

Л.П. Хлебова¹, Н.В. Барышева²
**ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ УСТОЙЧИВОСТИ К СТЕБЛЕВОЙ РЖАВЧИНЕ
У ИНТРОГРЕССИВНЫХ ЛИНИЙ ТВЕРДОЙ ПШЕНИЦЫ,
ПРОИЗВОДНЫХ *TRITICUM TIMOPHEEVII* ZHUK.**

¹Алтайский государственный университет, Барнаул, Россия

²Алтайский научно-исследовательский институт сельского хозяйства, Барнаул, Россия

Email: hlebova61@mail.ru

Селекция сортов сельскохозяйственных культур длительно сохраняющих устойчивость к фитопатогенам возможна лишь при наличии разнообразия доноров иммунитета. Отдаленная гибридизация рассматривается как основной путь решения стратегических задач в данном направлении. Эндемичный для Западной Грузии тетраплоидный вид *Triticum timopheevii* Zhuk., обладающий комплексным иммунитетом к вредоносным грибным болезням, является ценным источником полезных генов для создания иммунных сортов пшеницы. В работе представлены материалы по генетическому анализу факторов, определяющих устойчивость к *Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici* Erikss. et Henn. трех интрогрессивных линий твердой пшеницы, производных *T. timopheevii*. Изучение генетического контроля устойчивости к стеблевой ржавчине проводили методом гибридологического анализа на гибридах F₁ – F₃ поколений, полученных от скрещивания иммунных линий с исходным сортом твердой пшеницы Оренбургская 2. Инфекционный фон создавали в полевых условиях инокуляцией растений на стадии кущения расой 17. Установлено, что резистентность форм НТ-10 и НТ-12 определяют 3 гена: 1 доминантный, 1 рецессивный и 1 доминантный, комплементарный двум первым генам. Линия НТ-7 несет в своем геноме 4 гена: 2 доминантных и 1 полудоминантный, обеспечивающие устойчивость при комплементарном взаимодействии с еще одним доминантным геном. Независимо наследуемые факторы устойчивости к стеблевой ржавчине у пшеницы Тимофеева локализованы в разных группах сцепления, обнаруживающие гомологию с хромосомами *T. durum* Desf. Обсуждается возможность использования новых источников устойчивости для защиты посевов пшеницы от фитопатогенов.

Ключевые слова: твердая пшеница, *Triticum timopheevii*, межвидовая гибридизация, интрогрессивные иммунные линии, стеблевая ржавчина, устойчивость, генетический контроль.

L.P. Khlebova¹, N.V. Barysheva²
**GENETIC CONTROL OF RESISTANCE TO STEM RUST IN DURUM WHEAT
INTROGRESSIVE LINES DERIVED FROM *TRITICUM TIMOPHEEVII* ZHUK.**

¹Altai State University, Barnaul, Russia

²Altai Research Institute of Agriculture, Barnaul, Russia

Email: hlebova61@mail.ru

Breeding for long-lasting resistance to pathogens in cultivated crops is possible only in the presence of various donors of immune genes. Distant hybridization is considered as the main way to solve strategic tasks in this direction. Tetraploid endemic wheat *Triticum timopheevii* Zhuk. has a complex immunity to harmful fungal diseases and can be a valuable source of useful genes to create immune wheat varieties. A genetic analysis of the factors determining the resistance to *Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici* Erikss. et Henn. in three durum wheat introgressive lines derived from *T. timopheevii* has been carried out. The study of the genetic control of resistance to stem rust was performed by hybridological analysis in F₁ – F₃ hybrid generations derived from the crossing immune lines with an initial variety of durum wheat. Infectious background was created in the experimental field by inoculating plants at tillering stage with race 17. We discovered three genes have determined the resistance in both HT-10 and HT-12 lines: one dominant, one recessive and one dominant complementary to the first two genes. HT-7 line carries in its genome four genes: two dominants, one semi dominant providing the resistance at complementary interaction with another dominant gene. Independent inherited factors of resistance to stem rust in *T. timopheevii* are localized in different linkage groups, exhibiting homology with the durum wheat chromosomes. The possibility of the using new sources of resistance to protect wheat crops from plant pathogens was discussed.

Keywords: durum wheat, *Triticum timopheevii*, interspecific hybridization, introgressive immune lines, stem rust, resistance, genetic control.

Citation:

Khlebova, L.P., Barysheva, N.V. (2016). Genetic control of resistance to stem rust in durum wheat introgressive lines derived from *Triticum timopheevii* Zhuk. *Biological Bulletin of Bogdan Chmelniński Melitopol State Pedagogical University*, 6 (3), 121–131.

Поступило в редакцию / Submitted: 08.09.2016

Принято к публикации / Accepted: 23.10.2016

crossref <http://dx.doi.org/10.15421/201678>

© Khlebova, Barysheva, 2016

Users are permitted to copy, use, distribute, transmit, and display the work publicly and to make and distribute derivative works, in any digital medium for any responsible purpose, subject to proper attribution of authorship.



This work is licensed under a Creative Commons Attribution 3.0. License

ВВЕДЕНИЕ

Одной из глобальных проблем современного мира является опережающий рост населения земного шара относительно роста сельскохозяйственного производства. Удовлетворить постоянно возрастающие потребности человечества в продуктах питания возможно за счет повышения урожайности продовольственных культур, в том числе пшеницы (Pardey, 2011). Современные сорта яровой пшеницы в Западной Сибири способны в производственных условиях давать зерна до 3–4 т/га и выше. Реальная же средняя урожайность составляет 1,2–1,4 т/га. Одна из причин недобора урожая – развитие листостебельных болезней, распространяющихся посредством воздушно-капельной инфекции. Так, например, эпифитотии бурой ржавчины и септориоза приводят к потерям зерна до 15–25%, а стеблевой ржавчины – до 40–50% (Шаманин и др., 2010). Интенсификация производства сельскохозяйственной продукции, начавшаяся в прошлом веке, была основана на культивировании генетически однородных высокоурожайных сортов, заменивших местные формы, адаптированные к локальным условиям. Использование химических средств защиты растений для борьбы с болезнями и вредителями без внедрения агротехнологических методов и своевременной сортосмены привело к появлению новых высоковирулентных рас фитопатогенов и существенному снижению уровня резистентности пшеницы (Добротворская и др., 2004).

Селекция сортов длительно сохраняющих устойчивость к фитопатогенам возможна лишь при наличии разнообразия доноров иммунитета. Вместе с тем, гибридизация в течение длительного времени довольно ограниченного числа исходных форм привела к эрозии их генофонда (Porceddu *et al.*, 1988; Martynov *et al.*, 2005; Мартынов и др., 2006; Chan, 2010). Внутривидовая генетическая изменчивость пшеницы по генам устойчивости в настоящее время не в состоянии обеспечить эффективную защиту от грибных патогенов. Несмотря на известные трудности, отдаленная гибридизация рассматривается как основной путь решения стратегических задач в данном направлении (Jauhar *et al.*, 2009; Дружин и др., 2011; Niu *et al.*, 2011).

