

АГЛЯДЫ

УДК 631.524.86:633.11:632.4:577.21.08

Е. А. ВОЛУЕВИЧ

ПЛЕЙОТРОПНЫЕ ЭФФЕКТЫ ГЕНОВ УСТОЙЧИВОСТИ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ (*TRITICUM AESTIVUM* L.) К БИОТРОФНЫМ ГРИБНЫМ ПАТОГЕНАМ

Институт генетики и цитологии НАН Беларуси, Минск, Беларусь, e-mail: Voluevitch@yandex.ru

Биотрофные грибные патогены пшеницы характеризуются высокими адаптационными способностями и вредоносностью. Для успешной селекции на устойчивость необходимы эффективные доноры. Особый интерес представляют те из них, которые обладают генами устойчивости к широкому спектру болезней. В статье рассматриваются эпидемиологические особенности биотрофных грибных патогенов, их вредоносность, гены с плеiotропным эффектом на устойчивость пшеницы к болезням, приводится информация о наличии молекулярных маркеров к этим генам.

Ключевые слова: пшеница, патогены, устойчивость, плеiotропные эффекты генов, молекулярные маркеры.

E. A. VOLUEVICH

PLEIOTROPIC EFFECTS OF RESISTANCE GENES OF COMMON WHEAT (*TRITICUM AESTIVUM* L.) TO BIOTROPHIC FUNGAL PATHOGENS

*Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus,
Minsk, Belarus, e-mail: Voluevitch@yandex.ru*

Biotrophic fungal pathogens of wheat have high adaptive capacity and harmfulness. Successful breeding for resistance requires effective donors. Of particular interest are those genes which have resistance to a broad spectrum of diseases. The review describes epidemiological features of biotrophic fungal pathogens, their harmfulness, genes with pleiotropic effect on wheat resistance to disease, molecular markers to these genes.

Keywords: wheat, pathogens, resistance, pleiotropic effects of genes, molecular markers.

Введение. Вредоносными являются широко распространенные болезни пшеницы, вызываемые биотрофными грибными патогенами. К наиболее известным из них относятся листовая (бурая), стеблевая (линейная), желтая (полосчатая) ржавчина и мучнистая роса. Биологические особенности возбудителей этих болезней (высокая генерационная и споруляционная способность, распространение на большие расстояния, адаптация к условиям внешней среды) приводят к необходимости их постоянного контроля путем использования фунгицидов или возделывания устойчивых сортов. Более выгодным и экологически безопасным способом защиты является селекция устойчивых сортов. Для селекции необходимы доноры этого признака. Особый интерес представляют те из них, которые имеют комплексы генов устойчивости к нескольким болезням или гены с плеiotропным эффектом на устойчивость к спектру вредоносных организмов. Предполагается, что плеiotропные гены собственно пшеничного происхождения могли сформироваться в процессе эволюции *T. aestivum* L. и обуславливают базальный (неспецифический) уровень устойчивости (первичный уровень врожденной защиты), необходимый для нормального роста и развития растений. Базальная устойчивость представляет широкий спектр защитных реакций, которые эффективно предотвращают колонизацию растений различными патогенами [1, 2]. Настоящая статья посвящена рассмотрению генов, обуславливающих групповую устойчивость мягкой пшеницы к нескольким болезням.

Вредоносность болезней пшеницы, вызываемых биотрофными грибными патогенами.

Сильное поражение посевов листовой ржавчиной может снижать урожай зерна от 30 % [3] до 70 % [4]. Поражение пшеницы в фазе трубкования до 100 %, сохраняющееся до полной спелости этой культуры, может привести к недобору 70 % зерна [5]. Снижение урожая восприимчивых к бурой ржавчине сортов составляет не менее 0,5 т/га [6]. На пораженных растениях развиваются мелкие зерновки, в колосьях снижается завязываемость семян, особенно у верхушки и основания [7–9]. Выход муки из зерна пораженных растений снижается на 40 %, в клейковине содержится меньше белков, обедняется аминокислотный состав, снижаются натура и стекловидность зерна, показатели седиментации и силы муки [10–12]. При регулярном поражении пшеницы бурой ржавчиной отмечаются более высокие потери, чем от стеблевой и желтой ржавчины [13]. Стеблевая ржавчина является опасной болезнью пшеницы, так как при сильном поражении возможна полная потеря урожая [14]. Желтая ржавчина пшеницы может вызывать 50–100 % недобора урожая зерна [15]. Даже при предварительной обработке препаратами потери могут достигать 80 % [16]. В последнее время желтая ржавчина стала серьезной угрозой для пшеницы вследствие преодоления известных генов устойчивости и постепенной адаптации новых рас к более теплему климату, в частности, в Центральной и Западной Азии, Северной Африке [15].

Потери урожая от мучнистой росы составляют от 13 до 34 % [17, 18]. При сильном поражении посевов мучнистая роса вызывает недобор урожая до 50 % [19]. Болезнь уменьшает ассимиляционную площадь листьев и разрушает хлорофилл, снижает кустистость и задерживает колошение. Поражение мучнистой росой может привести к уменьшению содержания белка, при этом мукомольные и хлебопекарные качества сохраняются [20].

Эпидемиологические особенности биотрофных грибных патогенов. Во всех районах мира, где возделывается пшеница, распространены возбудители мучнистой росы пшеницы (*Blumeria graminis* DC. f. sp. *tritici* Marchal), бурой (*Puccinia triticina* Erikss.), стеблевой (*Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici* Eriks. et E. Henn.) и желтой (*Puccinia striiformis* Westend. f. sp. *tritici* Eriks.) ржавчины, которые легко преодолевают большие расстояния с помощью ветра. При этом для переноса урединиоспор возбудителей ржавчины необходима сила ветра на 2–3 порядка больше, чем для переноса конидий возбудителя мучнистой росы [21]. Урединиоспоры передвигаются на большой высоте (до 3000 м) в виде облака, следуя траектории воздушных масс, их осаждение происходит вследствие дождя [21]. Так, например, в 1983 г. стеблевая ржавчина продвинулась на север со скоростью около 54 км за 2,4 ч, а самый длинный «скачок» урединиоспор *P. graminis* между двумя выращиваемыми пшеницу канадскими регионами, разделенными лесами и озерами, составил около 680 км [22, 23]. На примере возбудителя мучнистой росы *B. graminis* f. sp. *hordei* показано, что распространение спор по основному направлению ветра на 110 км произошло за 36 дней [24]. Споры всех этих биотрофных грибных патогенов могут распространяться и с дождем.

Инициация эпифитотий желтой ржавчины обусловлена случайным распределением очагов заражения и наличием незначительного количества инокулюма: 1 пустула на 1 га посевов может вызвать вспышку болезни в следующем году [25]. Это не свойственно для стеблевой и листовой ржавчины, а также для мучнистой росы, градиент распространения для которых является флатовым [21]. Возбудители мучнистой росы, бурой, стеблевой и желтой ржавчины формируют эпифитотии посредством повторяющихся циклов бесполого размножения в течение сезона. Однако их стратегии выживания отличаются по использованию половой стадии: ежегодной для возбудителя мучнистой росы, редкой – для возбудителей стеблевой и листовой ржавчины, без нее – для возбудителя желтой ржавчины. При повышении температуры и старении растения-хозяина начинается половое размножение (телиоспорами у ржавчинных грибов и аскоспорами у возбудителя мучнистой росы), а бесполое размножение (урединиоспорами или конидиями) уменьшается и затем прекращается.

