



ISSN 1727-1320 (Print),
ISSN 2308-6459 (Online)

ВЕСТНИК ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ

PLANT PROTECTION NEWS

2026 ТОМ 109 ВЫПУСК 1
 VOLUME ISSUE



Санкт-Петербург
St. Petersburg, Russia

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ЗАЩИТА ПШЕНИЦЫ ОТ ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫХ БОЛЕЗНЕЙ В ПОВОЛЖЬЕ – ПРОБЛЕМЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ

О.А. Баранова^{1*}, Н.В. Мироненко¹, Э.А. Конькова²

¹Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, Санкт-Петербург

²Федеральный аграрный научный центр Юго-Востока, Саратов

*ответственный за переписку, e-mail: baranova_oa@mail.ru

В условиях меняющегося климата и появления новых вирулентных патотипов патогенов, опережающая селекция на устойчивость имеет первостепенное значение. Она основана как на изучении патогена по признаку вирулентности, отслеживании новых патотипов, путей миграции, определении эффективных генов устойчивости, так и на анализе устойчивости сортов и линий, идентификации известных генов устойчивости, поиске новых генов и введении эффективных генов устойчивости в адаптированную зародышевую плазму. Пшеница (*Triticum* spp.) является одной из наиболее важных для человека зерновых культур. В России основными зернопроизводящими регионами является Западная Сибирь, Краснодарский край и, конечно, Поволжье. В Поволжье к наиболее экономически значимым болезням пшеницы, способным вызывать существенные потери урожая, относят стеблевую (возбудитель *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*) и бурую (*P. triticina*) ржавчину, мучнистую росу (*Blumeria graminis* f. sp. *tritici*) и желтую пятнистость (*Pyrenophora tritici-repentis*). В настоящем обзоре систематизированы современные данные о вредоносности этих патогенов, особенностях их биологии и факторах патогенности. Особое внимание уделено анализу мировых и российских исследований популяционной структуры фитопатогенов на основе вирулентности и ДНК-маркеров. Приведены данные по расовому составу поволжских популяций грибов, эффективным *R*-генам, устойчивости сортов пшеницы, допущенных к возделыванию на территории Поволжья. Обобщены сведения по генетике устойчивости мягкой пшеницы к рассматриваемым заболеваниям, дано описание известных генов устойчивости и их источников. Рассмотрены проблемы и перспективы использования этих генов в селекционных программах для создания устойчивых сортов.

Ключевые слова: стеблевая ржавчина, бурая ржавчина, желтая пятнистость, мучнистая роса, расы, гены устойчивости, источники устойчивости, селекция устойчивых сортов

Поступила в редакцию: 15.09.2025

Принята к печати: 08.12.2025

Введение

Пшеница (*Triticum* spp.) – одна из основных зерновых культур в мире. Она возделывается на всех континентах кроме Антарктиды. По данным ФАО (<https://openknowledge.fao.org/server/api/core/bitstreams/82c6db80-df51-4f39-ab95-1f77e2191b6e/content>) в 2023 г. мировое производство пшеницы достигло 777 миллионов тонн. В связи с увеличением роста населения планеты необходимость в повышении урожайности сортов и интенсивном использовании пахотных земель только возрастает (Frtona et al., 2019).

Поволжье включает 16 областей и республик и относится к основным зернопроизводящим регионам России. Если раньше в Среднем и Верхнем Поволжье возделывали в основном яровую мягкую пшеницу, то в последнее время расширяются посевные площади под озимой пшеницей, кроме того, в регионе возделывают твердую пшеницу. Значительному снижению урожая зерна способствуют листовые болезни пшеницы, вызываемые грибными патогенами – возбудителями стеблевой и бурой ржавчины, желтой пятнистости, и мучнистой росы. В ходе экспедиций, проведенных нами в разных зонах Поволжья, в 2022–2023 гг. и 2025 г., было показано высокое распространение

и развитие этих заболеваний (рис. 1).

Стратегия опережающей селекции сельскохозяйственных культур, и пшеницы в том числе, на устойчивость к фитопатогенам базируется на нескольких фундаментальных принципах.

1. Фитопатологический мониторинг, который включает анализ распространения болезни не только в целевом ареале возделывания культуры, но и на сопредельных территориях для прогнозирования возможных угроз.

2. Постоянный анализ популяций патогенов по признаку вирулентности, направленный на выявление новых патотипов (рас), способных преодолевать существующие генетические барьеры устойчивости сортов. Своевременная идентификация таких патотипов позволяет оперативно определять эффективные к ним гены устойчивости.

3. Молекулярно-генетический скрининг возделываемых в регионе сортов для установления спектра используемых генов устойчивости и их комбинаций.

4. Поиск и внедрение эффективных генов устойчивости и их комбинаций в продуктивные, адаптированные к агроклиматическим условиям местные сорта (McIntosh, 1992; McIntosh, Brown, 1997).



Рисунок 1. Стеблевая (А) и бурая ржавчина (В), желтая пятнистость (С) и мучнистая роса пшеницы (D) на производственных посевах в Поволжье

Figure 1. Stem rust (A), leaf rust (B), tan spot (C) and powdery mildew (D) on production wheat crops in the Volga region

Листостебельные болезни пшеницы.

Биология и вирулентность возбудителей, гены устойчивости растения-хозяина

Стеблевая ржавчина

Стеблевая ржавчина вызывается биотрофным базидиальным грибом *Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici* Eriks. & Henn. Признаки болезни в виде урединиопустул проявляются на стеблях, листовых влагалищах, иногда на листьях, осях и колосковых чешуях. При сильном поражении пустулы сливаются между собой, вызывают разрывы эпидермиса, что может привести к полеганию растения-хозяина. Урединиоспоры *P. graminis* f. sp. *tritici* (споры бесполого размножения) эллиптической формы и имеют характерную кирпично-красную либо бурую окраску.

Под действием гриба происходит усиление транспирации и нарушение водного баланса, сильное заражение стеблей прерывает поток питательных веществ к развивающимся колосьям, что приводит к сморщиванию зерна (Leonard, Szabo, 2005). Потери урожая при поражении восприимчивых сортов могут составлять от 50 до 100% (Ashagre, 2022). Посевы пшеницы, выглядящие здоровыми за 3 недели до сбора урожая, могут быть уничтожены сильным развитием патогена, если достаточное количество инокулюма прилетит с воздушными массами с зараженных сортов (Leonard, Szabo, 2005). Возникновение в Уганде в 1999 году новой расы патогена — Ug99 (TTKSK) (Pretorius, 2000) вызвало критический пересмотр глобальной системы защиты пшеницы от стеблевой ржавчины. Ключевая особенность данного патотипа — способность инфицировать сорта, несущие широко распространенный в мировых сортах пшеницы и до того момента высокоэффективный ген устойчивости *Sr31*, локализованный в ржаной транслокации 1RS.1BL, несущей комплекс генов устойчивости к ржавчинным заболеваниям и мучнистой росе. Быстрое эволюционирование Ug99 (TTKSK) привело к тому, что к 2020 году было зафиксировано существование уже 15 различных биотипов в рамках данной расы, что создает постоянную угрозу для продовольственной безопасности и усложняет селекционные программы (источник: https://rusttracker.cimmyt.org/?page_id=22).

Эта высоковредоносная раса возбудителя стеблевой ржавчины, начав свое движение из Восточной Африки, охватила весь Африканский континент и страны Ближнего Востока. Вероятен занос урединиоспор гриба с воздушными массами на территорию Российской Федерации. С появлением Угандийской расы гриба для противодействия

ржавчинным заболеваниям и повышения урожайности пшеницы была учреждена Глобальная программа по ржавчине пшеницы WRDGP (Wheat Rust Disease Global Program). Она объединяет усилия стран – членов FAO (Food and Agriculture Organization) и экспертов Глобальной инициативы Борлоуга по ржавчине (BGRI – Borlaug Global Rust Initiative) (<https://www.fao.org/agriculture/crops/thematic-sitemap/theme/pests/wrdgp/en/>).

С другой стороны, на Евразийском континенте распространились расы *P. graminis* f. sp. *tritici*, такие как ТККТР, ТКТТФ, ТТТТФ, не относящиеся к биотипам Ug99, авирулентные к сортам, защищенным *Sr31*, однако вызывающие сильнейшее поражение восприимчивых сортов. Раса ТККТР вирулентна к линиям с генами *Sr24*, *SrTmp* и *Sr1RSAmigo* (Olivera et al., 2017), а раса ТКТТФ в 2014 г. вызвала сильнейшую эпифитотию в Эфиопии (Olivera et al., 2015) и позднее была обнаружена в странах Ближнего Востока и Европы, в том числе в Великобритании (Lewis et al., 2018). Раса возбудителя стеблевой ржавчины ТТТТФ вызвала поражение нескольких тысяч гектаров твердой пшеницы в Сицилии в 2016 и распространилась по Евразийскому континенту, причем было показано, что изоляты расы ТТТТФ 2016 года из Западной Сибири имеют местное происхождение (Patroux et al., 2022). В ходе наших исследований также выделялись изоляты с фенотипом ТТТТФ из поволжских популяций гриба, отличные от Сицилийской расы вирулентностью к гену *Sr25* (Baranova et al., 2023; Баранова и др., 2024). В 2016 году эпифитотийное развитие патогена наблюдалось в России на посевах пшеницы в Западной Сибири и Поволжье, с тех пор фитопатологическая ситуация по стеблевой ржавчине в этих регионах только усугубляется (Шаманин и др., 2020; Кельбин и др., 2020; Skolotneva et al., 2020; Baranova et al., 2023).

В 2022 году было опубликовано знаковое масштабное исследование европейских популяций возбудителя стеблевой ржавчины (Patroux et al., 2022). В работе было показано, что распространенность трех различных рас ТТРТФ, ТКТТФ и ТККТФ во многих районах, вероятно, связана с миграцией патогена и клональным размножением гриба. Авторы доказали, что распространенные европейские сорта восприимчивы к стеблевой ржавчине. В работе был сделан вывод о роли альтернативного хозяина гриба

– барбариса, на котором происходит половой процесс, в качестве функционального компонента эпидемиологии стеблевой ржавчины пшеницы в Европе. Также было установлено, что популяции из России (Омской и Новосибирской областей) имели высокое генетическое разнообразие и явно отличались от современных европейских популяций. И, самое главное, в этой работе впервые были выделены изоляты гриба из Испании и Западной Сибири вирулентные к гену *Sr31*. Ученые наглядно продемонстрировали, что вирулентность к линиям и сортам пшеницы с геном *Sr31* не является уникальной для расы Ug99. Кроме того, все изоляты испанских популяций, собранные с видов пшеницы, ржи и других злаков, были успешно размножены на пшенице, что говорит о возможном расширении специализации патогена. Эта работа имела свое продолжение – изолят *P. graminis* f. sp. *tritici* из Испании был определен как раса ТКНБК, которая вирулентна к линиям пшеницы с генами *Sr31*, *Sr33*, *Sr53* и *Sr59* (Olivera et al., 2022). Таким образом, в Европе появилась новая угроза – раса ТКНБК, не относящаяся к группе рас Ug99, но с вирулентностью к *Sr31* и первая известная раса с вирулентностью к *Sr59*. И если *Sr59* – это ген, не встречающийся в коммерческих сортах пшеницы, то *Sr31* – это последний «рубеж обороны» российских сортов, в которых устойчивость к патогену обеспечивалась до последнего времени генами *Sr31* и *Sr25*. Однако на территории Поволжья *Sr25* наряду с *Sr6Agi* потерял эффективность (Баранова и др., 2021; Baranova et al., 2023), а большинство российских сортов восприимчиво к стеблевой ржавчине. Таким образом, распространение европейских рас патогена и/или появление российских рас с вирулентностью к сортам пшеницы с геном *Sr31* будет катастрофично в условиях эпифитотийного развития болезни.

На территорию Поволжья урединиоспоры возбудителя стеблевой ржавчины могут заноситься с территории Западной Европы, Северного Кавказа, Средней Азии, Северной Африки через Ближний восток (Иран) и Каспийское море, что сильно повышает вероятность заноса как расы Ug99, так и новых европейских рас, таких как ТКНБК.

В России популяции возбудителя стеблевой ржавчины изучаются по признаку вирулентности и SSR маркерам. Среди молекулярных маркеров микросателлитные локусы (SSR) занимают ключевую позицию в популяционно-генетических исследованиях фитопатогенных грибов. Широкая представленность в геноме грибов, высокая степень полиморфизма и кодоминантный характер наследования делают их исключительно информативным инструментом. Согласно современным представлениям, микросателлитные повторы характеризуются наиболее высокой скоростью эволюции (Ellegren, 2004). К неоспоримым практическим преимуществам SSR-анализа относятся высокая воспроизводимость результатов, техническая простота постановки экспериментов и возможность детекции значительного уровня генетического разнообразия.

Для *P. graminis* f. sp. *tritici* SSR маркеры были разработаны в Американской лаборатории по заболеваниям злаков (Cereal Disease Laboratory, Minnesota) (Szabo, 2007). С использованием этих SSR маркеров было проведено исследование генетической структуры популяции Эфиопии – был сделан вывод о высоком уровне генетического разнообразия внутри трех географически разделенных

популяций и отсутствии генетической дифференциации между ними (Admassu et al., 2010). С использованием SSR маркеров (Szabo, 2007), а также AFLP маркеров, была проведена работа по генетическому сравнению изолята UVPgt55 (раса ТТКСФ) с Ug99 (ТТКСК) и с другими изолятами *P. graminis* из Южной Африки и сделан вывод о его интродукции на территорию ЮАР (Visser et al., 2009). Использование SSR маркеров позволяет определить наличие полового процесса в популяции, что крайне важно для возбудителей ржавчинных болезней, как разнохозяйных грибов, популяции которых могут существовать в бесполой форме. В работе А. Берлин с соавторами с использованием SSR маркеров было доказано наличие полового процесса в популяциях *P. graminis* Таджикистана (Berlin et al., 2015). С использованием SSR маркеров проведен анализ генетической структуры популяций *P. graminis* f. sp. *tritici* из Поволжья и Центрального региона России, установлена высокая степень генетической дифференциации между популяциями патогена (Сколотнева и др., 2023). Проведено сравнение поволжских, западносибирских и популяций *Pgt* из Центрального региона России по SSR локусам. Показано разделение популяций гриба на две клады «европейскую» и «азиатскую». Несмотря на то, что Уральские горы разделяют Поволжье и Сибирь, эти регионы вошли в одну («азиатскую») кладу, а географически более близкий Центральный регион образовал отдельную («европейскую») кладу. Таким образом, показано, что Уральские горы не являются барьером, а разделение обусловлено другими факторами, такими как направление ветров и источники инокулюма (Skolotneva et al., 2023).

Определена вирулентность северокавказской популяции гриба 2008–2011 гг. (Волкова и др., 2010, Синяк и др., 2013, Sinyak et al., 2014), выделены высокоэффективные (*Sr5* и *Sr31*) и эффективные (*Sr1*, *Sr6*, *Sr9a*, *Sr9e*, *Sr13*, *Sr24*, *Sr27*, *Sr32*, *Sr35*, *Sr36*) для этого региона гены устойчивости (Волкова, Синяк, 2011). Активно изучаются западносибирские популяции патогена. По признаку вирулентности проанализированы омские и алтайские популяции возбудителя стеблевой ржавчины. Показано, что к обеим популяциям эффективен только *Sr31*. К алтайской популяции гриба эффективны гены *Sr24*, *Sr30* (Шаманин и др., 2020), выявлен расовый состав новосибирских популяций патогена с доминирующими расами TKRPF, QCRSF, QCHSF (Сколотнева и др., 2020). В наших исследованиях за время реализации проекта РНФ № №22-26-00172 было показано, что ко всем, взятым в анализ в 2022 и 2023 гг. популяциям гриба были эффективны гены *Sr2 compl*, *Sr13*, *Sr26*, *Sr31*, *Sr32*, *Sr35* и сочетания генов *Sr24+31*, *Sr36+31*, *Sr 26+9g* и *Sr17+13*. Исследования поволжских популяций *P. graminis* f. sp. *tritici* последних лет показали, что в них постоянно присутствуют агрессивные изоляты гриба, такие как ТТТТФ, ТТТТГ и ТТТТР (Баранова и др., 2024).

В настоящее время известно более 60 генов устойчивости к стеблевой ржавчине, часть из них уже потеряли эффективность. Согласно данным FAO, к настоящему времени эффективность к расе Ug99 сохраняют как собственные пшеничные гены, так и гены, интродуцированные из других родственных видов злаков: *Sr28*, *Sr29*, *SrTmp* (*T. aestivum*), *Sr2*, *Sr13*, *Sr14* (*T. turgidum*), *Sr22*, *Sr35* (*T. monococcum*), *Sr37* (*T. timopheevii*), *Sr32*, *Sr39*, *Sr47* (*Ae. speltoides*), *Sr33*, *Sr45* (*Ae. tauschii*), *Sr40* (*T. araraticum*),

Sr25, *Sr26*, *Sr43* (*Ag. elongatum*), *Sr44* (*Ag. intermedium*), *Sr27* и *Sr1A.1R* (*S. cereale*) (<http://www.fao.org/agriculture/crops/rust/stem/stem-pathotypetracker/stem-effectivesgenes/en>). Ген *SrSatu* (от сорта тритикале *Satu*) тоже эффективен против расы Ug99 (Olivera et al., 2013). На текущий момент эффективность против наибольшего числа рас стеблевой ржавчины показана для генов *Sr22*, *Sr35*, *Sr26*, *Sr50*, которые, что важно, не ассоциированы с негативным влиянием на хозяйственно-ценные признаки. В то же время, гены, обеспечивающие устойчивость ко всем известным биотипам расы Ug99 (*Sr13*, *Sr25*, *Sr28*, *Sr45*, *SrTmp*, *Sr1A.1R*), часто неэффективны против иных рас патогена. Тем не менее, некоторые неэффективные гены, например, *Sr36/Pm6*, представляют значительный интерес для селекции. Их целесообразно использовать в комбинации (пирамидах) с другими *Sr* генами для расширения спектра устойчивости сорта (Волуевич, 2013).

Однако надо понимать, что из всех перечисленных выше эффективных к расе Ug99 генов устойчивости только некоторые встречаются в коммерческих сортах пшеницы. В зарубежных сортах используются *Sr2*, *Sr26*, *Sr28* и *Sr1A.1R*. В отечественных яровых сортах мягкой пшеницы, в том числе рекомендованных к возделыванию на территории Поволжья, распространен только *Sr25*, в некоторых сортах встречается *Sr28* (Baranova et al., 2023). Крайне редко используется *Sr2*, который идентифицирован в сорте яровой мягкой пшеницы Нива 55 и нескольких линиях селекции ФГБОУ ВО «Омский государственный аграрный университет имени П.А. Столыпина» (Kelbin et al., 2022).

Для 50 известных генов устойчивости пшеницы к стеблевой ржавчине разработаны соответствующие молекулярные маркеры. Однако лишь ограниченное число из них валидировано и рекомендовано для широкого использования в маркер-ориентированной селекции (marker assisted selection – MAS). Использование молекулярно-генетических маркеров предоставляет возможность точной и ранней идентификации эффективных генов устойчивости у сортов и гибридных форм. Данный подход существенно интенсифицирует отбор целевых генотипов на селекционных этапах, что в конечном итоге повышает общую эффективность и скорость селекционного процесса (Кохметова, Атишова, 2012; Letta et al., 2013).