Особое место в селекции на иммунитет занимают виды р. *Triticum* L., обладающие комплексной устойчивостью к болезням и вредителям, среди которых выделяется *T. timopheevii* Zhuk. (геномная формула $2n = 4x = 28, GGA^tA^t$), узко эндемичный для Западной Грузии тетраплоид (Жуковский, 1985). В процессе эволюции в условиях географической изоляции в популяциях эндемиков закрепляются и накапливаются гены адаптивно ценные для специфических условий среды. В результате у отдаленных гибридов с участием родителей, несущих различные наборы аллелей, возможен не только межвидовой перенос генов, но и случайные рекомбинации, вызывающие трансгрессивное расщепление признаков, в том числе агрономически ценных. В связи с этим, роль эндемичных видов в улучшении возделываемых пшениц значительно возрастает (McIntosh & Gyurfas, 1971; Григорьева, 1988; Козловская и др., 1988, 1990; Будашкина и др., 2008; Твердохлеб, 2009; Хлебова, 2009; 2010; Леонова, 2015).

Регулярное тестирование дикорастущих и культурных форм *T. timopheevii* в условиях естественной и искусственной эпифитотий различных фитопатогенов подтверждает их иммунитет к ряду заболеваний, в том числе стеблевой ржавчине (Михайлова & Смурова, 2007; Лихенко и др., 2009; Синяк и др., 2011), что является особо актуальным в связи с появлением высоко вредоносной расы Ug99 (Уганда 99). Повышенное внимание генетиков и селекционеров к стеблевой ржавчине обусловлено высокой агрессивностью возбудителя, способного в благоприятных для его развития условиях уничтожить практически полностью производственные посевы пшеницы. В течение последних 35–40 лет эффективная генетическая защита растений от данного заболевания обеспечивалась включением в возделываемые сорта *Sr* генов (*Sr24*, *Sr26*, *Sr31*, *Sr36*, *Sr37* и др.). Начиная с 1999 г., мир узнал о появлении в Уганде новой расы стеблевой ржавчины Ug99 (патотип TTKSK), поражающей ранее устойчивые генотипы – носители гена *Sr31* (Pretorius *et al.*, 2000; Singh *et al.*, 2008). В следующем году она была обнаружена уже в Эфиопии и Кении (Pretorius *et al.*, 2007). В 2006 году расу Ug99 идентифицировали в Йемене, в 2007 году в Иране, а в 2009 году в Пакистане. Ученые полагают, что через ряд стран Средней Азии и Казахстан вполне возможен ее занос и в Западную Сибирь (Шаманин и др., 2011).

Согласно некоторым прогнозам, распространение расы Ug99 может привести к потере 80% урожая пшеницы в странах Азии и Африки и более двух третей – в США (Jin *et al.*, 2008). В этих условиях выявление новых источников и генов устойчивости пшеницы к стеблевой ржавчине и их внедрение в современные сорта позволит защитить посевы одного из основных зернопроизводящих регионов России. Несмотря на определенные трудности при работе с отдаленными гибридами (низкая скрещиваемость, стерильность, цитологическая нестабильность) (Козловская & Григорьева, 1985; 1987; Хлебова, 2009; 2010; Твердохлеб, 2011), в литературе имеются сведения о переносе от *T. timopheevii* ряда генов устойчивости к мучнистой росе, пыльной головне, бурой и стеблевой ржавчинам в геном мягкой пшеницы (Allard &

Shands, 1954; Nyquist, 1963; Jørgenson & Jensen, 1972; Скурыгина, 1984; Tomar *et al.*, 1988; Лайкова и др., 2004; Будашкина и др., 2008).

Цель данного исследования – изучить генетический контроль устойчивости к стеблевой ржавчине (*Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici* Erikss. et Henn.) у интрогрессивных иммунных линий твердой пшеницы, производных *T. timopheevii*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследование выполнено на экспериментальном поле Алтайского НИИСХ (г. Барнаул, Алтайский край, Россия). Материалом служили три интрогрессивные иммунные линии НТ-7, НТ-10 и НТ-12, выделенные в F₃BC₁ комбинации [(Шортандинская 71 × Оренбургская 2) × *T. timopheevii* k-38555] × Шортандинская 71 (Козловская и др., 1988; 1990). Образцы прошли многолетнее испытание и подтвердили свою однородность в полевых условиях Западной Сибири на фоне искусственной эпифитотии местной популяции наиболее агрессивных рас стеблевой ржавчины (рис. 1). Кроме того, изучаемые формы обнаружили высокую резистентность к бурой ржавчине, мучнистой росе и пыльной головне. Родительский сорт Оренбургская 2 характеризовался как сильно восприимчивый (рис. 2), а исходная форма *T. timopheevii* k-38555 – высоко устойчивая. Растения выращивали на делянках шириной 1 м с расстоянием между рядами 25 см. Инфекционный фон создавали по общепринятой методике инокуляцией растений на стадии кущения. Степень поражения оценивали по 0–4-балльной шкале Стекмана-Левина в динамике, с момента появления первых симптомов заболевания до полного усыхания листьев (Инфекционные..., 1979).

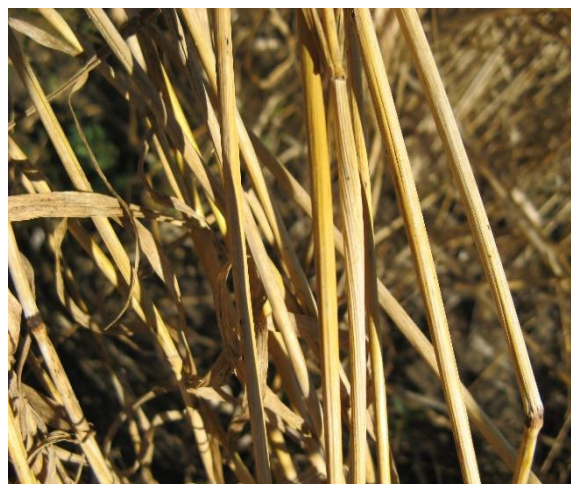


Рис. 1. Иммунная интрогрессивная форма твердой пшеницы, производная *Triticum timopheevii* Zhuk., на искусственном по стеблевой ржавчине инфекционном фоне