Стратегия эпифитотии этих патогенов базируется в основном на быстром инфекционном цикле, большой споруляционной способности и высокой эффективности инфекции [21]. Для возбудителей мучнистой росы и желтой ржавчины, в отличие от бурой и стеблевой ржавчины, усиление степени развития болезни происходит не только вследствие появления новых поражений,

но, что более важно, и в связи с увеличением размеров уже имеющихся колоний. Показано, что одна клоновая популяция возбудителя желтой ржавчины оказалась эффективной в четырех странах на расстоянии 1700 км друг от друга [26]. В результате такого переноса клонов наблюдались вспышки желтой ржавчины на сортах пшеницы, которые были устойчивы к болезни при выращивании в других странах [26]. Однако для возбудителей стеблевой и бурой ржавчины ростом колоний можно пренебречь.

Ржавчинные грибы, адаптируясь к климату, в том числе к нестабильным температурным условиям среды, способны использовать имеющиеся в наличии ресурсы в течение коротких периодов времени. Для заражения растений возбудителям ржавчинных болезней пшеницы требуется высокая влажность, тогда как возбудитель мучнистой росы способен противостоять более сухим условиям. Ранние стадии инфекционного процесса биотрофных грибных патогенов управляются точной морфогенетической программой и ограничены климатическими условиями. Их жизненные циклы синхронизированы с циклами растения-хозяина для снабжения питанием и размножения. Например, для асексуальной стадии *Puccinia* spp. характерно проникновение в ночные часы, а колонизация тканей хозяина происходит при более высоких дневных температурах. Эти грибы менее гибкие, чем гемибииотрофы (некротрофы). Сильный морфогенетический контроль инфекционных структур (аппрессории, гаустории) может также детерминироваться узким кругом растений, на которых такие грибы способны паразитировать. Кроме того, наблюдается тканеспецифичность: гаустории ржавчинных грибов формируются в мезофилле, а возбудителя мучнистой росы – в эпидермальных клетках растения-хозяина.

Скорость эпифитотий полициклических (макроциклических) болезней зависит от значений моноциклических параметров, на которые влияют восприимчивость хозяина и, в меньшей степени, метеорологические условия [27]. Измерение моноциклических параметров необходимо для предсказания риска болезни. Возбудитель листовой ржавчины отнесен к патогенам среднего эволюционного риска (7-я категория ожидаемого эволюционного риска по 10-балльной шкале, 5-я категория наблюдаемого риска), поскольку размножается в основном вегетативным путем, а урединиоспоры распространяются на большие расстояния [28]. Возбудители стеблевой и желтой ржавчины также относятся к патогенам среднего эволюционного риска. Возбудитель мучнистой росы принадлежит к патогенам высокого риска (10-я категория ожидаемого эволюционного риска, 5-я – наблюдаемого риска по 10-балльной шкале), так как имеет половое и бесполое размножение, а споры, образующиеся при вегетативном размножении (конидии), могут переноситься ветром на большие расстояния [28].

В Беларуси мучнистая роса на восприимчивых сортах практически ежегодно достигает эпифитотийного уровня, листовая ржавчина также широко распространена, стеблевая ржавчина встречается в некоторых районах страны в более жаркие годы, желтая ржавчина развивается при прохладной погоде и встречается реже [29–31].

Гены устойчивости мягкой пшеницы к биотрофным патогенам. На сегодняшний день известно более 200 генов устойчивости мягкой пшеницы к биотрофным грибным патогенам – возбудителям мучнистой росы и ржавчинных болезней [32], причем многие из них уже потеряли эффективность. Однако особое значение имеет использование в селекции генов, которые могут обуславливать устойчивость к нескольким патогенам, в том числе проявляющуюся как медленное развитие болезней. Медленное развитие, например, ржавчинных болезней является результатом более длинного латентного периода, меньшего размера пустул и их более слабого спороношения. В поле этот тип устойчивости может быть оценен как снижение площади под кривой нарастания болезни или более низкой конечной степенью ее развития в сравнении с восприимчивым контролем [33–35]. В этой связи представляют интерес гены с плейотропным эффектом на устойчивость к нескольким патогенам, которые возникли в процессе эволюционных преобразований *Triticum* spp.

Хорошо изучены гены пшеничного происхождения, контролирующие устойчивость к нескольким болезням: *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1* [36–41], *Lr46/Yr29/Sr58/Pm39/Ltn2* [38, 40, 43], *Lr67/Yr46/Sr55/Pm46/Ltn3* [44, 45] и *Sr2/Yr30/Lr27/Pbc1* [46, 47] (см. таблицу).

Плейотропные гены пшеничного происхождения, контролирующие устойчивость к биотрофным патогенам

Ген устойчивости	Хромосома	Источник	Ссылки на молекулярные маркеры
<i>Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1</i>	7DS	<i>Triticum aestivum</i> L.	[48–56]
<i>Lr46/Yr29/Sr58/Pm39/Ltn2</i>	1BL	<i>T. aestivum</i> L.	[57–61]
<i>Lr67/Yr46/Sr55/Pm46/Ltn3</i>	4DL	<i>T. aestivum</i> L.	[44, 45, 62]
<i>Sr2/Yr30/Lr27*/Pbc1</i>	3BS	<i>T. durum</i> Desf.	[46, 47, 63–69]

Примечание. * – ген *Lr27* экспрессируется в присутствии комплементарного гена *Lr31*. *Lr* (leaf rust) – листовая или бурая ржавчина, *Yr* (yellow rust) – желтая или полосчатая ржавчина, *Sr* (stem rust) – стеблевая или черная ржавчина, *Pm* (powdery mildew) – мучнистая роса, *Bdv* (barley yellow dwarf virus) – вирус желтой карликовости ячменя, *Ltn* (leaf tip necrosis) – некроз верхушки листа, *Pbc* (pseudo-black-chaff) – псевдочерная мякина.

Ген медленного развития ржавчины *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1* контролирует длительную возрастную устойчивость к листовой и желтой ржавчине с начала XX в. [36, 38, 41, 70], а кроме того, обуславливает медленное развитие мучнистой росы [39]. Этот ген был назван «истинным геном частичной устойчивости» [71] и впервые описан в бразильском сорте Frontana [72], а позже прослежен до итальянского сорта Mentana [52]. В течение последнего столетия не отмечено увеличения вирулентности к этому гену, несмотря на широкое его использование в селекции и сельском хозяйстве [73].

Ген *Lr46/Yr29/Sr58/Pm39/Ltn2* впервые был описан Singh с соавт. [42] в сорте Pavon 76. Он обеспечивает полевую устойчивость к болезням в течение многих десятилетий [40].

Ген *Lr67/Yr46/Sr55/Pm46/Ltn3*, как следует из истории селекции сортов в CIMMYT (Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo, Центр по улучшению кукурузы и пшеницы), играл важную роль в длительной возрастной устойчивости к листовой и желтой ржавчине в течение более чем 60 лет [74].

Как известно, длительная неспецифическая устойчивость не связана с реакцией сверхчувствительности и проявляется до внедрения гаусториев патогена в клетки растения-хозяина [75, 76]. Такое взаимодействие отмечено у некоторых грибов с генотипами пшеницы, имеющими возрастные гены устойчивости *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1*, *Lr46/Yr29/Sr58/Pm39/Ltn2*, *Lr67/Yr46/Sr55/Pm46/Ltn3*, *Sr2/Yr30/Lr27/Pbc1* [63, 76–78].

