *Lr12*, *Lr24*, *Lr28*, *Lr29*, *Lr47*, хотя эти маркеры были эффективны, но на пшенице в различных регионах Российской Федерации.

Маркер гена *Lr19* обнаружен у 39 образцов (в том числе 14 были гетерогенными), маркер гена *Lr25* – у 15 образцов. Наличие в геноме изученных образцов яровой тритикале генов *Lr19* или *Lr25*, идентифицированных при помощи ДНК-маркеров, не оказывает влияния на полевую устойчивость этих образцов.

Полученные нами результаты позволяют заключить, что молекулярные маркеры на *Lr*-гены устойчивости к бурой ржавчине пшеницы не всегда эффективны на тритикале. Это объясняется огромным разнообразием генов вирулентности в популяциях патогена и родословной самих образцов тритикале и свидетельствует о необходимости дальнейших исследований по поиску маркеров устойчивости к бурой ржавчине на тритикале.

Тритикале обладает достаточно широким разнообразием по проявлению полевой устойчивости к бурой ржавчине и показывает высокую стойкость к этому заболеванию, которая может обуславливаться как морфо-физиологическими особенностями этой культуры, так и *Lr*-генами.

Библиографический список

1. *Аблова И.Б.* Принципы и методы селекции пшеницы на устойчивость к болезням в Краснодарском НИИСХ им. П.П. Лукьяненко / И.Б. Аблова, Л.А. Беспалова, Ф.А. Колесников, Г.Д. Набоков, В.Я. Ковтуненко, В.А. Филобок, Р.О. Давоян, Ю.Г. Левченко, Ж.Н. Худокормова, Л.М. Мохова, А.С. Тархов // *Зерновое хозяйство России.* – 2016. – № 5(47). – С. 31–35.
2. *Алексеев Я.И.* Генетический анализатор для фрагментного анализа ДНК / Я.И. Алексеев, Ю.В. Белов, О.П. Малюченко // *Научное приборостроение.* – 2012. – Т. 22. – № 4. – С. 86–92.
3. *Волкова Г.В.* Научно обоснованные принципы создания и использования устойчивых к вредоносным болезням сортов пшеницы для стабилизации фитосанитарного состояния агроценозов на юге России / Г.В. Волкова // *Научный журнал КубГАУ.* – 2013. – № 91(07). – С. 1–22.
4. *Гольдварг Б.А.* Озимое тритикале – ценная зерновая культура / Б.А. Гольдварг, В.Г. Гриценко, Л.И. Бораева, В.Я. Ковтуненко // *Тритикале: Материалы Международной практической конференции «Роль тритикале в стабилизации и увеличении производства зерна и кормов» и секции тритикале отделения растениеводства РАСХН.* – Ростов-на-Дону: ДЗНИИСХ, 2010. – С. 284–287.
5. *Грабовец А.И.* Тритикале: Монография / А.И. Грабовец, А.В. Крохмаль. – г. Ростов-на Дону: ООО «Издательство «Юг», 2018. – 240 с.
6. *Груздев И.В.* Оценка образцов яровой тритикале (*×Triticosecale* Wittm.) по устойчивости к бурой ржавчине (*Puccinia triticina* Erikss.) в полевых условиях Московской области / И.В. Груздев, Е.В. Захарова, Л.С. Большакова, А.А. Соловьев // *Известия ТСХА.* – 2017. – № 3. – С. 5–18.
7. *Гулаева Н.В.* Практическое применение молекулярных маркеров в селекции пшеницы / Н.В. Гулаева, Ю.В. Чесноков, С.Н. Шевченко, А.А. Зуева, А.И. Менибаев // *Известия Самарского научного центра Российской академии наук.* – 2018. – Т. 20. – № 2 (4). С. 726–731.
8. *Доспехов Б.А.* Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований) / Б.А. Доспехов. – М.: Агропромиздат, 1985. – 351 с.
9. *Жученко А.А.* Адаптивная селекция растений (эколого-генетические основы) / А.А. Жученко. – М.: Агрорус, 2001. – Т. 1. – 780 с.
10. *Ковтуненко В.Я.* Селекция и достижения по тритикале в НЦЗ им. П.П. Лукьяненко / В.Я. Ковтуненко, В.В. Панченко, А.П. Калмыш // *Наследие академика Н.В. Цицина. Современное состояние и перспективы развития: Сборник статей Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 120-летию Н.В. Цицина.* – 2019. – С. 56–58.
11. *Коновалов Ю.Б.* Практикум по селекции и семеноводству полевых культур / Ю.Б. Коновалов, А.Н. Березкин, Л.И. Долгодворова // М.: Агропромиздат, 1987. – 367 с.
12. *Крупин П.Ю.* Анализ коллекции яровой тритикале по генам устойчивости к листовой ржавчине с помощью ПЦР-маркеров / П.Ю. Крупин, И.В. Груздев, М.Г. Дивашук, М.С. Баженов, А.А. Кочешкова, А.Г. Черноок, М.В. Дудников, Г.И. Карлов, А.А. Соловьев // *Генетика.* – Т. 55. – Вып. 8. – 2019. – С. 893–903.
13. *Лукьяненко П.П.* Итоги селекции озимой пшеницы на Кубани / П.П. Лукьяненко // *Достижения отечественной селекции.* – М., 1967. – С. 71–95.
14. *Мережко А.Ф.* Генетические ресурсы тритикале – важный фактор диверсификации зерно- и кормопроизводства / А.Ф. Мережко // *Зерно и хлеб России: Материалы 2-го Международного конгресса.* – СПб., 2006. – С. 144–146.