Изучение генетического контроля устойчивости к стеблевой ржавчине проводили методом гибридологического анализа на гибридах F₁ – F₃ поколений, полученных от скрещивания иммунных линий с исходным сортом твердой пшеницы Оренбургская 2. Родительские формы, растения F₁ и F₂, а также линии F₃ высевали в полевых условиях на изолированном участке с соблюдением всех мер предосторожности и заражали монорасовым инокулятом стеблевой ржавчины *P. graminis* f. sp. *tritici* (раса 17). Проанализировано 900 растений F₁, 1802 растения F₂ и 633 линии F₃ поколений. Для иммунологической оценки F₃ использованы семьи, включающие не менее 25 растений. Кроме того, исследовали реакцию гибридов, полученных по диаллельной схеме от скрещивания изучаемых линий между собой, на заражение 17 расой *P. graminis* f. sp. *tritici*. Соответствие ожидаемых и фактически наблюдаемых соотношений оценивали по критерию χ^2 (Идентификация..., 1986).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Предварительный цитологический анализ иммунных линий твердой пшеницы, производных *T. timopheevii*, обнаружил бивалентную конъюгацию хромосом и высокую регулярность мейоза. При их скрещивании с образцами твердой и мягкой пшеницы не наблюдали структурных хромосомных нарушений, что косвенно свидетельствует об интрогрессии хозяйственно ценных признаков от *T. timopheevii* в *T. durum* путем генетической рекомбинации, а не за счет замещения хромосом или транслокации крупных хромосомных участков (Хлебова & Барышева, 2015; 2016). Полученные данные дают основание

для использования метода гибридологического анализа при изучении генетического контроля устойчивости к фитопатогенам у производных пшеницы Тимофеева.

Гибриды первого поколения от скрещивания линий НТ-7, НТ-10 и НТ-12 с родительским сортом Оренбургская 2 не отличались по реакции на заражение стеблевой ржавчиной от иммунных исходных форм, что свидетельствует о полном доминировании признака устойчивости ($D = 1$). В F_2 поколении анализировали от 376 до 932 растений на комбинацию (табл. 1). Во всех трех скрещиваниях доля устойчивых растений была примерно одинакова и превышала долю восприимчивых. Отношение восприимчивых к устойчивым особям составило 0,57–0,72 у различных гибридов. Кроме классов фенотипически сходных с родителями, в F_2 встречались растения промежуточные по проявлению признака, что указывает на его сложный генетический контроль.



Рис. 2. Родительский сорт твердой пшеницы Оренбургская 2 на искусственном по стеблевой ржавчине инфекционном фоне

Из семей F_3 , произошедших от устойчивых растений F_2 , часть были константно устойчивыми (рис. 3), а большинство расщеплялись на устойчивые и восприимчивые формы. Кроме того, в каждой гибридной комбинации в потомстве устойчивых растений F_2 отмечено несколько семей, константно восприимчивых. Их число составило 1, 8 и 14 в скрещиваниях Оренбургской 2 с НТ-7, НТ-12 и НТ-10, соответственно. Однако все эти линии характеризовались малочисленным потомством, на основании чего были отнесены к расщепляющимся.

Потомство восприимчивых растений F_2 также делилось на константно восприимчивые и расщепляющиеся семьи (рис. 4). Появление расщепляющихся семей в потомстве восприимчивых растений, при доминировании устойчивости в F_1 , возможно в случае, когда, кроме доминантного гена, в генетическом контроле признака принимают участие также рецессивные и полудоминантные гены.

Исходя из выше изложенных фактов, выдвигали нулевую гипотезу наследования. В комбинации НТ-10 × Оренбургская 2 в F_2 соотношение устойчивых и восприимчивых растений было 246:130. Иммунологический анализ семей F_3 показал, что в потомстве устойчивых растений F_2 число константно устойчивых и расщепляющихся соотносится как 39:159.

Гипотеза, объясняющая наблюдаемое расщепление, состоит в том, что контроль признака осуществляется доминантным и рецессивным дупликатными генами при комплементарном взаимодействии их с третьим доминантным геном. Если доминантный ген обозначить D , рецессивный – r , а комплементарный – K , то устойчивыми будут растения, имеющие хотя бы один доминантный аллель K в сочетании с D и r .

Ожидаемое соотношение устойчивых и восприимчивых растений в F_2 будет 39:25. В F_3 из 39 потомств устойчивых растений, константно устойчивыми будут 7. Соответствие ожидаемых и фактически наблюдаемых соотношений оценивали по критерию χ^2 . Его значения составили 3,18 и 0,44 для F_2 и F_3 , соответственно ($\chi^2_{\text{табл.}} = 3,84$), что не противоречит выдвинутой гипотезе.

Таблица 1. Соотношение фенотипических классов в F_2 и F_3 поколениях гибридов интрогрессивных линий с родительским сортом Оренбургская 2

Поколение	Изучено растений (линий)	Число растений (линий)			Ожидаемое отношение фенотипических классов	$\chi^2_{\text{факт.}}$
		устойчивых	восприимчивых	расщепляющихся		
НТ-10 × Оренбургская 2						
F_2	376	246	130	–	39:25	3,18
F_3 (потомства устойчивых растений)	198	39	–	159	7:32	0,44
F_3 (потомства восприимчивых растений)	30	–	16	14	–	–
НТ-12 × Оренбургская 2						
F_2	932	533	399	–	39:25	5,49
F_3 (потомства устойчивых растений)	256	37	–	219	7:32	2,12
F_3 (потомства восприимчивых растений)	28	–	5	23	–	–
НТ-7 × Оренбургская 2						
F_2	494	359	135	–	183:73	0,35
F_3 (потомства устойчивых растений)	90	21	–	69	37:146	0,88
F_3 (потомства восприимчивых растений)	31	–	21	10	–	–



Рис. 3. Константно устойчивая семья F_3 в потомстве устойчивого растения F_2 гибрида НТ-10 × Оренбургская 2

Для дополнительного подтверждения данной гипотезы наследования устойчивости было проанализировано соотношение устойчивых и восприимчивых растений в расщепляющихся семьях F_3 . Для анализа выбраны семьи, число растений в которых составляло от 30 до 64. Согласно нашей гипотезе, ожидаемые соотношения фенотипических классов в расщепляющихся потомствах устойчивых растений F_2 будут следующие: 3:1, 9:7, 13:3 и 39:25, а в потомстве восприимчивых растений – 1:3 и 3:13. Как оказалось, при анализе материала F_3 были найдены все ожидаемые отношения (табл. 2).