При передаче *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1* или *Lr67/Yr46/Sr55/Pm46/Ltn3* в восприимчивые генотипы пшеницы наблюдается устойчивость к листовой и желтой ржавчине, но отсутствует эффективная резистентность к стеблевой ржавчине [78]. Так, сорта пшеницы, содержащие *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1* (Chinese Spring, Terenzio и Sumai 3), восприимчивы к стеблевой ржавчине. Однако передача *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1* в Thatcher приводит к экспрессии эффективной устойчивости к стеблевой ржавчине, вероятно, через взаимодействие этого гена с другими генами сорта Thatcher [45, 78, 79], и устойчивость к этой болезни является расоспецифической [80–82]. Молекулярный маркер, сцепленный с геном *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1*, как показано в [83], в значительной степени ассоциирован с устойчивостью к расе Ug99 стеблевой ржавчины.

Ген *Lr67/Yr46/Sr55/Pm46/Ltn3* обуславливает полевую устойчивость к листовой, желтой, стеблевой ржавчине и мучнистой росе [74, 78, 84]. В исследовании Lan с соавт. [74] наличие этого гена объясняло 33,6–57,9 и 8,1–13,9 % фенотипической вариации развития листовой и желтой ржавчины соответственно. Повышение устойчивости к стеблевой ржавчине Thatcher показано в присутствии наряду с этим геном и других генов этого сорта [85]. Однако пока не определено, является ли эта устойчивость расоспецифической и участвуют ли в ней те же самые гены сорта Thatcher, которые экспрессируются в присутствии *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1*. Разработка маркеров к генам (или гену) сорта Thatcher, которые взаимодействуют с *Lr67/Yr46/Sr55/Pm46/Ltn3*, а также с *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1*, позволит обеспечить более надежную защиту будущих сортов пшеницы от стеблевой ржавчины [78].

Некроз кончиков листьев (LTN, leaf tip necrosis), появляющийся после цветения растений, является морфологическим маркером генов *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1* [41, 86], *Lr46/Yr29/Sr58/Pm39/Ltn2* [43, 58], *Lr67/Yr46/Sr55/Pm46/Ltn3* [84] и может быть использован при отборе. Некроз кончиков листьев проявляется сильнее у линий с геном *Lr67/Yr46/Sr55/Pm46/Ltn3*, слабее

у *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1* и в меньшей степени у линий с геном *Lr46/Yr29/Sr58/Pm39/Ltn2*, что определено в условиях Мексики. Отмечалось также, что преждевременное старение кончиков листа у генотипов с *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1* усиливается при большем развитии бурой ржавчины [41, 86].

Многие расоспецифические гены устойчивости кодируют белки с нуклеотид-связывающим сайтом и лейцин-богатыми повторами – NBS-LRR (nucleotide binding site – leucine-rich repeat). В отличие от них, ген *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1* кодирует АТФ-связывающий кассетный транспортер ABC (adenosine-triphosphate binding cassette), принадлежащий к семейству PDR (pleiotropic drug resistant, плеiotропная лекарственная устойчивость), поэтому механизм действия этого гена не относится к типичному «ген-на-ген» взаимодействию [41]. Krattinger с соавт. [41] выдвинули гипотезу о вовлечении *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1* в экспорт соединений, связанных со старением, что подтверждается более сильным некрозом верхушки листа у инфицированных растений [87]. Обнаружено несколько гаплотипов этого гена (от *a* до *g*), характеризующихся изменениями в его нуклеотидной последовательности [88]. Гаплотипы устойчивости и восприимчивости были обозначены как *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1a* и *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1b* соответственно [55]. Устойчивый сорт Chinese Spring имеет гаплотип *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1a*, а восприимчивый сорт Renan – гаплотип *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1b* [41]. Гаплотип устойчивости характеризуется делецией 3 п. н. (TTC) в экзоне 11 и однонуклеотидным полиморфизмом (T/C) в экзоне 12 [41]. У некоторых сортов пшеницы с гаплотипом устойчивости, в частности у австралийского образца H45 [53] и ряда китайских местных сортов, наблюдается восприимчивость взрослых растений к бурой и (или) желтой ржавчине. Это указывает на то, что для придания резистентности некоторым сортам с гаплотипом *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1a* требуется введение дополнительного генетического фактора (или факторов) [41]. Установлено, что гаплотип *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1a* является уникальным для D-генома *T. aestivum* L., в то время как образцы вида *Aegilops tauschii* Coss., родоначальника D-генома мягкой пшеницы, имеют гаплотип *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1b* [73]. Эти данные свидетельствуют о том, что множественная устойчивость к патогенам является результатом недавней диверсификации гена *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1*, произошедшей около 8 тыс. лет назад после возникновения гексаплоидной пшеницы [73].

В разных регионах могут наблюдаться различия в степени поражения одних и тех же генотипов пшеницы листовой ржавчиной, что обусловлено неидентичностью популяций патогена. В таких случаях возможно введение в сорт дополнительных генов устойчивости. Например, в России к северо-западной популяции гриба ген *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1* не эффективен, но при пирамидировании с возрастным, также индивидуально не эффективным геном *Lr13* обеспечивается хорошая защита, которая наблюдается у сортов Chris и Cosoague 75, несущих комбинацию этих двух генов [89]. В других сообщениях указывалось, что устойчивость пшеницы к листовой ржавчине повышалась при сочетании *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1* с геном *Lr13* или *Lr37* [90, 91], а также с геном *lm* (lesion mimic, имитация поражений) [92]. Установлено также, что у линии мягкой пшеницы Saag селекции CIMMYT ген *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1* является основным локусом устойчивости к темно-бурой пятнистости, вызываемой грибом *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoemaker, что объясняет до 55 % фенотипической вариации [93]. Этот локус устойчивости был обозначен как *Sb1* (spot blotch, точечная пятнистость).

Ген *Lr46/Yr29/Sr58/Pm39/Ltn2* контролирует возрастную частичную устойчивость к листовой, желтой ржавчине и мучнистой росе [40, 43, 94] и обуславливает медленное развитие листовой и желтой ржавчины более 40 лет. В полевых условиях наличие этого гена уменьшало степень поражения указанными болезнями тестерной линии на 70–80 и 30–40 % соответственно, а других линий – на 40 и 20 % [95], а, согласно William с соавт. [43], наличие гена *Lr46/Yr29/Sr58/Pm39/Ltn2* снижало степень поражения листовой и желтой ржавчиной на 41–54 и 19–39 % соответственно. Однако этот ген обуславливает меньшую степень устойчивости к ржавчине, чем гены *Lr67/Yr46/Sr55/Pm46/Ltn3* и *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1* [44]. Оказалось также, что в присутствии гена *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1* проявляется более слабое развитие листовой ржавчины, чем в присутствии гена *Lr67/Yr46/Sr55/Pm46/Ltn3*, в то время как степень поражения желтой ржавчиной

линий пшеницы с каждым из этих двух генов была сходной в полевых условиях. Наряду с плеiotропным эффектом гена *Lr46/Yr29/Sr58/Pm39/Ltn2* на возрастную устойчивость к листовой, желтой ржавчине и мучнистой росе по типу медленного развития болезней Singh с соавт. [96] показали, что этот ген обуславливает и возрастную устойчивость к стеблевой ржавчине. Также было выявлено, что гену *Lr46/Yr29/Sr58/Pm39/Ltn2* соответствовал один из двух идентифицированных у линии Saag малых QTLs устойчивости к *B. sorokiniana* [93]. Кроме того, недавно было определено, что ген *Lr46/Yr29/Sr58/Pm39/Ltn2* повышает число колосьев на растении, но оказывает значительный негативный эффект на массу 1000 зерен [97].