15. Михайлова Л.А. Разнообразие тритикале по устойчивости к бурой ржавчине / Л.А. Михайлова, А.Ф. Мережко, Е.Ю. Фунтикова // Доклады Российской академии сельскохозяйственных наук. – 2009. – № 5. – С. 27–30.
16. Моторина И.П. Генетические основы устойчивости к бурой ржавчине форм мягкой пшеницы от отдаленных скрещиваний: Автореф. ... канд. биол. наук / М.П. Моторина. – Белгород, 2006.
17. Рассел Г.Э. Селекция растений на устойчивость к вредителям и болезням / Г.Э. Рассел; пер. с англ. – М.: Колос, 1982. – 424 с.
18. Сидоров А.В. Ювенильная устойчивость образцов тритикале современной селекции к листовой ржавчине / А.В. Сидоров, Л.Г. Тырышкин, А.А. Соловьев // Вестник Студенческого научного общества. – 2014. – № 1. – С. 86–87.
19. Тырышкин Л.Г. Эффективная ювенильная устойчивость гексаплоидного тритикале к бурой ржавчине / Л.Г. Тырышкин, П.М. Курбанова, К.У. Куркиев, И.Г. Саруханов, У.К. Куркиев // Защита и карантин растений. – 2008. – № 10. – С. 25.
20. Шкаликов В.А. Защита растений от болезней / В.А. Шкаликов, О.О. Белошапкина, Д.Д. Букреев и др. // под ред. В.А. Шкаликова. – М.: Колос, 2001. – С. 248.
21. Щербик А.А. Отбор доноров устойчивости пшеницы к бурой ржавчине / А.А. Щербик, Е.Д. Коваленко // Защита и карантин растений. – 2011. – № 2. – С. 45–46.
22. Barnett R.D. Environmental stability and heritability estimates for grain yield and test weight in triticale / R.D. Barnett, A.R. Blount, P.L. Pfahler, P.L. Brucker, D.M. Wensberg, J.W. Johnson // J. Appl. Genet. 2006. – V. 47. – P. 207–213.
23. Cherukuri D.P. Molecular mapping of *Aegilops speltoides* derived leaf rust resistance gene *Lr28* in wheat / D.P. Cherukuri, S.K. Gupta, A. Charpe, S. Koul, K.V. Prabhu, R.B. Singh Q.M.R. Haq // Euphytica. – 2005. – № 143. – P. 19–26.
24. Gennaro A. A candidate for *Lr19*, an exotic gene conditioning leaf rust resistance in wheat / A. Gennaro, R.M.B. Koeber C. Ceoloni // Functional and Integrative Genomics. – 2009. – № 9. – P. 325–334.
25. Gupta S.K. Development and validation of molecular markers linked to an *Aegilops umbellulata*-derived leaf-rust-resistance gene, *Lr9*, for marker-assisted selection in bread wheat / S.K. Gupta, A. Charpe, S. Koul, K.V. Prabhu, Q.M. Haq // Genome. – 2005. – № 48. – P. 823–830.
26. Gupta S.K. Development and validation of SCAR markers co-segregating with an *Agropyron elongatum* derived leaf rust resistance gene *Lr24* in wheat / S.K. Gupta, A. Charpe, S. Koul, Q.M.R. Haque K.V. Prabhu // Euphytica. – 2006. – № 150 (1–2). – P. 233–240.
27. Hanzalová A. Resistance of Triticale to Wheat Leaf Rust (*Puccinia triticina*) / A. Hanzalová, P. Bartoš // Czech J. Genet. Plant Breed. – 2011. – № 47 (1). – P. 10–16.
28. Helguera M. Development of PCR markers for wheat leaf rust resistance gene *Lr47* / M. Helguera, I.A. Khan, J. Dubcovsky // Theor. Appl. Genet. – 2000. – № 101. – P. 625–631.
29. Kwiątek M. Effective transfer of chromosomes carrying leaf rust resistance genes from *Aegilops tauschii*, Coss. into hexaploid triticale (\times *Triticosecale*, Witt.) using *Ae. tauschii* \times *Secale cereale* amphiploid forms / M. Kwiątek, M. Majka, H. Wiśniewska, B. Apolinarska, J. Belter // Journal of Applied Genetics. – 2015. – № 56(2). – P. 1–6.
30. Lelley T. Triticale: A low-input cereal with untapped potential / T. Lelley // In Genetic Resources, Chromosome Engineering, and Crop Improvement. Cereals; Singh R.J., Jauhar P.P., Eds.; CRS Press, Taylor & Francis Group: Boca Raton, FL. – 2006. – V. 2. – P. 395–430.
31. Martinek P. Agronomic and quality characteristic of triticale (\times *Triticosecale* Wittmack) with HMW glutenin subunits 5+10 / P. Martinek, M. Vinterova, I. Buresova, T. Vyhnánek // J. Cereal Sci. – 2008. – V. 47. – P. 68–78.