Таблица 2. Расщепления в линиях F_3 , соответствующие ожидаемым для гибридов НТ-12 × Оренбургская 2 и НТ-10 × Оренбургская 2

Число растений в линии	НТ-12 × Оренбургская 2			Число растений в линии	НТ-10 × Оренбургская 2		
	Соотношение устойчивые: неустойчивые	Нулевая гипотеза	Значение $\chi^2_{\text{факт.}}$		Соотношение устойчивые: неустойчивые	Нулевая гипотеза	Значение $\chi^2_{\text{факт.}}$
30	17:13	9:7	0,002	42	34:8	13:3	0,002
42	27:15	39:25	0,23	30	17:13	9:7	0,002
33	20:13	39:25	0,008	37	29:9	3:1	0,008
34	25:9	3:1	0,04	56	43:13	3:1	0,09
39	29:10	3:1	0,008	50	28:22	9:7	0,001
61	40:21	39:25	0,05	69	38:31	9:7	0,04
36	29:7	13:3	0,01	36	21:15	9:7	0,07
33	27:6	13:3	0,06	60	49:11	13:3	0,006
41	34:7	13:3	0,07	51	41:10	13:3	0,03
31	20:11	9:7	0,89	51	31:20	39:25	0,001
35	23:12	39:25	0,36	34	21:13	39:25	0,01
				47	31:16	39:25	0,51

Однако, как в потомстве устойчивых (8 из 28 линий), так и в потомстве восприимчивых растений (6 из 13 линий), обнаружены семьи, соотношение фенотипических классов в которых не соответствовало ни одному из теоретически возможных. В литературе имеются примеры, когда характер наследования и проявления признака изменялся в зависимости от генотипической среды (Воронкова, 1980; Jin *et al.*, 2007). Оценка генетического разнообразия интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii* по геномному составу и устойчивости к бурой ржавчине и мучнистой росе также показала влияние генотипической среды сорта-реципиента на число, хромосомную локализацию и протяженность интрогрессированных фрагментов *T. timopheevii* (Леонова и др., 2014; Леонова, 2015). Не исключено, что и в нашем случае в результате рекомбинации у гибридов F_1 возникают генотипы, способные изменить характер проявления признака. Однако численность растений в линиях F_3 недостаточна для объективной оценки этого предположения.



А



Б

Рис. 4. Восприимчивая (А) и расщепляющаяся (Б) семьи F_3 гибрида НТ-10 × Оренбургская 2

Проверка предполагаемой трехгенной модели для наследования устойчивости к стеблевой ржавчине в комбинации НТ-12 × Оренбургская 2 показала соответствующее ей поведение признака в F₃. Значение критерия χ^2 по соотношению константно устойчивых и расщепляющихся семей этого поколения 37:219 равно 2,12. При анализе признака устойчивости в расщепляющихся потомствах устойчивых растений F₂ оказалось, что соотношения фенотипических классов лишь в двух случаях не соответствовали ожидаемым. В расщепляющихся потомствах восприимчивых растений F₂ 6 из 15 линий имели фенотипическое соотношение, соответствующее принятой модели. Все случаи соответствия приведены в таблице 2. Возможно, что наблюдаемые отклонения объясняются аналогичными, как и для гибрида НТ-10 × Оренбургская 2, причинами.

Проверка гипотезы о контроле устойчивости к стеблевой ржавчине тремя генами (1 доминантным, 1 рецессивным дупликатным и 1 комплементарным доминантным) для комбинации НТ-7 × Оренбургская 2 показала следующее: фактическое значение χ^2 по соотношению константно устойчивых и расщепляющихся семей F₃ равно 2,3, что не отвергает нулевую гипотезу. Однако значение этого критерия для F₂ поколения составило 28,6, что существенно превысило критическое значение. На основании этих данных была отвергнута предыдущая гипотеза наследования и выдвинута новая.

Соответствие ожидаемых и наблюдаемых соотношений в F₂ и F₃ установлено в предположении, что устойчивость линии НТ-7 контролируется четырьмя генами, из которых 2 доминантных и 1 полудоминантный, обеспечивающие устойчивость при комплементарном взаимодействии с еще одним доминантным геном. Фактическое значение χ^2 при проверке данной гипотезы равнялось 0,35 и 0,88 для F₂ и F₃, соответственно, что статистически подтверждает достоверность выше изложенных рассуждений.

При выполнении настоящего эксперимента было проведено заражение инокулятом 17 расы стеблевой ржавчины гибридов F₂, полученных от скрещивания иммунных линий между собой по диаллельной схеме, в объеме от 385 до 951 растения на комбинацию. Отсутствие расщепления дает основание предполагать их полную или частичную идентичность по генам устойчивости.

Таким образом, наиболее вероятно, что генотипы линий твердой пшеницы, получившие иммунитет к стеблевой ржавчине от *T. timopheevii*, имеют несколько факторов резистентности. У линий НТ-10 и НТ-12 обнаружено 3 гена: 1 доминантный, 1 рецессивный и 1 доминантный, комплементарный двум первым генам. Линия НТ-7 имеет 4 гена устойчивости: 2 доминантных и 1 полудоминантный, обеспечивающие устойчивость при комплементарном взаимодействии с еще одним доминантным геном. Исходя из полученных данных, можно заключить, что независимо наследуемые факторы устойчивости к *P. graminis* Pers. f. sp. *tritici* Erikss. et Henn. у пшеницы Тимофеева локализованы в разных группах сцепления, гомологичных хромосомам твердой пшеницы.

Идентификации генов и QTLs, перенесенных в геном пшеницы от *T. timopheevii*, посвящено ограниченное количество публикаций (Brown-Guedira *et al.*, 2003; Леонова и др., 2012; Uhrin *et al.*, 2012; Леонова, 2015). Так исследования, выполненные в первой половине прошлого столетия, позволили выявить в геноме *T. timopheevii* три гена устойчивости к стеблевой ржавчине (*Sr36*, *Sr37*, *Sr40*), один ген устойчивости к бурой ржавчине (*Lr18*) и один ген устойчивости к мучнистой росе (*Pm6*) (Allard & Shands, 1954; McIntosh & Guarfas, 1971; Jørgensen & Jensen, 1972; McIntosh, 1983). В начале нынешнего столетия в Институте цитологии и генетики СО РАН была создана коллекция интрогрессивных линий пшеницы, и осуществлен цикл работ по изучению процессов формообразования и стабилизации гибридного генома в первых поколениях *T. timopheevii* × *T. aestivum*, а также проведена идентификация и локализация генетических факторов *T. timopheevii*, определяющих устойчивость этих линий к фитопатогенам.

В результате были идентифицированы новые, ранее не известные, гены и QTLs, контролирующие резистентность мягкой пшеницы к бурой ржавчине (*LrTt1*, *LrTt2*, *QLr.icg-1A* и *QLr.icg-2B*) и мучнистой росе (*QPm.icg-6D*) (Леонова, 2015). Информация о генах *LrTt1* и *LrTt2* внесена в Международный Каталог генных символов (McIntosh *et al.*, 2013). Эти данные, а также наши исследования позволяют утверждать, что пшеница Тимофеева обладает большим потенциалом и содержит, кроме уже известных, и другие эффективные гены иммунитета. Для идентификации и точной локализации генетического материала *T. timopheevii*, интрогрессивированного в геном твердой пшеницы, представленного в настоящей работе, необходимы дополнительные молекулярно-генетические исследования.