Молекулярные маркеры используются в основном для генотипирования растительного материала, интрогрессии и пирамидирования геномных районов, содержащих локусы хозяйственно важных признаков, контролируемых главными генами (Леонова, 2013; Miedaner, Korzun, 2012). Современные подходы к идентификации генов устойчивости пшеницы к стеблевой ржавчине с использованием ДНК-маркеров активно применяются в глобальном масштабе. Проведенные исследования выявили специфическую географическую и сортовую дифференциацию в распространении *Sr* генов. Так, в генетическом пуле доминирующее положение в сортах озимой пшеницы в США занимают гены *Sr2*, *Sr6*, *Sr17*, *Sr24*, *Sr31*, *Sr36* и *SrTmp*, тогда как у яровой пшеницы наиболее распространены *Sr6*, *Sr9b*, *Sr11* и *Sr17* (Kolmer et al., 2007). Генотипирование китайских сортов выявило наличие таких генов устойчивости, как *Sr2*, *Sr31*, *Sr25*, *Sr38* (Xu et al., 2018), а также *Sr28* (Li et al., 2016). Аналогичные исследования

пакистанских сортов подтвердили присутствие в них генов *Sr2*, *Sr24*, *Sr25*, *Sr31*, *Sr38* и *Sr57* (Rehman et al., 2020). В европейских сортах также наблюдается характерное распределение генетических детерминант устойчивости. Например, у хорватских образцов пшеницы идентифицированы гены устойчивости к стеблевой ржавчине *Sr8a*, *Sr31*, *Sr36* и *Sr38* (Španić et al., 2015). В свою очередь, в Германии наиболее широко распространен ген *Sr38*, тогда как *Sr31* и *Sr24* встречаются с меньшей частотой (Flath et al., 2018).

В наших исследованиях было изучено 126 сортов пшеницы (в том числе 23 сорта твердой и 103 сорта мягкой пшеницы), допущенных к возделыванию в Поволжье, которые были оценены на устойчивость к двум образцам популяций *P. graminis* f. sp. *tritici* из разных районов Поволжья на стадии проростков. Были выявлены высокоустойчивые сорта (30 из 126). У сортов мягкой пшеницы были идентифицированы гены *Sr31* (у 19 сортов), *Sr24* (у одного сорта), *Sr25* (у 15 сортов яровой пшеницы), *Sr28* (у шести сортов), *Sr38* (у двух сортов), *Sr57* (у 15 сортов) и их комбинации – *Sr31+Sr25*, *Sr31+Sr38*, *Sr31+Sr28*, *Sr31+Sr57*, *Sr31+Sr28+Sr57* и *Sr31+Sr24* (Baranova et al., 2023). Из этих генов только *Sr31* пока сохраняет свою эффективность против стеблевой ржавчины (один или в комбинации с неэффективными генами устойчивости к *P. graminis* f. sp. *tritici*), тогда как *Sr25* и *Sr6Agi* потеряли эффективность на территории Поволжья (Баранова и др., 2021; Baranova et al., 2023). Ген *Sr24* частично эффективен – к нему в небольшом количестве выявлялись вирулентные изоляты гриба из поволжских популяций (Баранова и др., 2024), однако он сцеплен с эффективным геном устойчивости к бурой ржавчине *Lr24*, что делает его ценным для селекции.

Нами были проведены исследования устойчивости к биотическим и абиотическим факторам интрогрессивных линий яровой мягкой пшеницы, полученных в ФАНЦ Юго-Востока. Выделены устойчивые к поволжским популяциям возбудителя стеблевой ржавчины интрогрессивные линии с идентифицированными генами устойчивости. У изученных 92 интрогрессивных линий яровой мягкой пшеницы идентифицированы гены *Sr31* (45.6%), *Sr25* (56.7%), *Sr57*, *Sr38* и *Sr39*. Наиболее частой комбинацией является *Sr31+Sr25* (31.1%), также выявлены сочетания генов устойчивости *Sr25+Sr38*, *Sr25+Sr39* и *Sr22+Sr25*. Линии с этими комбинациями перспективны для использования в селекционных программах (Сибикеев и др., 2021; Баранова и др., 2023). Показана высокая эффективность против стеблевой ржавчины комбинации генов *Sr22+Sr25* как на естественном инфекционном фоне, так и в лабораторных условиях, при заражении саратовской и омской популяциями гриба, а также изолятами PgtZ1 (TKSTF) и PgtF18.6 (TKSTF+Sr33). Однако для линии с комбинацией генов *Sr22+Sr25* было отмечено некоторое снижение массы 1000 зерен по отношению к стандарту и увеличение периода «всходы – колошение» (Сибикеев и др., 2021).

Кроме этого, интрогрессивные линии и сорта пшеницы, рекомендованные к возделыванию в условиях Поволжья, были оценены на устойчивость к расе Ug99 в полевых условиях на базе Кенийского сельскохозяйственного исследовательского института (KARI) в 2018 и в 2023 гг.

Анализ проводился на фоне сильного развития болезни (на восприимчивых сортах – до 90S). В состав популяции входили такие расы как ТТКСК (Ug99), ТТКСТ (Ug99+Sr24), ТТТСК (Ug99+Sr36), ТТКТК (вирулентность к *SrTmp*), ТТКТТ (*Sr24* и *SrTmp*). Из 128 интрогрессивных линий пшеницы, изученных в Кении в 2018 г., 10 линий были иммунными (тип реакции 0), а 16 линий – среднеустойчивы (5MR). Комбинации генов, идентифицированных в этих линиях – *Sr25/Lr19+LrKuk/SrKuk*, *Sr25/Lr19+Sr31/Lr26+Sr28*, *Sr25/Lr19+Sr38/Lr37* и *Sr25/Lr19+Sr35*. Из 139 линий, изученных в Кении в 2023 г., 19 были иммунными к расе Ug99, 13 линий были устойчивы и 48 линий были среднеустойчивы к Ug99. Комбинации генов, идентифицированных в этих линиях, – *Sr25/Lr19+Sr31/Lr26*, *Sr25/Lr19+Sr38/Lr37*, *Sr25/Lr19+Sr36* и *Sr25/Lr19+Sr39+Sr47*. Из 54 проанализированных в Кении сортов пшеницы устойчивы были только сорта Александрит и Тулайковская 10. Сорта Добрыня, Хазинэ и Экада 113 были среднеустойчивы к Ug99. Все эти сорта – носители гена *Sr25* (Баранова, Сибикеев неопубликованные данные; Баранова и др., 2024). Таким образом, хотя *Sr25* потерял эффективность к поволжским популяциям гриба, он все еще эффективен против расы Ug99.

Таким образом, исходя из того, что СИММУТ рекомендует для селекции устойчивых к стеблевой ржавчине сортов пирамидирование генов возрастной устойчивости и ювенильной устойчивости, можно заключить, что, для условий Поволжья подходит сочетание гена возрастной устойчивости *Sr2* с отдельными генами ювенильной устойчивости, такими как *Sr22*, *Sr24*, *Sr25*, *Sr26* или *Sr31*.

Бурая ржавчина

Бурая ржавчина (синоним – листовая ржавчина) (возбудитель *Puccinia triticina* Erikss) наиболее распространенное заболевание пшеницы в Поволжье и других российских регионах. Эпифитотийное развитие болезни отмечается раз в 3–4 года; потери урожая могут достигать 20–30% (Сюков, 2016). Симптомы бурой ржавчины проявляется на листьях и листовых влагалищах в виде округлых, бурых пустул, содержащих шаровидные урединиоспоры гриба. Инфицирование пшеницы *P. triticina* приводит к системным негативным последствиям для растения-хозяина. Патоген снижает фотосинтетическую активность, что служит основной причиной общего угнетения развития растения. В результате комплексного воздействия болезни происходит не только значительное снижение продуктивности, но и существенное ухудшение качества зерна (Степанов, 1975; Лебедев, 1998; Койшибаев, 2012).

Вредоносность бурой ржавчины определяется фазой вегетации растений и агрессивностью физиологических рас, а также влиянием абиотических факторов (Чумаков, 1969; Маркелова, 2007). Потери урожая от ржавчины зависят от интенсивности ее развития и срока первичного поражения растений (Павлюшин и др., 2015). В исследованиях вредоносности бурой ржавчиной в условиях Поволжья, проведенных Садыговой М.К. (1994), было показано, что у пораженных растений укорачивается длительность вегетационного периода, снижается высота, масса тысячи зерен, усиливается поражение мучнистой росой, а потери урожая восприимчивых сортов по сравнению с устойчивыми достигают 40%.

В круг растений-хозяев *P. triticina*, помимо мягкой пшеницы (*Triticum aestivum*) входят многочисленные виды рода *Triticum*, такие как *T. durum*, *T. polonicum*, *T. cariticum*, *T. turgidum*, *T. timopheevi*, *T. dicoccoides*, *T. compactum*, *T. spelta*, *T. vavilovii*, *T. sphaerococcum*, *T. thaouidar*, *T. macha*, *T. dicoccum*, *T. orientale*, *T. urartu*, а также представители рода *Aegilops* (*Aegilops cylindrica*, *Ae. squarrosa*, *Ae. biuncialis*, *Ae. triuncialis*, *Ae. crassa*) (Андреев, Плотнокова, 1989; Конькова, 2018). Длительная коэволюция патогена с культурными злаками в процессе доместикиции пшеницы стала ключевым фактором генетической дивергенции и видообразования *P. triticina* (Liu et al., 2014). Данный процесс привел к формированию специализированных патогенных групп. Так, молекулярно-генетические исследования выявили значительные различия между изолятами, вирулентными к *Ae. speltooides*, твердой (*T. durum*) и мягкой (*T. aestivum*) пшенице, что подтверждает дивергентное развитие патогена в рамках разных филогенетических линий растений-хозяев (Ordoñez, Kolmer, 2007; Liu et al., 2014).

Известно, что для успешной генетической защиты пшеницы требуется разнообразие сортов с различными генами устойчивости (*Lr*-генами) к возбудителю бурой ржавчины (Gulyaeva et al., 2021).

Фундаментальные исследования вирулентности возбудителя бурой ржавчины, проводимые Cereal Disease Laboratory в США (штат Миннесота) с 1930 года, позволили выявить группы популяций, формирование которых было продиктовано генетически различающимися по устойчивости к бурой ржавчине выращиваемыми сортами. Сходная информация для российских популяций возбудителя бурой ржавчины получена в ВИЗР в 2000–2020 гг. (Gulyaeva et al., 2020). На основании проведенных исследований с использованием 52-х *Lr*-линий (*Lr1–Lr52*) во всех регионах России выявлены наиболее эффективные к возбудителю бурой ржавчины гены, к которым относятся *Lr24*, *Lr28*, *Lr29*, *Lr39* (*Lr41*) и *Lr47* (Гульятеева, Баранова, 2010; Гульятеева, 2018).

На территории РФ были дифференцированы четыре изолированные популяции гриба: европейская, западноазиатская, кавказская и дальневосточная (Михайлова, Васильев, 1985; Михайлова, 1995; Сорокина и др., 1990; Михайлова, 2006; Гульятеева, Алпатьева, 2011; Коваленко и др., 2012). В результате многолетнего изучения (2000–2015) волжской популяции возбудителя бурой ржавчины было установлено, что она имела большее сходство с центрально-европейской, чем с западноазиатской популяцией патогена (Gulyaeva et al., 2020).

Согласно многолетним исследованиям, проводимым в ФАНЦ Юго-Востока (г. Саратов) в лаборатории иммунитета растений, вирулентность нижеволжской популяции *P. triticina* с каждым годом только возрастает (Иванова, Маркелова, 2011; Конькова, 2018). В регионе наблюдается занос инфекции из Западной Европы, Средней Азии, Северного Кавказа (Михайлова, 1996), из республики Казахстан (Gulyaeva et al., 2018). Следует отметить, что в исследованиях Е.И. Гульятеевой с соавторами (Gulyaeva et al., 2018) обнаружено сходство российских изолятов из западно-азиатского региона с северо-казахстанскими изолятами популяций гриба.

В результате использования устойчивых к бурой ржавчине сортов, а также мутаций генов вирулентности гриба, в популяции *P. triticina* начинают накапливаться новые вирулентные патотипы. Вследствие чего, происходят изменения в структуре популяции патогена, приводящие к потере устойчивости к бурой ржавчине сортами пшеницы (Иванова, Маркелова, 2011; Иванова, 2013).

Наиболее распространенными генами в сортах российской и зарубежной селекции являются *Lr9* и *Lr19*. Ген *Lr9* до недавнего времени был одним из самых эффективных в РФ, однако широкое возделывание сортов – носителей этого гена в Западной Сибири и на Урале привело к утрате его эффективности (Мешкова и др., 2008). Но он сохранил эффективность на территории Поволжья. Ген *Lr19* частично утратил эффективность в Поволжье из-за массового выращивания сортов, защищенных этим геном (Сибикеев, Крупнов, 2007; Коваленко и др., 2012; Конькова, 2018). Однако стоит отметить эффективность гена *Lr19* при его использовании в комбинации с генами *Lr26* или *Lr37* (Сибикеев и др., 2011, Гульятеева и др., 2020).

В конце 20-го столетия на территории Саратовской области в популяции *P. triticina* были обнаружены ранее отсутствовавшие вирулентные патотипы – pp19, pp23, pp24 (Маркелова, 2007), в то время как на всей остальной территории России гены *Lr9*, *Lr19*, *Lr23* и *Lr24* оставались эффективными (Веденева, 1981; Одинцова, Пешуа, 1984). Частота встречаемости pp19 в Саратовской области достигла 85.7% в 2000–2006 гг. исследований (Маркелова, 2007), а с 2008 года не превышала 60% (Иванова, Маркелова, 2011).

Однако, дальнейший анализ саратовской популяции бурой ржавчины в 2014–2018 гг. показал, что только в популяции 2014 г. были зафиксированы изоляты, вирулентные к линии *TcLr19*. В остальные годы ген *Lr19* был эффективным. Были также выявлены высокоэффективные в регионе гены и комбинации генов *Lr41*, *Lr42*, *Lr43+24*, *Lr47*, *Lr53* (Конькова, 2018).

В исследованиях вирулентности саратовской популяции *P. triticina* Гульятеевой Е.И. с соавторами (2020) в 2017 и 2018 гг. была установлена эффективность генов *Lr9*, *Lr24*, *Lr28*, *Lr29*, *Lr39*, *Lr42*, *Lr45*, *Lr47*, *Lr50*, *Lr51*, *Lr53*, *Lr6Agi*. Частота встречаемости изолятов, вирулентных к линии *TcLr19*, не превышала 20%.

При последующих исследованиях вирулентности саратовской популяции возбудителя *P. triticina*, проводимых в 2017–2019 гг., гены *Lr41*, *Lr42*, *Lr43+24*, *Lr53* продолжали демонстрировать свою эффективность. Однако следует подчеркнуть, что в саратовских популяциях 2018 и 2019 гг. были отмечены новые вирулентные изоляты pp47 (Сибикеев и др., 2020). Тогда как в условиях Татарстана, к примеру, вирулентных патотипов на ген *Lr47* не было выявлено (Асхадуллин и др., 2023).

На территории Республики Татарстан высокой эффективностью характеризуются гены *Lr19*, *Lr38*, *Lr47*, *Lr49*, *LrAg(i)* и *LrKu*. Важно отметить, что эффективность гена *Lr19* повышается в комбинациях с генами *Lr26*, *Lr23*, *Lr14a* и *LrBz* (Асхадуллин и др., 2023).

Для разработки эффективной стратегии селекционных программ в регионах необходимо изучение расового состава возбудителя *P. triticina* и динамики вирулентности популяции. В результате миграции урединиоспор

возбудителя возможно появление новых фенотипов, не характерных для местных популяций (Гульятеева, 2018).

В период с 2000 по 2017 гг., наблюдалось варьирование разнообразия нижеволжских популяций возбудителя бурой ржавчины по годам (Гульятеева, 2018; Гульятеева и др., 2020). В результате исследований показана высокая представленность фенотипов FGTTT, RGTTT, TGTTT, TGTTT в отдельные годы. В 2013 г. в популяции *P. triticina* впервые были обнаружены изоляты вирулентные к *Lr9* (фенотип TQTTR). В 2017 г. в саратовской популяции патогена была выделены фенотипы MHTKH, TGTTT, THTTR, а в 2018 г. – TGTTT и THTTR. Стоит отметить, что фенотип THTTR обнаруживается практически ежегодно на всей территории России (Гульятеева и др., 2020). Варьирование представленности фенотипа TGTTT в саратовской популяции по годам исследований, возможно, объясняет разную степень пораженности сортов с геном *Lr19* (Гульятеева и др., 2017, 2020).

В результате изучения средневолжской субпопуляции *P. triticina* также обнаружено существенное варьирование её разнообразия по годам исследований. Фенотипы PGTTT, TGTTT, MGTTT, MGTKT и другие вирулентные к *Lr19* с разной частотой представленности выявлялись в регионе ежегодно. Ежегодно встречались фенотипы группы Т. С 2010 г. в средневолжских субпопуляциях наблюдалась замена фенотипов группы F на фенотипы М и Р (Гульятеева, 2018).

В региональных селекционных учреждениях Поволжья селекция на устойчивость к бурой ржавчине успешно проводится с 70-х годов прошлого столетия. Многие сорта, возделываемые в регионе, имеют расоспецифическую устойчивость и защищены олигогенами. Изменение популяции растения-хозяина в сторону увеличения численности устойчивых форм приводит к ответному отбору вирулентных форм (новых рас) в популяциях патогена. Согласно исследованиям ряда авторов, на территории России большая часть *Lr*-генов в коммерческих сортах потеряла свою эффективность (Leonova et al., 2020; Gulyaeva et al., 2021). Проведение перманентного мониторинга популяций возбудителя бурой ржавчины, а также генетического разнообразия новых сортов и перспективного материала пшеницы позволяет оценить динамику изменчивости структуры патогена и оценить ситуацию с бурой ржавчиной в последующий период.

В лаборатории генетики и цитологии ФАНЦ Юго-Востока ведется многолетняя работа по созданию почти изогенных линий на основе саратовских пшениц. Созданы линии с различными комбинациями генов устойчивости к бурой ржавчине *Lr19+Lr26*, *Lr19+Lr37*. Получены серии линий, устойчивых к местным популяциям *Puccinia triticina* и *Erysiphe graminis*. Созданы транслокация 7Age – 7D с генами устойчивости к возбудителю бурой ржавчины, а также оригинальные замещения хромосом мягкой пшеницы хромосомами пырея удлиненного 3Age (3D), 3Age (3B) (Сибикеев и др., 2018).

Следует подчеркнуть, что, несмотря на внушительный объем переносов в генофонд мягкой пшеницы межвидового и чужеродного генного материала с генетическими детерминантами устойчивости к бурой ржавчине, они пока редко успешно используются в коммерческих сортах (Сибикеев и др., 2018).

На территории Среднего Поволжья в производстве используются сорта яровой мягкой пшеницы, которые содержат эффективные в регионе гены устойчивости к *P. tritici-na*: *Lr9*, *Lr13*, *Lr19*, *Lr23*, *Lr24*, *Lr25*, *Lr31*, *L36*, *Lr37*, *Lr38*, *Lr39*, *LrAg2*. Большие площади посевов в регионе занимают сорта яровой мягкой пшеницы: Тулайковская-1, Тулайковская степная, Пирамида (ген *Lr23*); Тулайковская-108, Экада-6, Экада-113, Волгоуральская, Самсар, Юлия, (ген *Lr19*); Тулайковская-5, Тулайковская-10, Тулайковская золотистая, Тулайковская-100, Тулайковская-110 (ген *LrAg2*, результат замещения 6D на 6J хромосому *Thinopyrum intermedium* (Host) (Salina et al., 2015; Сюков и др., 2018).