Попытки проанализировать локус *Lr46/Yr29/Sr58/Pm39/Ltn2* на присутствие последовательностей ABC транспортера, связанных с геном *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1*, дали отрицательные результаты [88]. Однако, учитывая фенотипическое сходство, не исключено, что гены *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1* и *Lr67/Yr46/Sr55/Pm46/Ltn3* кодируют белки со сходной функцией [78].

Известно, что ген частичной возрастной устойчивости *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1* лучше экспрессируется при более низких температурах [98, 99], а о влиянии температурных условий на два других гена пока нет сведений. По данным Плотниковой и Штрубей [100], ген *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1* снижал скорость развития бурой ржавчины при среднесуточной температуре ниже 16 °C, однако был малоэффективен на юге Западной Сибири при температуре выше 20 °C. Оказалось также, что ген *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1* может обуславливать ювенильную устойчивость при обработке проростков пшеницы холодом [87, 101].

Эффект указанных генов медленного развития ржавчины можно усилить при добавлении 3–4 малых генов, что позволяет достичь полной устойчивости [102–106]. Так, сорта, созданные в CIMMYT, в некоторых странах сохраняли устойчивость к бурой ржавчине более 30 лет [107]. Генетической основой таких сортов являлись гены возрастной устойчивости *Lr13* и *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1*, дополненные 2–3 генами с аддитивным эффектом [107]. Пока что из 10–12 генов медленного развития бурой ржавчины, присутствующих в образцах яровой мягкой пшеницы селекции CIMMYT, хорошо охарактеризованы только два – *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1* и *Lr46/Yr29/Sr58/Pm39/Ltn2* [108].

Sr2/Yr30/Lr27/Pbc1, ген медленного развития стеблевой и желтой ржавчины, является одним из наиболее широко используемых генов в селекционных программах всего мира [109, 110]. В мягкую пшеницу (сорт Marquis) он был передан от тетраплоидного ярославского эммера (*T. dicoccum*) в 1920 г. [111]. Ген обеспечивал длительную возрастную устойчивость к стеблевой ржавчине в течение более 50 лет [109]. Однако некоторые сорта с этим геном стали сильно поражаться стеблевой ржавчиной в связи с появлением расы 15B, другие, например Kenya Page и Africa Mayo, характеризовались длительной устойчивостью. Основу длительной устойчивости к стеблевой ржавчине в гермоплазме, согласно результатам исследований Миннесотского университета (США), обеспечивает сочетание гена *Sr2/Yr30/Lr27/Pbc1* с другими пока не известными генами медленного развития ржавчины, происходящими, вероятно, от Thatcher (*Sr2*-комплекс). Сорт Warigo сохранял устойчивость к стеблевой ржавчине в Австралии в течение 16 лет (с 1943 по 1959 г.) за счет сочетания рецессивных генов устойчивости *Sr2/Yr30/Lr27/Pbc1* и *Sr17* [112]. Устойчивость к стеблевой ржавчине канадских сортов яровой мягкой пшеницы также, по-видимому, контролируется геном *Sr2/Yr30/Lr27/Pbc1* [113, 114]. Длительная устойчивость к стеблевой ржавчине сорта Selkirk, имеющего гены *Sr2/Yr30/Lr27/Pbc1* + *Sr6* + *Sr7b* + *Sr9d* + *Sr17* + *Sr23*, обусловлена вкладом каждого из них, но наибольший эффект, как предполагается, оказывает *Sr2/Yr30/Lr27/Pbc1* [109]. Ген *Sr2/Yr30/Lr27/Pbc1* имеет морфологический маркер – псевдочерную пигментацию стеблей и/или колосковых чешуй, также наблюдается хлороз проростков, индуцируемый высокой температурой [64, 109, 115]. Устойчивость к листовой ржавчине может обеспечиваться только в присутствии комплементарного гена *Lr31*, локализованного в хромосоме 4BS [116]. В отличие от возрастной устойчивости к стеблевой ржавчине, устойчивость к листовой ржавчине является расоспецифической и может быть оценена на ювенильной стадии развития растений [47]. В России гены *Lr27* и *Lr31* характеризуются частичной эффективностью к листовой ржавчине [117]. По мнению некоторых исследователей, локус *Sr2/Yr30/Lr27/Pbc1* обуславливает

также возрастную частичную устойчивость к мучнистой росе [47, 88], а согласно данным Yang с соавт. [97], он способствует значительному увеличению числа зерен в колосе.

Заключение. Вредители и болезни уничтожают до 40 % потенциального урожая сельскохозяйственных культур [118], поэтому необходимо производство сортов с генами, обуславливающими приемлемый уровень устойчивости, что позволит получать экологически чистую продукцию. Это особенно важно для защиты пшеницы, поскольку в связи с глобальным ростом населения следует увеличивать производство зерна этой культуры, в том числе путем снижения ущерба от болезней, вызываемых биотрофными грибными патогенами. Лучшей стратегией является селекция на длительную устойчивость и использование в скрещиваниях источников, обладающих приемлемыми уровнями резистентности к широкому спектру болезней (BSR, broad-spectrum resistance). В качестве сортов-реципиентов следует выбирать адаптированные районированные сорта пшеницы.

На сегодняшний день хорошо охарактеризованными генами *T. aestivum* являются гены *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1*, *Lr46/Yr29/Sr58/Pm39/Ltn2*, *Lr67/Yr46/Sr55/Pm46/Ltn3*, *Sr2/Yr30/Lr27/Pbcl*, которые обеспечивают приемлемый уровень полевой устойчивости к разным болезням в течение многих десятилетий. Длительная устойчивость к некоторым грибным патогенам, контролируемая этими генами, не связана с реакцией сверхчувствительности и проявляется до внедрения инфекционных структур в клетки растения-хозяина. Плейотропный эффект этих генов делает их полезными для снижения уязвимости более чем к одному патогену и для создания сортов с высокими уровнями длительной устойчивости при условии дополнения генотипа другими генами с аддитивными эффектами [119]. Показана возможность получения выдающихся по болезнеустойчивости линий пшеницы путем пирамидирования генов *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1* + *Lr46/Yr29/Sr58/Pm39/Ltn2* + *Sr2/Yr30/Lr27/Pbcl* [120], *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1* + *Sr2/Yr30/Lr27/Pbcl* + *Lr68* [119].

Перспективно использование генов мягкой пшеницы и для создания устойчивых к болезням растений других зерновых культур. Так, трансгенный ячмень с геном *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38/Bdv1/Ltn1* характеризуется меньшей степенью поражения стеблевой ржавчиной пшеницы и приобрел устойчивость к специализированным патогенам – возбудителям мучнистой росы и листовой ржавчины ячменя, причем сильная ювенильная устойчивость к листовой ржавчине ячменя наблюдается без холодной обработки проростков [121]. Эти исследования показывают, что интеграция в геномы других видов злаков генов пшеницы путем скрещивания или современными молекулярными методами может способствовать повышению устойчивости к болезням разных сельскохозяйственных культур. С разработкой эффективных молекулярных маркеров появляется возможность выявлять целевые гены устойчивости на разных генетических фонах, в присутствии других генов устойчивости и в условиях окружающей среды, не благоприятных для фенотипического отбора по желаемому признаку.