ВЫВОДЫ

Генетический анализ факторов, определяющих устойчивость интрогрессивных линий твердой пшеницы к *P. graminis* Pers. f. sp. *tritici* Erikss. et Henn., показал, что резистентность производных *T. timopheevii* НТ-10 и НТ-12 определяют 3 гена: 1 доминантный, 1 рецессивный и 1 доминантный, комплементарный двум первым генам. Линия НТ-7 несет в своем геноме 4 гена: 2 доминантных и 1 полудоминантный, обеспечивающие устойчивость при комплементарном взаимодействии с еще одним доминантным геном. Независимо наследуемые факторы устойчивости к стеблевой ржавчине у пшеницы Тимофеева локализованы в разных группах сцепления, обнаруживающие гомологию с *T. durum*.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Будашкина Е.Б., Гордеева Е.И., Калинина Н.П., Россеева Л.П., Леонова И.Н. Создание вторичных генофондов – источник генов устойчивости к болезням мягкой пшеницы и их использование в селекции // Генетические ресурсы культурных растений в XXI веке: Материалы II Вавиловской международной конференции. – С-Петербург: ВИР, 2008. – С. 247–249.
- Воронкова А.А. Генетико-иммунологические основы селекции пшеницы на устойчивость к ржавчине. – М.: Колос, 1980. – 191 с.
- Григорьева Л.П. Роль генотипической и модификационной изменчивости в интрогрессивной гибридизации *Triticum durum* Desf. × *Triticum timopheevii* Zhuk: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Новосибирск, 1988. – 16 с.
- Добротворская Т.В., Мартынов С.П., Пухальский В.А. Тенденции изменения генетического разнообразия сортов яровой мягкой пшеницы, реализованных на территории России в 1929-2003 гг. // Генетика. – 2004. – Т. 40. – № 11. – С. 1509–1522.
- Дружин А.Е., Сибикеев С.Н., Крупнов В.А., Воронина С.А. Создание сортов яровой мягкой пшеницы с устойчивостью к комплексу патогенов методом интрогрессивной селекции // Достижения науки и техники АПК. – 2011. – № 01. – С. 22–24.
- Жуковский П.М. Избранные труды / Под ред. Дорофеева В.Ф. – Л.: Агропромиздат, 1985. – 392 с.
- Идентификация генов устойчивости пшеницы к ржавчинным заболеваниям / Под ред. Кривченко В.И. – Л.: ВИР, 1986. – 33 с.
- Инфекционные фоны в фитопатологии / Под ред. Фадеева Ю.Н. – М.: Колос, 1979. – 208 с.
- Козловская В.Ф., Григорьева Л.П. Фертильность потомства первого беккрасса (*T. durum* Desf. × *T. timopheevii* Zhuk.) в зависимости от генотипического разнообразия видов и условий выращивания // Сельскохозяйственная биология. – 1985. – № 3. – С. 77–79.
- Козловская В.Ф., Григорьева Л.П. Особенности реализации женских гамет F₁ межвидовых гибридов *Triticum durum* Desf. × *Triticum timopheevii* Zhuk. // Гаметная и зиготная селекция растений: Материалы респ. конф. 23 июня 1986 г. – Кишинев: Штинца, 1987. – С. 63–66.
- Козловская В.Ф., Григорьева Л.П., Шатилова Н.В. Возможность отбора устойчивых к стеблевой ржавчине форм в первых поколениях межвидовых гибридов // Селекция сельскохозяйственных культур в Алтайском крае. – Новосибирск, 1988. – С. 49–59.
- Козловская В.Ф., Григорьева Л.П., Шатилова Н.В. Использование межвидовой гибридизации для создания новых источников устойчивости пшеницы к стеблевой ржавчине // Сельскохозяйственная биология. – 1990. – № 1. – 65–71.
- Лайкова Л.И., Арбузова В.С., Ефремова Т.Т., Попова О.М. Создание иммунных линий сорта Саратовская 29 с комплексной устойчивостью к грибам ржавчины и мучнистой росы // Генетика. – 2004. – Т. 40. – С. 631–635.
- Леонова И.Н. Генетический контроль устойчивости к грибным болезням у мягкой пшеницы с интрогрессиями от *Triticum timopheevii* Zhuk.: Автореф. дис. ... д.б.н. – Новосибирск, 2015. – 32 с.
- Леонова И.Н., Орловская О.А., Родер М.С. и др. Молекулярно-генетическое разнообразие интрогрессивных линий мягкой пшеницы (*T. aestivum*/*T. timopheevii*) // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2014. – Т. 17. – С. 681–690.
- Леонова И.Н., Тимонова Е.М., Будашкина Е.Б., Салина Е.А. Картирование локусов, контролирующих хозяйственно важные признаки у интрогрессивных линий мягкой пшеницы с генетическим материалом *Triticum timopheevii* // Идеи Н.И. Вавилова в современном мире: Материалы III Вавиловской международной конференции. – Санкт-Петербург, 2012. – С. 177.
- Лихенко И.Е., Стёпочкин П.И., Христов Ю.А. и др. Источники устойчивости к неблагоприятным биотическим и абиотическим факторам внешней среды в сибирском генофонде пшеницы, ржи и тритикале // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 2009. – Т. 166. – С. 168–173.
- Мартынов С.П., Добротворская Т.В., Пухальский В.А. Динамика генетического разнообразия сортов озимой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.), районированных на территории России в 1929–2005 гг. // Генетика. – 2006. – Т. 42. – № 10. – С. 1359–1371.
- Михайлова Л.А., Смурова С.Г. Источники устойчивости пшеницы к темно-бурой пятнистости // Доклады РАСХН. – 2007. – № 6. – С. 25–28.
- Синяк Е.Ф., Волкова Г.В., Митрофанова О.П. Источники устойчивости пшеницы и эгилопса к стеблевой ржавчине (возбудитель *Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici* Erikss. et Henn.) // Научный журнал КубГАУ. – 2011. – № 67 (03). – Режим доступа: <http://ej.kubagro.ru/2011/03/pdf/23.pdf>.
- Скурыгина Н.А. Высокоэффективные гены устойчивости к популяции бурой ржавчины и мучнистой росы у линий мягкой пшеницы, производных *T. timopheevii* Zhuk., и их идентификация // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 1984. – Т. 85. – С. 5–13.
- Твердохлеб Е.В. Скрещиваемость и фертильность гибридов между формами пшеницы – носителями субгена G и сортами мягкой и твердой пшениц // Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія: Біологія. – 2009. – № 856. – С. 89–96.