В Самарском НИИСХ в селекцию озимой мягкой пшеницы привлекаются доноры генов *Lr3*, *Lr9*, *Lr10*, *Lr26*, *Lr34*, *Lr39(41)*. В скрещиваниях активно используются сорта яровой мягкой пшеницы Тулайковская Золотистая и Тулайковская 10, которые являются донорами замещенной хромосомы пырея промежуточного *6Ag12* (Долженко и др., 2022).

Идентификация генов устойчивости к бурой ржавчине в новых сортах озимой мягкой пшеницы показала отсутствие в их генотипе эффективных *Lr*-генов. Однако необходимо отметить, что удовлетворительный уровень защиты озимой мягкой пшеницы к бурой ржавчине позволяет обеспечить ген *Lr34* в комбинациях с малоэффективными генами ювенильной устойчивости *Lr3*, *Lr10* и *Lr26*, который широко представлен в генотипах изученных сортообразцов (Гультяева и др., 2022).

Несмотря на активную селекционную работу, проводимую в различных точках Поволжья, разнообразие сортов по генам устойчивости к бурой ржавчине недостаточное. Отмечается варьирование сортов мягкой пшеницы от устойчивых к патогену до восприимчивых (Конькова, 2018).

Желтая пятнистость (пиренофороз)

Желтая пятнистость, или пиренофороз – экономически важное заболевание пшеницы во всем мире, включая Поволжье. Возбудитель болезни – аскомицетный гриб *Pyrenophora tritici-repentis* (*Drechslera tritici-repentis*). Гриб обладает большим потенциалом генетической изменчивости, размножается половым путем с образованием псевдоциев с аскоспорами и бесполом – конидиями. Патоген

сохраняется на зараженной соломе в виде мицелия и плодовых тел. Молодые проростки озимой пшеницы заражаются весной аскоспорами, которые «выстреливаются» зрелыми псевдотециями. Дополнительными источниками инфекции являются зараженные семена и конидии с зараженных остатков культуры предыдущего вегетационного сезона или дикорастущих злаков, которые также являются хозяевами для *P. tritici-repentis*. Заболевание проявляется в виде пятен на листьях пшеницы. Сначала появляются округлые светло-коричневые пятна, которые со временем увеличиваются, приобретают темно-коричневый цвет и желтую кайму, напоминая «глаза». В течение вегетационного сезона на пятнах образуются конидии, которые легко переносятся ветром и дождем на другие растения, также вызывая болезнь.

На вредоносность желтой пятнистости влияют в первую очередь генотип растения-хозяина и расовый состав популяции возбудителя, а также иные факторы, такие как состав почвы, климатические условия и использование агротехнических приемов. Проявление болезни на уровне эпифитотии наблюдается периодически в разных зерносеющих регионах и приводит к потере урожая до 65% (Hirrell et al., 1990; Rees et al., 1982) и ухудшению качества зерна (Ciuffetti et al., 1997).

Хозяин-специфичные токсины *P. tritici-repentis*, называемые также эффекторами, – PtrToxA, PtrToxB и PtrToxC, индуцирующие некроз и хлороз на листьях восприимчивых сортов пшеницы, относят к факторам патогенности. Патосистема «пшеница – *P. tritici-repentis*» всесторонне активно изучается более 30 лет. Популяции этого патогена изучали как в России, так и за рубежом по признакам вирулентности (Михайлова и др., 2015), по наличию генов *ToxA* и *ToxB*, кодирующих токсины PtrToxA и PtrToxB (Мироненко и др., 2015, 2019, 2024a) и по молекулярным маркерам – RAPD (Mironenko et al., 2007) и SSR (Gurung et al., 2013; Mironenko et al., 2016).

Расы *P. tritici-repentis* идентифицируют по способности изолятов патогена продуцировать хозяин-специфичные токсины – PtrToxA, PtrToxB и PtrToxC, индуцирующие симптомы некроза или хлороза на листьях линий/сортов дифференциаторов пшеницы. В настоящее время принята система из 8 рас (табл. 1). Все расы заражают сорт твердой пшеницы Coulter с образованием некроза и не вызывают

Таблица 1. Описание рас *Pyrenophora tritici-repentis* (по Ramos et al., 2024, с изменениями)

Table 1. Description of *Pyrenophora tritici-repentis* races (modified from Ramos et al., 2024)

Номер расы/ Race number	Обозначение токсинов, продуцируемых расой Identification of toxins produced by the race	Линии/сорта дифференциаторов с ответными реакциями на заражение отдельными расами Lines/varieties of differentiators with responses to infection by individual races	
		Некроз / Necrosis	Хлороз / Chlorosis
1	Ptr ToxA, Ptr ToxC	Glenlea, Katepwa	6B365
2	Ptr ToxA	Glenlea, Katepwa	-
3	Ptr ToxC	-*	6B365
4	нет	-	-
5	Ptr ToxB	-	Katepwa, 6B662
6	Ptr ToxB, Ptr ToxC	-	Katepwa, 6B662, 6B365
7	Ptr ToxA, Ptr ToxB	Glenlea, Katepwa	Katepwa, 6B662
8	Ptr ToxA, Ptr ToxB, Ptr ToxC	Glenlea, Katepwa	Katepwa, 6B662, 6B365

* Отсутствие симптома некроза или хлороза.

* Absence of symptoms of necrosis or chlorosis.

симптомов на сорте мягкой пшеницы Salamouni и образце твердой пшеницы 4B1149 (Ramos et al., 2024).

Всего у пшеницы идентифицировано и картировано восемь генов, ассоциированных с признаком ее устойчивости к возбудителю желтой пятнистости. В процессе их обнаружения авторы давали разные названия одним и тем же генам: доминантные гены чувствительности к отдельным токсинам или восприимчивости к изолятам, продуцирующим эти токсины. Рецессивные аллели этих же генов называли рецессивными генами устойчивости.

Таблица 2. Гены восприимчивости, рецессивной и доминантной устойчивости к *Pyrenophora tritici-repentis* (по Ramos et al., 2024, с изменениями)

Table 2. Genes of susceptibility, recessive and dominant resistance to *Pyrenophora tritici-repentis* (modified from Ramos et al., 2024)

Ген The gene	Расы патогена Races of the pathogen	Функция гена The function of the gene
<i>Tsn1</i> (= <i>Tsr1</i>)	1 и 2	Доминантный ген восприимчивости/чувствительности к Ptr ToxA Dominant gene of susceptibility/sensitivity to Ptr ToxA
<i>tsn1</i> (= <i>tsr1</i>)		Рецессивный ген устойчивости к Ptr ToxA Recessive gene of resistance to Ptr ToxA
<i>Tsc2</i> (= <i>Tsr6</i>)	5	Доминантный ген восприимчивости/чувствительности к Ptr ToxB Dominant gene of susceptibility/sensitivity to Ptr ToxB
<i>Tsc1</i>	1 и 3	Доминантный ген восприимчивости/чувствительности к Ptr ToxC Dominant gene of susceptibility/sensitivity to Ptr ToxC
<i>Tsn2</i> (= <i>Tsr2</i>)	3 и 5	Гены восприимчивости/чувствительности Genes of susceptibility/sensitivity
<i>Tsn5</i> (= <i>Tsr5</i>)		
<i>Tsn3</i> (= <i>Tsr3</i>)	1	Рецессивные гены устойчивости Recessive genes of resistance
<i>Tsn4</i> (= <i>Tsr4</i>)	1	
<i>Tsn6</i> (= <i>Tsr6</i>)	5	
<i>tsn2</i> (= <i>tsr2</i>)	3, 5	
<i>tsn5</i> (= <i>tsr5</i>)		
<i>tsn3</i> (= <i>tsr3</i>)	1	
<i>tsn4</i> (= <i>tsr4</i>)	1	
<i>tsn6</i> (= <i>tsr6</i>)	5	Доминантный ген устойчивости Dominant gene of resistance
<i>Tsr7</i>	1, 2, 3, 5	

В Российской Федерации желтая пятнистость впервые была обнаружена на Северном Кавказе в 1985 г. (Гранин и др., 1989), затем болезнь распространилась по территории Краснодарского и Ставропольского краев (Андропова, 2001) и в целом Северо-Кавказского региона (Кремнева, Волкова, 2007). Однако в южных регионах нашей страны не было отмечено вспышек этой болезни. Другая ситуация наблюдается в условиях Нижнего Поволжья (Саратовская обл.). Здесь с 2000 г. отмечается массовое распространение и сильное развитие болезни вплоть до уровней эпифитотий (Маркелова и др., 2012). Так, в 2018 г. в Саратовской области эпифитотию желтой пятнистости оценили как среднюю (поражение растений пшеницы достигало 30–40%), а в 2019 г. – как сильную (поражение достигало 80%) (Конькова, Лящева, 2020). Данная ситуация интересна тем, что эти годы были засушливыми в Поволжье, с минимальным выпадением осадков. Тем не менее, этот факт не повлиял на развитие болезни. Данное явление можно объяснить существованием в популяциях *P. tritici-repentis* изолятов, отличающихся адаптивными свойствами, позволяющими выживать в экстремальных условиях, и генотипом сортов, районированных в Поволжье, несущих гены восприимчивости к возбудителю болезни.

Чтобы унифицировать обозначения этих генов в 2013 г. им был присвоен символ *Tsr* (tan spot resistance) (McIntosh et al., 2013). Семь генов обеспечивают расоспецифичную восприимчивость/устойчивость, а восьмой – ген *Tsr7* отнесен к доминантным генам устойчивости, контролирующим устойчивость к четырем различным расам патогена (табл. 2). Кроме основных генов восприимчивости/устойчивости к возбудителю желтой пятнистости известно более 100 локусов количественных признаков устойчивости, так называемых QTL (обзор Faris et al., 2013).

Наиболее перспективный современный метод улучшения селекции пшеницы на устойчивость – отбор источников устойчивости с помощью молекулярных маркеров, сцепленных с генами устойчивости/восприимчивости. Токсин PtrToxA – основной фактор патогенности *P. tritici-repentis* (Strelkov, Lamari, 2003; Ciuffetti et al., 2010) – взаимодействует с продуктом гена восприимчивости *Tsn1* (Faris et al., 2010), что выражается в появлении симптомов некроза на образцах пшеницы, обладающих этим геном. Ген *Tsn1* хорошо изучен, клонирован и для его диагностики методом ПЦР в образцах пшеницы разработаны праймеры (Faris et al., 2010; Nuzhnaya et al., 2023).

Во всем мире практикуется негативная селекция мягкой пшеницы против доминантной аллели гена *Tsn1*, снижая, таким образом, вероятность поражения сортов изолятами *P. tritici-repentis*, продуцирующими токсин PtrToxA. Особую эффективность этот подход дает в регионах, где в популяциях патогена преобладают изоляты, продуцирующие токсин PtrToxA, например, в Австралии (See et al., 2018; See, Moffat, 2021). Кроме того, отсутствие *Tsn1* в сортах пшеницы уменьшает их поражение другими листостебельными патогенами – *Parastagonospora nodorum* и *Bipolaris sorokiniana* (Virdi et al., 2016; Liu et al., 2015), которые, как и *Pyrenophora tritici-repentis*, имеют

идентичные гены *ToxA*. Если патоген *Parastagonospora nodorum* считается «хозяином» гена *ToxA*, то *B. sorokiniana* приобрел этот ген путем горизонтального переноса (McDonald et al., 2018), также как *Pyrenophora tritici-repentis* (Friesen et al., 2006). Многими исследованиями показано, что для тетраплоидной пшеницы взаимодействие *Tsn1* и PtrToxA не ассоциируется с развитием болезни и зависит от генотипа хозяина (Virdi et al., 2016; Chu et al., 2010; See et al., 2020).

Следует отметить «подводные камни» негативной селекции против *Tsn1*. В некоторых исследованиях отмечены случаи, когда сорта нечувствительные к токсину PtrToxA и не имеющие доминантной аллели *Tsn1*, всё же показали высокую степень восприимчивости к желтой пятнистости (Dinglasan et al., 2017). И наоборот, сорта нечувствительные к токсину имеющие генотип *tsn1tsn1* оказались восприимчивы к возбудителю желтой пятнистости, что объясняется существованием других неизвестных еще индуцирующих некроз токсинов, продуцируемых *P. tritici-repentis*.

С другой стороны, в популяциях *P. tritici-repentis* с высокой частотой встречаются изоляты, которые, несмотря на присутствие в них гена *ToxA*, не способны заражать сорта с доминантной аллелем гена восприимчивости *Tsn1*. И, наоборот, встречаются изоляты *ToxA*, не продуцирующие токсин PtrToxA, но способные заражать сорта пшеницы генотипа *tsn1tsn1*. Объяснением данных «противоречий» в отношении “*ToxA-Tsn1*” могут служить две гипотезы: 1) гены эффекторов могут подвергаться супрессии в результате активности транспозонов гриба в процессе колонизации растения (Fouche et al., 2021) и не экспрессироваться при заражении растения и 2) в изолятах существуют другие индуцирующие некроз токсины, кроме известного PtrToxA, которым соответствуют неизвестные еще гены восприимчивости в геноме пшеницы. В этом направлении начаты молекулярно-генетические исследования по идентификации новых генетических локусов вирулентности *P. tritici-repentis*. Выявлен новый локус вирулентности *VirOsler1*, который картирован на второй хромосоме гриба, обуславливающий вирулентность штамма 86-124 к линии пшеницы CDC-Osler (Guo et al., 2025).

Таким образом, можно утверждать, что взаимоотношения паразита и хозяина в патосистеме «*Triticum aestivum* – *Pyrenophora tritici-repentis*», не укладываются в рамки известных отношений комплементарных генов восприимчивости и эффекторов – *Tsn1/ToxA*, *Tsc2/ToxB* и *Tsc2/ToxC* по типу ген-на-ген «в зеркальном отражении», т.е. инверсному типу.

Селекция против доминантных аллелей генов *Tsc2* и *Tsc1* также признается полезной, так как сорта без этих аллелей будут в меньшей степени заражаться расами гриба, продуцирующими токсины PtrToxB и PtrToxC, индуцирующие хлороз на восприимчивых сортах. Однако, по причине малой распространенности изолятов гриба с геном *ToxB* практически во всех регионах мира и недостаточной изученности вопроса генетической детерминации синтеза токсина PtrToxC, который является вторичным метаболитом в отличие от двух других белковых токсинов, гены восприимчивости *Tsc2* и *Tsc1* были изучены в меньшей степени. В настоящее время оба гена клонированы (Running et al., personal commun., цит. по Szabo-Hever et al.,

2023) и благодаря использованию метода GWAS (genome-wide association studies) могут быть разработаны маркеры для использования в маркер-ориентированной селекции пшеницы на устойчивость к изолятам *P. tritici-repentis*, индуцирующим хлороз (Szabo-Hever et al., 2023).

Недавно в тетраплоидных и гексаплоидных пшеницах был обнаружен доминантный ген *Tsr7*, детерминирующий устойчивость к четырем расам возбудителя желтой пятнистости (Faris et al., 2020). Для этого гена были разработаны молекулярные маркеры типа STARP (semi-thermal asymmetric reverse PCR). Для поиска новых источников устойчивости к *P. tritici-repentis* проводят оценку образцов на ювенильную устойчивость в лабораторных условиях (Коваленко и др., 2022; Мироненко и др., 2023, 2024b) и на «взрослую» устойчивость в полевых условиях (Dinglasan et al., 2016; Kremneva et al., 2021). Так, в работе Кохметовой А.М. с соавторами были отобраны 27 образцов пшеницы устойчивых к PtrToxA, которые также были устойчивы в полевых условиях на стадии взрослых растений (Kokhmetova et al., 2019).

Отмечены случаи отсутствия корреляции устойчивости образцов пшеницы в ювенильной фазе и стадии взрослых растений (Dinglasan et al., 2016; Kokhmetova et al., 2021; Kremneva et al., 2021). В полевых оценках доля устойчивых сортов обычно существенно ниже, чем в лабораторных (Маркелова, Иванова, 2012). Так, в полевых опытах, выполненных в условиях Нижнего Поволжья, из общей выборки более 1000 образцов было выявлено только 4% высоко устойчивых и 6% умеренно устойчивых (Маркелова, Иванова, 2012). Поиск источников устойчивости к возбудителю желтой пятнистости остается актуальным. Источники устойчивости были найдены среди образцов пшеницы из коллекции Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н. И. Вавилова (ВИР) (Dinglasan et al., 2019; Мироненко и др., 2024b) и староместных сортов пшеницы из коллекции мягкой пшеницы CIMMYT и ВИР (Gurung et al., 2011; Мироненко и др., 2023).

Мучнистая роса

Мучнистая роса еще одна широко распространенная в зоне возделывания пшеницы болезнь, вызываемая сумчатым грибом *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* (синоним *Erysiphe graminis*). Болезнь проявляется в виде белого мучнистого налета конидий и конидиеносцев сначала на листьях нижнего яруса, а затем на всем вегетирующем растении вплоть до флаговых листьев и колосьев в стадию молочной спелости. К концу вегетации растения-хозяина на стареющем мицелии появляются мелкие темноокрашенные плодовые тела (клеистотеции), в которых созревают аски с аскоспорами. Гриб зимует в виде клеистотециев на растительных остатках или в виде мицелия на всходах озимой пшеницы и падалицы. Весной аскоспоры созревают и разлетаются, становясь первичным источником инфекции для новых посевов (Койшыбаев, 2018). Заражение грибом приводит к снижению фотосинтеза и уменьшению ассимиляционной поверхности листьев. Потери урожая на восприимчивых сортах могут составлять от 10–40 до 50% (Lalošević et al., 2022; Maruranga et al., 2022). Мучнистая роса может развиваться как на озимой, так и на яровой пшенице на любых стадиях роста растений. Распространение патогена может происходить как конидиями

и мицелием, так и аскоспорами. За время вегетации может развиваться от 10 до 20 генераций конидиального спороношения, причем грибок отличается высокой адаптационной способностью к различным климатическим условиям и крайней вредоносностью (Асхадуллин и др., 2022а).

Мучнистая роса пшеницы относится к числу экономически значимых заболеваний, что обуславливает глобальный интерес к изучению устойчивости сортов, идентификации *Pm* генов и анализу популяций патогена. Для оценки генетического разнообразия и патогенного потенциала *B. graminis* широко применяются методы, основанные на анализе вирулентности и ДНК-маркерах. Ярким примером такого подхода является исследование Liu и соавторов (2015), в котором была проанализирована вирулентность и полиморфизм ISSR локусов у 109 изолятов гриба, представляющих популяцию возбудителя мучнистой росы провинции Сычуань в Китае. Были выделены две группы изолятов с высокой (92 изолята) и низкой (17) вирулентностью. Показано, что многие гены потеряли эффективность. Ген устойчивости *Pm21* был эффективен ко всем популяциям гриба, а *Pm13*, *Pm5b*, *Pm2+6* и *PmXBD* сохранили эффективность. В результате ISSR анализа было выявлено большое генетическое разнообразие среди популяций гриба в Сычуани (Liu et al., 2015). Проанализирована структура вирулентности и генетическое разнообразие популяций *B. graminis* f. sp. *tritici* (*Bgt*), выделенных из северо-восточного (Ляонин, Хэйлунцзян) и северо-западного (Ганьсу) Китая, на 37 сортах пшеницы, каждый из которых несет известный ген устойчивости к мучнистой росе (*Pm*). Показано, что *Pm21* обеспечил 100% устойчивость ко всем изолятам из всех трех провинций, в то время как *Pm13*, *Pm16*, *Pm18* и *Pm22* показали частичную устойчивость. Популяции гриба были проанализированы с использованием EST-SSR маркеров. Показано, что популяции из разных регионов демонстрируют сильную генетическую дифференциацию (Wu et al., 2019). Эффективность гена *Pm21* для китайских популяций патогена была также подтверждена в работе Zhang с соавторами (Zhang et al., 2022).