Список использованной литературы

1. Dangl, J. L. Plant pathogens and integrated defence responses to infection / J. L. Dangl, J. D. Jones // Nature. – 2001. – Vol. 411. – P. 826–833.
2. Jones, J. D. G. The plant immune system / J. D. G. Jones, J. L. Dangl // Nature. – 2006. – Vol. 444. – P. 323–329.
3. Лукьяненко, П. П. Селекция устойчивых к ржавчине сортов / П. П. Лукьяненко // Селекция и семеноводство. – 1968. – № 4. – С. 10–18.
4. Дмитриев, А. П. Исследование внутрипопуляционных процессов у *Puccinia recondita* Rob. ex Desm f. sp. *tritici* Erikss. и генофонда устойчивости пшениц Закавказья к бурой ржавчине: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.15 / А. П. Дмитриев; ВНИИР. – Л., 1975. – 26 с.
5. Джонстон, Ч. О. Листовая ржавчина / Ч. О. Джонстон // Пшеница и ее улучшение / редкол.: М. М. Якубцинер [и др.]. – М., 1970. – С. 347–355.
6. Селекция яровой мягкой пшеницы к местной популяции и к вирулентной расе Ug99 стеблевой ржавчины в условиях Западной Сибири / В. П. Шаманин [и др.] // Информ. вестн. ВОГиС. – 2010. – Т. 14, № 1. – С. 223–231.
7. Mains, E. B. Effect of leaf rust (*Puccinia triticina* Erikss.) on yield of wheat / E. B. Mains // J. Agr. Res. – 1930. – Vol. 40, N 5. – P. 417–446.
8. Caldwell, R. M. Effect of leaf rust (*Puccinia triticina*) on yield, physical characters, and composition of winter wheat / R. M. Caldwell // J. Agr. Res. – 1934. – Vol. 48. – P. 1049–1071.

9. Relation of leaf rust infection to yield, growth, and water economy of two varieties / C. O. Johnston [et al.] // J. Agr. Res. – 1934. – Vol. 49, N 11. – P. 955–981.
10. Степанов, К. М. Ржавчина зерновых культур / К. М. Степанов. – Л.: Колос, 1975. – 75 с.
11. Берлянд-Кожевников, В. М. Селекция пшеницы на устойчивость к основным грибным заболеваниям / В. М. Берлянд-Кожевников, М. А. Федин. – М.: ВНИИТЭИСХ, ВАСХНИЛ, 1977. – 57 с.
12. Мочалова, Л. Вредоносность бурой ржавчины пшеницы / Л. Мочалова // Сб. науч. тр. Мирон. НИИСХ. – 1978. – Вып. 2. – С. 136–141.
13. Воронкова, А. А. Генетико-иммунологические основы селекции пшеницы на устойчивость к ржавчине / А. А. Воронкова. – М.: Колос, 1980. – 191 с.
14. Genetic improvement of wheat resistance to dangerous races of stem rust using conventional and molecular techniques through international cooperation / A. Kokhmetova [et al.] // 8th international wheat conf.: abstracts of oral and poster presentations, St. Petersburg, 1–4 June 2010. – St. Petersburg, 2010. – P. 274–275.
15. Strategies to reduce the emerging wheat stripe rust disease // Synthesis of a dialog between policy makers and scientists from 31 countries at International Wheat Stripe Rust Symposium, ICARDA, Aleppo, Syria. – 2011. – 20 p.
16. Murray, G. M. The relationship between wheat yield and stripe rust as affected by length of epidemic and temperature at the grain development stage of crop growth / G. M. Murray // Plant Pathol. – 1994. – Vol. 43. – Iss. 2. – P. 397–405.
17. Leath, S. Effects of powdery mildew, triadimenol seed treatment, and triadimefon foliar sprays on yield of winter wheat in North Carolina / S. Leath, K. L. Bowen // Phytopathology. – 1989. – Vol. 79, N 2. – P. 152–155.
18. Griffey, C. A. Effectiveness of adult-plant resistance in reducing grain yield loss to powdery mildew in winter wheat / C. A. Griffey, M. K. Das, E. L. Stromberg // Plant Dis. – 1993. – Vol. 77. – P. 618–622.
19. Рачински, Т. Съвременната селекция и борбата с ръждите и бряшнестата мана на пшеница / Т. Рачински // Раст. защита. – 1980. – Т. 28, № 8. – С. 5–10.
20. Johnson, R. The concept of durable resistance / R. Johnson // Phytopathology. – 1979. – Vol. 69. – P. 198–199.
21. Hau, B. Wind-dispersed diseases / B. Hau, C. de Vallavieille-Pope // The Epidemiology of Plant Diseases; ed.: B. M. Cooke, Jones Gareth, B. Kaye. – 2nd ed. – Heidelberg: Springer-Verlag, 2006. – Ch. 15. – P. 387–416.
22. Roelfs, A. P. Wheat and rye stem rust / A. P. Roelfs // The Cereal Rusts. – Vol. 2: Diseases, Distribution, Epidemiology, and Control / ed.: A. P. Roelfs, W. R. Bushnell. – Orlando: Acad. Press, 1985a. – P. 1–37.
23. Roelfs, A. P. Epidemiology in North America / A. P. Roelfs // The Cereal Rusts. – Vol. 2: Diseases, Distribution, Epidemiology, and Control / ed.: A. P. Roelfs, W. R. Bushnell. – Orlando: Acad. Press, 1985b. – P. 403–434.
24. Limpert, E. Barley mildew in Europe: Evidence of wind-dispersal of the pathogen and its implications for improved use of host resistance and of fungicides for mildew control / E. Limpert // Integrated Control of Cereal Mildews: Monitoring the Pathogen; ed.: M. S. Wolfe, E. Limpert. – Dordrecht: Martinus Nijhof Publishers, 1987. – P. 31–33.
25. Line, R. F. Stripe rust of wheat and barley in North America: a retrospective historical rev. / R. F. Line // Ann. Rev. of Phytopathol. – 2002. – Vol. 40. – P. 75–118.
26. Hovmøller, M. S. Clonality and long-distance migration of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in north-west Europe / M. S. Hovmøller, A. F. Justesen, J. K. M. Brown // Plant Pathol. – 2002. – Vol. 51. – P. 24–32.
27. Assessment of epidemiological parameters and their use in epidemiological and forecasting models of cereal airborne diseases / C. de Vallavieille-Pope [et al.] // Agronomie. – 2000. – Vol. 20, N 7. – P. 715–727.
28. McDonald, B. A. Pathogen population genetics, evolutionary potential, and durable resistance / B. A. McDonald, C. Linde // Ann. Rev. Phytopathol. – 2002. – Vol. 40. – P. 349–379.
29. Будевич, Г. В. Вредоносность стеблевой ржавчины озимой пшеницы / Г. В. Будевич, Е. А. Волуевич // Ботаника. – Минск, 1979. – Вып. XXI. – С. 171–174.
30. Волуевич, Е. А. Распространение бурой ржавчины в различных районах БССР / Е. А. Волуевич // Вес. АН БССР. Сер. біял. навук. – 1982. – № 5. – С. 112–113.
31. Коптик, И. К. Селекция озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) в условиях Беларуси: дис. ... д-ра с.-х. наук: 06.01.05 / И. К. Коптик. – Жодино, 1996. – 304 с.
32. Catalogue of gene symbols for wheat. 2013 [Electronic resource] / R. A. McIntosh [et al.]. – Mode of access: <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/download.jsp>. – Date of access: 01.02.2016.
33. Ohm, H. W. Three components of slow leaf-rusting at different growth stages in wheat / H. W. Ohm, G. E. Shaner // Phytopathology. – 1976. – Vol. 66. – P. 1356–1360.
34. Wilcoxson, R. D. Genetics of slow rusting in cereals / R. D. Wilcoxson // Phytopathology. – 1981. – Vol. 71. – P. 898–992.
35. Associations and genetics of three components of slow rusting in leaf rust of wheat / M. K. Das [et al.] // Euphytica. – 1993. – Vol. 68. – P. 99–109.
36. Dyck, P. L. The association of a gene for leaf rust resistance with the chromosome 7D suppressor of stem rust resistance in common wheat / P. L. Dyck // Genome. – 1987. – Vol. 29. – P. 467–469.
37. McIntosh, R. A. Close genetic linkage of genes conferring adult-plant resistance to leaf rust and stripe rust in wheat / R. A. McIntosh // Plant Pathol. – 1992. – Vol. 41. – P. 523–527.
38. Singh, R. P. Genetic association of leaf rust resistance gene *Lr34* with adult-plant resistance to stripe rust in bread wheat / R. P. Singh // Phytopathology. – 1992a. – Vol. 82. – P. 835–838.
39. Powdery mildew resistance and *Lr34/Yr18* genes for durable resistance to leaf and stripe rust co-segregate at a locus on the short arm of chromosome 7D of wheat / W. Spielmeyer [et al.] // Theor. Appl. Genet. – 2005. – Vol. 111. – P. 731–735.