32. McIntosh R.A. Catalogue of gene symbols for wheat: 2017 / R.A. McIntosh., J. Dubcovsky, W.J. Rogers, C. Morris, X.C. Xia // 2017. – Режим доступа: <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2017.pdf>.
33. Mergoum M. Triticale (x Triticosecale Wittmack) Breeding / M. Mergoum, S. Sapkota A.E.A. ElDoliefy S.M. Naraghi, S. Pirseyedi, M.S. Alamri, W. AbuHamad // Advances in Plant Breeding Strategies: Cereals. – V. 5. – 2019. – P. 405–451.
34. Murray M.G. Rapid isolation of high molecular weight plant DNA / M.G. Murray, W.F. Thompson // Nucleic Acids Res. – 1980. – № 8. – P. 4321–4325.
35. Oettler G. The fortune of a botanical curiosities Triticale: past, present and future / G. Oettler // J. Agric. Sci. – 2005. – V. 143. – P. 329–346.
36. Qureshi N. A new leaf rust resistance gene Lr79 mapped in chromosome 3BL from the durum wheat landrace AUS26582 / N. Qureshi, H. Bariana, V. Kumran, S. Muruga, K.L. Forrest, M.J. Hayden, U. Bansal // Theor. Appl. Genet. – 2018. – № 131(5). – P. 1091–1098.
37. Singh A. Identification of microsatellite markers linked to leaf rust resistance gene Lr25 in wheat / A. Singh, J.K. Pallavi, P. Gupta, K.V. Prabhu // J Appl Genetics. – 2012. – № 53. – P. 19–25.
38. Singh R.P. Biotic stresses in triticale / R.P. Singh, E.E. Saari // Proc. of the 2nd Int. Triticale Symp. – Mexico, 1990. – P. 171–177.
39. Singh S. Molecular mapping of adult-plant race-specific leaf rust resistance gene Lr12 in bread wheat / S. Singh, R.L. Bowden // Molecular Breeding. 2011. – № 28 (2). – P. 137–142.
40. Sodkiewicz W. Application of *Triticum monococcum* for the improvement of triticale resistance to leaf rust (*Puccinia triticina*) / W. Sodkiewicz, A. Strzembicka // Plant Breeding. – 2004. – № 123. – P. 39–42.
41. Tar M. Identification of molecular markers for an efficient leaf rust resistance gene (Lr29) in wheat / M. Tar, L. Purnhauser, L. Csôsz // Acta Biologica Szegediensis. – 2002. – № 46(3–4). – P. 133–134.
42. Tohver M. Quality of triticale cultivars suitable for growing and bread-making in northern conditions / M. Tohver, A. Kann, R. Taht,; A. Mihhalevski, J. Hakman // Food Chem. – 2005. – V. 89. – P. 125–132.