Обширное исследование популяций возбудителя мучнистой росы из многих стран мира, в том числе из России, было опубликовано в 2022 г. группой ученых (Klorpe et al., 2022). При анализе 346 изолятов *B. graminis* f. sp. *tritici* из нескольких стран были оценены частоты вирулентности. Было показано, что многие из использовавшихся длительное время генов *Pm* (*Pm1a–Pm17*) потеряли эффективность. Масштабное исследование вирулентности *B. graminis* f. sp. *tritici* в Сербии на 1013 изолятах гриба было проведено в период 1995–2013 гг. (Lalošević et al., 2022). На наборе из 20 линий – дифференциаторов с известными *Pm* генами устойчивости к мучнистой росе было идентифицировано 862 уникальных патотипа гриба. Частоты вирулентности для *Pm6*, *Pm7* и *Pm5+8* были высокими в течение 19-летнего периода. Выявлено большое количество генов вирулентности у изолятов гриба и большое генетическое разнообразие популяций патогена, что является наиболее влиятельным фактором для возникновения эпифитотий мучнистой росы.

У пшеницы в настоящее время идентифицировано 92 аллеля в 62 локусах (*Pm1 – Pm65*), детерминирующих устойчивость к мучнистой росе. Более половины генов

устойчивости к мучнистой росе привнесены в геном мягкой пшеницы от родственных ей видов и родов (Радченко и др., 2020). К генам устойчивости разработаны молекулярные маркеры. С использованием молекулярных маркеров, в китайских сортах были идентифицированы гены *Pm3*, *Pm8*, *Pm16* и *Pm21* (Wu et al., 2021). В другом исследовании в коллекции из 137 диких видов пшеницы и эгилопсов были идентифицированы гены *Pm2*, *Pm4*, *Pm6*, *Pm58* и *Pm68* (Wang et al., 2024). Среди них, три аллеля *Pm4* (*Pm4a*, *Pm4b* и *Pm4f*) были идентифицированы в 4 образцах *T. aestivum* subsp. *spelta*. В этом исследовании были выделены ценные источники устойчивости к мучнистой росе, необходимые для селекции. Нельзя забывать, что отсутствие генетического разнообразия, однородность возделываемых сортов по генам устойчивости к *B. graminis* f. sp. *tritici* создает условия для адаптивной микроэволюции гриба (Радченко и др., 2020). Проводятся работы по картированию новых генов устойчивости к возбудителю мучнистой росы. С использованием популяции F₂ картирован новый ген – кандидат (*PmSN15218*) устойчивости к мучнистой росе на длинном плече хромосомы 2A (Sun et al., 2022). В результате генетического анализа картирующей популяции F₂ было доказано, что один доминирующий ген, предварительно обозначенный *PmCG15-009*, детерминирует устойчивость к изоляту *B. graminis* f. sp. *tritici* E09. Было показано, что *PmCG15-009* локализован на хромосоме 2BL и фланкирован маркерами XCINAU130 и XCINAU143 (Zhang et al., 2023).

В нашей стране большой вклад в изучение генетики устойчивости к мучнистой росе внесли работы Леоновой И. Н. (Леонова, 2019). В результате анализа устойчивости 97 сортов пшеницы было показано, что к западносибирской популяции возбудителя мучнистой росы почти все проанализированные сорта были устойчивы. С использованием ассоциативного картирования были идентифицированы восемь локусов, детерминирующих устойчивость к патогену в хромосомах 1AL, 1DS, 2BL, 5AS, 5DS, 6AL, 6DL и 7AL. В работе были сделаны выводы о том, что QTLs, локализованные на хромосомах 1DS, 5AS и 6AL являются новыми локусами устойчивости. Большое значение имеют и работы Лебедевой Т. В. по генетической детерминации устойчивости к *B. graminis* f. sp. *tritici*, проводящиеся во Всероссийском институте генетических ресурсов растений им. Н. И. Вавилова (ВИР). На обширном материале в результате генетического анализа гибридных популяций F₂ был показан моногенный контроль устойчивости к патогену сортов российской и зарубежной селекции (Лебедева, Зуев, 2015; 2021). В результате исследований образцов пшеницы из коллекции ВИР были идентифицированы перспективные источники устойчивости к мучнистой росе. В работе Лебедевой с соавторами (2019) продемонстрирована высокая эффективность гена *Pm12* к ленинградской популяции *B. graminis* f. sp. *tritici*. Эффективность данного гена против российских популяций возбудителя также подтверждена в серии исследований отечественных ученых, в ходе которых проводился скрининг сортов и коллекционного материала по устойчивости к патогену, позволивший отобрать ценные для селекции резистентные генотипы (Василова и др., 2016; Сочалова и др., 2019, 2021).

Мучнистая роса особо вредоносна для Среднего Поволжья. В селекционных учреждениях Приволжского региона ведутся целенаправленные исследования по созданию генотипов мягкой пшеницы, обладающих устойчивостью к *B. graminis* f. sp. *tritici*. Так, в Самарском НИИСХ им. Н.М. Тулайкова на протяжении многих лет ведется работа по созданию устойчивых к мучнистой росе сортов яровой и озимой пшеницы. Примером этой работы может быть сорт яровой мягкой пшеницы Тулайковская 108 с групповой устойчивостью к мучнистой росе и бурой, стеблевой и желтой ржавчинам (Сюков, 2017). В настоящее время в ФИЦ КазНЦ РАН проводится работа по выведению устойчивых к мучнистой росе сортов. Такие новые сорта, как 100 лет ТАССР, Балкыш, Хазинэ, Чистопольская, Буляк, Ситара и Баракат устойчивы к мучнистой росе. Кроме того, вышеперечисленные сорта обладают групповой устойчивостью к листовостебельным болезням пшеницы – сорта 100 лет ТАССР, Балкыш, Хазинэ, Чистопольская, Буляк устойчивы кроме мучнистой росы к стеблевой и бурой ржавчинам и темно-бурой пятнистости; сорт Ситара кроме высокой полевой устойчивости к мучнистой росе устойчив к твердой головне, а сорт Баракат – к бурой ржавчине (Асхадуллин и др. 2022b, 2024). К несомненным достижениям последних лет специалистов ФГБНУ ФНЦ ЛК ОП «Пензенский НИИСХ» относится сорт озимой мягкой пшеницы Дарго – высокоустойчивый к мучнистой росе и бурой ржавчине (Косенко, 2025).

Дикие виды – источники генов устойчивости

Очевидной проблемой, касающейся не только отечественных, но и зарубежных сортов, является бедность генофонда пшеницы по многим признакам, в том числе, и по устойчивости к биотическим факторам. Этому способствовала направленность селекции пшеницы исключительно на продуктивность и качество зерна, доминирующая долгое время во всем мире (Wulff, Matthew, 2014). Решением этой проблемы является привлечение материала из генетических банков, таких, например, как коллекция генетических ресурсов растений ВИР, а также использование в селекции диких родственников пшеницы. Виды родов *Aegilops*, *Secale*, *Agropyron*, а также дикие виды пшениц представляют собой ценный и практически неисчерпаемый источник аллелей устойчивости к широкому спектру грибных заболеваний (Olivera et al., 2018; Johansson et al., 2020). Развитие методов клеточной и хромосомной инженерии позволило преодолеть ряд биологических барьеров, таких как нескрещиваемость и стерильность гибридов, что ограничивало возможности межвидовой гибридизации. Благодаря этому стал доступен обширный резервуар генетического разнообразия посредством отдаленной гибридизации пшеницы с дикорастущими и культурными видами злаков. Успешными примерами служат работы по интрогрессии ценных генов от видов следующих родов:

- Род *Agropyron*: *A. intermedium*, *A. bessarabicum*, *A. junceum*, *A. elongatum* (Xu et al., 2012; Zheng et al., 2012);
- Род *Secale*: *S. cereale* (рожь культурная);
- Род *Leymus*: *L. racemosus*, *L. mollis* (Rahmatov et al., 2012).

Показательно, что больше половины генов устойчивости к стеблевой ржавчине *Puccinia graminis* интрогрессированы от диких видов, а из 69 генов устойчивости

пшеницы к возбудителю бурой ржавчины *P. triticina* 29 генов перенесено в *Triticum aestivum* от других видов злаков (Кильчевский, Хотылева, 2008). Эффективному использованию интрогрессивных генов устойчивости в коммерческих сортах пшеницы препятствуют две основные проблемы – это одновременное введение агрономически вредных признаков, сцепленных с генами устойчивости и быстрое преодоление патогеном моногенной устойчивости. Работы по изучению интрогрессивных линий и использованию их генетического потенциала в селекционном процессе проводятся во всем мире (Rawat et al., 2011; Wulff, Matthew, 2014; Singh et al., 2016; Ali et al., 2016; Rakszegi et al., 2017; Wang et al., 2020; Donget et al., 2020). Селекция на иммунитет с использованием интрогрессивных линий активно ведется в селекционных центрах Российской Федерации. Так, в Западной Сибири (Омский ГАУ) начата работа по созданию сортов яровой пшеницы, устойчивых к стеблевой ржавчине с привлечением источников, созданных в СИММУТ (Шаманин и др., 2012). В Московском НИИСХ «Немчиновка» получены озимые и яровые интрогрессивные линии мягкой пшеницы с чужеродным генетическим материалом видов *Ae. speltoides*, *Ae. triuncialis*, *S. cereale*, устойчивые к бурой и стеблевой ржавчинам. С использованием этих линий создан оригинальный исходный селекционный материал яровой пшеницы с несколькими генами устойчивости к расе возбудителя стеблевой ржавчины Ug99 (Baranova et al., 2016; Lapochkina et al., 2017, Лапочкина и др., 2021). Наличие пшенично-ржаной транслокации 1RS.1BL, несущей комплекс сцепленных генов устойчивости к болезням – бурой, стеблевой и желтой ржавчинам и мучнистой росе (*Lr26*, *Sr31*, *Yr9* и *Pm8*), было выявлено в сортах селекции КНИИСХ (Беспалова и др., 2012; Баранова, 2020; Baranova et al., 2023). Сотрудниками ФГБНУ ИЦиГ СО РАН проводятся исследования сортов и линий пшеницы с генетическим материалом от диких видов, таких как *Ae. speltoides* (Адолина, Салина, 2007; Адолина и др., 2012, Петраш и др., 2016), *T. timopheevii* (Мальчиков и др., 2015; Леонова, Будашкина, 2016), *Thinopyrum intermedium* (Salina et al., 2015). Результатом успешной кооперации между ФГБНУ «СибНИИСХ» и ФГБНУ ИЦиГ СО РАН стало создание для условий Западной Сибири и Урала нового поколения коммерческих сортов яровой мягкой пшеницы, обладающих комплексной устойчивостью. Стратегическое привлечение доноров чужеродных генов в скрещивания позволило селекционерам СибНИИСХ вывести такие сорта, как Омская 37, Омская 38, Омская 41 и ряд конкурентоспособных линий. Накопление обширной коллекции линий с различными интрогрессиями, в свою очередь, создало основу для пирамидирования генов, контролирующей устойчивость к биотическим и абиотическим стрессам (Белан и др., 2017). В лаборатории генетики и цитологии ФАНЦ Юго-Востока получена коллекция оригинальных интрогрессивных линий яровой мягкой пшеницы с устойчивостью к комплексу патогенов (возбудителям мучнистой росы, желтой пятнистости, бурой, желтой и стеблевой ржавчины), в том числе и к расе *P. graminis* f. sp. *tritici* Ug99 (Баранова и др., 2023; Сибикеев и др., 2011; Сибикеев и др., 2018; Сибикеев и др., 2021).

Современные подходы в селекции пшеницы

В условиях сопряженной эволюции патогенов и растения-хозяина, когда появляются новые разновидности

возбудителей болезней, а гены устойчивости теряют эффективность и, кроме того, генетическое разнообразие по генам устойчивости в коммерческих сортах пшеницы крайне низко, появляется острая необходимость в идентификации и картировании новых генов устойчивости к болезням. Сегодня разработка молекулярных маркеров для маркер-ориентированной селекции, картирование QTL, поиск интрогрессий при отдаленной гибридизации, геномная селекция, полногеномный поиск ассоциаций (Genome-Wide Association Study (GWAS)) и т.д. значительно упрощаются с появлением полных и правильно аннотированных сборок геномов сельскохозяйственных растений. Все это стало возможным благодаря развитию технологий высокопроизводительного секвенирования. Однонуклеотидные полиморфизмы (SNP), идентифицированные с помощью полногеномного секвенирования (Whole Genome Sequencing (WGS)), служат маркерами для связи между генотипами и фенотипами. Полногеномное секвенирование может идентифицировать миллионы SNP, но для выполнения большинства прикладных задач такая высокая плотность SNP на генетических картах не требуется. Подходы с низким покрытием при секвенировании включают секвенирование подмножества мест, распределенных по всему геному, для уменьшения сложности генома и быстрого генотипирования образцов с использованием маркеров SNP. Генотипирование с помощью секвенирования (Genotyping-by-Sequencing (GBS)), LP-WGS метод секвенирования с низким покрытием генома (Low-Pass Whole Genome Sequencing) (Elshire et al., 2011), активно применяются в геномной селекции, картировании генов и поиске ассоциаций по всему геному у разных видов сельскохозяйственных культур (Poland et al., 2012; Liu et al., 2014; Sonah et al., 2015; Wu et al., 2016; Furuta et al., 2017). Недавно разработанный метод генотипирования путем секвенирования (GBS) применяется для генетического картирования, выявления молекулярных маркеров и геномной селекции (Pronozin et al., 2023). Так, с использованием метода GBS на картирующей популяции F₂ от скрещивания устойчивого и восприимчивого родителей были выявлены 8 генов-кандидатов, детерминирующих устойчивость *Brassica oleracea* к расе 1 бактерии *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* (Lu et al., 2023). Также с использованием метода GBS индийскими учеными впервые были картированы три QTL локуса, отвечающие за устойчивость китайской горькой тыквы к вирусу желтой мозаики (YMD) (Kaur et al., 2021) Что касается применения данного подхода к генотипированию пшеницы

и картированию новых генов, то с использованием 28644 GBS маркеров была построена консенсусная карта пшеничных хромосом (Li et al., 2015). В 2020 г. вышла статья, посвященная картированию генов устойчивости к стеблевой ржавчине (Edeae et al., 2020). Всего было оценено 250 линий североамериканской яровой пшеницы на стадии проростков на устойчивость к семи изолятам *P. graminis* f. sp. *tritici*: ТККТР, ТКТТФ, ТКТТФ, ТРТТФ, ТТРТФ, ТТКСК и ТТККТ. Линии были генотипированы методом GBS, и 9042 SNP были использованы для идентификации участков хромосом, связанных с устойчивостью к семи изолятам гриба. Сильные сигналы ассоциации были обнаружены на хромосомах 6BL (устойчивость к расе ТТРТФ) и 4BS (устойчивость к расе ТТКСК и ТТККТ). Интересное исследование было опубликовано в 2023 г. – картирование гена устойчивости пшеницы *Gbl* к обыкновенной злаковой тле (*Schizaphis graminum*) (Xu et al., 2023). В работе американских ученых, с использованием картирующей популяции RIL линий, методом GBS было картировано несколько QTL, детерминирующих устойчивость к стеблевой ржавчине (Bajgain et al., 2016). Так же, у мягкой пшеницы с помощью GBS были обнаружены новые QTL и гены кандидаты устойчивости к желтой (*Yr*) и листовой (*Lr*) ржавчинам и фузариозу колоса (Saleem et al., 2022; Mir et al., 2023), кроме того, GBS позволяет картировать интрогрессии в геноме пшеницы при межвидовой гибридизации.

Непосредственным приложением достижений геномики стала маркер-ориентированная селекция. Этот подход позволяет вести отбор непосредственно по генотипу – наличию целевых генов, с использованием молекулярных маркеров. Как упоминалось выше, молекулярные маркеры разработаны для многих генов устойчивости. Для пшеницы существует сайт <https://maswheat.ucdavis.edu/>, где представлены маркеры генов устойчивости к стеблевой, бурой и желтой ржавчинам, а также к фузариозу колоса, валидированные и рекомендованные для MAS. Аналогичный сайт (<https://masrusplants.ru>) к настоящему времени разработан в России – в ФГБНУ ИЦиГ СО РАН. На сайте представлены не только маркеры генов устойчивости пшеницы к болезням, но и приведены сорта и гибридные линии, в которых идентифицированы соответствующие гены. Маркер-ориентированная селекция активно применяется в мире, с ее использованием созданы, например, индийские сорта, устойчивые к ржавчинным заболеваниям HD2967, HD2733 и HD2932 (Mallick et al., 2021).

Заключение

В связи с усилением вредоносности и распространением таких значимых патогенов, как возбудители стеблевой и бурой ржавчины, желтой пятнистости и мучнистой росы, во всем мире проводятся работы по анализу популяций грибов по признаку вирулентности, определению расового состава, определению генетической структуры популяций как на основе SNP полиморфизма, так и по SSR локусам. Проводится анализ сортов и селекционных линий по устойчивости к патогенам и идентификации генов устойчивости с использованием молекулярных маркеров. Ведутся работы по поиску и картированию новых генов устойчивости. Активно ведется селекционная работа по

выведению устойчивых сортов. В условиях сопряженной эволюции патогена и растения-хозяина, опережающая селекция на устойчивость всегда будет иметь первостепенное значение (Вавилов, 1986). Создание и возделывание устойчивых сортов – это наиболее экологичный и рациональный способ борьбы с болезнями и вредителями (Радченко и др., 2020; Колесова и др., 2020, Randhawa et al., 2018; Basnet et al., 2022) и условие обеспечения продовольственной безопасности нашей страны.

Создание исходного материала для селекции на устойчивость является острой необходимостью для России. Одной из общемировых проблем, возникших в результате

длительной селекционной работы, сфокусированной исключительно на продуктивности и качестве зерна, стало значительное снижение генетического разнообразия пшеницы. Это привело к утрате таких ценных признаков, как устойчивость к биотическим и абиотическим факторам, в частности, устойчивость к грибным болезням (Wulff, Matthew, 2014). Так, устойчивость сортов российской селекции к возбудителю стеблевой ржавчины в основном детерминирована генами *Sr31* и *Sr25*. Ген *Sr25* в настоящее время сохраняет эффективность против западносибирских популяций патогена, однако, как упоминалось выше, он утратил эффективность против поволжских популяций гриба.

Расширение генетической основы сортов, получение селекционного материала, разнообразного по генам устойчивости является чрезвычайно актуальным. Проблема поиска новых генов устойчивости успешно решается использованием в селекции родственных видов пшениц, а также представителей родов *Aegilops*, *Secale* и *Agropyron*. Использование современных методов, таких как маркер-ориентированная и геномная селекция, встроенных как инструмент в классический селекционный процесс, наряду с изучением популяций грибов по признаку вирулентности, расширят наши знания об эффективных генах устойчивости, что позволит создавать устойчивые сорта, так необходимые для России в современных условиях.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке РФФИ, проект №25-16-00287, <https://ias.rscf.ru/ext/shot/10457251>.