40. The adult plant rust resistance loci *Lr34/Yr18* and *Lr46/Yr29* are important determinants of partial resistance to powdery mildew in bread wheat line Saar / M. Lillemo [et al.] // Theor. Appl. Genet. – 2008. – Vol. 116. – P. 1155–1166.
41. A putative ABC transporter confers durable resistance to multiple fungal pathogens in wheat / S. G. Krattinger [et al.] // Science. – 2009. – Vol. 323. – P. 1360–1363.
42. Singh, R. P. *Lr46*: a gene conferring slow-rusting resistance to leaf rust in wheat / R. P. Singh, A. Mujeeb-Kazi, J. Huerta-Espino // Phytopathology. – 1998. – Vol. 88. – P. 890–894.
43. Molecular marker mapping of leaf rust resistance gene *Lr46* and its association with stripe rust resistance gene *Yr29* in wheat / M. William [et al.] // Phytopathology. – 2003. – Vol. 93. – P. 153–159.
44. New slow-rusting leaf rust and stripe rust resistance genes *Lr67* and *Yr46* in wheat are pleiotropic or closely linked / S. Herrera-Foessel [et al.] // Theor. Appl. Genet. – 2011. – Vol. 122. – P. 239–249.
45. An introgression on wheat chromosome 4DL in RL6077 (Thatcher*6/PI 250413) confers adult plant resistance to stripe rust and leaf rust (*Lr67*) / C. W. Hiebert [et al.] // Theor. Appl. Genet. – 2010a. – Vol. 121. – P. 1083–1091.
46. Singh, R. P. Complementary genes for reaction to *Puccinia recondita tritici* in *Triticum aestivum*. I. Genetic and linkage studies / R. P. Singh, R. A. McIntosh // Can. J. Genet. Cyt. – 1984. – Vol. 26. – P. 723–735.
47. A multiple resistance locus on chromosome arm 3BS in wheat confers resistance to stem rust (*Sr2*), leaf rust (*Lr27*) and powdery mildew / R. Mago [et al.] // Theor. Appl. Genet. – 2011. – Vol. 123, N 4. – P. 615–623.
48. Microsatellite markers for genes *Lr34/Yr18* and other quantitative trait loci for leaf rust and stripe rust resistance in bread wheat / K. Suenaga [et al.] // Phytopathology. – 2003. – Vol. 93, N 7. – P. 881–890.
49. Bossolini, E. Development of simple sequence repeat markers specific for the *Lr34* resistance region of wheat using sequence information from rice and *Aegilops tauschii* / E. Bossolini, S. G. Krattinger, B. Keller // Theor. Appl. Genet. – 2006. – Vol. 113, N 6. – P. 1049–1062.
50. Molecular-genetic characterization of the *Lr34/Yr18* slow rusting resistance gene region in wheat / E. S. Lagudah [et al.] // Theor. Appl. Genet. – 2006. – Vol. 114, N 1. – P. 21–30.
51. Singh, D. Characterisation of wheat leaf rust resistance gene *Lr34* in Australian wheats using components of resistance and the linked molecular marker csLV34 / D. Singh, R. F. Park, R. A. McIntosh // Austral. J. of Agric. Res. – 2007. – Vol. 58. – P. 1106–1114.
52. Analysis of the *Lr34/Yr18* rust resistance region in wheat germplasm / J. A. Kolmer [et al.] // Crop sci. – 2008. – Vol. 48, N 5. – P. 1841–1852.
53. Gene-specific markers for the wheat gene *Lr34/Yr18/Pm38* which confers resistance to multiple fungal pathogens / E. S. Lagudah [et al.] // Theor. Appl. Genet. – 2009. – Vol. 119. – P. 889–898.
54. Fine-mapping of the leaf rust *Lr34* locus in *Triticum aestivum* (L.) and characterization of large germplasm collections support the ABC transporter as essential for gene function / A. Dakouri [et al.] // Theor. Appl. Genet. – 2010. – Vol. 121. – P. 373–384.
55. A single-nucleotide polymorphism that accounts for allelic variation in the *Lr34* gene and leaf rust reaction in hard winter wheat / S. Cao [et al.] // Theor. Appl. Genet. – 2010. – Vol. 121, N 2. – P. 385–392.
56. Galaev, A. V. Description of the bread wheat varieties of Ukrainian and Russian breeding by alleles of locus *csLV34* closely linked with multipathogen resistance gene *Lr34/Yr18/Pm38* / A. V. Galaev, Yu. M. Sivolap // Cytol. and Genet. – 2015. – Vol. 49, N 1. – P. 12–18.
57. Suenaga, K. Tagging of leaf rust resistance genes *Lr34* and *Lr46*, using microsatellite markers in wheat / K. Suenaga // Aust. J. Agric. Res. – 2002. – Vol. 52. – P. 1383–1388.
58. Leaf tip necrosis, molecular markers and b1-proteasome subunits associated with the slow rusting resistance genes *Lr46/Yr29* / G. M. Rosewarne [et al.] // Theor. Appl. Genet. – 2006. – Vol. 112. – P. 500–508.
59. Targeted mapping of ESTs linked to the adult plant resistance gene *Lr46* in wheat using systemy with rice / M. Mateos-Hernandez [et al.] // Functional and integrative genomics. – 2006. – Vol. 6, N 2. – P. 122–131.
60. Quantitative trait loci for slow-rusting resistance in wheat to leaf rust and stripe rust identified with multi-environment analysis / G. M. Rosewarne [et al.] // Theor. Appl. Genet. – 2008. – Vol. 116, N 8. – P. 1027–1034.
61. Kolmer, J. A. Genetics of leaf rust resistance in the winter wheat line CI13227 / J. A. Kolmer, M. Lin, G. Bai // Crop Sci. – 2012. – Vol. 52. – P. 2166–2172.
62. Development of a SNP marker assay for the *Lr67* gene of wheat using a genotyping by sequencing approach / K. Forrest [et al.] // Mol. Breeding. – 2014. – Vol. 34. – P. 2109–2118.
63. Spielmeyer, W. Identification and validation of markers linked to broad-spectrum stem rust resistance gene *Sr2* in wheat (*Triticum aestivum* L.) / W. Spielmeyer, P. J. Sharp, E. S. Lagudah // Crop Sci. – 2003. – Vol. 43. – P. 333–336.
64. An accurate DNA marker assay for stem rust resistance gene *Sr2* in wheat / R. Mago [et al.] // Theor. Appl. Genet. – 2011. – Vol. 122. – P. 735–744.
65. Developing and optimizing markers for stem rust resistance in wheat / Long-Xi Yu [et al.] // BGRI: proceed. of oral papers and posters of 2009 Technical Workshop, Cd. Obregon, Sonora, 17–20 March 2009 / ed. R. McIntosh. – Cd. Obregon; Sonora, 2009. – P. 117–130.
66. Haplotype diversity of stem rust resistance loci in uncharacterized wheat lines / Long-Xi Yu [et al.] // Mol. Breeding. – 2010. – Vol. 26. – P. 667–680.
67. Hayden, M. J. Sequence tagged microsatellites for the *Xgwm 533* locus provide new diagnostic markers to select for the presence of stem rust resistance gene *Sr2* in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) / M. J. Hayden, H. Kuchel, J. Chalmers // Theor. Appl. Genet. – 2004. – Vol. 109. – P. 1641–1647.