ASSESSMENT OF FIELD RESISTANCE AND IDENTIFICATION OF SOME LR-GENES IN SPRING TRITICALE SAMPLES

I.V. GRUZDEV^{1,2}, P.YU. KROUPIN^{1,2}, L.S. BOLSHAKOVA¹,
M.G. DIVASHUK^{1,2}, A.A. SOLOVIEV^{1,3}

(¹ All-Russia Research Institute of Agricultural Biotechnology;

² Russian Timiryazev State Agrarian University;

³ N.V. Tsitsin Main Botanical Garden of Russian Academy of Sciences)

The paper presents the results of studying the field resistance of a large number of spring triticale samples to brown rust pathogen under the natural infectious background of the Moscow pathogen population in 2012–2015, as well as the identification of some effective Lr-genes in these samples.

The study has shown a high level of field resistance of spring triticale to brown rust. During the growing season of 2012, 34 of the studied samples had no symptoms of brown rust, in 2013, there were 15 such samples. In the field conditions of 2014 and 2015, brown rust infestation was not visually observed in the studied samples of spring triticale.

Using PCR markers, 176 of the studied samples were used to identify some effective Lr-genes. During identification, a fragment matching the size of the fragment amplified in the almost isogenic wheat line of Thatcher cultivar carrying the Lr19 gene was amplified in 24 spring triticale samples; another 14 samples were heterogeneous for the Lr19 gene. Also, 15 of the studied samples contained an amplified fragment matching the size with a fragment of an almost isogenic wheat line of Thatcher cultivar carrying the Lr25 gene. No gene markers Lr9, Lr12, Lr24, Lr28, Lr29, Lr25, Lr47 were identified in the studied samples.

When comparing the results of field stability assessment and PCR analysis, the authors found out that the presence in the genomes of the studied images of the Lr19 and Lr25 genes identified using DNA markers does not significantly affect the field stability of samples under study conditions.

The study has proved the high resistance potential of spring triticale to brown rust pathogens, and a promising source material has been also determined this way. In particular, samples of spring triticale k-1200, k-1715, k-1716, PI495820, PI520484, Pamyati Merezhko, PRAG 554/1, Solovey Kharkovsky have shown resistance to brown rust for four years of research and can be recommended for use in breeding to a high level of field resistance to brown rust in the central regions of the Non-Chernozem zone.

Meanwhile, the study identified an insignificant variability of the studied samples of spring triticale by effective resistance genes to the pathogen of brown rust, and proved the necessity of the introgression of Lr-genes in the triticale genome.

Key words: breeding, spring triticale, brown rust, resistance, Lr-genes, PCR markers.