Библиографический список (References)

- Адонина ИГ, Петраш НВ, Тимонова ЕМ, Христов ЮА, Салина ЕА (2012) Создание и изучение устойчивых к листовой ржавчине линий мягкой пшеницы с транслокациями от *Aegilops speltoides* Tausch. *Генетика*. 48(4):488–494
- Адонина ИГ, Салина ЕА (2007) Механизмы изменчивости субгеломерных повторов «Spelt1» в потомстве интрогрессивной линии *T. aestivum* L. *Ae. speltoides* Tausch. *Генетика*. 43(4):567–569
- Андреев ЛН, Плотникова ЮМ (1989) *Ржавчина пшеницы: цитология и физиология*. М.: Наука. 301 с.
- Андропова АЕ (2001) Пиренофороз озимой пшеницы на юго-западе России. *Защита и карантин растений*. 5:32
- Асхадуллин ДФ, Асхадуллин ДФ, Василова НЗ, Зуев ЕВ и др (2022a) Источники устойчивости яровой мягкой пшеницы к мучнистой росе. *Аграрный научный журнал*. 10:10–15. <http://dx.doi.org/10.28983/asj.y2022i10pp10-15>
- Асхадуллин ДФ, Асхадуллин ДФ, Василова НЗ, Тазутдинова МР, Хусаинова ИИ, Багавиева ЭЗ, Баранова ОА (2022b) Реакция яровой мягкой пшеницы на возбудителей твердой головни (*Tilletia caries* и *T. laevis*) в условиях Татарстана. *Зерновое хозяйство России*. 14(3):89–94. DOI: 10.31367/2079-8725-2022-81-3-89-9
- Асхадуллин ДФ, Асхадуллин ДФ, Василова НЗ, Тазутдинова ЕВ и др (2023) Характеристика эффективности генов устойчивости к листовой бурой ржавчине яровой пшеницы в условиях Республики Татарстан. *Зерновое хозяйство России*. 15(4):109–113. <https://doi.org/10.31367/2079-8725-2023-87-4-109-113>
- Асхадуллин ДФ, Асхадуллин ДФ, Василова НЗ, Тазутдинова МР, Хусаинова ИИ, Гайфуллина ГР (2024) Характеристика сорта яровой мягкой пшеницы Балкыш. *Зерновое хозяйство России*. 16(2):36–42. DOI: 10.31367/2079-8725-2024-91-2-36-42
- Баранова ОА (2020) Молекулярная идентификация генов устойчивости к стеблевой ржавчине у новых допущенных к использованию сортов пшеницы. *Вестник защиты растений*. 103(2):113–118. <https://doi.org/10.31993/2308-6459-2020-103-2-4936>
- Баранова ОА, Сибикеев СН, Дружин АЕ, Созина ИД (2021) Потеря эффективности генов устойчивости к стеблевой ржавчине *Sr25* и *Sr6Agi* на территории Нижнего Поволжья. *Вестник защиты растений*. 104(2):105–112. <https://doi.org/10.31993/2308-6459-2021-104-2-14994>
- Баранова ОА, Адонина ИГ, Сибикеев СН (2024) Молекулярно-цитогенетическая характеристика новых интрогрессивных линий яровой мягкой пшеницы, устойчивых к стеблевой ржавчине. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 28(4):377–386. <https://doi.org/10.18699/vjgb-24-43>
- Баранова ОА, Сибикеев С., Конькова ЭА (2024) Анализ вирулентности поволжских популяций *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* 2022–2023 гг. В сб.: *Современная микология в России. Материалы Международного микологического Форума*. Москва. С. 236–238
- Белан ИА, Россеева ЛП, Мешкова ЛВ, Блохина НП и др (2017) Создание сортов мягкой пшеницы, устойчивых к грибным заболеваниям, для условий Западной Сибири и Урала. *Вестник Алтайского государственного аграрного университета*. 147(1):5–14
- Беспалова ЛА, Васильев АВ, Аблова ИБ, Филобок ВА и др (2012) Применение молекулярных маркеров в селекции пшеницы в Краснодарском НИИСХ им. П.П. Лукьяненко. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 16(1):37–43
- Вавилов НИ (1986) *Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям*. М.: Наука. 519 с.
- Василова НЗ, Асхадуллин ДФ, Асхадуллин ДФ, Багавиева ЭЗ и др (2016) Полевая устойчивость образцов яровой мягкой пшеницы к *Erysiphe (Blumeria) graminis* в условиях Предкамской зоны Республики Татарстан. *Зерновое хозяйство России*. 6:59–62
- Волкова ГВ, Синяк ЕВ (2011) Эффективные гены устойчивости пшеницы к возбудителю стеблевой ржавчины пшеницы на юге России. *Наука Кубани*. 2:34–36.
- Волкова ГВ, Синяк ЕВ, Балапанов ИМ (2010) Стеблевая ржавчина пшеницы на Северном Кавказе: распространение, внутривидовая структура и изменчивость по вирулентности. *Наука Кубани*. 2:38–41
- Волуевич ЕА (2013) Генетические подходы в селекции мягкой пшеницы на устойчивость к стеблевой ржавчине. *Молекулярная и прикладная генетика*. 16:72–81.
- Гранин ЕФ, Монастырская ЭМ, Краева ГА, Кочубей КЮ (1989) Пиренофороз озимой пшеницы на Северном Кавказе. *Защита растений*. 1:21

- Гультяева ЕИ (2018) *Генетическая структура популяций *Puccinia triticina* в России и ее изменчивость под влиянием растения-хозяина: дис. ... д-ра биол. наук.* Санкт-Петербург-Пушкин. 42 с.
- Гультяева ЕИ, Алпатъева НВ (2011) Устойчивость к бурой ржавчине сортов пшеницы, испытываемых на госсортоучастках Северо-запада РФ. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции.* 168:95–106
- Гультяева ЕИ, Аристова МК, Шайдаюк ЕЛ, Мироненко НВ и др (2017) Генетическая дифференциация *Puccinia triticina* Erikss. на территории России. *Генетика.* 53(9):1053–1060. <https://doi.org/10.7868/S0016675817070037>
- Гультяева ЕИ, Баранова ОА (2010) Тенденции изменчивости популяций *Puccinia triticina* под влиянием выращиваемых сортов пшеницы и эффективность *Lr*-генов в основных зернопроизводящих регионах РФ. В сб.: *Технологии создания и использования сортов и гибридов с групповой и комплексной устойчивостью к вредным организмам в защите растений.* СПб: ВНИИЗР. С. 26–48
- Гультяева ЕИ, Сибикеев СН, Дружин АЕ, Шайдаюк ЕЛ (2020) Расширение генетического разнообразия сортов яровой мягкой пшеницы по устойчивости к бурой ржавчине (*Puccinia triticina* Erikss.) в Нижнем Поволжье. *Сельскохозяйственная биология.* 55(1):27–44. <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2020.1.27rus>
- Гультяева ЕИ, Шайдаюк ЕЛ, Веселова ВВ, Смирнова РЕ, Зуев ЕВ, Хакимова АГ, Митрофанова ОП (2022) Разнообразие новых российских сортов мягкой пшеницы по генам устойчивости к бурой ржавчине. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции.* 183(4):208–218. <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2022-4-208-218>
- Долженко ДО, Мальчиков ПН, Зуева АА, Менибаев АИ и др (2022) Перспективы селекции озимой мягкой пшеницы на устойчивость к бурой ржавчине с использованием молекулярных маркеров. *Известия Самарского научного центра Российской академии наук. Сельскохозяйственные науки.* 1(2(2)):44–50. <https://doi.org/10.37313/2782-6562-2022-1-2-44-50>
- Иванова ОВ (2013) *Источники устойчивости яровой пшеницы к бурой ржавчине и изменчивость структуры популяции возбудителя в условиях Нижнего Поволжья: автореф. дис. ... канд. биол. наук.* Саратов. 24 с.
- Иванова ОВ, Маркелова ТС (2011) Динамика структуры популяции *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* Rob. et Desm. в Поволжье. *Защита и карантин растений.* 9:20–21.
- Кельбин ВН, Сколотнева ЕС, Салина Е.А. (2020) Возможности и перспективы формирования генетической защиты мягкой пшеницы от стеблевой ржавчины в Западной Сибири. *Вавиловский журнал генетики и селекции.* 24(8):821–828. <http://doi.org/10.18699/VJ20.679>
- Кильчевский АВ, Хотылева ЛВ (2008) *Генетические основы селекции растений. В 4 т. Т. 1. Общая генетика растений.* Минск: Белорус. наука. 551 с.
- Коваленко ЕД, Жемчужина АИ, Киселева МИ, Коломиец ТМ и др (2012) Современное состояние популяций возбудителя бурой ржавчины и создание генбанка источников и доноров устойчивости пшеницы. В сб.: *Иммуногенетическая защита сельскохозяйственных культур от болезней: теория и практика. Материалы Международной научно-практической конференции,* посвященной 125-летию со дня рождения Н.И. Вавилова. Большие Вяземы. С. 69–80
- Коваленко НМ, Шайдаюк ЕЛ, Гультяева ЕИ (2022) Характеристика устойчивости районированных сортов мягкой пшеницы к возбудителю желтой пятнистости. *Биотехнология и селекция растений* 5(2):15–24. <http://doi.org/10.30901/2658-6266-2022-2-03>
- Койшыбаев М (2018) *Болезни пшеницы: монография.* Анкара: ФАО. 365 с.
- Колесова МА, Чикида НН, Белоусова МХ, Тырышкин ЛГ (2020) Эффективная устойчивость образцов рода *Aegilops* L. к мучнистой росе. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции.* 181(3):135–140. <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2020-3-135-140>
- Конькова ЭА (2018) Структура популяции *Puccinia triticina* Erikss. на посевах озимой и яровой мягкой пшеницы в Саратовской области. *Вестник защиты растений.* 4(98):44–49. [https://doi.org/10.31993/2308-6459-2018-4\(98\)-44-49](https://doi.org/10.31993/2308-6459-2018-4(98)-44-49)
- Конькова ЭА, Лящева СВ (2020) Желтая пятнистость листьев озимой мягкой пшеницы в Саратовской области. *Зерновое хозяйство России.* 3(69):67–71.
- Косенко СВ (2025) Дарго: новый высокоурожайный сорт озимой мягкой пшеницы с устойчивостью к мучнистой росе и бурой ржавчине. *Зерновое хозяйство России.* 17(4):16–20. DOI: 10.31367/2079-8725-2025-99-4-16-20
- Кохметова АМ, Атишова МН (2012) Идентификация источников устойчивости к стеблевой ржавчине пшеницы с использованием молекулярных маркеров. *Вавиловский журнал генетики и селекции.* 16(1):132–141
- Кремнева ОЮ, Волкова ГВ (2007) Структура популяции *Pyrrenophora tritici-repentis* на Северном Кавказе по вирулентности и морфолого-культуральным признакам. *Микология и фитопатология.* 41(4):356–361
- Лапочкина ИФ, Гайнуллин НР, Баранова ОА, Коваленко НМ и др (2021) Комплексная устойчивость линий яровой и озимой мягкой пшеницы к биотическим и абиотическим стрессам. *Вавиловский журнал генетики и селекции.* 25(7):723–731. <https://doi.org/10.18699/VJ21.082>
- Лебедев ВВ (1998) *Ржавчина пшеницы в Нижнем Поволжье.* Саратов. 296 с.
- Лебедева ТВ, Зуев ЕВ (2015) Изучение устойчивости к мучнистой росе (*Blumeria graminis* f. sp. *tritici* Golov.) сортов мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.). *Достижения науки и техники АПК.* 29(7):17–19.
- Лебедева ТВ, Зуев ЕВ (2021) Генетический контроль ювенильной устойчивости к мучнистой росе образцов яровой мягкой пшеницы коллекции ВИР. *Vavilovia.* 4(1):25–35
- Лебедева ТВ, Зуев ЕВ, Брыкова АН (2019) Перспективность использования современных европейских сортов яровой мягкой пшеницы для селекции на устойчивость к мучнистой росе в Северо-Западном регионе РФ. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции.* 180(4):170–176
- Левитин ММ, Афанасенко ОС, Гагкаева ТЮ, Ганнибал ФБ и др (2019) Популяционные исследования грибов – возбудителей болезней зерновых культур. *Вестник защиты растений.* 4(102):5–16. <https://doi.org/10.31993/2308-6459-2019-4-102-5-16>
- Леонова ИН (2013) Молекулярные маркеры: использование в селекции зерновых культур для идентификации,

- интрогрессии и пирамидирования генов. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 17(2):314–325
- Леонова ИН, Будашкина ЕБ (2016) Изучение признаков продуктивности у интрогрессивных линий *T. aestivum/T. timopheevii*, устойчивых к грибным болезням. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 20(3):311–319. <https://doi.org/10.18699/VJ16.120>
- Мальчиков ПН, Мясникова МГ, Леонова ИН, Салина ЕА (2015) Интрогрессия устойчивости к мучнистой росе (*Blumeria graminis* DC.F. *Tritici*) от *Triticum timopheevii* Zhuk. и *Triticum dicoccum* Shuebl. в геном *Triticum durum* Desf. *Зерновое хозяйство России*. 2:134–144
- Маркелова ТС (2007) Изучение структуры и изменчивости популяций бурой ржавчины пшеницы в Поволжье. *Агро XXI*. 4–6:37–39
- Маркелова ТС, Иванова ОВ (2012) Устойчивость образцов яровой и озимой пшеницы к желтой пятнистости листьев в условиях нижнего Поволжья. *Сельскохозяйственная биология*. 47(3):118–121
- Мешкова ЛВ, Росеева ЛП, Шрейдер ЕР, Сидоров АВ (2008) Вирулентность патотипов возбудителя бурой ржавчины пшеницы к *ThLr9* в регионах Сибири и Урала. В сб.: *Вторая Всероссийская конференция «Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам»*. СПб. С. 70–73
- Мироненко НВ, Баранова ОА, Коваленко НМ, Михайлова ЛА (2015) Распространение гена *ToxA* в популяциях *Puccinia tritici-repentis* на Северном Кавказе и Северо-Западе России. *Микология и фитопатология*. 49(5):325–329
- Мироненко НВ, Коваленко НМ, Баранова ОА (2019) Характеристика географически отдаленных популяций *Puccinia tritici-repentis* по вирулентности и генам токсинообразования *ToxA* и *ToxB*. *Вестник защиты растений*. 1(99):24–29. [http://doi.org/10.31993/2308-6459-2019-1\(99\)-24-29](http://doi.org/10.31993/2308-6459-2019-1(99)-24-29)
- Мироненко НВ, Коваленко НМ, Баранова ОА, Митрофанова ОП (2023) Устойчивость стародавней озимой мягкой пшеницы к желтой пятнистости. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 184(4):205–214. <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2023-4-205-214>
- Мироненко НВ, Орина АС, Коваленко НМ, Зубко Н. (2024а) Расовый состав и изменчивость гена *ToxA* в географически отдаленных популяциях *Puccinia tritici-repentis*. *Микология и фитопатология*. 58(3):246–253
- Мироненко НВ, Коваленко НМ, Баранова ОА, Хакимова АГ и др (2024b) Ювенильная устойчивость озимых и яровых сортов мягкой пшеницы к *Puccinia tritici-repentis*. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 185(2):95–105. <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2024-2-95-105>
- Михайлова ЛА (1995) Структура популяций возбудителя бурой ржавчины пшеницы. III Оценка степени сходства популяций на территории СНГ в 1988–1990 гг. *Микология и фитопатология*. 29(3):45–51
- Михайлова ЛА (1995) Структура популяций возбудителя бурой ржавчины пшеницы на территории СНГ. IV. Оценка степени сходства популяций на территории СНГ в 1988–1990 гг. *Микология и фитопатология*. 30(3):84–90
- Михайлова ЛА (2006) *Генетика взаимоотношений возбудителя бурой ржавчины и пшеницы*. Санкт-Петербург: ВИЗР. 80 с.
- Михайлова ЛА, Васильев СВ (1985) Ареалы популяций возбудителя листовой ржавчины пшеницы. *Микология и фитопатология*. 19(2):158–163.
- Михайлова ЛА, Коваленко НМ, Мироненко НВ, Росеева ЛП (2015) Популяции *Puccinia tritici-repentis* на территории России. *Микология и фитопатология*. 49(4):257–261
- Одинцова ИГ, Пешуа ХО (1984) О сложности локуса *Lr23*, контролирующего устойчивость пшеницы к бурой ржавчине. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 85:13–19
- Павлюшин ВА, Долженко ВИ, Шпанев АМ, Лаптев АБ и др (2015) Интегрированная защита озимой пшеницы. *Защита и карантин растений*. 5:38–71
- Петраш НВ, Леонова ИН, Адонина ИГ, Салина ЕА (2016) Влияние транслокаций от *Aegilops speltoides* Tausch на устойчивость к грибным болезням и продуктивность мягкой пшеницы. *Генетика*. 52(12):1407–1417. <https://doi.org/10.7868/S0016675816120092>
- Радченко ЕЕ, Абдуллаев РА, Анисимова ИН (2020) Генетическое разнообразие зерновых культур по устойчивости к мучнистой росе. *Экологическая генетика*. 18(1):59–78. <https://doi.org/10.17816/ecogen14530>
- Садыгова МК (1994) *Вредоносность бурой ржавчины и селекционная защита яровой пшеницы от нее в Поволжье: автореф. дис. ... канд. биол. наук*. Москва. 20 с.
- Сибикеев СН, Дружин АЕ, Власовец ЛТ, Калинин ТВ и др (2018) Стратегия использования интрогрессивных генов устойчивости к листовой ржавчине в селекции яровой мягкой пшеницы. *Аграрный вестник Юго-Востока*. 2(19):15–16
- Сибикеев СН, Конькова ЭА, Салмова МФ (2020) Характеристика вирулентности возбудителя бурой ржавчины мягкой пшеницы в условиях саратовской области. *Аграрный научный журнал*. 9:40–44. <https://doi.org/10.28983/asj.y2020i9pp40-44>
- Сибикеев СН, Крупнов ВА (2007) Эволюция листовой ржавчины и защита от нее пшеницы в Поволжье. *Вестник Саратовского Гос. Университета им. Вавилова. Спецвыпуск*. С. 92–94
- Сибикеев СН, Маркелова ТС, Дружин АЕ, Веденеева МЛ и др (2011) Оценка набора интрогрессивных линий яровой мягкой пшеницы селекции НИИСХ Юго-Востока на устойчивость к расе стеблевой ржавчине Ug99+Sr24 (ТТКСТ). *Доклады РАСХН*. 2:3–5
- Синяк ЕВ, Волкова ГВ, Надыкта ВД (2013) Характеристика популяции *Puccinia graminis* f.sp. *tritici* по вирулентности в Северо-Кавказском регионе России. *Доклады РАСХН*. 6:27–30
- Сколотнева ЕС, Кельбин ВН, Моргунов АИ, Бойко НИ и др (2020) Расовый состав новосибирской популяции *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*. *Микология и фитопатология*. 54(1):49–58. <https://doi.org/10.31857/S0026364820010092>
- Сколотнева ЕС, Лаприна ЮВ, Баранова ОА, Коломиец ТМ и др (2023) Характеристика популяций *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*, существующих на мягкой пшенице в Поволжском и Центральном регионах России, по