68. BAC-derived markers for assaying the stem rust resistance gene, *Sr2*, in wheat breeding programs / M. D. McNeil [et al.] // Mol. Breed. – 2008. – Vol. 22. – P. 15–24.
69. Кохметова, А. М. Идентификация источников устойчивости к стеблевой ржавчине с использованием молекулярных маркеров / А. М. Кохметова, М. Н. Атишова // Вавилов. журн. генетики и селекции. – 2012. – Т. 16, № 1. – С. 132–141.
70. Dyck, P. L. Genetics of leaf rust resistance in three introductions of common wheat / P. L. Dyck // Can. J. Genet. Cyt. – 1977. – Vol. 19. – P. 711–716.
71. Rubiales, D. Characterization of *Lr34*, a major gene conferring nonhypersensitive resistance to wheat leaf rust / D. Rubiales, R. E. Nicks // Plant Dis. – 1995. – Vol. 79. – P. 1208–1212.
72. Dyck, P. L. Inheritance of adult-plant leaf rust resistance derived from the common wheat varieties exchange and Frontana / P. L. Dyck, D. J. Samborski, R. G. Anderson // Can. J. Genet. Cyt. – 1966. – Vol. 8. – P. 665–671.
73. Recent emergence of the wheat *Lr34* multi-pathogen resistance: insights from haplotype analysis in wheat, rice, sorghum and *Aegilops tauschii* / S. G. Krattinger [et al.] // Theor. Appl. Genet. – 2013. – Vol. 126. – P. 663–672.
74. Identification and characterization of pleiotropic and co-located resistance loci to leaf rust and stripe rust in bread wheat cultivar Sujata / C. Lan [et al.] // Theor. Appl. Genet. – 2015. – Vol. 128, N 3. – P. 549–561.
75. Nicks, E. Haustorium formation by *Puccinia hordei* in leaves of hypersensitive, partially resistant, and nonhost genotypes / E. Nicks // Phytopathology. – 1983. – Vol. 73. – P. 64–66.
76. Nicks, R. E. Potentially durable resistance mechanisms in plants to specialized fungal pathogens / R. E. Nicks, D. Rubiales // Euphytica. – 2002. – Vol. 124, N 2. – P. 201–216.
77. Leaf rust resistance gene *Lr67*, a third adult plant slow-rusting gene conferring resistance to multiple pathogens of wheat / C. Hiebert [et al.] // 8th international wheat conf.: abstracts of oral and poster presentations, St. Petersburg, 1–4 June 2010. – St. Petersburg, 2010. – P. 264.
78. *Lr67* and *Lr34* rust resistance genes have much in common—they confer broad spectrum resistance to multiple pathogens in wheat / W. Spielmeyer [et al.] // BMC Plant Biol. – 2013. – Vol. 13, N 96. – P. 2–9.
79. Kolmer, J. A. Expression of a Thatcher wheat adult plant stem rust resistance QTL on chromosome 2BL is enhanced by *Lr34* / J. A. Kolmer, D. F. Garvin, Y. Jin // Crop Sci. – 2011. – Vol. 51. – P. 526–533.
80. Kerber, E. R. Leaf rust resistance gene *Lr34* associated with nonsuppression of stem rust resistance in the wheat cultivar Canthatch / E. R. Kerber, T. Aung // Phytopathology. – 1999. – Vol. 89. – P. 518–521.
81. Vanegas, C. D. G. Genetics of stem rust resistance in the spring wheat cultivar Thatcher and the enhancement of stem rust resistance by *Lr34* / C. D. G. Vanegas, D. F. Garvin, J. A. Kolmer // Euphytica. – 2008. – Vol. 159. – P. 391–401.
82. Genetics and mapping of seedling resistance to Ug99 stem rust in Canadian wheat cultivars “Peace” and “AC Cadillac” / C. W. Hiebert [et al.] // Theor. Appl. Genet. – 2010c. – Vol. 122. – P. 143–149.
83. Identification of Ug99 stem rust resistance loci in winter wheat germplasm using genome-wide association analysis / Long-Xi Yu [et al.] // Theor. Appl. Genet. – 2012. – Vol. 125, N 4. – P. 749–758.
84. *Lr67/Yr46* confers adult plant resistance to stem rust and powdery mildew in wheat / S. A. Herrera-Foessel [et al.] // Theor. Appl. Genet. – 2014. – Vol. 127. – P. 781–789.
85. Dyck, P. L. An interchromosomal reciprocal translocation in wheat involving leaf rust resistance gene *Lr34* / P. L. Dyck, E. R. Kerber, T. Aung // Genome. – 1994. – Vol. 37. – P. 556–559.
86. Singh, R. P. Association between gene *Lr34* for leaf rust resistance and leaf tip necrosis in wheat / R. P. Singh // Crop Sci. – 1992b. – Vol. 32. – P. 874–878.
87. Functional variability of the *Lr34* durable resistance gene in transgenic wheat / J. M. Risk [et al.] // Plant Biotechnol. J. – 2012. – Vol. 10. – P. 477–487.
88. Lagudah, E. S. Molecular genetics of race non-specific rust resistance in wheat // BGRI: oral presentations, full paper and abstracts of 2010 Technical Workshop, St. Petersburg, 30–31 May 2010. – St. Petersburg, 2010. – P. 183–196.
89. Курбанова, П. М. Генетическое разнообразие яровой мягкой пшеницы по эффективной возрастной устойчивости к листовой ржавчине: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.07 / П. М. Курбанова; ВНИИР. – СПб., 2011. – 20 с.
90. German, S. E. Effect of gene *Lr34* in the enhancement of resistance to leaf rust of wheat / S. E. German, J. A. Kolmer // Theor. Appl. Genet. – 1992. – Vol. 84. – P. 97–105.
91. Kloppers, F. J. Effects of combinations amongst genes *Lr13*, *Lr34* and *Lr37* on components of resistance in wheat to leaf rust / F. J. Kloppers, Z. A. Pretorius // Plant Pathol. – 1997. – Vol. 46. – P. 737–750.
92. Li, T. A combination of leaf rust resistance gene *Lr34* and lesion mimic gene *lm* significantly enhances adult plant resistance to *Puccinia triticina* in wheat / T. Li, G. H. Bai, S. L. Gu // Chin. Sci. Bull. – 2012. – Vol. 57. – P. 2113–2119.
93. QTL for spot blotch resistance in bread wheat line Saar co-locate to the biotrophic disease resistance loci *Lr34* and *Lr46* / M. Lillemo [et al.] // Theor. Appl. Genet. – 2013. – Vol. 126. – P. 711–719.
94. Singh, R. P. Genetics and breeding for durable resistance to leaf and stripe rusts in wheat / R. P. Singh, J. Huerta-Espino, H. M. Williams // Turk. J. Agric. For. – 2005. – Vol. 29. – P. 121–127.
95. Genetic analysis of resistance to leaf rust and stripe rust in wheat cultivar Francolin #1 / C. X. Lan [et al.] // Plant Dis. – 2014. – Vol. 98. – P. 1227–1234.
96. Pleiotropic gene *Lr46/Yr29/Pm39/Ltn2* confers slow rusting, adult plant resistance to wheat stem rust fungus / R. P. Singh [et al.] // BGRI: proceed. of 2013 Technical Workshop, New Delhi, 19–22 August 2013. – New Delhi, 2013. – P. 17.1.
97. Genetic characteristics of wheat resistance gene *Lr46/Yr29/Pm39*, *Sr2/Yr30* and *Lr68* and association analysis of main agronomic traits / X. Yang [et al.] // Acta Botanica Boreali – Occidentalia Sinica. – 2014. – Vol. 34, N 3. – P. 454–462.