- Твердохліб О. Успадкування ознак у гібридів видів і форм підроду *Vaeoticum* з твердою пшеницею та їхньому потомстві від ступінчастих схрещувань // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. Біологія. – 2011. – Вип. 55. – С. 73–80.
- Хлебцова Л.П. Межвидовая совместимость тетраплоидных пшениц *Triticum durum* Desf. и *Triticum timopheevii* Zhuk. // Известия Алтайского государственного университета. – 2009. – № 3. – С. 33–37.
- Хлебцова Л.П. Результативность возвратного скрещивания межвидовых гибридов пшеницы *Triticum durum* Desf. × *Triticum timopheevii* Zhuk. // Известия Алтайского государственного университета. – 2010. – № 3-1. – С. 60–63.
- Хлебцова Л.П., Барышева Н.В. Цитогенетические особенности интрогрессивных линий твердой пшеницы // Acta Biologica Sibirica. – 2015. – Т. 1. – № 3-4. – С. 160-170.
- Хлебцова Л.П., Барышева Н.В. Рекомбиногенез и продуктивные свойства пентаплоидных гибридов пшеницы // Acta Biologica Sibirica. – 2016. – Т. 2. – № 3. – С. 61–72.
- Шаманин В.П., Моргунов А.И., Манес Я., Зеленский Ю.И., Чурсин А.С., Левшунов М.А. Селекция яровой мягкой пшеницы на устойчивость к местной популяции и к вирулентной расе Ug 99 стеблевой ржавчины в условиях Западной Сибири // Вестник ВОГиС. – 2010. – Т. 14. – № 2. – С. 223–231.
- Шаманин В.П., Моргунов А.И., Чурсин А.С., Меркешина Н.Н., Штубей Т.Ю., Левшунов М.А., Каракоз И.И. Представляет ли стеблевая ржавчина угрозу урожаю пшеницы в условиях Западной Сибири // Advances in current natural sciences. – 2011. – № 3. – С. 56–60.
- Allard R.W., Shands R.G. Inheritance of resistance to stem rust and powdery mildew in cytologically stable spring wheats derived from *Triticum timopheevii* // Phytopathology. – 1954. – V. 44. – P. 266–274.
- Brown-Guedira G.L., Singh S., Fritz A.K. Performance and mapping of leaf rust resistance transferred to wheat from *Triticum timopheevii* subsp. *armeniicum* // Phytopathology. – 2003. – V. 93. – P. 784–789.
- Chan S.W.L. Chromosome engineering: power tools for plant genetics // Trends Biotechnol. – 2010. – V. 28. – P. 605–610.
- Jauhar P.P., Peterson T.S., Xu S.S. Cytogenetic and molecular characterization of a durum alien disomic addition line with enhanced tolerance to *Fusarium* head blight // Genome. – 2009. – V. 52. – P. 467–483.
- Jin Y., Singh R.P., Ward R.W. *et al.* Characterization of seedling infection types and adult plant infection responses of monogenic *Sr* gene lines to race TTKS of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* // Plant Disease. – 2007. – No 91. – P. 1096–1099. DOI:10.1094/PDIS-91-9-1096.
- Jin Y., Szabo Z.A., Pretorius Z.A. *et al.* Detection of virulence to *Sr24* within race TTKS of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* // Plant Disease. – 2008. – V. 92. – P. 923–926
- Jørgenson J.H., Jensen C.J. Genes for resistance to wheat powdery mildew in derivatives of *Triticum timopheevii* and *T. carthlicum* // Euphytica. – 1972. – V. 21. – P. 121–128.
- Martynov S.P., Dobrotvorskaya T.V., Pukhalskiy V.F. Analysis of genetic diversity of spring durum wheat (*Triticum durum* Desf.) cultivars released in Russia in 1929-2004 // Rus. J. Genetics. – 2005. – V. 41. – No 10. – P. 1113–1122.
- McIntosh R.A. Genetic and cytogenetic studies involving *Lr18* for resistance to *Puccinia recondita* // Proc. 6th Intern. Wheat Genetics Symposium. – Japan: Kyoti, 1983. – P. 777–783.
- McIntosh R.A., Gyrfas J. *Triticum timopheevii* as a source of resistance to wheat stem rust // Zeitschrift Pflanzenzuchtung. – 1971. – V. 66. – P. 240–248.
- McIntosh R.A., Yamazaki Y., Dubcovsky J., Rogers J., Morris C., Appels R., Xia X.C. Catalogue of gene symbols for wheat. – 2013. – Retrieved from: <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/>.
- Niu Z., Klindworth D.L., Friesen T.L., Chao S., Jin Yu., Cai X., Xu S.S. Targeted introgression of a wheat stem rust resistance gene by DNA marker-assisted chromosome engineering // Genetics. – 2011. – V. 187. – P. 1011–1021.
- Nyquist W.E. Inheritance of powdery mildew resistance in hybrids involving a common wheat strain derived from *Triticum timopheevii* // Crop Sci. – 1963. – V. 3. – No 1. – P. 40–43.
- Pardey P.G. A strategic look at global wheat production, productivity and R&D developments // Czech J. Genet. Plant. Breed. – 2011. – V. 47. – P. 6–19.
- Porceddu E., Ceoloni C., Lafandra D., Tanzarella O.A., Mugnozza G.S. Genetic resources and plant breeding: Problems and perspectives // Proc. 7th Intern. Wheat Genet. Symposium, Cambridge, 1988. – P. 7–22.
- Pretorius Z.A., Pienaar L., Prins R. Greenhouse and field assessment of adult plant resistance in wheat to *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* // Australian Plant Pathol. – 2007. – V. 36. – No 6. – P. 905–909.
- Pretorius Z.A., Singh R.P., Wagoire W.W., Payne T.S. Detection of virulence to wheat stem rust resistance gene *Sr31* in *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* in Uganda // Plant Dis. – 2000. – V. 84. – P. 203.
- Singh R.P., Hodson D.P., Huerta-Espino J., Jin Y., Njau P. *et al.* Will stem rust destroy the world's wheat crop? // Adv. Agron. – 2008. – V. 98. – P. 271–309.
- Tomar S.M.S., Joshi B.C., Kochumadhavan M., Shrivastava K.D. Transfer of leaf rust resistance into bred wheat from *Triticum timopheevii* Zhuk. // Current Sci. – 1988. – V. 57. – P. 17–19.
- Uhrin A., Szakács E., Láng L., Bedo Z., Molnár-Láng M. Molecular cytogenetic characterization and SSR marker analysis of a leaf rust resistant wheat line carrying a 6G(6B) substitution from *Triticum timopheevii* (Zhuk.) // Euphytica. – 2012. – V. 186. – P. 45–55.