- микросателлитным локусам. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции* 9(4):201–208. <https://doi.org/10.18699/LettersVJ-2023-9-2>
- Сорокина ГК, Смирнова ЛА, Лангавая ВК (1990) *Использование эффективных Lr-генов в селекции пшеницы на устойчивость к бурой ржавчине: Методические рекомендации*. М.: ВНИИФ, ВАСХНИЛ. 31 с.
- Сочалова ЛП, Зуев ЕВ, Пискарев ВВ (2021) Оценка устойчивости генетически разнообразных образцов мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) к поражению *Blumeria graminis* в условиях Новосибирской области. *Достижения науки и техники АПК*. 35(10):39–44. https://doi.org/10.53859/02352451_2021_35_10_39
- Сочалова ЛП, Пискарев ВВ (2019) Устойчивость образцов мягкой пшеницы к *Blumeria graminis* и *Puccinia recondita* с известными генами устойчивости. *Достижения науки и техники АПК*. 33(11):34–42. <https://doi.org/10.24411/0235-2451-2019-11108>
- Степанов КМ (1975) *Ржавчина зерновых культур*. Л.: Колос. 72 с.
- Сюков ВВ (2016) *Листовая бурая ржавчина: фитопатологические и селекционно-генетические аспекты*. Самара. 145 с.
- Сюков ВВ, Вьюшков АА, Поротькин СЕ (2017) Сорт яровой мягкой пшеницы Тулайковская 108. *Зерновое хозяйство России*. (4):1–7
- Сюков ВВ, Менибаев АИ, Зуева АА (2018) Селекция яровой мягкой пшеницы на устойчивость к листовой бурой ржавчине в Самарском НИИСХ. *Известия Самарского научного центра Российской академии наук*. 20(2-3(82)):533–535
- Тырышкин ЛГ, Захаров ВГ, Сюков ВВ (2014) Сравнительная характеристика вирулентности *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici* Erikс в Среднем Поволжье. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 18(2):373–377
- Чумаков АЕ (1969) *Ржавчина пшеницы и борьба с ней*. М.: Колос. 9 с.
- Шаманин ВП, Моргунов АИ, Манес Я, Зеленский ЮИ и др (2012) Селекционно-генетическая оценка популяций яровой мягкой пшеницы Сибирского питомника челночной селекции СИММИТ. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 16(1):21–32
- Шаманин ВП, Потоцкая ИВ, Шепелев СС, Пожерукова ВЕ и др (2020) Стеблевая ржавчина в Западной Сибири – расовый состав и эффективные гены устойчивости. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 24(2):131–138. <https://doi.org/10.18699/VJ20.608>
- Admassu B, Friedt W, Ordon F (2010) Genetic characterization of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* populations from Ethiopia by SSRs. *Journal of Phytopathology* 158:806–812. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0434.2010.01702.x>
- Ali N, Heslop-Harrison JS, Ahmad H, Graybosch RA (2016) Introgression of chromosome segments from multiple alien species in wheat breeding lines with wheat streak mosaic virus resistance. *Heredity* 117(2):114–23. <https://doi.org/10.1038/hdy.2016.36>
- Andrie RM, Schoch CL, Hedges R, Spatafora JW et al (2008) Homologs of ToxB, a host-selective toxin gene from *Pyrenophora tritici-repentis*, are present in the genome of sister-species *Pyrenophora bromi* and other members of the Ascomycota. *Fungal Genetics and Biology* 45(3):363–77. <https://doi.org/10.1016/j.fgb.2007.10.014>
- Ashagre ZA (2022) Detection of wheat stem rust (*Puccinia graminis* f. sp. *tritici*) physiological races from major wheat producing regions of Ethiopia. *Aquaculture and Fisheries Studies* 4:1–6
- Bajgain P, Rouse MN, Tsilo TJ, Macharia GK et al (2016) Nested Association Mapping of Stem Rust Resistance in Wheat Using Genotyping by Sequencing. *PLoS ONE* 11(5): e0155760. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0155760>
- Baranova O, Solyanikova V, Kyrova E, Kon'kova E et al (2023) Evaluation of Resistance to Stem Rust and Identification of Sr Genes in Russian Spring and Winter Wheat Cultivars in the Volga Region. *Agriculture* 13:635. <https://doi.org/10.3390/agriculture13030635>
- Baranova OA, Anisimova AV, Lapochkina IF, et al (2016) Identification Of Sr Genes In New Common Wheat Sources Of Resistance To Stem Rust Race Ug99 Using Molecular Markers. *Russian Journal of Genetics: Applied Research* 6(3):344–350
- Baranova OA, Sibikeev SN, Druzhin AE (2019) Molecular identification of the stem rust resistance genes in the introgression lines of spring bread wheat. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding* 23(3):296–303. <https://doi.org/10.18699/VJ19.494>
- Basnet B, Juliana P, Bhattarai K, Upreti U (2022) A Review on Major Rust Resistance Gene and Amino Acid Changes on Wheat (*Triticum aestivum* L.). *SSRN Electronic Journal*. <https://ssrn.com/abstract=4258549> or <http://dx.doi.org/10.2139/ssrn.4258549>
- Berlin A, Rahmatov M, Muminjanov H, Yuen J (2015) Sexual reproduction contributes to genotypic variation in the population of *Puccinia graminis* in Tajikistan. *European Journal of Plant Pathology* 141:159–168. <https://doi.org/10.1007/s10658-014-0534-2>
- Chu CG, Chao S, Friesen TL, Faris JD et al (2010) Identification of novel tan spot resistance QTLs using an SSR-based linkage map of tetraploid wheat. *Molecular Breeding* 25(2):327–338. <https://doi.org/10.1007/s11032-009-9335-2>
- Ciuffetti LM, Manning VA, Pandelova I, Betts MF, Martinez JP (2010) Host-selective toxins, Ptr ToxA and Ptr ToxB, as necrotrophic effectors in the *Pyrenophora tritici-repentis*-wheat interaction. *New Phytologist* 187:911–919. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03362.x>
- Ciuffetti LM, Tuuori RP, Gaventa JM (1997) A single gene encodes a selective toxin causal to the development of tan spot of wheat. *The Plant Cell* 9:135–144
- Dinglasan E, Godwin ID, Mortlock MY, Hickey LT (2016) Resistance to yellow spot in wheat grown under accelerated growth conditions. *Euphytica* 209:693–707
- Dinglasan E, Godwin ID, Phan HTT, Tan K-C et al (2017) Vavilov wheat accessions provide useful sources of resistance to tan spot (syn. yellow spot) of wheat. *Plant Pathology* 66:1076–1087
- Dinglasan EG, Singh D, Shankar M, Afanasenko O et al (2019) Discovering new alleles for yellow spot resistance in the Vavilov wheat collection. *Theoretical and Applied Genetics* 132:149–162. <https://doi.org/10.1007/s00122-018-3204-5>
- Dong Z, Ma C, Tian X, Zhu C, et al (2020) Genome-wide impacts of alien chromatin introgression on wheat gene

- transcriptions. *Scientific Reports* 10:4801. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-61888-1>
- Eade EA, Rouse MN (2020) Association mapping of resistance to emerging stem rust pathogen races in spring wheat using genotyping-by-sequencing. *The Plant Genome* 13(3):e20050. <https://doi.org/10.1002/tpg2.20050>
- Elshire RJ, Glaubitz JC, Sun Q, Poland JA et al (2011) A robust, simple genotyping-by-sequencing (GBS) approach for high diversity species. *PLoS One* 6(5):e19379. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019379>
- Faris JD, Overlander ME, Kariyawasam GK, Carter A et al (2020) Identification of a major dominant gene for race-nonspecific tan spot resistance in wild emmer wheat. *Theoretical and Applied Genetics* 133(3):829–841. <https://doi.org/10.1007/s00122-019-03509-8>
- Faris JD, Liu Z, Xu SS (2013) Genetics of tan spot resistance in wheat. *Theor Appl Genet* 126(9):2197–2217. <https://doi.org/10.1007/s00122-013-2157-y>
- Faris JD, Zhang Z, Lu H, Lu S et al (2010) A unique wheat disease resistance-like gene governs effector-triggered susceptibility to necrotrophic pathogens. *Proc Natl Acad Sci* 107:13544–13549. <https://doi.org/10.1073/pnas.1004090107>
- Flath K, Miedaner T, Olivera P, Matthew N et al (2018) Genes for wheat stem rust resistance postulated in German cultivars and their efficacy in seedling and adult-plant field tests. *Plant Breeding* 137:378–392. <https://doi.org/10.1111/pbr.12591>
- Fouche S, Oggenfuss U, Chanclud E, Croll D (2022) A devil's bargain with transposable elements in plant pathogens. *Trends Genet* 38(3):222–230. <https://doi.org/doi:10.1016/j.tig.2021.08.005>
- Friesen TL, Stukenbrock EH, Liu Z, Meinhardt S, et al (2006) Emergence of a new disease as a result of interspecific virulence gene transfer. *Nature Genetics* 38:953–956. <https://doi.org/10.1038/ng1839>
- Furuta T, Ashikari M, Jena KK, Doi K, Reuscher S (2017) Adapting genotyping-by-sequencing for rice F2 populations. *G3: Genes, Genomes, Genetics* 7:881–93. <https://doi.org/10.1534/g3.116.038190>
- Gluck-Thaler E, Ralston T, Konkel Z, Ocampos CG et al (2022) Giant Starship elements mobilize accessory genes in fungal genomes. *Molecular Biology and Evolution* 39(5):msac109. <https://doi.org/10.1093/molbev/msac109>
- Gourlie R, McDonald M, Hafez M, Ortega Polo R et al (2022) The pangenome of the wheat pathogen *Pyrenophora tritici-repentis* reveals novel transposons associated with necrotrophic effectors ToxA and ToxB. *BMC Biology* 20:239. <https://doi.org/10.1186/s12915-022-01433-w>
- Gulyaeva EI, Kovalenko NM, Shamanin VP, Tyunin VA et al (2018) Population structure of leaf pathogens of common spring wheat in the West Asian regions of Russia and North Kazakhstan in 2017. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding* 22(3):363–369. <https://doi.org/10.18699/VJ18.372>
- Gulyaeva EI, Shaydayuk EL, Gannibal PB (2021) Leaf rust resistance genes in wheat cultivars registered in Russia and their influence on adaptation processes in pathogen populations. *Agriculture* 11(4):319
- Guo J, Shi G, Islam M, Kariyawasam G et al (2025). Identification of a novel genetic locus conferring virulence in the wheat tan spot pathogen *Pyrenophora tritici-repentis*. *Fungal Genetics and Biology* 179:104002. <https://doi.org/doi:10.1016/j.fgb.2025.104002>
- Gurung S, Mamidi S, Bonman JM, Jackson EW et al (2011) Identification of novel genomic regions associated with resistance to *Pyrenophora tritici-repentis* races 1 and 5 in spring wheat landraces using association analysis. *Theoretical and Applied Genetics* 123:1029–1041
- Gurung S, Short DPG, Adhikari TB (2013) Global population structure and migration patterns suggest significant population differentiation among isolates of *Pyrenophora tritici-repentis*. *Fungal Genetics and Biology* 52:32–41. <https://doi.org/10.1016/j.fgb.2013.01.003>
- Johansson E, Henriksson T, Prieto-Linde ML, Andersson S, Ashraf R, Rahmatov M (2020) Diverse Wheat-Alien Introgression Lines as a Basis for Durable Resistance and Quality Characteristics in Bread Wheat. *Frontiers in Plant Science* 11:1067. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.01067>
- Hirrell MC, Spradley JP, Mitchell JK, Wilson EW (1990) First report of tan spot caused by *Drechslera tritici-repentis* on winter wheat in Arkansas. *Plant Disease* 74(3):252
- Kaur G, Pathak M, Singla D, Sharma A et al (2021) High-Density GBS-Based Genetic Linkage Map Construction and QTL Identification Associated With Yellow Mosaic Disease Resistance in Bitter Gourd (*Momordica charantia* L.). *Frontiers in Plant Science* 12:671620. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.671620>
- Kelbin, V. N., Skolotneva, E. S., Shamanin, V. P., & Salina, E. A. (2022). Diversity of stem rust resistance in modern Siberian bread wheat (*Triticum aestivum*) germplasm. *Plant Breeding*, 141(2):194–203. <https://doi.org/10.1111/pbr.12999>
- Kloppe T, Boshoff W, Pretorius Z, Lesch D et al (2022) Virulence of *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* in Brazil, South Africa, Turkey, Russia, and Australia. *Frontiers in Plant Science* 13:954958. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.954958>
- Kolmer JA, Jin Y, Long DL (2007) Wheat leaf and stem rust in the United States. *Australian Journal of Agricultural Research* 58:631–638
- Kolmer JA, Ordonez ME (2007) Genetic differentiation of *Puccinia triticina* populations in Central Asia and the Caucasus. *Phytopathology* 97:1141–1149
- Kolmer JA, Ordoñez ME, German S, Morgounov A, et al (2019) Multilocus Genotypes of the Wheat Leaf Rust Fungus *Puccinia triticina* in Worldwide Regions Indicate Past and Current Long-Distance Migration. *Phytopathology* 109(8):1453–1463. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-10-18-0411-R>
- Kokhmetova AM, Atishova MN, Kumarbayeva MT, Leonova IN (2019) Phytopathological screening and molecular marker analysis of wheat germplasm from Kazakhstan and CIMMYT for resistance to tan spot. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding* 23(7):879–886. <https://doi.org/10.18699/VJ19.562>
- Kremneva OYu, Mironenko NV, Volkova GV, Baranova OA et al (2021) Resistance of winter wheat varieties to tan spot in the North Caucasus region of Russia. *Saudi Journal of Biological Sciences* 28(3):1787–1794. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2020.12.021>
- Lalošević M, Jevtić R, Župunski V, Maširević S, Orbović B (2022) Virulence Structure of the Wheat Powdery

- Mildew Population in Serbia. *Agronomy* 12:45. <https://doi.org/10.3390/agronomy12010045>
- Lapochkina IF, Baranova OA, Shamanin VP, Volkova GV et al (2017) The Development Of The Initial Material Of Spring Common Wheat For Breeding For Resistance To Stem Rust (*Puccinia Graminis* Pers. f.sp. *tritici*), Including The Ug99 Rase In Russia. *Russian Journal of Genetics: Applied Research* 7(3):308–317
- Leonard KJ, Szabo LJ (2005) Stem rust of small grains and grasses caused by *Puccinia graminis*. *Molecular Plant Pathology* 6(2):99–111. <https://doi.org/10.1111/J.1364-3703.2004.00273.X>
- Leonova IN, Skolotneva ES, Salina EA (2020) Genome-wide association study of leaf rust resistance in Russian spring wheat varieties. *BMC Plant Biology* 20:135. <https://doi.org/10.1186/s12870-020-02333-3>
- Letta T, Maccaferri M, Badebo A, Ammar K et al (2013) Searching for novel sources of field resistance to Ug99 and Ethiopian stem rust races in durum wheat via association mapping. *Theoretical and Applied Genetics* 126(5):1237–1256. <https://doi.org/10.1007/s00122-013-2050-8>
- Lewis CM, Persoons A, Bebbler DP, Kigathi RN, et al (2018) Potential for re-emergence of wheat stem rust in the United Kingdom. *Communications Biology* 1:13. <https://doi.org/10.1038/s42003-018-0013-y>
- Li H, et al. (2015) A high density GBS map of bread wheat and its application for dissecting complex disease resistance traits. *BMC Genomics* 16:216. <https://doi.org/10.1186/s12864-015-1424-5>
- Li TY, Cao YY, Wu XX, Xu XF et al (2016) Seedling Resistance to Stem Rust and Molecular Marker Analysis of Resistance Genes in Wheat Cultivars of Yunnan, China. *PLOS ONE* 11(10):e0165640. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0165640>
- Liu H, Bayer M, Druka A, Russell JR, et al (2014) Anevaluation of genotyping by sequencing (GBS) to map the Breviaristatum-e (ari-e) locus in cultivated barley. *BMC Genomics* 15:104. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-15-104>
- Liu M, Rodrigue N, Kolmer J (2014) Population divergence in the wheat leaf rust fungus *Puccinia triticina* is correlated with wheat evolution. *Heredity* 112:443–453
- Liu N, Liu ZL, Gong G, Zhang M, et al (2015) Virulence Structure of *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* and Its Genetic Diversity by ISSR and SRAP Profiling Analyses. *PLoS ONE* 10(6):e0130881. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0130881>
- Liu Z, El-Basyoni I, Kariyawasam G, Zhang G et al (2015) Evaluation and association mapping of resistance to tan spot and *Stagonospora Nodorum* blotch in adapted winter wheat germplasm. *Plant Disease* 99(10):1333–1341. <https://doi.org/10.1094/PDIS-11-14-1131-RE>
- Lu L, Choi SR, Lim YP, Kang S-Y, Yi SY (2023) A GBS-based genetic linkage map and quantitative trait loci (QTL) associated with resistance to *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* race 1 identified in Brassica oleracea. *Frontiers in Plant Science* 14:1205681. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1205681>
- Mallick N, Agarwal P, Jha S, Murukan N et al (2021). Marker-assisted breeding for rust management in wheat. *Indian Phytopathology*. 74. <https://doi.org/10.1007/s42360-020-00317-9>.
- McDonald MC, Ahren D, Simpfendorfer S, Milgate A, Solomon PS (2018) The discovery of the virulence gene ToxA in the wheat and barley pathogen *Bipolaris sorokiniana*. *Molecular Plant Pathology* 19(2):432–439. <https://doi.org/10.1111/mpp.12535>
- McDonald MC, Taranto AP, Hill E, Schwessinger B et al (2019) Transposon-mediated horizontal transfer of the host-specific virulence protein ToxA between three fungal wheat pathogens. *mBio* 10:e01515-19. <https://doi.org/10.1128/mBio.01515-19>
- McIntosh RA (1992) Pre-emptive breeding to control wheat rusts. *Euphytica* 63:103–113
- McIntosh RA, Brown GN (1997) Anticipatory breeding for resistance to rust diseases in wheat. *Annual Review of Phytopathology* 35:311–326. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.35.1.311>
- McIntosh RA, Yamazaki Y, Dubcovsky J, Rogers J et al (2013) Catalogue of Gene Symbols for Wheat. Suppl. 204–2017. Available at: www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/
- Miedaner T, Korzun V (2012) Marker-assisted selection for disease resistance in wheat and barley breeding. *Phytopathology* 102:560–566. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-05-11-0157>
- Mir ZA, Chandra T, Saharan A, Budhlakoti N et al (2023) Recent advances on genome-wide association studies (GWAS) and genomic selection (GS); prospects for Fusarium head blight research in Durum wheat. *Molecular Biology Reports* 50(4):3885–3901
- Mironenko NV, Baranova OA, Kovalenko NM, Mikhailova LA, Rosseva LP (2016) Genetic structure of the Russian populations of *Pyrenophora tritici-repentis*, determined by using microsatellite markers. *Russian Journal of Genetics* 52(8):771–779
- Mironenko NV, Timopheeva EN, Mikhailova LA, Kopahnke D (2007) Intraspecific genetic diversity of *Pyrenophora tritici-repentis* (Died.) Drechs. (Drechslera tritici-repentis [Died.] Shoem.) detected by random amplified polymorphic DNA assays. *Archives of Phytopathology and Plant Protection* 40:431–440. <https://doi.org/10.1080/03235400600627965>
- Nuzhnaya T, Veselova S, Burkhanova G, Rummyantsev S et al (2023) Novel sources of resistance to *Stagonospora nodorum* and role of effector-susceptibility gene interactions in wheat of Russian breeding. *International Journal of Plant Biology* 14:377–396. <https://doi.org/10.3390/ijpb14020031>
- Olivera P, Villegas D, Cantero-Martínez C, Szabo LJ (2022) A unique race of the wheat stem rust pathogen with virulence on *Sr31* identified in Spain and reaction of wheat and durum cultivars to this race. *Plant Pathology* 71:873–889. <https://doi.org/10.1111/ppa.13530>
- Olivera P, Newcomb M, Flath K, Sommerfeldt N et al (2017) Characterization of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* isolates derived from an unusual wheat stem rust outbreak in Germany in 2013. *Plant Pathology* 66(9): 1149–1158. <https://doi.org/10.1111/ppa.12674>
- Olivera P, Newcomb M, Szabo LJ, Rouse M (2015) Phenotypic and genotypic characterization of race TKTTF of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* that caused a wheat stem rust epidemic in southern Ethiopia in 2013–14. *Phytopathology* 105(7):917–928. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-11-14-0302-FI>
- Olivera PD, Pretorius ZA, Badebo A, Jin Y (2013) Identification of resistance to races of *Puccinia graminis* f.