98. Dyck, P. L. The inheritance of resistance to *Puccinia recondita* in a group of common wheat cultivars / P. L. Dyck, D. J. Samborski // Can. J. Genet. Cyt. – 1982. – Vol. 24. – P. 273–283.
99. Differential expression of partial resistance to wheat leaf rust in Mexico and The Southern Cone of America / S. German [et al.] // 8th international wheat conf.: abstracts of oral and poster presentations, St. Petersburg, 1–4 June 2010. – St. Petersburg, 2010. – P. 285–286.
100. Плотникова, Л. Я. Эффективность генов возрастной устойчивости пшеницы к бурой ржавчине *Lr22b*, *Lr34*, *Lr37* в Западной Сибири и цитофизиологическая основа их действия / Л. Я. Плотникова, Т. Ю. Штубей // Вавилов. журн. генетики и селекции. – 2012. – Т. 16, № 1. – С. 123–131.
101. Singh, R. P. Expression of wheat leaf rust resistance gene *Lr34* in seedlings and adult plants / R. P. Singh, A. K. Gupta // Plant Dis. – 1992. – Vol. 76. – P. 489–491.
102. Singh, R. P. Genetics of adult plant resistance to leaf rust in “Frontana” and three CIMMYT wheats / R. P. Singh, S. Rajaram // Genome. – 1992c. – Vol. 35. – P. 24–31.
103. Genetic analysis of adult-plant resistance to leaf rust in five spring wheat genotypes / A. Navabi [et al.] // Plant Dis. – 2003. – Vol. 87. – P. 1522–1529.
104. Inheritance of high levels of adult plant resistance to stripe rust in five spring wheat genotypes / A. Navabi [et al.] // Crop Sci. – 2004. – Vol. 44. – P. 1156–1162.
105. Inheritance of leaf rust resistance in CIMMYT wheat Weebill 1 / J. X. Zhang [et al.] // Crop Sci. – 2008. – Vol. 48. – P. 1037–1047.
106. Singh, R. P. Breeding spring bread wheat for irrigated and rainfed production systems of developing world / R. P. Singh, R. Trethowan // Breeding major food staples / ed.: M. Kang, P. M. Priyadarshan. – Iowa: Blackwell Publishing, 2007. – P. 109–140.
107. Singh, R. P. Genetics and breeding for durable resistance to leaf and stripe rusts of wheat increasing wheat production in Central Asia through science and international cooperation / R. P. Singh, J. Huerta-Espino, M. William // Proc. of the First Central Asian Wheat Conf., Almaty, 10–13 June 2003. – Almaty, 2003. – P. 127–132.
108. Molecular and pathological characterization of slow rusting against leaf rust in common wheat / S. Kumar [et al.] // BGRI: proceed. of oral papers and posters of 2009 Technical Workshop, Cd. Obregon, Sonora, 17–20 March 2009 / ed. R. McIntosh. – Cd. Obregon, Sonora, 2009. – P. 245.
109. McIntosh, R. A. Wheat rusts: an atlas of resistance genes / R. A. McIntosh, C. R. Park R. F. Wellings. – East Melbourne: CSIRO Publications, 1995. – 200 p.
110. Slow rusting – an effective way to achieve durable resistance against leaf rust in wheat / S. Kumar [et al.] // Wheat Information Service. – 2015. – Vol. 120. – P. 26–34.
111. McFadden, E. S. A successful transfer of emmer characters to vulgare wheat / E. S. McFadden // J. Am. Soc. Agron. – 1930. – Vol. 22. – P. 1020–1034.
112. Park, R. F. Stem rust of wheat in Australia / R. F. Park // Austral. J. of Agricult. Res. – 2007. – Vol. 58. – P. 558–566.
113. Sources of resistance to stem rust race Ug99 and its variants in Canadian wheat germplasm / R. M. DePauw [et al.] // BGRI: proceed. of oral papers and posters of 2009 Technical Workshop, Cd. Obregon, Sonora, 17–20 March 2009 / ed. R. McIntosh. – Cd. Obregon, Sonora, 2009. – P. 171–178.
114. Resistance to stem rust race Ug99 in the Canadian spring wheat cultivar “Peace” / G. Humphreys [et al.] // BGRI: proceed. of oral papers and posters of 2009 Technical Workshop, Cd. Obregon, Sonora, 17–20 March 2009 / ed. R. McIntosh. – Cd. Obregon, Sonora, 2009. – P. 253.
115. Implementaion of markers in Australian wheat breeding / H. A. Eagles [et al.] // Aust. J. Agric. Res. – 2001. – Vol. 52, N 12. – P. 1349–1356.
116. Singh, R. P. Complementary genes for resistance to *Puccinia recondite tritici* in *Triticum aestivum*. I. Genetic and linkage studies / R. P. Singh, R. A. McIntosh // Can. J. Genet. Cyt. – 1984. – Vol. 26. – P. 723–735.
117. Характеристика устойчивости к возбудителю бурой ржавчины сортов и линий мягкой пшеницы из коллекции ВИР, несущих чужеродный генетический материал / А. С. Садовая [и др.] // Вавилов. журн. генетики и селекции. – 2014. – Т. 18, № 4/1. – С. 739–750.
118. Schwessinger, B. Plant innate immunity: perception of conserved microbial signatures benjamin / B. Schwessinger, P. C. Ronald // Annu. Rev. Plant Biol. – 2012. – Vol. 63. – P. 451–482.
119. Effects and interactions of genes *Lr34*, *Lr68* and *Sr2* on wheat leaf rust adult plant resistance in Uruguay / P. Silva [et al.] // Euphytica. – 2015. – Vol. 204, N 3. – P. 599–608.
120. Application of phenotypic and molecular markers to combine genes for durable resistance against rust virulences and high yield potential in wheat / M. Hussain [et al.] // Int. J. Agric. Biol. – 2015. – Vol. 17. – P. 421–430.
121. The wheat *Lr34* gene provides resistance against multiple fungal pathogens in barley / J. M. Risk [et al.] // Plant Biotechnol. J. – 2013. – Vol. 11. – P. 847–854.

Поступила в редакцию 17.02.2016