References

1. Ablova I.B. Printsipy i metody selektsii pshenitsy na ustojchivost' k bolezniam v Krasnodarskom NIISKH im. P.P. Luk'yanenko [Principles and methods of wheat selection for disease resistance in the Krasnodar Research Institute of Agriculture named after P.P. Lukyanenko] / I.B. Ablova, L.A. Bepalov, F.A. Kolesnikov, G.D. Nabokov, V.Ya. Kovtunenکو, V.A. Filobok, R.O. Davoyan, Yu.G. Levchenko, Zh.N. Hudokormova, L.M. Mohova, A.S. Tarhov // Zernovoye khozyaistvo Rossii. 2016; 5(47): 31–35. (In Rus.)
2. Alekseyev Ya.I. Geneticheskiy analizator dlya fragmentnogo analiza DNK [Genetic analyzer for DNA fragment analysis] / Ya.I. Alekseyev, Yu.V. Belov, O.P. Malyuchenko // Nauchnoye priborostroeniye. 2012; 22: 4: 86–92. (In Rus.)
3. Volkova G.V. Nauchno obosnovanniye printsipy sozdaniya i ispol'zovaniya ustojchivyykh k vredonosnym bolezniam sortov pshenitsy dlya stabilizatsii fitosanitarnogo sostoyaniya agrotsenozov na yuge Rossii [Scientifically grounded principles for the development and use of wheat varieties resistant to harmful diseases to stabilize the phytosanitary state of agrocenoses in southern Russia] / G.V. Volkova // Nauchniy zhurnal KubGAU. 2013; 91(07): 1–22. (In Rus.)
4. Gol'dvarg B.A. Ozimoye tritikale – tsennaya zernovaya kul'tura [Winter triticale as a valuable grain crop] / Gol'dvarg B.A., Gritsenko V.G., Borayeva L.I., Kovtunenکو V.Ya. // Tritikale: Materialy mezhdunarodnoy prakticheskoy konferentsii “Rol' tritikale v stabilizatsii i uvelichenii proizvodstva zerna i kormov” i sektsii tritikale otdeleniya rasstnievodstva RASKHN. – Rostov-na-Donu: DZNIISKH, 2010: 284–287. (In Rus.)
5. Grabovets A.I. Tritikale. Monografiya [Triticale: Monograph]. / A.I. Grabovets, A.V. Krohmal' Rostov-na Donu, OOO “Idatel'stvo “Yug”. 2018: 240. (In Rus.)
6. Gruzdev I.V. Otsenka obraztsov yarovoy tritikale (\times Triticosecale Wittm.) po ustoychivosti k buroy rzhavchine (*Puccinia triticina* Erikss.) v polevykh usloviyakh Moskovskoy oblasti [Assessment of spring triticale samples (\times Triticosecale Wittm.) for brown rust resistance (*Puccinia triticina* Erikss.) in the field conditions of the Moscow region] /

I.V. Gruzdev Ye.V. Zakharova, L.S. Bol'shakova, A.A. Soloviev // *Izvestiya TSKHA*. 2017; 3: 5–18. (In Rus.)

7. *Gulayeva N.V.* Prakticheskoye primeneniye molekulyarnykh markerov v selektsii pshenitsy [Practical application of molecular markers in wheat breeding] / N.V. Gulayeva Yu.V. Chesnokov, S.N. Shevchenko, A.A. Zuyeva, A.I. Menibayev // *Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra Rossiyskoy akademii nauk*. 2018; 20; 2 (4): 726–731. (In Rus.)

8. *Dospekhov B.A.* Metodika polevogo opyta (s osnovami statisticheskoy obrabotki rezul'tatov issledovaniy) [Field experiment methodology (with the basics of statistical processing of research results)] / B.A. Dospekhov – M.: Agropromizdat, 1985: 351. (In Rus.)

9. *Zhuchenko A.A.* Adaptivnaya selektsiya rasteniy (ekologo-geneticheskiye osnovy) [Adaptive plant breeding (ecological and genetic fundamentals)] / A.A. Zhuchenko // – M.: Agrorus, 2001; 1: 780. (In Rus.)

10. *Kovtunen V.Ya.* Seleksiya i dostizheniya po tritikale v NTsZ im. P.P. Luk'yanenko [Selection and achievements of triticale in the National Grain Center named after P.P. Lukyanenko] / V.Ya. Kovtunen V.V. Panchenko, A.P. Kalmysh // In: Naslediye akademika N.V. Tsitsina. Sovremennoye sostoyaniye i perspektivy razvitiya. Sbornik statey Vserossiyskoy nauchnoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem, posvyashchennoy 120-letiyu N.V. Tsitsina. 2019: 56–58. (In Rus.)

11. *Konovalov Yu.B.* Praktikum po selektsii i semenovodstvu polevykh kul'tur [Practical training course on selection and seed-growing of field crops]. / Yu.B. Konovalov, A.N. Berezkin, L.I. Dolgodvorova // M.: Agropromizdat, 1987: 367. (In Rus.)

12. *Kroupin P.Yu.* Analiz kollektzii yarovoy tritikale po genam ustoychivosti k listovoy rzhavchine s pomoshch'yu PCR-markerov [Analysis of spring triticale collection by leaf rust resistance genes using PCR markers] / P.Yu. Kroupin I.V. Gruzdev, M.G. Divashuk, M.S. Bazhenov, A.A. Kocheshkova, A.G. Chernook, M.V. Dudnikov, G.I. Karlov, A.A. Soloviev // *Genetika*. 2019; 55; 8: 893–903. (In Rus.)