- sp. *tritici* with broad virulence in triticale (\times Triticosecale). *Plant Disease* 97(4):479–484. <https://doi.org/10.1094/PDIS-05-12-0459-RE>
- Olivera PD, Rouse MN, Jin Y (2018) Identification of New Sources of Resistance to Wheat Stem Rust in *Aegilops* spp. in the Tertiary Genepool of Wheat. *Frontiers in Plant Science* 9:1719. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01719>
- Ordoñez ME, Kolmer JA (2007) Virulence phenotypes of a worldwide collection of *Puccinia triticina* from durum wheat. *Phytopathology* 97(3):344–351. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-97-3-0344>
- Patpour M, Hovmöller MS, Rodriguez-Algaba J B Randazzo (2022) Wheat Stem Rust Back in Europe: Diversity, Prevalence and Impact on Host Resistance. *Frontiers in Plant Science* 13:882440. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.882440>
- Poland J, Endelman J, Dawson J, Rutkoski J (2012) Genomic selection in wheat breeding using genotyping-by-sequencing. *The Plant Genome* 5(3):103–113. <https://doi.org/10.3835/plantgenome2012.06.0006>
- Pretorius ZA, Singh RP, Wagoire WW, Payne TS (2000) Detection of virulence to wheat stem rust resistance gene *Sr31* in *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* in Uganda. *Plant Disease* 84(2):203. <https://doi.org/10.1094/PDIS.2000.84.2.203B>
- Pronozin AY, Salina EA, Afonnikov DA (2023) GBS-DP: a bioinformatics pipeline for processing data coming from genotyping by sequencing. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding* 27(7):737–745. <https://doi.org/10.18699/VJGB-23-86>
- Rahmatov M, Andrsson S, Gustavsson L, Wanyera R. et al (2012) Analysis of adult plant and seedling stem rust resistance in wheat-alien introgression lines. In: *Disease Risk and Food Security: Proc. of the 13th Int. Cereal Rusts and Powdery Mildew Conf.* Beijing, China, 28 Aug.–1 Sept. 2012. P. 63
- Rakszegi M, Molnár I, Lovegrove A, Darko E et al (2017) Addition of *Aegilops* U and M Chromosomes Affects Protein and Dietary Fiber Content of Wholemeal Wheat Flour. *Frontiers in Plant Science* 8:1529. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01529>
- Ramos ERA, Kutcher HR, Dallagnol JL (2023) *Pyrenophora tritici-repentis*: a worldwide threat to wheat. In: Wanyera R, Wamalwa M (eds) *Wheat Research and Utilization*. IntechOpen. <https://doi.org/10.5772/intechopen.110306>
- Randhawa MS, Singh RP, Dreisigacker S, Bhavani S et al (2018) Identification and Validation of a Common Stem Rust Resistance Locus in Two Bi-parental Populations. *Frontiers in Plant Science* 9:1788. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01788>
- Rawat N, Neelam K, Tiwari VK, Randhawa G (2011) Development and molecular characterization of wheat-*Aegilops kotschy* addition and substitution lines with high grain protein, iron, and zinc. *Genome* 54(11):943–953. <https://doi.org/10.1139/g11-059>
- Rees R, Platz G, Mayer R (1982) Yield losses in wheat from yellow spot: comparison of estimates derived from single tillers and plots. *Australian Journal of Agricultural Research* 33(6):899–908. <https://doi.org/10.1071/AR9820899>
- Rehman MU, Gale S, Brown-Guedira G, Jin Y (2020) Identification of seedling resistance to stem rust in advanced wheat lines and varieties from Pakistan. *Crop Science* 60(2):804–811. <https://doi.org/10.1002/csc2.20056>
- Saleem K, Shokat S, Waheed MQ, Arshad HMI (2022) A GBS-based GWAS analysis of leaf and stripe rust resistance in diverse pre-breeding germplasm of bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plants* 11(18):2363. <https://doi.org/10.3390/plants11182363>
- Salina EA, Adonina IG, Badaeva ED, Kroupin PYu (2015) A *Thinopyrum intermedium* chromosome in bread wheat cultivars as a source of genes conferring resistance to fungal diseases. *Euphytica* 204(1):91–101. <https://doi.org/10.1007/s10681-014-1344-5>
- See PT, Marathamuthu KA, Iagallo EM, Oliver RP, Moffat CS (2018) Evaluating the importance of the tan spot ToxA–*Tsn1* interaction in Australian wheat varieties. *Plant Pathology* 67(5):1066–1075. <https://doi.org/10.1111/ppa.12835>
- See PT, Moffat CS (2021) Evaluation of a novel molecular marker associated with the tan spot disease response in wheat. *Agriculture* 11(6):513. <https://doi.org/10.3390/agriculture11060513>
- See PT, Schultz N, Moffat CS (2020) Evaluation of *Pyrenophora tritici-repentis* infection of wheat heads. *Agriculture* 10(9):417. <https://doi.org/10.3390/agriculture10090417>
- Singh J, Imran S, Prachi S, Kumar S (2016) Transfer of HMW glutenin subunits from *Aegilops kotschy* to wheat through radiation hybridization. *Journal of Food Science and Technology* 53(9):3543–3549. DOI: 10.1007/s13197-016-2333-6
- Sinyak EV, Volkova GV, Nadykta VD (2014) Characteristics of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* population by virulence in the North Caucasus Region of Russia. *Russian Agricultural Sciences* 40(1):32–34. DOI: 10.3103/S106836741401016X
- Skolotneva ES, Kosman E, Kelbin VN, Morozova EV et al (2023) SSR variability of stem rust pathogen on spring bread wheat in Russia. *Plant Disease* 107(2):493–499. <https://doi.org/10.1094/PDIS-10-22-2373-RE>
- Skolotneva ES, Kosman E, Patpour M, Kelbin VN et al (2020) Virulence Phenotypes of Siberian Wheat Stem Rust Population in 2017–2018. *Frontiers in Agronomy* 2:6. <https://doi.org/10.3389/fagro.2020.00006>
- Sonah H, O'Donoghue L, Cober E, Rajcan I, Belzile F (2015) Identification of loci governing eight agronomic traits using a GBS-GWAS approach and validation by QTL mapping in soya bean. *Plant Biotechnology Journal* 13(2):211–221. <https://doi.org/10.1111/pbi.12249>
- Spanic V, Rouse MN, Kolmer JA, Anderson JA (2015) Leaf and stem seedling rust resistance in wheat cultivars grown in Croatia. *Euphytica* 203(2):437–448. <https://doi.org/10.1007/s10681-014-1312-0>
- Strelkov SE, Lamari L (2003) Host-parasite interactions in tan spot of wheat. *Canadian Journal of Plant Pathology* 25(4):339–349. DOI: 10.1080/07060660309507089
- Sun M, Liu Q, Han Y, Liu G (2022) PmSN15218: A Potential New Powdery Mildew Resistance Gene on Wheat Chromosome 2AL. *Frontiers in Plant Science* 13:931778. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.931778>
- Szabo LJ (2007) Development of simple sequence repeat markers for the plant pathogenic rust fungus, *Puccinia graminis*. *Molecular Ecology Notes* 7(1):92–94. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2006.01550.x>

- Szabo-Hever A, Singh G, Haugrud ARP, Running KLD et al (2023) Association Mapping of Resistance to Tan Spot in the Global Durum Panel. *Phytopathology* 113(10):1967–1978. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-02-23-0047-R>
- Virdi SK, Liu Z, Overlander ME, Zhang Z et al (2016) New insights into the roles of host gene-necrotrophic effector interactions in governing susceptibility of durum wheat to tan spot and *Septoria nodorum* blotch. *G3: Genes, Genomes, Genetics* 6(12):4139–4150. <https://doi.org/10.1534/g3.116.036525>
- Visser B, Herselman L, Pretorius ZA (2009) Genetic comparison of Ug99 with selected South African races of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*. *Molecular Plant Pathology* 10(2):213–222. <https://doi.org/10.1111/j.1364-3703.2008.00526.x>
- Wang J, Xu H, Qie Y, Han R et al (2024) Evaluation and identification of powdery mildew-resistant genes in 137 wheat relatives. *Frontiers in Genetics* 15:1342239. <https://doi.org/10.3389/fgene.2024.1342239>
- Wang Y, Long D, Wang Y, Wang Ch. et al (2020) Characterization and Evaluation of Resistance to Powdery Mildew of Wheat–*Aegilops geniculata* Roth 7Mg (7A) Alien Disomic Substitution Line W16998. *International Journal of Molecular Sciences* 21(5):1861. <https://doi.org/10.3390/ijms21051861>
- Wu X, Bian Q, Gao Y, Xinyu N et al (2021) Evaluation of resistance to powdery mildew and identification of resistance genes in wheat cultivars. *PeerJ* 9:e10425. [10.7717/peerj.10425](https://doi.org/10.7717/peerj.10425)
- Wu XX, Xu XF, Ma DX, Chen RZ et al (2019) Virulence structure and its genetic diversity analyses of *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* isolates in China. *BMC Evolutionary Biology* 19:183. <https://doi.org/10.1186/s12862-019-1511-3>
- Wu Y, San Vicente F, Huang K, Dhliwayo T et al (2016) Molecular characterization of CIMMYT maize inbred lines with genotyping-by-sequencing SNPs. *Theoretical and Applied Genetics* 129(4):753–765. <https://doi.org/10.1007/s00122-016-2664-8>
- Wulff BBH, Moscou MJ (2014) Strategies for transferring resistance into wheat: from wide crosses to GM cassettes. *Frontiers in Plant Science* 5:692. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00692>
- Xu SS, Klindworth DL, Niu Z, Zhang Q-J et al (2012) Introgression of alien genes for resistance to Ug99 stem rust in wheat. In: *Disease Risk and Food Security: Proc. 13th Int. Cereal Rusts and Powdery Mildew Conf.* Beijing, China, 28 Aug.–1 Sept. 2012. P. 145.
- Xu X, Li G, Bai G, Carver BF (2023) Genomic location of Gb1, a unique gene conferring wheat resistance to greenbug biotype F. *The Crop Journal* 11(6):1595–1599. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2023.02.002>
- Xu X, Yuan D, Li D, Gao Yu et al (2018) Identification of stem rust resistance genes in wheat cultivars in China using molecular markers. *PeerJ* 6:e4882. <https://doi.org/10.7717/peerj.4882>
- Zhang C, Liu Y, Zhai X, Xiao L (2023) Characterization and identification of the powdery mildew resistance gene in wheat breeding line ShiCG15–009. *BMC Plant Biology* 23:113. <https://doi.org/10.1186/s12870-023-04132-y>
- Zhang Y, Wu X, Wang W, Xu Y et al (2022) Virulence characteristics of *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* and its genetic diversity by EST-SSR analyses. *PeerJ*. 10:e14118. <https://doi.org/10.7717/peerj.14118>
- Zheng Q, Klindworth D, Niu Z-X, Rouse M et al (2012) Stem rust resistance in *Thinopyrum* species. *Disease Risk and Food Security. Proc. 13th Int. Cereal Rusts and Powdery Mildew Conf. 28 Aug.–1 Sept. 2012, Beijing*

Translation of Russian References

- Adonina IG, Petrash NV, Timonova EM, Khristov YuA, Salina EA (2012) [Development and study of leaf rust resistant lines of common wheat with translocations from *Aegilops speltoides* Tausch]. *Genetika* 48(4):488–494 (In Russian)
- Adonina IG, Salina EA (2007) [Mechanisms of variability of subtelomeric repeats “Spelt1” in the progeny of an introgressive line *T. aestivum* L. *Ae. speltoides* Tausch]. *Genetika* 43(4):567–569 (In Russian)
- Andreev LN, Plotnikova YuM (1989) [Wheat rust: cytology and physiology]. Moscow: Nauka. P. 3–4; 182–186 (In Russian)
- Andronova AE (2001) [Tan spot of winter wheat in the southwest of Russia]. *Zashchita i karantin rasteniy* 5:32 (In Russian)
- Askhadullin DF, Askhadullin DF, Vasilova NZ, Zuev EV, Khusainova II (2022a) [Sources of resistance of spring common wheat to powdery mildew]. *Agrarnyy nauchnyy zhurnal* 10:10–15 (In Russian) <http://dx.doi.org/10.28983/asj.y2022i10pp10-15>
- Askhadullin DF, Askhadullin DF, Vasilova NZ, Tazutdinova MR, Khusainova II, Bagavieva EZ, Baranova OA (2022b) [Reaction of spring soft wheat to common bunt pathogens (*Tilletia caries* and *T. laevis*) in the conditions of Tatarstan]. *Zernovoe khozyaystvo Rossii* 14(3):89–94 (In Russian) DOI: 10.31367/2079-8725-2022-81-3-89-9
- Askhadullin DF, Askhadullin DF, Vasilova NZ, Tazutdinova EV et al (2023) [Characterization of the effectiveness of resistance genes to leaf brown rust of spring wheat in the conditions of the Republic of Tatarstan]. *Zernovoe khozyaystvo Rossii* 15(4):109–113 (In Russian) <https://doi.org/10.31367/2079-8725-2023-87-4-109-113>
- Askhadullin DF, Askhadullin DF, Vasilova NZ, Tazutdinova MR, Khusainova II, Gayfullina GR (2024) [Characteristics of the spring soft wheat variety Balkysh]. *Zernovoe khozyaystvo Rossii* 16(2):36–42 (In Russian) DOI: 10.31367/2079-8725-2024-91-2-36-42
- Baranova OA, Sibikeev SN, Druzhin AE, Sozina ID (2021) [Loss of effectiveness of resistance genes to stem rust Sr25 and Sr6Agi in the Lower Volga region]. *Vestnik zashchity rasteniy* 104(2):105–112 (In Russian) <https://doi.org/10.31993/2308-6459-2021-104-2-14994>
- Baranova OA, Sibikeev SN, Konkova EA (2024) [Analysis of virulence of the Volga region populations of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* in 2022–2023]. In: *Sovremennaya mikologiya v Rossii. Materialy Mezhdunarodnogo micheskogo Foruma.* Moscow. P. 236–238 (In Russian)
- Belan IA, Rosseeva LP, Meshkova LV, Blokhina NP et al (2017) [Creation of common wheat varieties resistant to fungal diseases for the conditions of Western Siberia and

- the Urals]. *Vestnik Altayskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta* 147(1):5–14 (In Russian)
- Bespalova LA, Vasilev AV, Ablova IB, Filobok VA (2012) [Application of molecular markers in wheat breeding at the Krasnodar Research Institute of Agriculture named after P.P. Lukyanenko]. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii* 16(1):37–43 (In Russian)
- Vavilov NI (1986) [Plant immunity to infectious diseases]. Moscow: Nauka. 519 p. (In Russian)
- Vasilova NZ, Askhadullin DF, Askhadullin DF, Bagavieva EZ et al (2016) [Field resistance of spring common wheat samples to *Erysiphe (Blumeria) graminis* in the Pre-Kama zone of the Republic of Tatarstan]. *Zernovoe khozyaystvo Rossii* 6:59–62 (In Russian)
- Vedeneeva ML (1981) [Racial composition of the wheat brown rust pathogen in the Saratov region]. In: *Puti intensivatsii ispolzovaniya zemel v Povolzhye*. Saratov. P. 82–87 (In Russian)
- Volkova GV, Sinyak EV (2011) [Effective wheat resistance genes to the stem rust pathogen in the south of Russia]. *Nauka Kubani* 2:34–36 (In Russian)
- Volkova GV, Sinyak EV, Balapanov IM (2010) [Wheat stem rust in the North Caucasus: distribution, intrapopulation structure and variability in virulence]. *Nauka Kubani* 2:38–41 (In Russian)
- Voluevich EA (2013) [Genetic approaches in common wheat breeding for resistance to stem rust]. *Molekulyarnaya i prikladnaya genetika* 16:72–81 (In Russian)
- Granin EF, Monastyrskaya EM, Kraeva GA, Kochubey KYu (1989) [Tan spot of winter wheat in the North Caucasus]. *Zashchita rasteniy* 1:21 (In Russian)
- Gultiaeva EI, Alpatieva NV (2011) [Resistance to brown rust of wheat varieties tested at the state variety testing stations of the North-West of the Russian Federation]. *Trudy po prikladnoy botanike, genetike i seleksii* 168:95–106 (In Russian)
- Gultiaeva EI (2012) [Methods for identifying wheat resistance genes to brown rust using DNA markers and characterization of the effectiveness of *Lr* genes]. St. Petersburg: VIZR. (In Russian)
- Gultiaeva EI (2012) [Genetic diversity of Russian common wheat varieties for resistance to the brown rust pathogen]. *Doklady Rosselskhozakademii* 2:29–32 (In Russian)
- Gultiaeva EI, Aristova MK, Shaidayuk EL, Mironenko NV et al (2017) [Genetic differentiation of *Puccinia triticina* Erikss. in Russia]. *Genetika* 53(9):1053–1060 (In Russian) <https://doi.org/10.7868/S0016675817070037>
- Gultiaeva EI, Baranova OA (2010) [Trends in variability of *Puccinia triticina* populations under the influence of cultivated wheat varieties and the effectiveness of *Lr*-genes in the main grain-producing regions of the Russian Federation]. In: *Tekhnologiya sozdaniya i ispolzovaniya sortov i gibridov s gruppovoy i kompleksnoy ustoichivostyu k vrednym organizmam v zashchite rasteniy*. St. Petersburg: RASKhN. P. 26–48 (In Russian)
- Gultiaeva EI, Sibikeev SN, Druzhin AE, Shaidayuk EL (2020) [Expansion of the genetic diversity of spring common wheat varieties for resistance to brown rust (*Puccinia triticina* Eriks.) in the Lower Volga region]. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya* 55(1):27–44 (In Russian) <https://doi.org/10.15389/agrobiol.2020.1.27rus>
- Gultiaeva EI (2018) [Genetic structure of *Puccinia triticina* populations in Russia and its variability under the influence of the host plant: Dr. Biol. Sci. Thesis]. St. Petersburg-Pushkin. 42 p. (In Russian)
- Gultiaeva EI, Baranova OA (2010) [Trends in variability of *Puccinia triticina* populations under the influence of cultivated wheat varieties and the effectiveness of *Lr*-genes in the main grain-producing regions of the Russian Federation]. In: *Tekhnologii sozdaniya i ispolzovaniya sortov i gibridov s gruppovoy i kompleksnoy ustoichivostyu k vrednym organizmam v zashchite rasteniy*. St. Petersburg: VNIIZR. P. 26–48 (In Russian)
- Gultiaeva EI, Shaidayuk EL, Veselova VV Smirnova RE et al (2022) [Diversity of new Russian common wheat varieties for resistance genes to brown rust]. *Trudy po prikladnoy botanike, genetike i seleksii* 183(4):208–218 (In Russian)
- Dolzhenko DO, Malchikov PN, Zueva AA, Menibaev AI, Bugakova NE (2022) [Prospects for breeding winter common wheat for resistance to brown rust using molecular markers]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk. Sel'skokhozyaystvennyye nauki* 1(2(2)):44–50 (In Russian) <https://doi.org/10.37313/2782-6562-2022-1-2-44-50>
- Ivanova OV (2013) [Sources of resistance of spring wheat to brown rust and variability of the population structure of the pathogen in the conditions of the Lower Volga region: Cand. Biol. Sci. Thesis Abstract]. Saratov. 24 p. (In Russian)
- Ivanova OV, Markelova TS (2011) [Dynamics of the population structure of *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* Rob. et Desm. in the Volga region]. *Zashchita i karantin rasteniy* 9:20–21 (In Russian)
- Kelbin VN, Skolotneva ES, Salina EA (2020) [Opportunities and prospects for the formation of genetic protection of common wheat from stem rust in Western Siberia]. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii* 24(8):821–828 (In Russian) <http://doi.org/10.18699/VJ20.679>
- Kilchevskiy AV, Kotyleva LV (2008) [Genetic bases of plant breeding. In 4 vols. Vol. 1. General genetics of plants]. Minsk: Belorusskaya nauka. 551 p. (In Russian)
- Kovalenko ED, Zhemchuzhina AI, Kiseleva MI, Kolomiets TM et al (2012) [Current state of brown rust pathogen populations and creation of a genebank of sources and donors of wheat resistance]. In: **Immunogeneticheskaya zashchita sel'skokhozyaystvennykh kul'tur ot bolezne: teoriya i praktika. Materialy Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii, posvyashchennoy 125-letiyu so dnya rozhdeniya N.I. Vavilova**. Bolshiye Vyazemy. P. 69–80 (In Russian)
- Kovalenko NM, Shaydayuk EL, Gultyaeva EI (2022) [Characterization of commercial common wheat cultivars for resistance to tan spot causative agent]. *Biotehnologiya i selektsiya rasteniy* 5(2):15–24 (in Russian)
- Koishibayev MK (2002) [Diseases of cereal crops: symptoms, distribution and harmfulness, specialization, biological features, structure of pathogen populations and integrated crop protection]. Almaty: Bastau. 368 p. (In Russian)
- Koishybaev M (2018) [Wheat diseases: monograph]. Ankara: FAO. 365 p. (In Russian)
- Kolesova MA, Chikida NN, Belousova MKh, Tyryshkin LG (2020) [Effective resistance of samples of the genus *Aegilops* L. to powdery mildew]. *Trudy po prikladnoy botanike,*