REFERENCES

- Allard, R.W., Shands, R.G. (1954). Inheritance of resistance to stem rust and powdery mildew in cytologically stable spring wheats derived from *Triticum timopheevii*. *Phytopathology*, 44, 266–274.
- Brown-Guedira, G.L., Singh, S., Fritz, A.K. (2003). Performance and mapping of leaf rust resistance transferred to wheat from *Triticum timopheevii* subsp. *armeniacum*. *Phytopathology*, 93, 784–789.
- Budashkina, E.B., Gordeeva, E.I., Kalinina, N.P., Rosseeva, L.P., Leonova, I.N. (2008). Sozdanie vtorichnykh genofondov – istochnik genov ustojchivosti k bolezniam myagkoj pshenicy i ih ispol'zovanie v selekcii. *Geneticheskie resursy kul'turnyh rastenij v XXI veke: Materialy II Vavilovskoj mezhdunarodnoj konferencii*. S-Peterburg: VIR (in Russian).
- Chan, S.W.L. (2019). Chromosome engineering: power tools for plant genetics. *Trends Biotechnol.*, 28, 605–610.
- Dobrotvorskaya, T.V., Martynov, S.P., Puhalskij, V.A. (2004). Tendencii izmeneniya geneticheskogo raznoobraziya sortov yarovoj myagkoj pshenicy, realizovannyh na territorii Rossii v 1929-2003 gg. *Genetika*, 40 (11), 1509–1522 (in Russian).
- Druzhin, A.E., Sibikeev, S.N., Krupnov, V.A., Voronina, S.A. (2011). Sozdanie sortov yarovoj myagkoj pshenicy s ustojchivost'ju k kompleksu patogenov metodom introgressivnoj selekcii. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK*, 01, 22–24 (in Russian).
- Grigor'eva, L.P. (1988). Rol' genotipicheskoi i modifikacionnoj izmenchivosti v introgressivnoj gibrizacii *Triticum durum* Desf. × *Triticum timopheevii* Zhuk. Thesis of Doctoral Dissertation. Novosibirsk (in Russian).
- Hlebova, L.P. (2009). Mezhhvidovaya sovместimost' tetraploidnyh pshenic *Triticum durum* Desf. i *Triticum timopheevii* Zhuk. *Izvestiya Altajskogo gosudarstvennogo universiteta*, 3, 33–37 (in Russian).
- Hlebova, L.P. (2010). Rezul'tativnost' vozvratnogo skreshchivaniya mezhhvidovyh gibridov pshenicy *Triticum durum* Desf. × *Triticum timopheevii* Zhuk. *Izvestiya Altajskogo gosudarstvennogo universiteta*, 3-1, 60–63 (in Russian).
- Hlebova, L.P., Barysheva, N.V. (2015). Citogeneticheskie osobennosti introgressivnyh linij tvrdoj pshenicy. *Acta Biologica Sibirica*, 1 (3-4), 160–170 (in Russian).
- Hlebova, L.P., Barysheva, N.V. (2016). Rekombinogenez i produktivnye svoystva pentaploidnyh gibridov pshenicy. *Acta Biologica Sibirica*, 2 (3), 61–72 (in Russian).
- Identifikaciya genov ustojchivosti pshenicy k rzhavchinym zabolennyam* (1987). Pod red. Krivchenko V.I. Leningrad: VIR (in Russian).
- Infekcionnye fony v fitopatologii* (1979). Pod red. Fadeeva Yu.N. Moskva: Kolos (in Russian).
- Jauhar, P.P., Peterson, T.S., Xu, S.S. (2009). Cytogenetic and molecular characterization of a durum alien disomic addition line with enhanced tolerance to *Fusarium* head blight. *Genome*, 52, 467–483.
- Jin, Y., Singh, R.P., Ward, R.W. et al. (2007). Characterization of seedling infection types and adult plant infection responses of monogenic Sr gene lines to race TTKS of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*. *Plant Disease*, 91, 1096–1099. DOI:10.1094/PDIS-91-9-1096.
- Jin, Y., Szabo, Z.A., Pretorius, Z.A. et al. (2008). Detection of virulence to Sr24 within race TTKS of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*. *Plant Disease*, 92, 923–926.
- Jørgenson, J.H., Jensen, C.J. (1972). Genes for resistance to wheat powdery mildew in derivatives of *Triticum timopheevii* and *T. carthlicum*. *Euphytica*, 21, 121–128.
- Kozlovskaya, V.F., Grigor'eva, L.P. (1985). Fertil'nost' potomstva pervogo bekkrossa (*T. durum* Desf. × *T. timopheevii* Zhuk.) v zavisimosti ot genotipicheskogo raznoobraziya vidov i uslovij vyrashchivaniya. *Sel'skobozyajstvennaya biologiya*, 3, 77–79 (in Russian).
- Kozlovskaya, V.F., Grigor'eva, L.P. (1987). Osobennosti realizacii zhenskih gamet F1 mezhhvidovyh gibridov *Triticum durum* Desf. × *Triticum timopheevii* Zhuk. *Gametnaya i zigotnaya selekcija rastenij: Materialy resp. konf. 23 iyunya 1986 g.* Kishinev: Shtiinca (in Russian).
- Kozlovskaya, V.F., Grigor'eva, L.P., Shatilova, N.V. (1988). Vozmozhnost' otbora ustojchivyh k steblevoj rzhavchine form v pervyh pokoleniyah mezhhvidovyh gibridov. *Selekcija sel'skobozyajstvennyh kul'tur v Altajskom krae*. Novosibirsk (in Russian).
- Kozlovskaya, V.F., Grigor'eva, L.P., Shatilova, N.V. (1990). Ispol'zovanie mezhhvidovoj gibrizacii dlya sozdaniya novyh istochnikov ustojchivosti pshenicy k steblevoj rzhavchine. *Sel'skobozyajstvennaya biologiya*, 1, 65–71 (in Russian).
- Lajkova, L.L., Arbuzova, V.S., Efremova, T.T., Popova, O.M. (2004). Sozdanie immunnyh linij sorta Saratovskaya 29 s kompleksnoj ustojchivost'ju k gribam rzhavchiny i muchnistoj rosy. *Genetika*, 40, 631–635 (in Russian).
- Leonova, I.N. (2015). *Geneticheskij kontrol' ustojchivosti k gribnym bolezniam u myagkoj pshenicy s introgressiyami ot Triticum timopheevii* Zhuk. Thesis of Doctoral Dissertation. Novosibirsk (in Russian).
- Leonova, I.N., Orlovskaya, O.A., Roder, M.S. i dr. (2014). Molekulyarno-geneticheskoe raznoobrazie introgressivnyh linij myagkoj pshenicy (*T. aestivum*/*T. timopheevii*). *Vavilovskij zhurnal genetiki i selekcii*, 17, 681–690 (in Russian).
- Leonova, I.N., Timonova, E.M., Budashkina, E.B., Salina, E.A. (2012). Kartirovanie lokusov, kontroliruyushchih hozyajstvenno vazhnye priznaki u introgressivnyh linij myagkoj pshenicy s geneticheskim materialom *Triticum timopheevii*. *Idei N.I. Vavilova v sovremennom mire: Materialy III Vavilovskoj mezhdunarodnoj konferencii*. Sankt-Peterburg: VIR (in Russian).