13. *Luk'yanenko P.P.* Itogi selektsii ozimoy pshenitsy na Kubani [Results of winter wheat selection in the Kuban] / P.P. Luk'yanenko // *Dostizheniya otechestvennoy selektsii*. – M., 1967: 71–95. (In Rus.)

14. *Merezhko A.F.* Geneticheskiye resursy tritikale – vazhnyy faktor diversifikatsii zerno- i kormoproizvodstva [Genetic resources of triticale as an important factor in the diversification of grain and feed production] / A.F. Merezhko // *Zerno i khleb Rossii: 2nd mezhd. kongress*. – SPb., 2006: 144–146. (In Rus.)

15. *Mikhailova L.A.* Raznoobraziye tritikale po ustoychivosti k buroy rzhavchine [Triticale diversification by brown rust resistance] / L.A. Mikhaylova, A.F. Merezhko, E.Yu. Funtikova // *Doklady Rossiyskoy akademii sel'skohozyaystvennykh nauk*. – 2009; 5: 27–30. (In Rus.)

16. *Motorina I.P.* Geneticheskiye osnovy ustoychivosti k buroy rzhavchine form myagkoy pshenitsy ot otdalennykh skreshchivaniy [Genetic basis of brown rust resistance of soft wheat forms from distant crosses]: Self-review of PhD (Bio) thesis. / M.P. Motorina – Belgorod. 2006. (In Rus.)

17. *Rassel G.E.* Seleksiya rasteniy na ustoychivost' k vreditelyam i bolezniam [Plant breeding for resistance to pests and diseases] / G.E. Rassel //; translated from English. – M.: Kolos, 1982: 424. (In Rus.)

18. *Sidorov A.V.* Yuvenil'naya ustoychivost' obraztsov tritikale sovremennoy selektsii k listovoy rzhavchine [Juvenile resistance of modern triticale samples to sheet rust] / A.V. Sidorov, L.G. Tyryshkin, A.A. Soloviev // *Vestnik Studencheskogo nauchnogo obshchestva*. 2014; 1: 86–87. (In Rus.)

19. *Tyryshkin L.G.* Effektivnaya yuvenil'naya ustoychivost' geksaploidnogo tritikale k buroy rzhavchine [Effective juvenile resistance of hexaploid triticale to brown rust] /