- genetike i seleksii* 181(3):135–140 (In Russian) <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2020-3-135-140>
- Konkova EA (2018) [Population structure of *Puccinia triticina* Erikss. on crops of winter and spring common wheat in the Saratov region]. *Vestnik zashchity rasteniy* 4(98):44–49 (In Russian) [https://doi.org/10.31993/2308-6459-2018-4\(98\)-44-49](https://doi.org/10.31993/2308-6459-2018-4(98)-44-49)
- Konkova EA, Lyashcheva SV (2020) [Yellow leaf spot of winter common wheat in the Saratov region]. *Zernovoe khozyaystvo Rossii* 3(69):67–71 (In Russian)
- Kokhmetova AM, Atishova MN (2012) [Identification of sources of resistance to stem rust of wheat using molecular markers]. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii* 16(1):132–141 (In Russian)
- Kosenko SV (2025) [Dargo: a new high-yielding winter soft wheat variety with resistance to powdery mildew and leaf rust]. *Zernovoe khozyaystvo Rossii* 17(4):16–20 (In Russian) DOI: 10.31367/2079-8725-2025-99-4-16-20
- Kremneva OYu, Volkova GV (2007) [Structure of the *Pyrenophora tritici-repentis* population in the North Caucasus by virulence and morphological-cultural characteristics]. *Mikologiya i fitopatologiya* 41(4):356–361 (In Russian)
- Lapochkina IF, Gainullin NR, Baranova OA, Kovalenko NM et al (2021) [Complex resistance of spring and winter common wheat lines to biotic and abiotic stresses]. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii* 25(7):723–731 (In Russian) <https://doi.org/10.18699/VJ21.082>
- Lebedev VB (1998) [Wheat rust in the Lower Volga region]. Saratov. 296 p. (In Russian)
- Lebedeva TV, Zuev EV (2021) [Genetic control of juvenile resistance to powdery mildew in spring common wheat samples from the VIR collection]. *Vavilovia* 4(1):25–35 (In Russian)
- Lebedeva TV, Zuev EV, Brykova AN (2019) [Prospects of using modern European spring common wheat varieties for breeding for resistance to powdery mildew in the North-West region of the Russian Federation]. *Trudy po prikladnoy botanike, genetike i seleksii* 180(4):170–176 (In Russian)
- Lebedeva TV, Zuev EV (2015) [Study of resistance to powdery mildew (*Blumeria graminis* f. sp. *tritici* Golov.) of common wheat varieties (*Triticum aestivum* L.)]. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK* 29(7):17–19 (In Russian)
- Levitin MM, Afanasenko OS, Gagkaeva TYu, Gannibal FB et al (2019) [Population studies of fungi - pathogens of cereal crops]. *Vestnik zashchity rasteniy* 4(102):5–16 (In Russian) <https://doi.org/10.31993/2308-6459-2019-4-102-5-16>
- Leonova IN, Budashkina EB (2016) [Study of productivity traits in introgressive lines *T. aestivum*/*T. timopheevii* resistant to fungal diseases]. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii* 20(3):311–319 (In Russian) <https://doi.org/10.18699/VJ16.120>
- Leonova IN (2013) [Molecular markers: use in cereal breeding for identification, introgression and pyramiding of genes]. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii* 17(2):314–325 (In Russian)
- Malchikov PN, Myasnikova MG, Leonova IN, Salina EA (2015) [Introgression of resistance to powdery mildew (*Blumeria graminis* DC.F. *Tritici*) from *Triticum timopheevii* Zhuk. and *Triticum dicoccum* Shuebl. into the genome of *Triticum durum* Desf.]. *Zernovoe khozyaystvo Rossii* 2:134–144 (In Russian)
- Markelova TS, Ivanova OV, Naryshkina EA, Baukenova EA (2013) [Biological features of wheat brown rust]. In: *Problemy mikologii i fitopatologii v XXI veke: materialy Mezhdunarodnoy nauchnoy konferentsiyi, posvyashchennoy 150-letiyu so dnya rozhdeniya chlena-korrespondenta AN SSSR, professora Artura Arturovicha Yachevskogo*. P. 177–179 (In Russian)
- Markelova TS (2007) [Study of the structure and variability of wheat brown rust populations in the Volga region]. *Agro XXI* 4–6:37–39 (In Russian)
- Markelova TS, Ivanova OV (2012) [Resistance of spring and winter wheat samples to tan spot in the conditions of the Lower Volga region]. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya* 47(3):118–121 (In Russian)
- Meshkova LV, Roseeva LP, Shreyder ER, Sidorov AV (2008) [Virulence of pathotypes of the wheat brown rust pathogen to *ThLr9* in the regions of Siberia and the Urals]. In: *Vtoraya Vserossiyskaya konferentsiya «Sovremennye problemy immuniteta rasteniy k vrednym organizmam»*. St. Petersburg. P. 70–73 (In Russian)
- Meshkova LV, Roseeva LP, Shreyder ER, Sidorov AV (2008) [Virulence of pathotypes of the wheat brown rust pathogen to *ThLr9* in the regions of Siberia and the Urals]. In: *Vtoraya Vserossiyskaya konferentsiya «Sovremennye problemy immuniteta rasteniy k vrednym organizmam»*. St. Petersburg. P. 70–73 (In Russian)
- Mironenko NV, Baranova OA, Kovalenko NM, Mikhailova L (2015) [Distribution of the *ToxA* gene in populations of *Pyrenophora tritici-repentis* in the North Caucasus and North-West Russia]. *Mikologiya i fitopatologiya* 49(5):325–329 (In Russian)
- Mironenko NV, Kovalenko NM, Baranova OA (2019) [Characteristics of geographically distant populations of *Pyrenophora tritici-repentis* by virulence and toxin-producing genes *ToxA* and *ToxB*]. *Vestnik zashchity rasteniy* 1(99):24–29 (In Russian) [http://doi.org/10.31993/2308-6459-2019-1\(99\)-24-29](http://doi.org/10.31993/2308-6459-2019-1(99)-24-29)
- Mironenko NV, Kovalenko NM, Baranova OA, Mitrofanova OP (2023) [Resistance of old winter common wheat to tan spot]. *Trudy po prikladnoy botanike, genetike i seleksii* 184(4):205–214 (In Russian) <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2023-4-205-214>
- Mironenko NV, Kovalenko NM, Baranova OA, Khakimova AG, Mitrofanova OP (2024) [Juvenile resistance of winter and spring common wheat varieties to *Pyrenophora tritici-repentis*]. *Trudy po prikladnoy botanike, genetike i seleksii* 185(2):95–105 (In Russian) <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2024-2-95-105>
- Mironenko NV, Orina AS, Kovalenko NM, Zubko NG (2024) [Racial composition and variability of the *ToxA* gene in geographically distant populations of *Pyrenophora tritici-repentis*]. *Mikologiya i fitopatologiya* 58(3):246–253 (In Russian)
- Mikhailova LA (2006) [Genetics of the relationship between the brown rust pathogen and wheat]. St. Petersburg: VIZR. 80 p. (In Russian)
- Mikhailova LA (1995) [Structure of populations of the wheat brown rust pathogen. III Assessment of the degree

- of similarity of populations in the CIS in 1988–1990]. *Mikologiya i fitopatologiya* 29(3):45–51 (In Russian)
- Mikhailova LA (1995) [Structure of populations of the wheat brown rust pathogen in the CIS. IV. Assessment of the degree of similarity of populations in the CIS in 1988–1990]. *Mikologiya i fitopatologiya* 30(3):84–90 (In Russian)
- Mikhailova LA, Vasilev SV (1985) [Areas of populations of the wheat leaf rust pathogen]. *Mikologiya i fitopatologiya* 19(2):158–163 (In Russian)
- Mikhailova LA, Kovalenko NM, Mironenko NV, Rosseeva LP (2015) [Populations of *Pyrenophora tritici-repentis* in Russia]. *Mikologiya i fitopatologiya* 49(4):257–261 (In Russian)
- Odintsova IG, Peshua KhO (1984) [On the complexity of the Lr23 locus controlling wheat resistance to brown rust]. *Trudy po prikladnoy botanike, genetike i seleksii* 85:13–19 (In Russian)
- Pavlyushin VA, Dolzhenko VI, Shpanev AM, Laptiev AB et al (2015) [Integrated protection of winter wheat]. *Zashchita i karantin rasteniy* 5:38–71 (In Russian)
- Petrash NV, Leonova IN, Adonina IG, Salina EA (2016) [Influence of translocations from *Aegilops speltoides* Tausch on resistance to fungal diseases and productivity of common wheat]. *Genetika* 52(12):1407–1417 (In Russian) <https://doi.org/10.7868/S0016675816120092>
- Radchenko EE, Abdullaev RA, Anisimova IN (2020) [Genetic diversity of cereal crops for resistance to powdery mildew]. *Ekologicheskaya genetika* 18(1):59–78 (In Russian) <https://doi.org/10.17816/ecogen14530>
- Rsaliev ShS (2008) [Virulence of new pathotypes of stem rust in Kazakhstan]. In: *Vtoraya Vserossiyskaya konferentsiya. Sovremennye problemy immuniteta rasteniy k vrednym organizmam*. St. Petersburg. (In Russian)
- Sadygova MK (1994) [Harmfulness of brown rust and breeding protection of spring wheat from it in the Volga region: Cand. Biol. Sci. Thesis Abstract] Moscow. 20 p. (In Russian)
- Sibikeev SN, Druzhin AE, Vlasovets LT, Kalintseva TV et al (2018) [Strategy for using introgressive resistance genes to leaf rust in spring common wheat breeding]. *Agrarnyy vestnik Yugo-Vostoka* 2(19):15–16 (In Russian)
- Sibikeev SN, Markelova TS, Druzhin AE, Vedeneeva ML, Sing D (2011) [Evaluation of a set of introgressive lines of spring common wheat from the selection of the Research Institute of Agriculture of the South-East for resistance to the stem rust race UG99+SR24 (TTKST)]. *Doklady Rossiyskoy akademii sel'skokhozyaystvennykh nauk* 2:3–5 (In Russian)
- Sibikeev SN, Druzhin AE, Krupnov VA (2012) [Increasing the genetic diversity of Saratov wheats by the method of introgressive selection as a development of the ideas of N.I. Vavilov]. *Vestnik Saratovskogo gosudarstvennogo universiteta im. N.I. Vavilova* 10:33–37 (In Russian)
- Sibikeev SN, Krupnov VA (2007) [Evolution of leaf rust and protection of wheat from it in the Volga region]. *Vestnik Saratovskogo Gos. Universiteta im. Vavilova*. Spetsvypusk. P. 92–94 (In Russian)
- Sibikeev SN, Markelova TS, Druzhin AE, Vedeneeva ML et al (2011) [Evaluation of a set of introgressive lines of spring common wheat from the selection of the Research Institute of Agriculture of the South-East for resistance to the stem rust race Ug99+Sr24 (TTKST)]. *Doklady RASKhN* 2:3–5 (In Russian)
- Sibikeev SN, Konkova EA, Salmova MF (2020) [Characteristics of the virulence of the common wheat brown rust pathogen in the conditions of the Saratov region]. *Agrarnyy nauchnyy zhurnal* 9:40–44 (In Russian) <https://doi.org/10.28983/asj.y2020i9pp40-44>
- Sinyak EV, Volkova GV, Mitrofanova OP (2011) [Sources of resistance of wheat and *Aegilops* to stem rust (causative agent *Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici* Erikss. et Henn)]. *Nauchnyy zhurnal KubGAU* 67(03):1–7 (In Russian)
- Sinyak EV, Volkova GV, Nadykta VD (2013) [Characteristics of the *Puccinia graminis* f.sp. *tritici* population by virulence in the North Caucasus region of Russia]. *Doklady RASKhN* 6:27–30 (In Russian)
- Skolotneva ES, Kelbin VN, Morgunov AI, Boyko NI et al (2020) [Racial composition of the Novosibirsk population of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*]. *Mikologiya i fitopatologiya* 54(1):49–58 (In Russian) <https://doi.org/10.31857/S0026364820010092>
- Skolotneva ES, Laprina YuV, Baranova OA, Kolomiets TM et al (2023) [Characteristics of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* populations existing on common wheat in the Volga and Central regions of Russia by microsatellite loci]. *Pis'ma v Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii* 9(4):201–208 (In Russian) <https://doi.org/10.18699/LettersVJ-2023-9-2>
- Sorokina GK, Smirnova LA, Langavaya VK (1990) [Use of effective Lr-genes in wheat breeding for resistance to brown rust: Methodical recommendations]. Moscow: VNIIF, VASKhNIL. 31 p. (In Russian)
- Sochalova LP, Zuev EV, Piskarev VV (2021) [Evaluation of resistance of genetically diverse common wheat (*Triticum aestivum* L.) samples to *Blumeria graminis* infection in the conditions of the Novosibirsk region]. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK* 35(10):39–44 (In Russian) https://doi.org/10.53859/02352451_2021_35_10_39
- Sochalova LP, Piskarev VV (2019) [Resistance of common wheat samples to *Blumeria graminis* and *Puccinia recondita* with known resistance genes]. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK* 33(11):34–42 (In Russian) <https://doi.org/10.24411/0235-2451-2019-11108>
- Stepanov KM (1975) [Rust of cereal crops]. Leningrad: Kolos. 72 p. (In Russian)
- Syukov VV (2016) [Leaf brown rust: phytopathological and breeding-genetic aspects]. Samara. (In Russian)
- Syukov VV, Vyushkov AA, Porotkin SE (2017) [Spring soft wheat variety Tulaykovskaya 108]. *Zernovoe khozyaystvo Rossii* (4):1–7 (In Russian)
- Syukov VV, Menibaev AI, Zueva AA (2018) [Breeding of spring common wheat for resistance to leaf brown rust at the Samara Research Institute of Agriculture]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk* 20(2–3(82)):533–535 (In Russian)
- Tyryshkin LG, Zakharov VG, Syukov VV (2014) [Comparative characteristics of the virulence of *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici* Eriks] (In Russian)
- Chumakov AE (1969) [Wheat rust and control measures]. Moscow: Kolos. 9 p. (In Russian)
- Shamanin VP, Morgunov AI, Manes Ya, Zelensky YU et al (2012) [Breeding and genetic evaluation of spring common

wheat populations of the Siberian Shuttle Breeding Nursery CIMMYT]. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i selektsii* 16(1):21–32 (In Russian)

and effective resistance genes]. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i selektsii* 24(2):131–138 (In Russian) <https://doi.org/10.18699/VJ20.608>

Shamanin VP, Pototskaya IV, Shepelev SS, Pozherukova VE et al (2020) [Stem rust in Western Siberia – racial composition

Plant Protection News, 2026, 109(1), p. 5–28

OECD+WoS: 4.01+AM (Agronomy); 1.06+KM (Genetics & Heredity)

<https://doi.org/10.31993/2308-6459-2026-109-1-17386>

Full-text review

GENETIC PROTECTION OF WHEAT FROM LEAF AND STEM DISEASES IN THE VOLGA REGION – PROBLEMS AND PROSPECTS

O.A. Baranova^{1*}, N.V. Mironenko¹, E.A. Konkova²

¹*All-Russian Institute of Plant Protection, St. Petersburg, Russia*

²*Federal Center of Agriculture Research of the South-East Region, Saratov, Russia*

*corresponding author, e-mail: baranova_oa@mail.ru

In the conditions of changing climate and emergence of new virulent pathotypes of pathogens, advanced breeding for resistance is of primary importance. Its strategy includes both studying the pathogen by virulence, tracking new pathotypes, migration routes, determining effective resistance genes; and analysis of resistance of varieties and lines, identification of known resistance genes, search for new genes and introduction of effective resistance genes into adapted germplasm. Wheat (*Triticum* spp.) is one of the most important grain crops for humans. In Russia, the main grain-producing regions are Western Siberia, Krasnodar Krai and, of course, the Volga region. Stem and leaf rust, powdery mildew and tan spot are dangerous diseases of wheat, common in the Volga region, causing crop losses and reducing grain quality. The causative agents of the diseases are basidiomycetes *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* (stem rust), *P. triticina* (leaf rust) and ascomycete fungi – *Pyrenophora tritici-repentis* (*Drechslera tritici-repentis*) (tan spot) and *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* (*Erysiphe graminis*) (powdery mildew). This review systematizes modern data on the harmfulness of these pathogens, the features of their biology and pathogenicity factors. Particular attention is paid to the analysis of world and Russian studies of the population structure of phytopathogens based on virulence and DNA markers. Data on the racial composition of the Volga region fungal populations, R-genes effective against them, and the resistance of wheat varieties approved for cultivation in the Volga region are presented. The article summarizes information on the genetics of resistance of bread wheat to the diseases under consideration, including a description of known resistance genes and their sources. The problems and prospects of using these genes in breeding programs to create resistant varieties are considered.

Keywords: stem rust, leaf rust, tan spot, powdery mildew, races, resistance genes, sources of resistance, breeding of resistant varieties

Submitted: 15.09.2025

Accepted: 08.12.2025