- Lihenko, I.E., Styopochkin, P.I., Hristov, YU.A. i dr. (2009). Istochniki ustojchivosti k neblagopriyatnym bioticheskim i abioticheskim faktoram vneshnej sredy v sibirskom genofonde pshenicy, rzhi i tritikale. *Trudy po prikladnoj botanike, genetike i selekcii*, 166, 168–173 (in Russian).
- Martynov, S.P., Dobrotvorskaya, T.V., Pukhalskiy, V.F. (2005). Analysis of genetic diversity of spring durum wheat (*Triticum durum* Desf.) cultivars released in Russia in 1929–2004. *Rus. J. Genetics*, 41 (10), 1113–1122.
- Martynov, S.P., Dobrotvorskaya, T.V., Puhalskiy, V.A. (2006). Dinamika geneticheskogo raznoobraziya sortov ozimoy myagkoj pshenicy (*Triticum aestivum* L.), rajonirovannyh na territorii Rossii v 1929–2005 gg. *Genetika*, 42, (10), 1359–1371 (in Russian).
- McIntosh, R.A. (1983). Genetic and cytogenetic studies involving *Lr18* for resistance to *Puccinia recondite*. *Proc. 6th Intern. Wheat Genetics Symposium*. Japan: Kyoti.
- McIntosh, R.A., Gyrfas, J. (1971). *Triticum timopheevii* as a source of resistance to wheat stem rust. *Zeitschrift Pflanzenzüchtung*, 66, 240–248.
- McIntosh, R.A., Yamazaki, Y., Dubcovsky, J., Rogers, J., Morris, C., Appels, R., Xia, X.C. (2013). *Catalogue of gene symbols for wheat*. Retrieved from: <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/>.
- Mihajlova, L.A., Smurova, S.G. (2007). Istochniki ustojchivosti pshenicy k temno-buroj pyatnistosti. *Doklady RASKHN*, 6, 25–28 (in Russian).
- Niu, Z., Klindworth, D.L., Friesen, T.L., Chao, S., Jin Yu., Cai, X., Xu, S.S. (2011). Targeted introgression of a wheat stem rust resistance gene by DNA marker-assisted chromosome engineering. *Genetics*, 187, 1011–1021.
- Nyquist, W.E. (1963). Inheritance of powdery mildew resistance in hybrids involving a common wheat strain derived from *Triticum timopheevii*. *Crop Sci.*, 3 (1), 40–43.
- Pardey, P.G. (2011). A strategic look at global wheat production, productivity and R&D developments. *Czech J. Genet. Plant. Breed.*, 47, 6–19.
- Porceddu, E., Ceoloni, C., Lafiandra, D., Tanzarella, O.A., Mugnozza, G.S. (1988). Genetic resources and plant breeding: Problems and prospectives. *Proc. 7th Intern. Wheat Genet. Symposium*. Cambridge.
- Pretorius, Z.A., Pienaar L., Prins, R. (2007). Greenhouse and field assessment of adult plant resistance in wheat to *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*. *Australian Plant Pathol.*, 36 (6), 905–909.
- Pretorius, Z.A., Singh, R.P., Wagoire, W.W., Payne, T.S. (2000). Detection of virulence to wheat stem rust resistance gene *Sr31* in *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* in Uganda. *Plant Dis.*, 84, 203.
- Shamanin, V.P., Morgunov, A.I., Chursin, A.S., Merkeshina, N.N., Shtubej, T.Yu., Levshunov, M.A., Karakoz, I.I. (2011). Predstavlyayet li steblevaya rzhavchina ugrozu urozhayu pshenicy v usloviyah Zapadnoj Sibiri. *Advances in current natural sciences*, 3, 56–60 (in Russian).
- Shamanin, V.P., Morgunov, A.I., Manes, Ya., Zelenskij, Yu.I., Chursin, A.S., Levshunov, M.A. (2010). Selekcija yarovoj myagkoj pshenicy na ustojchivost' k mestnoj populyacii i k virulentnoj rase Ug 99 steblevoj rzhavchiny v usloviyah Zapadnoj Sibiri. *Vestnik VOGiS*, 14 (2), 223–231 (in Russian).
- Singh, R.P., Hodson, D.P., Huerta-Espino, J., Jin, Y., Njau, P. et al. (2008). Will stem rust destroy the world's wheat crop? *Adv. Agron.*, 98, 271–309.
- Sinyak, E.F., Volkova, G.V., Mitrofanova, O.P. (2011). Istochniki ustojchivosti pshenicy i ehgilopsa k steblevoj rzhavchine (vozbuditel' *Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici* Erikss. et Henn.). *Nauchnyj zhurnal KubGAU*, 67 (03) (in Russian). Rezhim dostupa: <http://ej.kubagro.ru/2011/03/pdf/23.pdf>.
- Skurygina, N.A. (1984). Vysokoehffektivnye geny ustojchivosti k populyacii buroj rzhavchiny i muchnistoj rosy u linij myagkoj pshenicy, proizvodnyh *T. timopheevii* Zhuk., i ih identifikacija. *Trudy po prikladnoj botanike, genetike i selekcii*, 85, 5–13 (in Russian).
- Tomar, S.M.S., Joshi, B.C., Kochumadhavan, M., Shrivastava, K.D. (1988). Transfer of leaf rust resistance into bred wheat from *Triticum timopheevii* Zhuk. *Current Sci.*, 57, 17–19.
- Tverdohleb, E.V. (2009). Skreshchivaemost' i fertill'nost' gibridov mezhdru formami pshenicy – nositelyami subgenoma G i sortami myagkoj i tvordoj pshenic. *Visnik Harkivs'kogo nacional'nogo universitetu imeni V.N. Karazina. Seriya: Biologiya*, 856, 89–96 (in Russian).
- Tverdohleb, O. (2011). Uspadkuvannya oznak u gibridiv vidiv i form pidrodu Boeoticum z tverdoyu psheniceyu ta ih'omu potomstvi vid stupinchastih skhreshchuvan'. *Visn. L'viv. un-tu. Ser. Biologiya*, 55, 73–80 (in Ukrainian).
- Uhrin, A., Szakács, E., Láng, L., Bedo, Z., Molnár-Láng, M. (2012). Molecular cytogenetic characterization and SSR marker analysis of a leaf rust resistant wheat line carrying a 6G(6B) substitution from *Triticum timopheevii* (Zhuk.). *Euphytica*, 186, 45–55.
- Vronkova, A.A. (1980). *Genetiko-immunologicheskie osnovy selekcii pshenicy na ustojchivost' k rzhavchine*. Moskva: Kolos (in Russian).
- Zhukovskij, P.M. (1985). *Izbrannye trudy*. Leningrad: Agropromizdat (in Russian).