- L.G. Tyryshkin, P.M. Kurbanova, K.U. Kurkiyev, I.G. Sarukhanov, U.K. Kurkiyev // *Zashchita i karantin rasteniy*. 2008; 10: 25. (In Rus.)
20. *Shkalikov V.A.* Zashchita rasteniy ot bolezney [Plant protection against diseases] / V.A. Shkalikov, O.O. Beloshapkina, D.D. Bukreyev et al. // ed. by V.A. Shkalikova. – M.: Kolos, 2001: 248. (In Rus.)
21. *Shcherbik A.A.*, Otbor donorov ustoychivosti pshenitsy k buroy rzhavchine [Donor selection of wheat resistance to brown rust] / A.A. Shcherbik Ye.D. Kovalenko // *Zashchita i karantin rasteniy*. 2011; 2: 45–46. (In Rus.)
22. *Barnett R.D.* Environmental stability and heritability estimates for grain yield and test weight in triticale / R.D. Barnett, A.R. Blount, P.L. Pfahler, P.L. Brucker, D.M. Wesenberg, J.W. Johnson // *J. Appl. Genet.* 2006; 47: 207–213.
23. *Cherukuri D.P.* Molecular mapping of *Aegilops speltoides* derived leaf rust resistance gene *Lr28* in wheat / D.P. Cherukuri, S.K. Gupta, A. Charpe, S. Koul, K.V. Prabhu, R.B. Singh Q.M.R. Haq // *Euphytica*. 2005; 143: 19–26.
24. *Gennaro A.* A candidate for *Lr19*, an exotic gene conditioning leaf rust resistance in wheat / A. Gennaro, R.M.B. Koebner C. Ceoloni // *Functional and Integrative Genomic*. 2009; 9: 325–334.
25. *Gupta S.K.* Development and validation of molecular markers linked to an *Aegilops umbellulata*-derived leaf-rust-resistance gene, *Lr9*, for marker-assisted selection in bread wheat / S.K. Gupta, A. Charpe, S. Koul, K.V. Prabhu, Q.M. Haq // *Genome*. 2005; 48: 823–830.
26. *Gupta S.K.* Development and validation of SCAR markers co-segregating with an *Agropyron elongatum* derived leaf rust resistance gene *Lr24* in wheat / S.K. Gupta, A. Charpe, S. Koul, Q.M.R. Haque K.V. Prabhu // *Euphytica*. 2006; 150 (1–2): 233–240.
27. *Hanzalová A.* Resistance of Triticale to Wheat Leaf Rust (*Puccinia triticina*) / A. Hanzalová, P. Bartoš // *Czech J. Genet. Plant Breed.* 2011; 47 (1): 10–16.
28. *Helguera M.* Development of PCR markers for wheat leaf rust resistance gene *Lr47* / M. Helguera, I.A. Khan, J. Dubcovsky // *Theor. Appl. Genet.* 2000; 101: 625–631.
29. *Kwiatek M.* Effective transfer of chromosomes carrying leaf rust resistance genes from *Aegilops tauschii*, Coss. into hexaploid triticale (\times *Triticosecale*, Witt.) using *Ae. tauschii \times *Secale cereale* amphiploid forms / M. Kwiatek, M. Majka, H. Wiśniewska, B. Apolinarska, J. Belter // *Journal of Applied Genetics*. 2015; 56(2): 1–6.*
30. *Lelley T.* Triticale: A low-input cereal with untapped potential / T. Lelley // In *Genetic Resources, Chromosome Engineering, and Crop Improvement. Cereals*; Singh R.J., Jauhar P.P., Eds.; CRS Press, Taylor & Francis Group: Boca Raton, FL. 2006; 2: 395–430.
31. *Martinek P.* Agronomic and quality characteristic of triticale (\times *Triticosecale* Wittmack) with HMW glutenin subunits 5+10/ P. Martinek, M. Vinterova, I. Buresova, T. Vyhnanek // *J. Cereal Sci.* 2008; 47: 68–78.
32. McIntosh R.A. Catalogue of gene symbols for wheat: 2017 / R.A. McIntosh., J. Dubcovsky, W.J. Rogers, C. Morris, X.C. Xia // 2017. – URL: <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2017.pdf>
33. *Mergoum M.* Triticale (\times *Triticosecale* Wittmack) Breeding / M. Mergoum, S. Sapkota A.E.A. EIDoliefy S.M. Naraghi, S. Pirseyedi, M.S. Alamri, W. AbuHamad // *Advances in Plant Breeding Strategies: Cereals*. 2019; 5: 405–451.
34. *Murray M.G.* Rapid isolation of high molecular weight plant DNA / M.G. Murray, W.F. Thompson // *Nucleic Acids Res.* 1980; 8: 4321–4325.
35. *Oettler G.* The fortune of a botanical curiosities Triticale: past, present and future / G. Oettler // *J. Agric. Sci.* 2005; 143: 329–346.
36. *Qureshi N.* A new leaf rust resistance gene *Lr79* mapped in chromosome 3BL from the durum wheat landrace AUS26582. / N. Qureshi, H. Bariana, V. Kumran, S. Muruga, K.L. Forrest, M.J. Hayden, U. Bansal // *Theor. Appl. Genet.* 2018; 131(5): 1091–1098.

37. Singh A. Identification of microsatellite markers linked to leaf rust resistance gene *Lr25* in wheat / A. Singh, J.K. Pallavi, P. Gupta, K.V. Prabhu // J Appl Genetics. 2012; 53: 19–25.
38. Singh R.P. Biotic stresses in triticale / R.P. Singh, E.E. Saari // Proc. of the 2nd Int. Triticale Symp. Mexico, 1990: 171–177.
39. Singh S. Molecular mapping of adult-plant race-specific leaf rust resistance gene *Lr12* in bread wheat / S. Singh, R.L. Bowden // Molecular Breeding. 2011; 28 (2): 137–142.
40. Sodkiewicz W. Application of *Triticum monococcum* for the improvement of triticale resistance to leaf rust (*Puccinia triticina*) / W. Sodkiewicz, A. Strzembicka // Plant Breeding. 2004; 123: 39–42.
41. Tar M. Identification of molecular markers for an efficient leaf rust resistance gene (*Lr29*) in wheat / M. Tar, L. Purnhauser, L. Csósz // Acta Biologica Szegediensis. 2002; 46(3–4): 133–134.
42. Tohver M. Quality of triticale cultivars suitable for growing and bread-making in northern conditions / M. Tohver, A. Kann, R. Taht,; A. Mihhalevski, J. Hakman // Food Chem. 2005; 89: 125–132.

Груздев Иван Викторович, младший научный сотрудник лаборатории маркерной и геномной селекции растений, ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии», ассистент кафедры генетики, селекции и семеноводства РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева, 127550, г. Москва, ул. Тимирязевская, 42; тел.: (903) 237-59-91; e-mail: gruzdev82mtz@mail.ru.

Крупин Павел Юрьевич, канд. биол. наук., старший научный сотрудник лаборатории прикладной геномики и частной селекции сельско-хозяйственных растений, ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии», старший научный сотрудник Центра молекулярной биотехнологии РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева, 127550, г. Москва, ул. Тимирязевская, 42; тел.: (905) 792-33-65; e-mail: pavel-krupin@yandex.ru.

Большакова Людмила Семеновна – канд. биол. наук, старший научный сотрудник Курчатковского геномного центра, ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии», 127550, г. Москва, ул. Тимирязевская, 42; тел.: (903) 669-68-09; e-mail: bolsh3@yandex.ru.

Дивашук Михаил Георгиевич, канд. биол. наук, ведущий научный сотрудник, заведующий лабораторией прикладной геномики и частной селекции сельскохозяйственных растений, ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии»; старший научный сотрудник Центра молекулярной биотехнологии РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева, 127550, г. Москва, ул. Тимирязевская, 42; e-mail: divashuk@gmail.com.

Соловьев Александр Александрович, доктор биологических наук, профессор, профессор РАН, заместитель директора по научной и образовательной деятельности, заведующий лабораторией маркерной и геномной селекции растений, ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии»; старший научный сотрудник Отдела отдаленной гибридизации, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук (ГБС РАН), 127550, г. Москва, ул. Тимирязевская, 42; тел.: (499) 976-65-44; e-mail: a.soloviev70@gmail.com.

Ivan V. Gruzdev, Junior Research Associate, the Laboratory of Marker-Assisted and Genomic Selection of Plants, All-Russia Research Institute of Agricultural Biotechnology; Assistant Professor of the Department of Genetics, Plant Breeding

and Seed Production, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy, 127550, Moscow, Timiryazevskaya Str., 42; phone: (903) 237-59-91; e-mail: gruzdev82mtz@mail.ru.

Pavel Yu. Kroupin, PhD (Bio), Senior Research Associate of the Laboratory of Applied Genomics and Crop Breeding, All-Russia Research Institute of Agricultural Biotechnology; senior research of the Centre for Molecular Biotechnology, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy, 127550, Moscow, Timiryazevskaya Str., 42; phone: (905) 792-33-65; e-mail: pavel-krupin@yandex.ru.

Lyudmila S. Bolshakova, PhD (Bio), Senior Research Associate of the Kurchatov Genomic Centre, All-Russia Research Institute of Agricultural Biotechnology, 127550, Moscow, Timiryazevskaya Str., 42; phone: (903) 669-68-09; e-mail: bolsh3@yandex.ru.

Mikhail G. Divashuk, PhD (Bio), Key Research Associate, Head of the Laboratory of Applied Genomics and Crop Breeding, All-Russian Research Institute of Agricultural Biotechnology; Senior Research Associate of the Centre for Molecular Biotechnology, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy, 127550, Moscow, Timiryazevskaya Str., 42; e-mail: divashuk@gmail.com.

Aleksandr A. Soloviev, DSc (Bio), Deputy Director of the All-Russian Research Institute of Agricultural Biotechnology; Head of the Laboratory of Marker-Assisted and Genomic Selection of Plants; Senior Research Associate of Department of Distant Hybridization, N.V. Tsitsin Main Botanical Garden of Russian Academy of Sciences, 127550, Moscow, Timiryazevskaya Str., 42; phone: (499) 976-65-44; e-mail: a.soloviev70@gmail.com.